



СОДЕРЖАНИЕ

Акишина О. В., Антонович А. Л., Найденко С. В. Важны ли внутривыводковые различия в массе тела рысят (<i>Lynx lynx</i> ; Felidae, Mammalia) при переходе на мясной корм?	429
Алексеева Г. С., Найденко С. В. Изменение массы тела и уровня стероидных гормонов в период выращивания потомства у самок домашней кошки (<i>Felis catus</i> ; Felidae, Mammalia)	436
Антохина Т. И. Симбионты, ассоциированные с морскими звездами <i>Culcita novaeguineae</i> (Asteroidea: Oreasteridae) в заливе Нячанг (Вьетнам)	444
Бастраков А. И., Рыбалов Л. Б., Воробьева И. Г. Почвенная мезофауна долины среднего течения р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл)	452
Васеньков Д. А., Рожнов В. В. Микроклимат убежищ и распределение рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) Южного Вьетнама	463
Горлова Е. Н. История трофического взаимодействия двух бентософагов: тихоокеанского моржа и лахтака (Carnivora, Mammalia)	470
Дгебуадзе П. Ю. Симбиоз брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae (Gastropoda) и иглокожих (Echinodermata)	480
Желанкин Р. В. Различия в морфологии сетчатки глаза и пигментного эпителия у ужеобразных (Colubridae) и гадюковых (Viperidae) змей (на примере <i>Hierophis caspius</i> , <i>Natrix natrix</i> и <i>Pelias berus</i>)	488
Клинов А. Б., Кваша И. Г., Вознесенская В. В. Влияние раннего ольфакторного опыта на восприятие запаха хищника у домашних мышей (<i>Mus musculus</i> L.; Muridae, Mammalia)	496
Ключникова М. А., Вознесенская В. В. Предпочтение социальных запахов у лабораторных мышей (<i>Mus musculus</i> L.; Muridae, Mammalia) с различной обонятельной чувствительностью к летучим стероидам	503
Колесниченко А. И., Буруковский Р. Н., Марин И. Н. Состав пищи краба-вселенца <i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Panopeidae, Brachyura, Decapoda) в Вислинском заливе Балтийского моря	508
Косьян А. Р. Гистология стенки хобота и предполагаемые механизмы питания моллюсков подсемейства Colinae (Buccinidae: Gastropoda)	516
Красненко А. Ю., Сорокин П. А. Неинвазивная оценка численности и индивидуальных участков амурского тигра (<i>Panthera tigris altaica</i> Temminck, 1844; Felidae, Mammalia) в Юго-Западном Приморье	522
Кузнецова Е. В., Кротокина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода <i>Allocricetulus</i> (Cricetidae, Mammalia)	529
Луппова Н. Е. Динамика численности и структуры популяции гребневика-вселенца <i>Mnemiopsis leidyi</i> A. Agassiz, 1865 (Mnemiopsida, Tentaculata) в прибрежной зоне Северо-Восточной части Чёрного моря	537
Махоткина К. А., Ивлев Ю. Ф., Рутовская М. В. Взаимосвязь груминга с морфологией волосяного покрова русской выхухоли (<i>Desmana moschata</i> L.; Talpidae, Soricomorpha)	544



Павлова С. В., Тумасьян Ф. А., Щипанов Н. А. Разнообразие хромосомных вариантов у обыкновенной бурозубки <i>Sorex araneus</i> (Eulipotyphla, Mammalia) на Европейской территории России	555
Пономарева В. Ю. Выбор жизненной стратегии у молоди черноморской кумжи – <i>Salmo trutta labrax</i> (Salmonidae, Pisces) при разной продолжительности обитания у дна и в толще воды	564
Пшеничникова О. С., Сорокин П. А., Клёнова А. В. Популяционная изменчивость большой конюги, <i>Aethia cristatella</i> (Alcidae, Charadriiformes)	570
Розенфельд С. Б., Ванжелюв Д. Экология и сохранение краснозобой казарки (<i>Branta ruficollis</i> Pallas, 1769; Anatidae, Aves): применение новых методов изучения миграций	581
Сапункова Н. Ю. Сравнительный анализ населения птиц, вызывающих повреждения различных технических объектов	590
Сидорчук Н. В., Волченко А. Е., Рожнов В. В. Суточная активность европейского барсука (<i>Meles meles</i> Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) на поселениях в разных популяциях европейской части России	601
Соколова А. М., Марин И. Н. Взаимосвязь биоразнообразия спонгиобионтного сообщества и размера хозяина на примере симбиотического комплекса губки <i>Haliclona fascigera</i> (Demospongiae: Naplosclerida)	611
Соколова А. М., Палатов Д. М. Комплексы макробеспозвоночных, ассоциированные с пресноводными губками (Demospongiae: Spongillidae) некоторых водоёмов Палеарктики	618
Столпникова Е. М., Ковалева Н. О. Характеристика палеопочв и педоседелментов стоянок первобытного человека в долине р. Дзорагет (Армения)	628
Чунков М. М., Ушакова М. В., Омаров К. З., Фриттше П., Суков А. В. Изменение стереотипа поведения и использования территории при снижении плотности популяции у хомяка Радде – <i>Mesocricetus raddei</i> (Cricetidae, Mammalia)	642

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Батова О. Н., Немченко Л. А. Структура социальных связей у варакушки (<i>Luscinia svecica</i> ; Turdidae, Aves) в Саратовском Заволжье	650
Иванов Е. А., Сорокин П. А., Эрнандес-Бланко Х. А., Лукаревский В. С., Рожнов В. В., Найденко С. В. Оценка репродуктивного статуса самок амурского тигра (<i>Panthera tigris altaica</i> ; Felidae, Mammalia) в природе неинвазивными методами	655
Неймарк Л. А. Новые данные по распространению ушастой круглголовой (<i>Phrynoscephalus mystaceus</i> ; Reptilia: Agamidae) на территории Калмыкии	660
Павлова С. В., Наджафова Р. С. Хромосомные гибридные зоны у обыкновенной бурозубки <i>Sorex araneus</i> (Eulipotyphla, Mammalia) на территории России	665
Таболин С. Б. К вопросу о фауне хищных и полифаговых нематод Москвы и Московской области	672
Чикурова Е. А. Дифференциация и объединение стад зубра – <i>Bison bonasus</i> (Bovidae, Mammalia) при реинтродукции	681



CONTENTS

Akishina O. V., Antonevich A. L., and Naidenko S. V. Are intralitter differences in the body weight important during weaning in lynx (*Lynx lynx*; Felidae, Mammalia)? 429

Alekseeva G. S. and Naidenko S. V. Changes of body weight and steroid hormones level during offspring growth in domestic cat females (*Felis catus*; Felidae, Mammalia) 436

Antokhina T. I. Symbionts associated with the sea star *Culcita novaeguineae* (Asteroidea: Oreasteridae) in the bay of Nhatrang, Vietnam 444

Bastrakov A. I., Rybalov L. B., and Vorobyova I. G. Soil macrofauna of floodplain biocenoses of the middle stream of the Bolshaya Kokshaga River (Republic of Mari El) 452

Vasenkov D. A. and Rozhnov V. V. Shelter microclimate and distribution of bats (Chiroptera, Mammalia) in southern Vietnam 463

Gorlova E. N. History of the trophic interactions of two benthic consumers: walrus and bearded seal (Carnivora, Mammalia) 470

Dgebuadze P. Yu. Symbiosis between gastropods (Gastropoda, Eulimidae) and echinoderms (Echinodermata) 480

Zhelankin R. V. Morphological distinctions of the retina and pigment epithelium in the Colubridae and Viperidae snake families (on examples of *Hierophis caspius*, *Natrix natrix*, and *Pelias berus*) 488

Klinov A. B., Kvasha I. G., and Voznessenskaya V. V. Influence of early olfactory experience on predator odor perception in the house mouse (*Mus musculus* L.; Muridae, Mammalia) 496

Klyuchnikova M. A. and Voznessenskaya V. V. Preference for social odors in laboratory mice (*Mus musculus* L.; Muridae, Mammalia) with different olfactory sensitivity to volatile steroids 503

Kolesnichenko A. I., Burukovsky R. N., and Marin I. N. Food composition of the crab-invader *Rhitropanopeus harrisi* (Panopeidae, Brachyura, Decapoda) in the Vistula bay of the Baltic Sea 508

Kosyan A. R. Histology of the proboscis wall and possible mechanisms of feeding of mollusks from the subfamily Colinae (Buccinidae: Gastropoda) 516

Krasnenko A. Ju. and Sorokin P. A. Noninvasive population size estimation and a study of the home range of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1844; Felidae, Mammalia) in the southwest Primorye 522

Kuznetzova E. V., Kropotkina M. V., Feoktistova N. Yu., and Surov A. V. Seasonal changes in body weight, hormones and behavior in hamster males (*Allocricetulus*; Cricetidae, Mammalia) 529

Louppova A. E. Abundance dynamics and population structure of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Mnemiopsida, Tentaculata) in the coastal zone of the Northeastern Black Sea 537

Makhotkina K. A., Ivlev Y. F., and Rutovskaya M. V. Relation between grooming and fur morphology in the Russian desman (*Desmana moschata* L.; Talpidae, Soricomorpha) 544

Pavlova S. V., Tumasian Ph. A., and Shchipanov N. A. Karyotypic variant diversity in the common shrew *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) in European Russia 555

Ponomareva V. Yu. Choice of life history strategy by juvenile Black Sea Salmon *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Pisces) at several durations of dwelling at the bottom and in the water bulk 564



Pshenichnikova O. S., Sorokin P. A., and Klenova A. V. Population variability of the crested auklet, <i>Aethia cristatella</i> (Alcidae, Charadriiformes)	570
Rozenfeld S. B. and Vangeluwe D. The ecology and conservation of Red-Breasted Goose (<i>Branta ruficollis</i> Pallas, 1769; Anatidae, Aves): the use of new methods to study migrations	581
Sapunkova N. Yu. Comparative analysis of bird populations causing damages of various technical objects	590
Sidorchuk N. V., Volchenko A. E., and Rozhnov V. V. Daily activity of the European badger (<i>Meles meles</i> Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) at settlements in several populations of European Russia	601
Sokolova A. M. and Marin I. N. The relationship between biodiversity of symbiotic community and host's size in the case of the sponge <i>Haliclona fascigera</i> (Demospongiae: Haplosclerida) and its inhabitants	611
Sokolova A. M. and Palatov D. M. Macroinvertebrate associations of sponges (Demospongiae: Spongillidae) from some fresh waters in the Palaearctic	618
Stolpnikova E. M. and Kovaleva N. O. Characteristics of paleosoils and pedosediments of prehistoric man sites in the Dzoraget river basin (Armenia)	628
Chunkov M. M., Ushakova M. V., Omarov K. Z., Fritzsche P., and Surov A. V. Behavioral and area-usage changes of <i>Mesocricetus raddei</i> (Cricetidae, Mammalia) while reducing its population density	642

SHORT COMMUNICATIONS

Batova O. N. and Nemchenko L. A. Mating systems of the bluethroat (<i>Luscinia svecica</i> ; Turdidae, Aves) in the Saratov Trans-Volga region	650
Ivanov E. A., Sorokin P. A., Hernandez-Blanco J. A., Lukarevskii V. S., Rozhnov V. V., and Naidenko S. V. Noninvasive assessment of the female reproductive status in the wild Amur tiger (<i>Panthera tigris altaica</i> ; Felidae, Mammalia)	655
Neymark L. A. New data on the distribution of the secret toadhead agama (<i>Phrynocephalus mystaceus</i> ; Reptilia: Agamidae) on the territory of Kalmykia	660
Pavlova S. V. and Nadjafova R. S. Chromosomal hybrid zones of the common shrew <i>Sorex araneus</i> (Eulipotyphla, Mammalia) in Russia	665
Tabolin S. B. On the predatory and omnivorous nematodes in Moscow and the Moscow region	672
Chikurova E. A. Differentiation and joining of herds of the released European bison – <i>Bison bonasus</i> (Bovidae, Mammalia) at reintroduction	681

УДК 599.742.7

**ВАЖНЫ ЛИ ВНУТРИВЫВОДКОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В МАССЕ ТЕЛА
РЫСЯТ (*LYNX LYNX*; FELIDAE, MAMMALIA)
ПРИ ПЕРЕХОДЕ НА МЯСНОЙ КОРМ?**

О. В. Акишина¹, А. Л. Антоневиц², С. В. Найденко²

¹ *Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К. А. Тимирязева*

Россия, 127550, Москва, Тимирязевская, 49

E-mail: akishina911@gmail.com

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

E-mail: anastasia-antonevich@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Важны ли внутривыводковые различия в массе тела рысят (*Lynx lynx*; Felidae, Mammalia) при переходе на мясной корм? – Акишина О. В., Антоневиц А. Л., Найденко С. В. – Переход с молока на твердый корм (отлучение) является одним из критически важных этапов развития детенышей. Роль различий в размере детенышей при смене типа корма неясна. Неизвестно, способствуют ли конкурентные преимущества крупных детенышей быстрой смене корма или, напротив, низкая конкурентоспособность мелких детенышей ведет к необходимости их быстрого перехода на твердый корм. Цель настоящей работы – определить, существуют ли внутривыводковые различия в скорости смены типа корма, связанные с различиями в размерах детенышей. Длительность и частоту кормлений рысят в 7 выводках евразийской рыси (16 рысят) анализировали в период их перехода от молочного кормления к мясному (49 – 106 дней жизни). Несмотря на то, что в шести из семи выводков существовали постоянные устойчивые различия в массе тела, в период смены корма более крупные рысята не отличались от мелких ни по длительности или частоте сосания молока матери, ни в длительности или частоте поедания мясного корма. Таким образом, существенных различий в характеристиках кормового поведения во время перехода на мясной корм у крупных и мелких рысят не выявлено. Внутривыводковые различия в массе тела рысят в период отлучения не влияют на скорость смены типа корма.

Ключевые слова: евразийская рысь, отлучение, смена типа корма, кормовое поведение, внутривыводковые различия, масса тела, сосание молока.

Are intralitter differences in the body weight important during weaning in lynx (*Lynx lynx*; Felidae, Mammalia)? – Akishina O. V., Antonevich A. L., and Naidenko S. V. – The transition from milk to solid food (weaning) is one of the critical stages of development of cubs. The role of differences in cubs' size during weaning is unclear. It is not known whether the high competitive abilities of bigger cubs speed up this diet change or the low competitiveness of smaller siblings leads to the increased necessity of fast transition to solid food. The aim of this study was to reveal if there were differences in the weaning rate related to the size differences of lynx cubs. The duration and frequency of feeding were analyzed in 7 Eurasian lynx litters (16 cubs) during their weaning period (49 – 106 days of life). Despite of the permanent consistent differences in body weight in 6 from 7 litters, larger cubs did not differ significantly from smaller ones by the duration or frequency of sucking or meat eating. Thus, no significant differences in the features of transition to a meat diet in large and small cubs were revealed. Intralitter differences in weight mass do not affect the weaning speed.

Key words: Eurasian lynx, weaning, diet change, feeding behavior, intralitter differences, body mass, milk suckling.

ВВЕДЕНИЕ

Смена типа корма – переход с молока на твёрдый корм (отлучение) – является одним из критически важных этапов развития детенышей, в этот период темпы роста детенышей снижаются, формируются новые формы поведения, обостряется конкуренция (Алексеева и др., 2014; Reiter et al., 1978; Martin, 1984; Lee, 1996; Curley et al., 2009). На конкурентоспособность детенышей с самого начала жизни может влиять их размер (Bautista et al., 2005; Reyes-Meza et al., 2011), который определяет в свою очередь их дальнейший рост и характеристики (Rodel, von Holst, 2009). Корреляция массы тела детеныша при рождении с массой тела в более взрослом возрасте известна для хорошо изученных в этом отношении свиней (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) (Вое, Jensen, 1995) и кроликов (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus, 1758) (Rodel et al., 2008). Вполне ожидаемо крупные крольчата больше поглощают молоко матери и лучше усваивают его (Rodel et al., 2008). Количество потребляемого твёрдого корма в период перехода от молочного к твёрдому корму также связано у поросят с массой тела: более крупные поросята поглощают больше корма (Вое, Jensen, 1995). Такая же закономерность отмечена и для щенков домашних собак (*Canis familiaris* Linnaeus, 1758) (Malm, Jensen, 1996). Однако преимущества крупных детенышей при питании молоком матери могут вести к отсрочке необходимости перехода на твёрдые корма для них, в отличие от их мелких сибсов. Взаимосвязь преимуществ в сосании молока матери с преимуществами в переходе на мясной корм исследуют редко (Вое, Jensen, 1995), а существующие данные противоречивы. Поросята, имеющие большую массу тела, занимают более продуктивные соски, именно поэтому больше времени у кормушки с твёрдым кормом при ограниченном доступе проводят мелкие поросята (Algers et al., 1990). У собак отмечали слабую отрицательную корреляцию между потреблением молока и твёрдого корма, не всегда постоянную внутри выводка (Malm, Jensen, 1996). Таким образом, различные исследователи предполагают два противоположных варианта возможной связи массы тела и скорости перехода с молока матери на твёрдый корм. В одном случае конкурентные преимущества крупных детенышей способствуют быстрой смене корма крупными детенышами. В альтернативном предположении – низкая конкурентоспособность мелких детенышей ведет к необходимости освоения ими нового типа ресурса – быстрому переходу на твёрдый корм. Обратная связь интенсивности потребления молока матери и твёрдого корма в период смены диеты может объясняться сосуществованием разных кормовых стратегий (Вое, Jensen, 1995). Преимущества крупных детенышей перед их мелкими однопометниками в поедании корма, таким образом, могут играть неоднозначную роль при переходе с одного типа корма на другой.

Процесс смены корма и сопутствующие социальные процессы у хищных млекопитающих, в частности кошачьих, изучены крайне слабо и в основном ограничиваются исследованиями последствий перехода на мясной корм (Tan, Counsilman, 1985; Martin, 1986). Котята домашней кошки пробуют твёрдый корм уже в возрасте 4 недель, а к 7 неделям обычно заканчивается переход с одного типа корма на другой. Но отдельные эпизоды сосания, которые не обязательно связаны с получе-

ВАЖНЫ ЛИ ВНУТРИВЫВОДКОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

нием молока, могут повторяться в течение еще несколько недель (Turner, Bateson, 2000). У гепарда отлучение детенышей начинается с 5 – 6-й недели жизни, когда они начинают есть мясо, но переходят на мясной корм гепарды только к 3-му месяцу жизни (Osthoff et al., 2006).

У евразийской рыси количество котят в выводке обычно 1 – 3, иногда 4, в среднем 2 – 2.4 (Найденко, 2005). Лактация продолжается примерно 90 суток, однако пробовать мясной корм котята начинают в возрасте 45 – 50 дней (Голубева, Леонова, 1986; Найденко, 2005). Таким образом, у евразийской рыси переход с кормления молоком матери на питание мясным кормом происходит постепенно, с полутора до трех месяцев жизни. С переходом на мясной корм в возрасте 3 – 4 месяцев прирост массы тела увеличивается вдвое – втрое по сравнению с периодом, когда они только пробуют мясо (Naidenko, 2006).

Остается неизвестным, влияют ли внутривыводковые различия в массе рысят в период перехода от молочного кормления к мясному на различия в длительности и частоте сосания молока матери или поедания твердого корма.

Цель настоящей работы – определить, существуют ли внутривыводковые различия в скорости смены типа корма, связанные с различиями в размерах детенышей. Прежде всего, для этого необходимо выяснить, являются ли внутривыводковые различия в массе тела рысят постоянными в период смены типа корма; затем сравнить длительность сосания и частоту подходов к соску у крупных и мелких рысят в период смены типа корма; сравнить длительность поедания мясного корма и частоту подходов к корму у крупных и мелких рысят в период смены типа корма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Условия содержания животных. Работу проводили на Научно-экспериментальной базе «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН в 2011 – 2014 гг. Самки вместе с детенышами содержались в вольерах восьмиугольной формы площадью 74 м², поросших злаками и лишенными прямостоячих деревьев и кустарников, что позволяло проводить все визуальные наблюдения за поведением рысят. Во всех вольерах и боксах находилось искусственное убежище – домик – деревянный ящик 1.8×1×0.8 м, покрытый сверху оцинкованным железом и стоящий на железном каркасе высотой около 60 см, а также конструкции из бревен и пни высотой не более 70 см, обогащавшие среду и использовавшиеся животными в играх.

Основу рациона животных составляли цельные куры. Ежедневно самка с котятами получали около 2 кг мяса, водой звери были обеспечены *ad libitum*.

Изменения массы тела детенышей. Взвешивание рысят для оценки массы тела детенышей проводили раз в неделю ($T = \pm 1$ г). Существование постоянных различий между самым крупными и самым мелкими рысятами проверяли, сравнивая попарно в каждом выводке результаты взвешиваний за рассматриваемый период наблюдений. Анализ различий в массе тела проводили, используя все данные взвешиваний рысят за период с 49 по 106 сутки онтогенеза.

Регистрация поведения животных. Наблюдения за 7 выводками (16 рысят), проводили в период их перехода от молочного кормления к мясному (49 – 106

дней жизни рысят). Для индивидуального распознавания рысят метили: выстригали небольшие участки шерсти на крупе, спине или не стригли, либо окрашивали их специальной краской для шерсти животных Nyanzol D (Greenville Colorants, L.L.C. 20, Linden Avenue East Jersey City, NJ 07305).

Для анализа характеристик поведения при сосании молока матери проводили 24-часовые видеонаблюдения за поведением выводков в вольерах. Регистрировали эпизоды кормления рысят молоком матери (частоту) и длительность кормления. Видеозапись поведения вели при помощи видеокамер с датчиками реагирования на движение, размещенными над вольерами. В темное время суток в дни записи вольеры освещались лампами по 400 Вт каждая, лампа освещала две вольеры. Видеонаблюдения проводили в сутки, предшествующие или, при невозможности, следующие после дня визуальных наблюдений за поведением животных у мясного корма.

Поведение рысят около мясного корма наблюдали раз в три дня, отмечая длительность и частоту подходов рысят к корму. Двухчасовые наблюдения с 8 до 10 ч проводили из специальных будок, установленных на опорах высотой около 2 м, на расстоянии 3 – 5 м от передней стенки вольеры.

Рысят не кормили вечером накануне, лишь утром во время наблюдения давался корм. Непосредственно перед началом наблюдения животные получали корм – одну тушку курицы на выводок, остальной корм животные получали после окончания наблюдения. В случае если взрослая самка, не подпуская детенышей, сразу съедала курицу, корм выдавали повторно.

Всего проанализировано 2448 ч кормления молоком и 178 ч наблюдений за поведением у мясного корма.

Статистическая обработка данных. Статистический анализ данных проводили, используя программу Statistica 10. В анализ вошли данные по самому крупному и самому мелкому рысенку из каждого выводка (размер выводка 2 – 3 рысенка). Процентное соотношение постоянных различий между ними определяли, сравнивая попарно в каждом выводке результаты взвешиваний за рассматриваемый период наблюдений. Для построения графика использованы усредненные значения на неделю.

Изменение продолжительности потребления молока матери и поедание твёрдого корма рассчитывали в среднем на одного котенка за наблюдение. Различия в характеристиках потребления корма проверяли, сравнивая суммарные значения каждого параметра за весь период перехода для крупных и мелких рысят из выводков попарно. В связи с несоответствием распределения исследуемых параметров критериям нормального распределения была использована непараметрическая статистика. Для оценки изменений указанных параметров использовали критерий Вилкоксона для сопряженных пар.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На протяжении рассматриваемого периода между крупными и мелкими рысятами в шести из семи выводков были постоянные различия в массе тела, которые составляли в среднем 20% (рисунки).

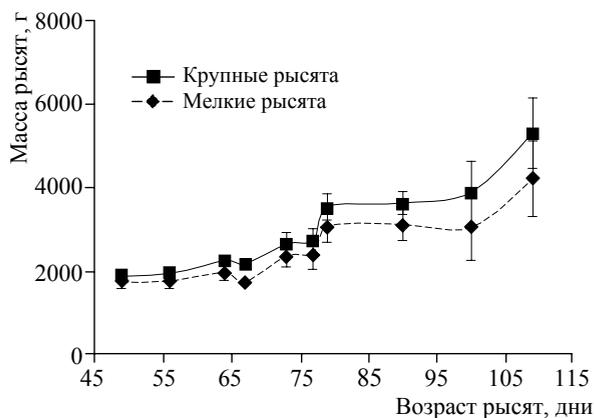
ВАЖНЫ ЛИ ВНУТРИВЫВОДКОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

В длительности потребления разных типов кормов в возрасте с 49 по 106 день различий между крупными и мелкими рысятами не было (и в сосании молока, и в поедании мясного корма: $T = 9.00$, $Z = 0.31$, $n = 6$, $p = 0.75$). В количестве эпизодов (частоте) сосания молока, так же как и в длительности, не было различий между крупными и мелкими котятками ($T = 10.00$, $Z = 0.10$, $n = 6$, $p = 0.92$), также и в частоте поедания мясного корма различий между крупными и мелкими рысятами не было ($T = 8.00$, $Z = 0.52$, $n = 6$, $p = 0.60$).

Масса тела рысят при рождении, судя по всему, может определять и дальнейшую жизненную историю детенышей, задавая стратегию развития (Антоневич и др., 2012). Можно было ожидать, что мелкие рысята, более слабые в конкуренции за сосок, сосущие молоко матери меньше время или вынужденные инициировать больше эпизодов сосания, будут вынуждены раньше переходить на мясной корм, поедая его длительное время или часто в тот период, когда их более крупные сибсы сосут молоко. Однако существования подобных стратегий в период смены типа корма у евразийских рысей не обнаружено.

Результаты, получаемые в исследовании конкурентных преимуществ одних детенышей перед другими в сосании молока матери, по-видимому, очень зависят от применяемого метода оценки. Так, у поросят связи между интенсивностью поведения, связанного с сосанием молока и количеством поедаемого в период перехода твёрдого корма, не обнаружено (Вøе, Jensen, 1995), однако при анализе разнокачественности занимаемых поросятами сосков различия получены (Algers et al., 1990). Ранее авторами было показано, что крупные относительно сибсов рысята больше сосут из наиболее предпочтительной пары сосков (Антоневич и др., 2013), а также что крупные детеныши часто едят мясной корм первыми (Иванов и др., 2010), однако на длительность и общее количество эпизодов сосания внутривыводковые различия в массе влияния не оказывают.

Большее потребление твёрдого корма крупными детенышами по сравнению с мелкими в период смены диеты у свиней связывают с тем, что более крупные поросята лучше развиты и уже более приспособлены есть твёрдый корм (Вøе, Jensen, 1995). По-видимому, в степени развитости детенышей внутривыводковых различий, значимых для поведения при смене корма, у рысей нет. У рысят различий в характере перехода на мясной корм в зависимости от размеров (крупные и мелкие



Динамика массы тела мелких и крупных рысят по средним значениям в зависимости от возраста ($n = 6$ выводков). Крупные и мелкие рысята сохраняли внутривыводковые различия на протяжении периода смены типа корма

особи) не выявлено. Возможно, подобные различия проявляются в большей степени в очередности поедания корма и предпочтениях, не имеющих значения в условиях обилия ресурсов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что в шести из семи выводов существовали постоянные устойчивые различия в массе тела, в период смены типа корма более крупные рысята существенно не отличались от мелких ни по показателям, характеризующим интенсивность сосания молока матери, ни по таковым, описывающим поедание мясного корма. Внутривыводковые различия в размерах рысят не влияют на характеристики кормового поведения при смене типа корма.

Авторы выражают искреннюю благодарность Е. А. Иванову, М. Н. Ерофеевой, Г. С. Алексеевой, Е. В. Павловой, А. А. Крылович за помощь в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-01465-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Г. С., Антонец А. Л., Ерофеева М. Н., Найдено С. В. Социальная игра в онтогенезе внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 4. С. 382 – 390.

Антонец А. Л., Ерофеева М. Н., Найдено С. В. Проявление ранней внутривыводковой агрессии евразийской рыси определяется темпами роста детенышей // Докл. РАН. 2012. Т. 447. С. 340 – 342.

Антонец А. Л., Чагаева А. А., Найдено С. В. Внутривыводковая асимметрия социальных отношений в раннем онтогенезе евразийской рыси // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 2. С. 238 – 247.

Голубева Л. Ф., Леонова О. В. Содержание, рост и развитие некоторых представителей семейства кошачьих в Новосибирском зоопарке // Содержание и разведение диких животных. Алма-Ата : Кайнар, 1986. С. 54 – 63.

Иванов Е. А., Найдено С. В., Антонец А. Л. Конкуренция за твердый корм у детенышей евразийской рыси // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран : материалы IV Всерос. науч. конф. Владикавказ : Изд-во Северо-Осетин. гос. ун-та им. К. Л. Хетагурова, 2010. С. 174 – 178.

Найдено С. В. Особенности размножения и постнатального развития евразийской рыси. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. 71 с.

Algers B., Jensen P., Steinwall L. Behaviour and weight changes at weaning and regrouping of pigs in relation to teat quality // Applied Animal Behaviour Science. 1990. Vol. 26, iss. 1 – 2. P. 143 – 155.

Bautista A., Mendoza-Degante M., Coureaud G., Martínez-Gómez M., Hudson R. Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply // Animal Behaviour. 2005. Vol. 70, iss. 5. P. 1011 – 1021.

Bøe K., Jensen P. Individual differences in suckling and solid food intake by piglets // Applied Animal Behaviour Science. 1995. Vol. 42, iss. 3. P. 183 – 192.

Curley J. P., Jordan E. R., Swaney W. T., Izraelit A., Kammel S., Champagne F. A. The meaning of weaning : influence of the weaning period on behavioral development in mice // Developmental Neuroscience. 2009. Vol. 31, iss. 4. P. 318 – 331.

ВАЖНЫ ЛИ ВНУТРИВЫВОДКОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Lee P.C. The meanings of weaning : Growth, lactation, and life history // *Evolutionary Anthropology*. 1996. Vol. 5, iss. 3. P. 87 – 98.

Malm K., Jensen P. Weaning in dogs : within- and between-litter variation in milk and solid food intake // *Applied Animal Behaviour Science*. 1996. Vol. 49, iss. 3. P. 223 – 235.

Martin P. The meaning of weaning // *Animal Behaviour*. 1984. Vol. 32, iss. 4. P. 1257 – 1259.

Martin P. An Experimental Study of Weaning in the Domestic Cat // *Behaviour*. 1986. Vol. 99, iss. 3 – 4. P. 221 – 249.

Naidenko S. V. Body mass dynamic in Eurasian lynx *Lynx lynx* kittens during lactation // *Acta Theriol.* 2006. Vol. 51, iss. 1. P. 91 – 98.

Osthoff G., Hugo A., de Wit M. The composition of cheetah (*Acinonyx jubatus*) milk // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B : Biochemistry and Molecular Biology*. 2006. Vol. 145, iss. 3 – 4. P. 265 – 269.

Reiter J., Stinson N., Le Boeuf B. Northern elephant seal development: The transition from weaning to nutritional independence // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1978. Vol. 3, iss. 4. P. 337 – 367.

Reyes-Meza V., Hudson R., Martínez-Gómez M., Nicolás L., Rödel H. G., Bautista A. Possible contribution of position in the litter huddle to long-term differences in behavioral style in the domestic rabbit // *Physiology and Behavior*. 2011. Vol. 104, iss. 5. P. 778 – 785.

Rodel H. G., Bautista A., Garcia-Torres E., Martinez-Gomez M., Hudson R. Why do heavy littermates grow better than lighter ones? A study in wild and domestic European rabbits // *Physiology and Behavior*. 2008. Vol. 95, iss. 3. P. 441 – 448.

Rodel H. G., von Holst D. Features of the early juvenile development predict competitive performance in male European rabbits // *Physiology and Behavior*. 2009. Vol. 97, iss. 3 – 4. P. 495 – 502.

Tan P. L., Counsilman J. J. The Influence of Weaning on Prey-catching Behaviour in Kittens // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1985. Vol. 70, iss. 2. P. 148 – 164.

Turner D. C., Bateson P. The domestic cat : the biology of its behaviour. Cambridge : Cambridge University Press, 2000. 288 p.

УДК 599.742.73

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ В ПЕРИОД ВЫРАЩИВАНИЯ ПОТОМСТВА У САМОК ДОМАШНЕЙ КОШКИ (*FELIS CATUS*; FELIDAE, MAMMALIA)

Г. С. Алексеева, С. В. Найденко

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: gal.ser.alekseeva@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Изменение массы тела и уровня стероидных гормонов в период выращивания потомства у самок домашней кошки (*Felis catus*; Felidae, Mammalia). – Алексеева Г. С., Найденко С. В. – Физиологическое состояние самок млекопитающих в период выращивания потомства малоизучено. Целью работы было оценить изменение уровня стероидных гормонов в период лактации и сопоставить его с изменением массы тела у самок домашней кошки. Описана динамика концентраций таких стероидных гормонов, как эстрадиол, прогестерон, тестостерон и кортизол. Обнаружена положительная корреляция между уровнями эстрадиола и тестостерона у самок в период выращивания потомства. Между динамикой уровня кортизола и массы тела у самок была показана отрицательная взаимосвязь в период лактации. Полученные результаты позволяют рассматривать конец первого месяца лактации как наиболее затратный период для организма самок домашней кошки.

Ключевые слова: стероидные гормоны, масса тела, лактация, домашняя кошка.

Changes of body weight and steroid hormones level during offspring growth in domestic cat females (*Felis catus*; Felidae, Mammalia). – Alekseeva G. S. and Naidenko S. V. – The physiological state of mammalian females during the period of offspring growth is insufficiently known. The aim of this study was to estimate changes in the steroid hormones level during lactation and to compare it with changes in the body weight of domestic cat females. The dynamics of such steroid hormones as estradiol, progesterone, testosterone and cortisol is described. A positive correlation between the estradiol and testosterone levels during the period of offspring growth was found out. A negative correlation between the dynamics of the cortisol level and body weight of females during lactation is shown. The results obtained enable us to consider the end of the first month of lactation as the period of the highest costs for the organism of domestic cat females.

Key words: steroid hormones, body mass, lactation, domestic cat.

ВВЕДЕНИЕ

Домашняя кошка – наиболее широко распространенный представитель семейства кошачьих на Земле, встречающийся и за полярным кругом, и в пустынных районах планеты. Успех домашней кошки как вида во многом определяется ее интенсивным размножением (до трёх раз в году при размере выводка до 8 котят (Liberg, 1983; Deag et al., 1987)). Особенности физиологии размножения, как и репродуктивные стратегии свободноживущих домашних кошек, неоднократно описаны в литературе. Показано, что развитие детенышей в выводке во многом зависит от его величины (Deag et al., 1987; Mendl, 1988): котята в маленьких выводках растут быстрее, чем в крупных. Детально описаны элементы молочного вскармли-

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

вания у домашних кошек, в том числе конкуренция сибсов и частота кормления (Hudson et al., 2009; Hudson, Distel, 2013). Вместе с тем физиологическое состояние самок в течение лактации и его изменения по мере взросления детенышей ранее описано не было, прослежена была лишь динамика массы тела кормящих самок (Deag et al., 1987). Динамика гормонального уровня (в первую очередь изменений уровня стероидных гормонов) была описана для домашней кошки только в период беременности (Coscannon, 1989; Swanson et al., 1995) и в ходе годового цикла (Павлова и др., 2014). Цель настоящего исследования – оценить изменение уровня стероидных гормонов у самок домашней кошки в период лактации и сопоставить их с изменением массы тела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа была проведена в 2011 – 2013 гг. на научно-экспериментальной базе (НЭБ) «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, расположенной в 50 км к северо-востоку от Москвы (56°00' с.ш., 38°22' в.д.). Средняя годовая температура воздуха на НЭБ «Черноголовка» +3.5... –4.3°C; средняя температура воздуха в июле +19°C, в январе -11°C.

Объектами исследования были 15 половозрелых самок домашней кошки (*Felis catus* Linnaeus, 1758) с выводками из колонии, существующей на базе уже около 10 лет. Самки размножались не более одного раза в году. Роды отмечали в 2011 г. 27 августа (один выводок), в 2012 г. с 19 мая по 29 июня (пять выводков), в 2013 г. с 7 мая по 24 июля (9 выводков). Размер выводков варьировал от 1 до 7 котят (1 – один выводок; 2 – три выводка, 3 – три выводка, 4 – четыре выводка, 5 – два выводка, 6 – один выводок, 7 – один выводок). В период проведения исследования животные содержались на открытом воздухе при естественном световом и температурном режиме в специальном комплексе вольер, состоящем из 20 клеток, каждая площадью 2 м² (1×2×2 м), сконструированных из сетки-рабицы, натянутой на деревянный каркас. Все клетки сообщались друг с другом через общий коридор, в который открывались двери клеток. В каждой из клеток находилось искусственное убежище для животных (деревянный домик) размером 80×50×60 см. Основу рациона животных составляло мясо кур. Шесть раз в неделю каждая самка получала 0.25 – 0.5 кг мяса. Водой животные были обеспечены *ad libitum*. После перехода котят на питание мясным кормом суточный рацион самок с выводками увеличивали примерно в 1.5 раза.

Взвешивание и взятие крови у самок проводили до ссаживания с самцами (точка X) и каждые 2 недели с момента родов (в течение суток после родов) и до окончания лактации (10 недель жизни котят). Для определения массы тела животных взвешивали с помощью электронных весов RST Sweden с точностью до 10 г. Забор крови для определения уровня стероидных гормонов (эстрадиола, прогестерона, тестостерона и кортизола) проводили из паховой вены (0.1 – 1 мл). Продолжительность временного интервала с момента отлова животного до первого взятия крови составляла не более 10 мин, что позволяет рассматривать уровень кортизола в плазме крови как базальный (Carlstead et al., 1993). Сбор образцов крови прово-

дили в утренние часы (9 – 12 часов) для минимизации суточных колебаний концентрации гормонов.

Сыворотку крови отделяли с помощью центрифугирования при 6000 об./мин на протяжении 20 мин и отбирали микропипеткой переменного объема в чистую пробирку Эппендорфа. После этого сыворотку замораживали при температуре -18°C и хранили до проведения анализа. Перед измерениями образцы размораживали. Определение уровня стероидных гормонов проводили методом иммуноферментного анализа с использованием наборов компании «Иммунотех» (Москва, Россия) для прогестерона, тестостерона и кортизола и компании «Хема-Медика» (Москва, Россия) для эстрадиола.

Оценку концентрации гормонов проводили с помощью планшетного спектрофотометра производства компании «ThermoElectron», с программным обеспечением «Multiscan Magic», измеряя оптическую плотность в ячейках планшета при длинах волн 450 и 620 нм и сравнивая ее со стандартными значениями. Измерения проводились в дубликатах с определением коэффициента вариации. При коэффициенте вариации (CV) более 10% измерения проводили повторно, при CV менее 10% принималось среднее значение концентрации гормонов для дальнейшего анализа. Межпланшетные коэффициенты вариации составили: для эстрадиола с концентрацией образца 0.82 нг/мл – 13.2% ($n = 15$), для прогестерона с концентрацией образца 3.1 нг/мл – 14.9% ($n = 14$), для тестостерона с концентрацией образца 2.9 нг/мл – 21.4 % ($n = 15$), для кортизола с концентрацией образца 200 нг/мл – 27.3% ($n = 21$) (n – количество использованных планшетов). Средний коэффициент вариации парных образцов (внутрипланшетный) составил для эстрадиола $2.03 \pm 0.14\%$ ($n = 210$), прогестерона – $2.57 \pm 0.17\%$ ($n = 208$), тестостерона – $1.81 \pm 0.11\%$ ($n = 202$), кортизола – $2.59 \pm 0.16\%$ ($n = 219$) (n – количество измеренных образцов).

Статистический анализ полученных данных проводили в программе Statistica 8.0. Данные на диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($M \pm SE$). При определении динамики массы тела и уровня стероидных гормонов у самок использовали критерий Фридмана (Friedman ANOVA). Для выявления связи между концентрациями стероидных гормонов и массой тела самок применяли корреляцию Спирмана (Spearman rank order correlations).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрации эстрадиола и тестостерона у самок снижались к моменту родов более чем в 4 раза по сравнению с периодом эструса (точка X) (с 1.22 ± 0.53 до 0.28 ± 0.09 нг/мл для эстрадиола и с 1.25 ± 0.62 до 0.28 ± 0.05 нг/мл для тестостерона) и затем постепенно увеличивались по мере взросления детенышей (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 20.39 - 23.23$, $p < 0.05$) (рис. 1). При этом уровни этих половых стероидных гормонов сильно коррелировали между собой на всем протяжении исследуемого периода (коэффициент корреляции Спирмана: $N = 7$, $R = 0.93$, $p < 0.05$). Концентрация прогестерона у самок достоверно не изменялась в период выращивания потомства (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 7.71$, ns) (см. рис. 1).

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

Уровень кортизола у самок к моменту родов снижался почти в 2 раза (с 242.79 ± 59.91 до 129.11 ± 27.62 нг/мл), после чего возрастал, достигая максимума значений к 4-м неделям лактации (292.26 ± 57.35 нг/мл), и затем постепенно уменьшался до 8 недель лактации (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 12.70$, $p < 0.05$) (рис. 2).

Масса тела самок достоверно изменялась в период выращивания потомства (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 29.78$, $p < 0.05$) (см. рис. 2). После родов самки весили в среднем на 429 ± 69 г больше, чем перед спариваниями с самцами весной (в точке X). В течение четырёх недель лактации масса самок снижалась, а затем начинала восстанавливаться. При этом наибольшая потеря массы происходила в первые 2 недели лактации (285 ± 74 г).

Между динамикой уровня кортизола и массы тела у самок была обнаружена отрицательная взаимосвязь (коэффициент корреляции Спирмана: $N = 7$, $R = -0.75$, $p = 0.05$) (см. рис. 2). Причем наиболее сильно данная взаимосвязь проявлялась в течение первых 6 недель лактации (коэффициент корреляции Спирмана: $N = 7$, $R = -0.90$, $p = 0.04$).

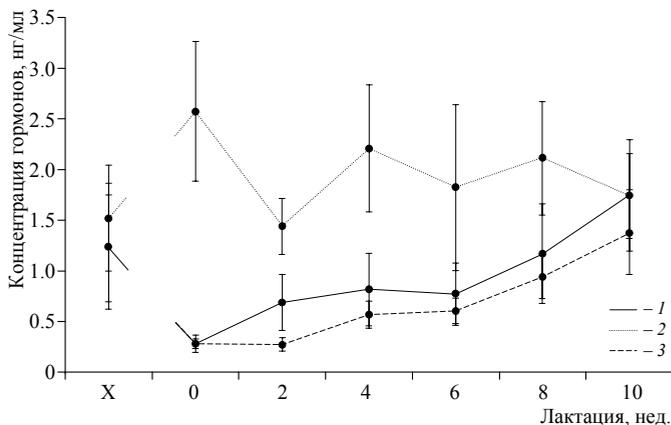


Рис. 1. Динамика уровня половых стероидных гормонов в период выращивания потомства у самок домашней кошки: 1 – эстрадиол, 2 – прогестерон, 3 – тестостерон

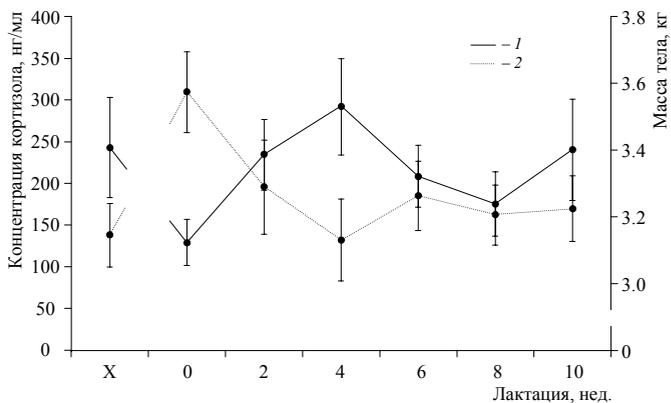


Рис. 2. Динамика уровня кортизола и массы тела в период выращивания потомства у самок домашней кошки: 1 – кортизол, 2 – масса тела

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение уровня стероидных гормонов у самок млекопитающих рассматривается в основном в период беременности и родов (Крученкова, 2009; Levy,

Fleming, 2006), особое внимание уделяется эстроген-прогестероновому сдвигу перед родами (Moltz et al., 1970; Numan, Insel, 2003). Тем не менее, изменение уровня стероидных гормонов в период лактации, в том числе и у домашних кошек, остается практически неисследованным. В настоящей работе мы не проводили серийных заборов крови в период беременности, что не позволяет отследить эстроген-прогестероновый сдвиг, в том числе увеличение уровня эстрадиола к родам. Существенное снижение его уровня по сравнению с точкой *X* перед началом спариваний объясняется тем, что в последнем случае самки были в состоянии эструса. Эстрадиол обычно рассматривается как гормон, позитивно коррелирующий с проявлением материнского поведения у млекопитающих (Bridges, 1984; Shipka, Ford, 1991). Однако его временная динамика у домашней кошки не подтверждает подобный тезис: по мере взросления котят и уменьшения интенсивности материнского поведения у домашней кошки (Алексеева, Найденко, 2014), как и у других кошачьих (Чагаева, Найденко, 2012), уровень эстрадиола у самок постепенно возрастает. По-видимому, это связано в первую очередь с вступлением самок в следующий цикл размножения, наступлением эструса и увеличением среднего уровня эстрадиола у самок. Причем по мере взросления котят доля самок, приходящих в охоту, увеличивается, что отражается и на среднем уровне эстрадиола.

Средний уровень прогестерона у самок не меняется достоверно в период лактации и составляет 1.5 – 2.5 нг/мл. Для рода рысей (*Lynx Cerr*, 1792) крайне высокий уровень прогестерона у самок в период лактации и продолжительная активность жёлтых тел после родов рассматриваются как механизм, препятствующий наступлению последующего эструса и определяющий размножение рысей один раз в год (Goritz et al., 2009; Dehnhard et al., 2010). Для домашней кошки характерно неоднократное размножение самок в течение года, и уже сразу после родов уровень прогестерона поддерживается на достаточно низком уровне, не препятствуя наступлению очередного эструса уже через 15 – 20 суток после родов.

Уровень тестостерона у самок сразу после родов был минимальным для всего периода лактации. Тестостерон известен как гормон, оказывающий ингибирующее действие на проявление родительского поведения у самцов целого ряда млекопитающих (Громов, Вознесенская, 2009, 2010; Wingfield et al., 1990; Clark, Galef, 2000), вместе с тем его влияние на материнское поведение самок слабо изучено. Существуют лишь единичные работы по изучению взаимосвязи уровня тестостерона в период беременности и материнского поведения млекопитающих (Fuller et al., 1970; Bridges, Russel, 1981), в том числе и для кошачьих (Чагаева, 2012). В последнем исследовании было показано, что уровень тестостерона в сыворотке крови самок рысей в 15 дней беременности отрицательно коррелировал с интенсивностью материнского поведения в первый месяц лактации. Для домашней кошки рассмотрение изменений индивидуального уровня тестостерона и особенностей материнского поведения самок лишь предстоит, однако в период лактации по мере взросления детенышей уровень тестостерона у самок постепенно увеличивался (в 10 недель лактации был в 6 раз выше, чем после родов). В норме по мере роста детенышей у кошачьих интенсивность материнского поведения постепенно снижается (Чагаева, Найденко, 2012), соответственно увеличение уровня тестостерона

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

у самок, по-видимому, сопровождается снижением интенсивности материнского поведения.

Отдельного упоминания заслуживают сходные динамики уровней тестостерона и эстрадиола в период лактации. Столь высокая корреляция, вероятно, объясняется тем, что в процессе синтеза эстрадиола тестостерон является его последним предшественником. Кроме того, тестостерон может образовываться и в результате метаболизма эстрадиола (Розен, 1994). Это, вероятно, может приводить к скоррелированности изменений уровней этих двух стероидных гормонов в течение лактации у самок домашней кошки.

Уровень кортизола в плазме крови лактирующих самок изменялся достоверно и коррелировал с изменением массы тела. Максимальным уровень кортизола был в 4 недели лактации, а затем постепенно снижался. Масса самок была минимальной в период лактации также в этот период. Изменения массы тела могут рассматриваться как показатели энергетических потерь и уровня метаболизма (Speakman, 2001). Действительно, для домашней кошки показано существенное снижение массы тела к концу 4-й недели лактации, когда потребности молодняка в материнском молоке максимальны (Ofstedal, 1981) и детеныши лишь начинают пробовать твердый корм. Уже к концу 6-й недели котята активно поедают мясной корм, снижая тем самым нагрузку на самку, что находит отражение в изменении как массы тела самки, так и в уровне глюкокортикоидов у нее. Концентрация глюкокортикоидов часто рассматривается как показатель стресса у животных (Mcewen, Wingfield, 2003; Romero et al., 2009; Nau et al., 2010; Romero, 2012). Кроме того, изменения в уровне глюкокортикоидов отмечаются при увеличении нагрузок на организм и необходимости мобилизации внутренних ресурсов (Barcellos et al., 2010). Уровень глюкокортикоидов служит хорошим показателем интенсивности обмена в организме (Nau et al., 2010; Rivers et al., 2012). Резкое увеличение нагрузки на организм самки к концу 4-й недели лактации по мере взросления детенышей и увеличения их потребности в корме приводит к интенсификации обменных процессов у самки и увеличению уровня глюкокортикоидов. С момента перехода котят на мясной корм организм самки начинает постепенно восстанавливаться (снижается уровень глюкокортикоидов и увеличивается масса тела).

Таким образом, изменения уровня стероидных гормонов и массы тела позволяют рассматривать конец первого месяца лактации как наиболее затратный период для организма самок домашней кошки. Насколько сильно величина этих нагрузок связана с размером выводка и материнским вкладом самок, остается пока неясным.

Авторы выражают благодарность М. Н. Ерофеевой, Е. В. Павловой, Ю. А. Лощагиной, А. Л. Антоневиц и Е. А. Иванову за помощь в сборе материала и обсуждение работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-01465).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Г. С., Найденко С. В. Взаимосвязь уровня стероидных гормонов и интенсивности материнского поведения у домашней кошки (*Felis catus*) // Поведение и поведенче-

ская экология млекопитающих : материалы 3-й науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. С. 4.

Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*) // Докл. РАН. 2009. Т. 427, № 1. С. 129 – 131.

Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) // Докл. РАН. 2010. Т. 431, № 1. С. 139 – 141.

Крученкова Е. П. Гормональные и нейробиологические механизмы материнского поведения // Материнское поведение млекопитающих. М. : КРАСАНД, 2009. С. 27 – 42.

Павлова Е. В., Потапшикова Е. В., Сивуха А. С., Ерофеева М. Н., Рожнов В. В., Найденко С. В. Анализ динамики глюкокортикоидов у домашней кошки (*Felis catus*) на фоне сезонной эндокринной активности гонад // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 12. С. 1445 – 1453.

Розен В. Б. Основы эндокринологии. М. : Изд-во МГУ, 1994. 384 с.

Чагаева А. А. Особенности внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx* L.) в период раннего постнатального онтогенеза : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 24 с.

Чагаева А. А., Найденко С. В. Материнское поведение евразийской рыси в период раннего постнатального онтогенеза детенышей // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 1. С. 54 – 60.

Barcellos L. J. G., Marquese A., Trapp M., Quevedo R. M., Ferreira D. The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundiá *Rhamdia quelen* // Aquaculture. 2010. Vol. 300. P. 231 – 236.

Bridges R. S. A quantitative analysis of the roles of dosage, sequence, and duration of estradiol and progesterone exposure in the regulation of maternal behavior in the rat // Endocrinology. 1984. Vol. 114, № 3. P. 930 – 940.

Bridges R. S., Russel D. W. Steroidal interactions in the regulation of maternal behaviour in virgin female rats: effects of testosterone, dihydrotestosterone, oestradiol, progesterone and the aromatase inhibitor, 1,4,6-androstatriene-3,17-dione // J. Endocrinology. 1981. Vol. 90, № 1. P. 31 – 40.

Carlstead K., Brown J. L., Strawn W. Behavioral and physiological correlates of stress in laboratory cats // Appl. Anim. Behav. Sci. 1993. Vol. 38. P. 143 – 158.

Clark M. M., Galef B. G. Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting // Anim. Behav. 2000. Vol. 59. P. 801 – 806.

Concannon P. W. Induction of fertile oestrus in anoestrous dogs by constant infusion of GnRH agonist // J. Reprod Fertil Suppl. 1989. Vol. 39. P. 149 – 160.

Deag J. M., Lawrence C. E., Manning A. The consequences of differences in litter size for the nursing cat and her kittens // J. Zool. 1987. Vol. 213. P. 153 – 179.

Dehnhard M., Fanson K., Frank A., Naidenko S. V., Vargas A., Jewgenow K. Comparative metabolism of gestagens and estrogens in the four lynx species, the Eurasian (*Lynx lynx*), the Iberian (*L. pardinus*), the Canada lynx (*L. canadensis*) and the bobcat (*L. rufus*) // Gen. and Comp. Endocrinol. 2010. Vol. 167. P. 287 – 296.

Fuller G. B., Zarrow M. X., Anderson C. O., Denenberg V. H. Testosterone propionate during gestation in the rabbit : effect on subsequent maternal behavior // J. Reprod. Fert. 1970. Vol. 23. P. 285 – 290.

Goritz F., Dehnhard M., Hildebrandt T. B., Naidenko S. V., Vargas A., Martinez F., Lopez-Bao J. V., Palomares F., Jewgenow K. Non cat-like ovarian cycle in the Eurasian and the Iberian lynx : ultrasonographical and endocrinological analysis // Reprod. Dom. Animals. 2009. Vol. 44, № 2. P. 87 – 91.

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

- Hau M., Ricklefs R. E., Wikelski M., Lee K. A., Brawn J. D.* Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds // *Proc. Biol. Sci.* 2010. Vol. 277. P. 3203 – 3212.
- Hudson R., Distel H.* Fighting by kittens and piglets during suckling : What does it mean? // *Ethology*. 2013. Vol. 119. P. 353 – 359.
- Hudson R., Raihani G., Gonzalez D., Bautista A., Distel H.* Nipple preferences and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality // *Dev. Psychobiol.* 2009. Vol. 51. P. 322 – 332.
- Levy F., Fleming A. S.* The neurobiology of maternal behavior in mammals // *The development of social engagement : neurobiological perspectives* / eds. P. J. Marshall, N. A. Fox. Oxford : Oxford University Press, 2006. P. 197 – 244.
- Liberg O.* Courtship behavior and sexual selection of the domestic cat // *Appl. Anim. Ethol.* 1983. Vol. 10. P. 117 – 132.
- Mcewen B. S., Wingfield J. C.* The concept of allostasis in biology and biomedicine // *Hormones and Behavior*. 2003. Vol. 43. P. 2 – 15.
- Mendl M.* The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents) // *J. Zool.* 1988. Vol. 215. P. 15 – 34.
- Moltz H., Lubin M., Leon M., Numan M.* Hormonal induction of maternal behavior in ovariectomized nulliparous rat // *Physiol. and Behav.* 1970. Vol. 5. P. 1373 – 1377.
- Numan M., Insel T. R.* The neurobiology of parental behavior. New York : Springer-Verlag, 2003. 418 p.
- Oftedal O. T.* Milk, proteins and energy intakes of suckling mammalian young: a comparative study : Ph. D. Thesis / Cornell University, Ithaca. New York, 1981. 137 p.
- Rivers J. W., Liebl A. L., Owen J. C., Martin L. B., Betts M. G.* Baseline corticosterone is positively related to juvenile survival in a migrant passerine bird // *Funct. Ecol.* 2012. Vol. 26. P. 1127 – 1134.
- Romero L. M.* Using the reactive scope model to understand why stress physiology predicts survival during starvation in Galapagos marine iguanas // *Gen. and Comp. Endocrinol.* 2012. Vol. 176. P. 296 – 299.
- Romero L. M., Dickens M. J., Cyr N. E.* The Reactive Scope Model – a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress // *Horm. and Behave.* 2009. Vol. 55. P. 375 – 389.
- Shipka M. P., Ford S. P.* Relationship of circulating oestrogen and progesterone concentrations during later pregnancy and the onset phase of maternal behaviour in the ewe // *App. Anim. Behav. Sci.* 1991. Vol. 31. P. 91 – 99.
- Speakman J. R.* Body composition analysis of animals : a handbook of non-destructive methods. Cambridge : Cambridge University Press, 2001. 242 p.
- Swanson W. F., Roth T. L., Brown J. L., Wildt D. E.* Relationship of circulating steroid hormones, luteal luteinizing hormone receptor and progesterone concentration, and embryonic mortality during early embryogenesis in the domestic cat // *Biol. of Reproduction*. 1995. Vol. 53, № 5. P. 1022 – 1029.
- Wingfield J. C., Hegner R. E., Dufty A. M., Ball G. F.* The «challenge hypothesis» : theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // *Amer. Nat.* 1990. Vol. 136. P. 829 – 846.

УДК 591.553:574.472

**СИМБИОНТЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С МОРСКИМИ ЗВЕЗДАМИ
CULCITA NOVAEGUINEAE (ASTEROIDEA: OREASTERIDAE)
В ЗАЛИВЕ НЯЧАНГ (ВЬЕТНАМ)**

Т. И. Антохина

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: tanya@sai.msu.ru*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Симбионты, ассоциированные с морскими звездами *Culcita novaeguineae* (Asteroidea: Oreasteridae) в заливе Нячанг (Вьетнам). – Антохина Т. И. – В ходе исследований в заливе Нячанг (Вьетнам) на морских звездах *Culcita novaeguineae* обнаружено 9 видов облигатных симбионтов: 3 вида полихет (*Asterophilia culcitae*, *Hololepidella laingensis*, *Hololepidella millari*), 1 вид брюхоногих моллюсков (*Stilifer variabilis*), 3 вида копепод (*Astroxyne culcitae*, *Stellicola oreastriphilus*, *Stellicola parvulipes*) и 1 вид рыб (*Carapus mourlani*). Два вида (полихеты *H. laingensis* и моллюски *S. variabilis*) впервые отмечены в качестве симбионтов морских звезд. Шесть видов симбионтов (*H. laingensis*, *H. millari*, *S. variabilis*, *A. culcitae*, *S. oreastriphilus* и *S. parvulipes*) впервые выявлены для прибрежных вод Вьетнама. Экстенсивность заселения *C. novaeguineae* составила 100%, интенсивность – 74.2 особи на хозяине.

Ключевые слова: симбиотические ассоциации, Asteroidea, *Hololepidella*, *Zenopontonia soror*, *Stilifer variabilis*.

Symbionts associated with the sea star *Culcita novaeguineae* (Asteroidea: Oreasteridae) in the bay of Nha Trang, Vietnam. – Antokhina T. I. – In the course of our studies in the Bay of Nha Trang, Vietnam, on the sea star *Culcita novaeguineae*, nine species of symbionts were found: 3 polychaete species (*Asterophilia culcitae*, *Hololepidella laingensis*, *Hololepidella millari*), 1 gastropod species (*Stilifer variabilis*), 3 copepod species (*Astroxyne culcitae*, *Stellicola oreastriphilus*, *Stellicola parvulipes*), 1 shrimp species (*Zenopontonia soror*), and 1 fish species (*Carapus mourlani*). Two species (the polychaete *H. laingensis* and the gastropod *S. variabilis*) were recorded as symbionts of sea stars for the first time. Six symbionts species (*H. laingensis*, *H. millari*, *S. variabilis*, *A. culcitae*, *S. oreastriphilus*, and *S. parvulipes*) are new for the coastal waters of Vietnam. Of all the *C. novaeguineae* examined, 100% were infested, with an average number of symbionts per host being 74.2.

Key words: symbiotic assemblage, Asteroidea, *Hololepidella*, *Zenopontonia soror*, *Stilifer variabilis*.

ВВЕДЕНИЕ

Морские звезды, как и другие иглокожие, часто заселяются симбиотическими животными из различных таксономических групп, от простейших до рыб. В настоящее время неплохо исследована фауна симбионтов морских звезд Северо-Восточной Атлантики (Barel, Kramers, 1977), обобщены сведения о заболеваниях иглокожих из различных частей Мирового океана (Jangoux, 1990). Также существуют разрозненные публикации с описанием видов облигатных симбионтов тропической Индо-Вост. Пацифики (см. например: Pettibone, 1969; Bruce, 1982; Waren,

СИМБИОНТЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С МОРСКИМИ ЗВЕЗДАМИ

1983). В то же время сведения о симбионтах морских звезд побережья Вьетнама ограничиваются сообщением о находке нового вида полихет на морских звездах (Britayev, Fauchald, 2005). Особый интерес представляет комплекс симбионтов, ассоциированных с *Clucita novaeguineae* Müller et Troschel, 1842. Это обычные на мелководьях Тихого и Индийского океанов морские звезды, которые являются хищниками и питаются, в том числе, живыми тканями мадрепоровых кораллов (Glynn, Krupp, 1986). В ряде таксономических статей *C. novaeguineae* упоминается в качестве хозяина некоторых видов симбионтов. Однако нами не встречено работ, посвященных обзору симбионтов, ассоциированных с *C. novaeguineae*. Целью данной работы было изучение таксономического состава и некоторых аспектов биологии (специфичность, локализация на хозяине, размерная и половая структура популяций, экстенсивность и интенсивность заселения хозяев) облигатных симбионтов, ассоциированных с морскими звездами *C. novaeguineae* в заливе Нячанг (Вьетнам).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал включал 173 экз. морских звезд *C. novaeguineae* и 8288 экз. симбионтов. Морские звезды и симбионты были собраны у островов Мьеу, Там, Мот и Мун в заливе Нячанг (Южно-Китайское море, Вьетнам) в апреле – мае 2004 и 2006 гг. (рис. 1, табл. 1). Морских звезд собирали с помощью легкого водолазного снаряжения на глубинах 2 – 35 м. Для предотвращения потери симбионтов морских звезд под водой помещали в пластиковые пакеты и транспортировали на по-

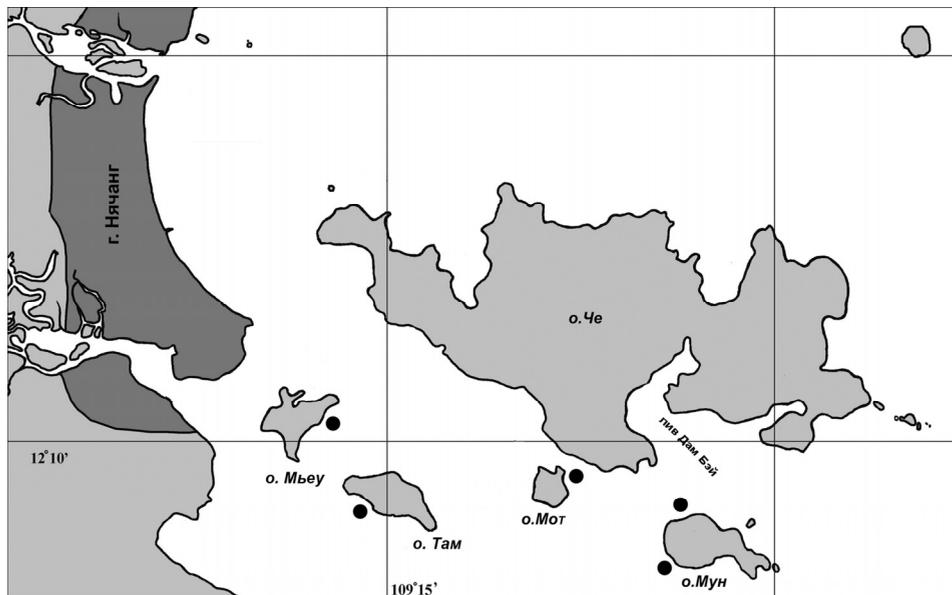


Рис. 1. Карта залива Нячанг. Места сбора материала отмечены точками

верхность. При сборе под водой проводили наблюдения за локализацией, прижизненной окраской и перемещениями симбионтов по поверхности хозяев. На борту катера у всех звезд измеряли радиус, затем тщательно осматривали, собирали с поверхности симбионтов и делали смывы с помощью спиртового раствора слабой концентрации. Смыв отфильтровывали через сито с ячейей 35 мкм. Затем звезд вскрывали, что позволило собрать рыб, обитающих в полости тела хозяев. Собранный материал (кроме рыб) фиксировали 70°-ным этиловым спиртом. Рыб *C. mourlani* фиксировали 10%-ным формалином, после чего переводили в 70°-ный этиловый спирт. Дальнейшая обработка материала включала определение видов симбионтов и морских звезд, подсчет количества симбионтов и измерения их морфометрических параметров. У креветок был определен пол, все особи с *appendix masculine* (придаток на второй паре плеопод) рассматривались как самцы, без *appendix masculina* – как самки. Статистическая обработка данных произведена с помощью программы Excel.

Таблица 1

Число симбионтов морских звезд *C. novaeguineae* (*C.n.*), собранных в 2004 и 2006 гг.

N	Вид симбионта	Группа	2004 г. (66 экз. <i>C.n.</i>)	2006 г. (107 экз. <i>C.n.</i>)	Всего (173 экз. <i>C.n.</i>)
1	<i>Asterophilia culcitae</i>	Polychaeta	8	10	18
2	<i>Hololepidella laingensis</i>		60	105	165
3	<i>Hololepidella millari</i>		11	34	45
4	<i>Stilifer variabilis</i>	Gastropoda	2	37	39
5	<i>Astroxyne culcitae</i>	Copepoda	–	1718	1718
6	<i>Stellicola oreastriphilus</i>		–	3241	3241
7	<i>Stellicola parvulipes</i>		–	2514	2514
8	<i>Zenopontonia soror</i>	Decapoda	226	257	483
9	<i>Carapus mourlani</i>	Pisces	27	38	65

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего 9 видов облигатных симбионтов было обнаружено в ассоциации с морскими звездами *C. novaeguineae*: 3 вида полихет *Asterophilia culcitae* Britayev et Fauchald, 2005, *Hololepidella laingensis* Britayev, Doignon et Eeckhaut, 1999, *Hololepidella millari* Britayev, Doignon et Eeckhaut, 1999 (Polynoidae), 1 вид моллюсков *Stilifer variabilis* Boettger, 1893 (Eulimidae), 3 вида копепод *Astroxyne culcitae* Humes, 1971 (Stellicomitidae), *Stellicola oreastriphilus* Kossmann 1877, *Stellicola parvulipes* Humes 1976 (Lichomolgidae), 1 вид креветок *Zenopontonia soror* (Nobili, 1914) (Palaemonidae) и 1 вид рыб *Carapus mourlani* (Petit, 1934) (Carapidae). Полихеты *A. culcitae*, копеподы *A. culcitae*, *S. oreastriphilus*, *S. parvulipes*, креветки *Z. soror* и рыбы *C. mourlani* были известны ранее как симбионты *C. novaeguineae* (Bruce, 1982; Humes, 1986; Jangoux, 1990; Martin, Britayev, 1998). Три вида (полихеты *H. millari*, *H. laingensis* и моллюски *S. variabilis*) впервые отмечены в качестве симбионтов *C. novaeguineae*, а 2 последних – впервые в качестве симбионтов морских звезд. По литературным данным, на *C. novaeguineae* известны ещё 3 вида симбионтов – *Asterophilia carlae* Hanley, 1989, *Zenopontonia noverca* (Kemp, 1922) и

Encheliophis gracilis (Bleeker, 1856), однако в заливе Нячанг они не были найдены (Bruce, 1982; Jangoux, 1990; Martin, Britayev, 1998). Таким образом, по нашим и литературным данным, на морских звездах *C. novaeguineae* всего зарегистрировано 12 видов облигатных симбионтов. Шесть видов симбионтов (*H. laingensis*, *H. millari*, *S. variabilis*, *A. culcitae*, *S. oreastriphilus*, *S. parvulipes*) впервые отмечено для прибрежных вод Вьетнама.

Моллюски *S. variabilis* и копеподы *A. culcitae* и *S. parvulipes* являются специализированными симбионтами *C. novaeguineae*. Копеподы *S. oreastriphilus* и креветки *Z. sorori* встречаются на нескольких видах морских звезд. Для четырёх видов симбионтов также известны хозяева из других групп беспозвоночных животных. Полихеты *A. culcitae*, *H. laingensis* и *H. millari* были обнаружены ранее на морских лилиях (Britayev et al., 1999; Britayev, Fauchald, 2005), а рыбы *C. mourlani* – в полости тел голотурий (Marclé, Olney, 1990).

С точки зрения пространственных взаимоотношений с хозяином симбионтов можно разделить на 2 группы – экто- и эндосимбионты. Эктосимбионты встречались на оральной и аборальной поверхности, в амбулакральных бороздках, либо (в случае с моллюсками) внутри галл, формируемых в стенке тела хозяина. Локализация полихет на оральной поверхности и в амбулакральных бороздках морских звезд описана для многих видов, обитающих на морских звездах, – *Oxydromus angustifrons* (Grube, 1878), *Acholoe squamosa* (Delle Chiaje, 1827), *Arctonoe vittata*, *Oxydromus flexuosus* (Delle Chiaje, 1827) и др. (Бритаев и др., 1989; Jones, 1964; Barel, Kramers, 1977). Некоторые виды симбиотических полихет также оказались приспособлены к постоянному (*H. millari*) или временному (*H. laingensis*, *A. culcitae*) обитанию в амбулакральных бороздках морских звезд. В этих зонах симбионты в лучшей степени защищены от хищников. Кроме того, облегчен доступ к добыче морской звезды, что используют некоторые полихеты и, возможно, креветки, употребляющие пищу хозяина (Бритаев и др., 1989; Jones, 1964; Freeman et al., 1998). Как и остальные виды рода, моллюски *Stilifer variabilis* образуют галлы в стенке тела морских звезд-хозяев (Waren, 1983). При этом они могут поселяться как на оральной, так и на аборальной стороне своих хозяев. Формирование галл позволяет минимизировать влияние хищников и других негативных воздействий, пока жив хозяин. Большинство видов копепод, обитающих на морских звездах, поселяются на поверхности хозяев (Humes, 1986). При этом они способны временно прикрепляться к хозяину, используя для этого ротовой аппарат сосущего или грызущего типа. Известно, что один вид копепод – *Astroxyenus culcitae* обитает на дне амбулакральных желобков хозяина *C. novaeguineae* (Humes, 1986). Рыбы *C. mourlani* были обнаружены только в целомической полости морских звезд-хозяев. Морфология симбиотических рыб (удлиненное тело, плотные слизистые покровы и др.) свидетельствует о приспособленности к эндосимбиотическому образу жизни, что характерно для всех карапид (Jangoux, 1990; Marclé, Olney, 1990).

Среди эктосимбионтов *C. novaeguineae* можно наблюдать широкий спектр проявления покровительственной окраски – от видов, полностью её лишенных, до видов с явно выраженной пигментацией, имитирующей окраску хозяина. Степень развития покровительственной окраски зависит от локализации симбионта. Чем в

более открытых местах находятся симбионты, тем лучше выражена их адаптивная окраска для защиты от хищников, ориентирующихся на визуальные стимулы. Наиболее ярко покровительственная окраска проявляется у взрослых самок креветок *Z. soror*. Подобная окраска характерна для большинства симбиотических креветок подсемейства Pontoniinae. При этом самцы и молодые самки *Z. soror* – прозрачные, самки приобретают покровительственную окраску, соответствующую окраске хозяина по мере роста. Активно перемещающимся по поверхности морских звезд полихетам *A. culcitae* и *H. laingensis* также свойственна покровительственная окраска. Полихеты *H. millari* обитают исключительно в амбулакральных бороздках морских звезд и лишены пигментации. У вбуравливающих брюхоногих моллюсков *S. variabilis* раковины прозрачные, а тело с оранжево-красной пигментацией. Покровы рыб *C. mourlani*, обитающих в целомической полости морских звезд, полупрозрачные со слабой звездчатой пигментацией.

Помимо покровительственной окраски для одного вида – полихет *Asterophilia culcitae* – характерна мимикрия. Как и защитная окраска, мимикрия свойственна многим облигатным симбиотическим видам. Так, например, бугорки на элитрах полихеты *Gastrolepidia clavigera* имитируют папиллы голотурий, с приклеенными к ним песчинками (Britayev, Zamyshliak, 1996).

Интересные результаты удалось получить, исследуя размерно-половую структуру популяции креветок *Z. soror*. Этот вид обитает на морских звездах небольшими группами до 10 – 12 особей на хозяина. При этом у креветок явно выражен половой диморфизм: самцы мелкие и прозрачные, половозрелые самки крупные с покровительственной окраской. Соотношение полов в популяции практически равно, т.е. количество самцов равно количеству самок. Однако с увеличением размеров особей относительная численность самцов и самок изменяется: в мелких размерных группах преобладают самцы, в крупных – половозрелые самки (рис. 2).

Можно предложить две гипотезы, объясняющие такую картину.

1. Имеет место протерандрический гермофродитизм, описанный для некоторых

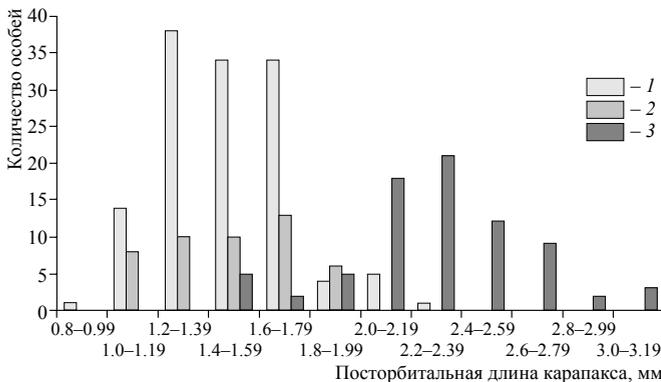


Рис. 2. Размерная структура популяции креветок *Zenopontonia soror* ($n = 255$): 1 – самцы, $n = 131$; 2 – неполовозрелые самки, $n = 47$; 3 – половозрелые самки, $n = 77$

видов креветок – альфеид *Athanas* (Nakashima, 1987; Gherardi, Calloni, 1993) и гипполирид *Lysmata* (Bauer, 2006) и др.

2. Продолжительность жизни самцов меньше, чем самок, это генетически детерминировано.

Первая гипотеза выглядит менее вероятной, поскольку: а) у половозрелых самок не обнаружено мужских

СИМБИОНТЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С МОРСКИМИ ЗВЕЗДАМИ

половых признаков (appendix masculine); б) в одних и тех же размерно-возрастных группах присутствуют и самки, и самцы. Также смена пола не известна у креветок подсем. Pontoniinae. Однако версия о гермафродитизме требует проведения дополнительных исследований. По личному сообщению И. Н. Марина, гермафродитизм у понтонин встречается у креветок рода *Jocaste*, обитающих на кораллах *Acropora*.

Экстенсивность заселения морских звезд составила 100%. В среднем на хозяине встречалось 74.2 особи симбионта (от 4 до 649 экз. на одной морской звезде). Максимальная экстенсивность заселения *C. novaeguineae* выявлена у копеподы *S. oreastriphilus*, минимальная – у полихеты *A. culcitae*. Максимальная интенсивность заселения отмечена также для *S. oreastriphilus*, а минимальная – для рыб *C. mourlani*, которые встречались всегда одиночно (табл. 2). Полихеты *A. culcitae* и *H. millari* встречались

одиночно или парами, *H. laingensis* – до 7 особей на хозяине, моллюски *Stilifer variabilis* – до 5 особей, креветки *Zenopontonia soror* – до 12 экземпляров на хозяине. Равномерное распределение *C. mourlani* по хозяевам – строго по 1 особ./хоз., свидетельствует о внутривидовой конкуренции,

Таблица 2
Экстенсивность и интенсивность заселения морских звезд *Culcita novaeguineae*

	Вид симбионта	Экстенсивность, %	Интенсивность, особей/хозяин
1	<i>Stellicola oreastriphilus</i>	98.9	34.3
2	<i>Stellicola parvulipes</i>	95.5	28.8
3	<i>Astroxyne culcitae</i>	55.7	31.1
4	<i>Zenopontonia soror</i>	75.7	3.2
5	<i>Hololepidella laingensis</i>	53.3	1.8
6	<i>Carapus mourlani</i>	24.3	1
7	<i>Hololepidella millari</i>	25.2	1.3
8	<i>Stilifer variabilis</i>	18.2	1.6
9	<i>Asterophila culcitae</i>	7.5	1.25

что также подтверждается нашими находками конспецифичных особей в желудках некоторых карапусов из *C. novaeguineae*. Случаи каннибализма у карапид, в частности *C. mourlani*, были описаны и ранее (Meyer-Rochow, 1979; Smith et al., 1981).

Характер взаимоотношений симбионтов и их хозяев не совсем ясен. Однако известно, что все виды брюхоногих моллюсков рода *Stilifer* (сем. Eulimidae) являются паразитами морских звезд (Waren, 1983). Погружая свой хобот в полости тела морских звезд, моллюски питаются клетками-целоомцитами. Несмотря на то, что о воздействии эулимид на хозяев известно не очень много, для многих видов показано, что характер влияния симбионтов явно негативен. Так, например, некоторые виды, ассоциированные с иглокожими, могут приводить к бесплодию своих хозяев, другие же в какой-то степени влияют на размеры хозяев (*Thyca* spp.) (Waren, 1983). Информации о взаимоотношениях между морскими звездами и симбиотическими копеподами крайне мало. Установлено, что ряд видов являются паразитами (Jangoux, 1990). Так, *Asterocheres liljeborgi* Boeck, 1859 питается покровами морской звезды *Henricia sanguinolenta* (O. F. Müller, 1776) при помощи сифоновидного ротового аппарата. Копеподы *Scottomyzon gibberum* (T. & A. Scott, 1894) преимущественно живут в скоплении педицеллярий *Asterias rubens* Linnaeus, 1758 и питаются тканями этой звезды. При этом для обоих видов копепод показа-

но, что покровы хозяина сначала перевариваются снаружи и лишь потом всасываются внутрь при помощи сифона (Gotto, 1979). Можно предположить, что такой способ питания характерен для многих других сифоностомовых копепод, в том числе для *A. culcitae*, *S. oreastriphilus* и *S. parvulipes*, которых, таким образом, можно отнести к паразитам *C. novaeguineae*. Рыбы *C. mourlani*, по-видимому, не наносят ощутимого вреда своему хозяину и, таким образом, являются комменсалами. В желудках *C. mourlani* отмечались лишь остатки ракообразных (креветок, изопод, амфипод, мизид, остракод) и иногда рыб (также карапид) (Grott, 1970; Meyer-Rochow, 1979; Smith et al., 1981; Vandenspiegel, Jangoux, 1989). Питаются карапусы обычно по ночам, покидая морскую звезду, тогда как днем они скрываются в своих хозяевах от хищников. Полихеты *A. culcitae*, *H. laingensis*, *H. millari* и креветки *Z. soror*, по-видимому, также являются комменсалами. Для некоторых видов полихет-симбионтов морских звезд (например, *Acholoe squamosa* (delle Chiaje, 1828) и *Arctonoe vittata* (Grube, 1855)) показано, что иногда они могут заползть в желудок своего хозяина, похищая оттуда пищевые частицы (Бритаев и др., 1989; Freeman et al., 1998). Однако помимо добычи хозяина в рацион *A. vittata* входят мелкие бентосные животные. Креветки *Z. soror*, по-видимому, питаются детритом и мукусом на поверхности морской звезды. Дальнейшие исследования, в том числе с использованием метода изотопного анализа, помогут прояснить трофические взаимоотношения симбионтов и их хозяев – морских звезд *C. novaeguineae*.

Автор признателен руководству и техническому персоналу Российско-Вьетнамского тропического центра за помощь при организации и проведении полевых работ. Автор выражает глубокую признательность доктору биологических наук Т. А. Бритаеву за помощь и поддержку на всех этапах работы, а также всем, кто помогал собирать материал – И. Н. Марину, Т. А. Бритаеву, О. В. Савинкину, С. А. Пономареву. Автор благодарен А. С. Петруниной за определение копепод.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-04-01179).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бритаев Т. А., Смуров А. В., Адрианов А. В., Бажин А. Г., Ржавский А. В. Экология симбионтов полихеты *Arctonoe vittata* в связи с особенностями биологии хозяина – морской звезды *Asterias ratbunae* // Симбиоз у морских животных / под ред. В. А. Свешникова / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных. М., 1989. С. 102 – 128.

Barel C. D. N., Kramers P. G. N. A survey of the echinoderm associates of the North-East Atlantic sea // Zoologische Verhandelingen. 1977. Vol. 156. P. 1 – 159.

Bauer R. T. Same sexual system but variable sociobiology : evolution of protandric simultaneous hermaphroditism in *Lyssmata* shrimps // Integrative and Comparative Biology. 2006. Vol. 46. P. 430 – 438.

Britayev T. A., Doignon G., Eeckhaut I. Symbiotic polychaetes from Papua New Guinea associated with echinoderms, with descriptions of three new species // Cahiers de Biologie Marine. 1999. Vol. 40. P. 359 – 374.

Britayev T. A., Zamyshliak E. A. Association of the commensal scaleworm *Gastrolepidia clavigera* (Polychaeta : Polynoidae) with holothurians near the coast of South Vietnam // Ophelia. 1996. Vol. 45. P. 175 – 190.

СИМБИОНТЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С МОРСКИМИ ЗВЕЗДАМИ

- Britayev T. A., Fauchald K.* New species of symbiotic scaleworms Asterophilia (Polychaeta, Polynoidae) from Vietnam // *Invertebrate Zoology*. 2005. Vol. 2. P. 15 – 22.
- Bruce A. J.* The shrimps associated with Indo-West Pacific echinoderms, with the description of a new species in the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea : Pontoninae) // *Australian Museum Memoirs*. 1982. Vol. 16. P. 191 – 216.
- Freeman S. M., Richardson C. A., Seed R.* The distribution and occurrence of *Acholoe squamosa* (Polychaeta : Polynoidae) a commensal with the burrowing starfish *Astropecten irregularis* (Echinodermata : Asteroidea) // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1998. Vol. 47. P. 107 – 118.
- Gherardi F., Calloni C.* Protandrous hermaphroditism in the tropical shrimp *Athanas indicus* (Decapoda : Caridea), a symbiont of sea urchins // *J. of Crustacean Biology*. 1993. Vol. 13, № 4. P. 675 – 689.
- Glynn P. W., Krupp D. A.* Feeding biology of Hawaiian sea star corallivore, *Culcita novaeguineae*, Muller & Troschel // *J. of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1986. Vol. 96. P. 75 – 96.
- Gotto R. V.* The association of copepods with marine invertebrates // *Advances in Marine Biology*. 1979. Vol. 16. P. 1 – 109.
- Humes A. G.* Synopsis of copepods associated with asteroid echinoderms, including new species from the Moluccas // *J. of Natural History*. 1986. Vol. 20. P. 981 – 1020.
- Jangoux M.* Diseases of Echinodermata // *Diseases of Marine Animals* / ed. O. Kinne. Hamburg : Biologische Anstalt Helgoland, 1990. Vol. 3. P. 439 – 567.
- Jones S.* Notes on animal associations. The starfish *Pentaceros hedemanni* and the hesionid polychaete *Podarke angustifrons* // *J. of the Marine Biological Association of India*. 1964. Vol. 6. P. 249 – 250.
- Marclé D. F., Olney J. E.* Systematics of the pearlfishes (Pisces : Carapidae) // *Bull. of Marine Science*. 1990. Vol. 47, № 2. P. 269 – 410.
- Martin D., Britayev T. A.* Symbiotic polychaetes : review of known species // *Oceanography and Marine Biology : an Annual Review*. 1998. Vol. 36. P. 217 – 340.
- Meyer-Rochow V. B.* Stomach and gut contents of *Carapus mourlani* from starfish and a holothurian // *Annales Zoologici Fennici*. 1979. Vol. 16. P. 287 – 289.
- Nakashima Y.* Reproductive strategies in a partially protandrous shrimp, *Athanas kominaensis* (Decapoda, Alpheidae) : sex change as the best of a bad situation // *J. of Ethology*. 1987. Vol. 2. P. 145 – 159.
- Pettibone M. H.* Review of some species referred to *Scalissetosus* McIntosh (Polychaeta, Polynoidae) // *Proc. of the Biological Society of Washington*. 1969. Vol. 82. P. 1 – 30.
- Smith C. L., Tyler J. C., Feinberg M. N.* Population ecology and biology of the pearlfish (*Carapus bermudensis*) in the lagoon at Bimini, Bahamas // *Bull. of Marine Science*. 1981. Vol. 31, № 4. P. 876 – 902.
- Trott L. B.* Contribution to the biology of carapid fishes (Paracanthopterygii : Gadiformes) // *University of California Publications in Zoology*. 1970. Vol. 88. P. 1 – 39.
- Vandenspiegel D., Jangoux M.* Sur la symboise entre le pinnotheride *Pinnothres villosissimus* (Crustacea, Decapoda) et l'holothurie *Actinopyga mauritiana* (Echinodermata) // *Vie Marine* (hors serie). 1989. Vol. 10. P. 205 – 213.
- Waren A.* A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda, Prosobranchia) // *J. of Molluscan Studies*. 1983. Vol. 13. P. 1 – 96.

ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА ДОЛИНЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. БОЛЬШАЯ КОКШАГА (РЕСПУБЛИКА МАРИЙ ЭЛ)

А. И. Бастраков¹, Л. Б. Рыбалов¹, И. Г. Воробьева²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: aibastrakov@gmail.com*

² *Марийский государственный университет
Россия, 424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Почвенная мезофауна долины среднего течения р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл). – Бастраков А. И., Рыбалов Л. Б., Воробьева И. Г. – Изучение состава и распределения почвенной мезофауны в биоценозах долины реки проведено в Республике Марий Эл в среднем течении р. Большая Кокшага. В наибольшей степени значения численности и биомассы мезофауны зависели от типа поймы и режима затопления, а также от расположения сообщества в катенном ряду ландшафта. Наибольшая численность и биомасса беспозвоночных отмечена в лесных пойменных участках, затопляемых во время весеннего половодья. Для участков поймы характерно доминирование в составе населения сапрофильного комплекса беспозвоночных. В биоценозе, расположенном вне поймы, на хорошо дренированной террасе, наблюдались более низкие, по сравнению с пойменными сообществами, значения как численности, так и биомассы. В трофической структуре населения преобладали хищные и растительноядные группы почвенных беспозвоночных. Экологический спектр видовых группировок мезофауны в значительной степени зависел от гидротермических условий конкретного биоценоза: на прирусловом валу преобладают виды-мезофилы; на центральной пойме – связанные с подстилкой гигрофильные; в притеррасной части поймы – многочисленны как гигрофильные, так и мезофильные виды, а на террасе представлены в основном лесные и таежные мезофильные виды.

Ключевые слова: пойма, терраса, почвенная мезофауна, почвенные сапрофаги.

Soil macrofauna of floodplain biocenoses of the middle stream of the Bolshaya Kokshaga River (Republic of Mari El). – Bastrakov A. I., Rybalov L. B., and Vorobyova I. G. – The composition and distribution of soil-dwelling macrofauna were studied in the middle stream of the Bolshaya Kokshaga River (a left tributary of the Volga River). The abundance and biomass of macrofauna were dependent on the type of floodplain, flooding regime, and the location of the community in the landscape. The greatest variety and abundance of the soil macrofauna were recorded in all parts of the deciduous biocenoses floodplain, on well-formed soils with plenty of humus and favorable hydrothermal conditions along the whole river stream. The lowest abundance and diversity of soil macrofauna were marked in the communities on the terrace. The causes of these regularities are dry hydrothermal conditions and the poorness of sandy podzolic soils. On floodplains plots was dominated soil saprophagous and on the terrace in the trophic structure of soil was dominated by predatory and herbivorous groups of macrofauna. Ecological spectrum of species largely depended on hydrothermal conditions by specific plots.

Key words: floodplain, terrace, soil macrofauna, saprophagous.

ВВЕДЕНИЕ

Речные долины являются интразональными биогеоценозами и представляют собой динамичные участки суши, находящиеся в состоянии постоянного развития и преобразования. Наиболее важный экологический фактор в долинах рек – поло-

вodyя и паводки. В зависимости от своей интенсивности и длительности они обуславливают значительные межгодовые колебания структуры и функционирования пойменных биоценозов (Максимов, 1974). Пойменные сообщества, благодаря высокому уровню пространственно-временной неоднородности, являются одними из наиболее богатых по числу видов (Ward et al., 1999).

Особый интерес при изучении населения пойм вызывают механизмы приспособления к переживанию временного затопления и действие эффекта режима затопления на распределение и миграцию различных групп беспозвоночных (Передельский, 1949; Шафигуллина, 2000; Колесников, 2010; Adis, Junk, 2002).

В результате климатических изменений и как следствие увеличению числа природных аномалий (наводнения, засухи и пр.) особый интерес представляет изучение влияния данных воздействий на реакцию различных групп живых организмов (Ward et al., 1999). В речных долинах во время наводнений и паводков животные либо мигрируют на возвышенные участки суши, либо приспособляются переживать затопление (Передельский, 1949). А во время засушливых периодов речные поймы, благодаря особому микроклимату, могут выступать в качестве станции переживания для животных (Максимов, 1974).

Животное население пойменных почв Русской равнины изучено не достаточно. Большинство проведенных исследований принадлежит середине XX в. (Крышталь, 1955; Гельцер, 1963). На территории республики Марий Эл изучение состава населения мезофауны почв проводили в основном во внепойменных сообществах (Артемова, 1964; Алейникова, 1968; Арнольди, Матвеев, 1973; Матвеев, 2011; Рыбалов, 1990). Изучение мезофауны долинных биоценозов не носило направленного характера и только в последние годы проведено для отдельных групп беспозвоночных (Бастраков, Рыбалов, 2011; Семенов и др., 2013).

В связи со слабой изученностью долинных ценозов проведение подобных исследований представляется целесообразным. Особенно актуальным является выявление ведущих факторов, влияющих на формирование населения почвенной мезофауны, а также выявление видов индикаторов типов пойм и основных процессов, формирующих поймы средних рек.

Данная работа направлена на изучение закономерностей распределения почвенной мезофауны пойменных сообществ вдоль поперечного профиля, пересекающего долину среднего течения р. Большая Кокшага (левый приток р. Волга).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в мае – июле 2010 – 2012 гг. в долине р. Большая Кокшага (Республика Марий Эл). В среднем течении реки была заложена транsekта из четырех пробных площадей. Выбранные пробные площади располагались во втором прирусловом валу, в центральной пойме, тыловой пойме и надпойменной террасе. Краткая характеристика участков приводится ниже.

Вязовый лес с липой и дубом (Уч 1). Расположен на 2-м прирусловом валу р. Б. Кокшага, на расстоянии 10 м от уреза воды. Формула древостоя: 9ВЛ+Д. Присутствует подлесок: шиповник майский. Общее проективное покрытие растительности (ОПП) – 70%. Травостой папоротниково-хвощевый: доминируют – страусник обыкновенный и хвощ луговой; обычны – крапива, будра плющевидная, мятлик

дубравный. Почва дерново-аллювиальная слоистая супесчаная с наличием погребенных горизонтов. В подстилке выражен лишь слой A_0L (1.5 см). Гумусовый горизонт относительно мощный (10 см).

Липняк с дубом (Уч 2). Расположен на центральной части поймы, в 30 м от уреза воды. Формула древостоя: 8Л2Д+К+В с подлеском из липы, клёна и черемухи. ОПП травостоя – 40%. Травостой чиново-папоротниковый: доминаты – страусник обыкновенный, чина весенняя, обычны – ландыш, крапива, зеленчук. Почва дерново-скрытоподзолистая, средне суглинистая. Подстилка маломощная, 1 см (только A_0L), местами отсутствует. Гумусовый горизонт мощностью 5 – 7 см, хорошо структурирован (зоогенно-капролитная структура), богат органикой.

Смешанный елово-липовый лес (Уч 3). Расположен в тыловой части поймы, в 80 м от уреза воды. Формула древостоя: 7Л3Е. Второй ярус из подроста липы, вяза и дуба. Подлесок из рябины, черемухи. ОПП – 40%. Травостой хвощево-чиново-ландышевый, сердечник недотроговый. Почва дерново-слабоподзолистая, легко суглинистая. Подстилка хорошо выражена: A_0L – 1.5 см, A_0F+H – 1.5 см. Гумусовый горизонт пронизан корнями, хорошо структурирован, богат органикой.

Сложный сосняк с березой и елью (Уч 4). Расположен на коренной террасе р. Б. Кокшага, в 110 м от уреза воды. Формула древостоя: 5С4Б1Е+Ос. Второй ярус состоит из подроста ели, липы, рябины, осины, можжевельника. ОПП травостоя – 60%. Травяно-кустарничковый ярус с доминированием черники, брусники, ландыша майского, вейника лесного. Мохово-лишайниковый покров с преобладанием *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*. Почва маломощная дерново-среднеподзолистая, легко супесчаная. Подстилка мощностью 4.5 см: A_0L – 1.5 см, A_0F – 1 см, A_0H – 1.5 см. Гумусовый горизонт маломощный (2-3 см).

Сбор материала проводили методом стандартных почвенных раскопок (Гиляров, 1975). В пределах каждой пробной площади 2 раза за сезон (май, июль) было взято по 8 почвенных проб размером $1/16 \text{ м}^2$ ($25 \times 25 \text{ см}$). За весь период исследования на каждом участке отобрано по 48 почвенных проб. Пробы были отобраны в полиэтиленовые пакеты и разбирались вручную в лабораторных условиях. Беспозвоночных взвешивали на электронных весах (0.001) и фиксировали в 70%-ном растворе спирта или 4%-ном растворе формальдегида. Показатель численности пересчитывали на экз./ м^2 , а показатель биомассы – г/ м^2 .

Статистическая обработка материала проведена в программах MS Excel 2010, Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суммарная численность мезофауны значительно варьировала в пределах изученного ландшафтного ряда биоценозов от 125 до 452 экз./ м^2 (табл. 1). Наиболее высокие значения численности отмечались в лесных пойменных участках, затопляемых в весенний период, а наименьшие – в сосново-еловом лесу на хорошо дренированных почвах на террасе.

В лесных пойменных биоценозах (Уч 1, Уч 2, Уч 3) показатели численности были относительно высокими и от русла реки постепенно уменьшались от 452 (Уч 1) до 346 экз./ м^2 (Уч 3) (см. табл. 1). Таким образом, по мере удаления от уреза

ПОЧВЕННАЯ МЕЗОФАУНА ДОЛИНЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. БОЛЬШАЯ КОКШАГА

воды и уменьшения уровня притока органико-минеральных веществ в процессе весеннего половодья наблюдалось снижение численных значений мезофауны.

Таблица 1
Таксономический состав, средняя численность и биомасса почвенной мезофауны на исследованных пробных площадях

Группы	Пробные площади							
	Уч 1		Уч 2		Уч 3		Уч 4	
	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE	Численность, экз./м ² ±SE	Биомасса, г/м ² ±SE
Mollusca	12.44±4.82	0.05±0.02	17.78±4.23	0.18±0.06	7.11±1.68	0.05±0.01	3.56±1.02	0.01±0.0
Lumbricidae	261.33±26.56	86.31±14.61	261.78±21.36	58.09±2.29	151.56±17.51	29.73±0.73	0.89±0.38	0.01±0.0
Gephihilidae	40.44±6.53	0.12±0.03	32.00±7.21	0.23±0.06	16.89±2.34	0.08±0.01	9.78±2.14	0.03±0.01
Lithobiidae	37.33±3.71	0.13±0.03	24.89±2.04	0.14±0.03	36.44±7.73	0.21±0.04	19.56±1.54	0.06±0.0
Diplopoda	–	–	4.44±1.02	0.02±0.00	2.67±0.67	0.04±0.02	–	–
Opiliones	–	–	6.22±2.69	0.04±0.02	1.78±0.38	0.0±0.0	0.89±0.38	0.01±0.0
Aranei	13.78±2.41	0.05±0.01	19.56±4.44	0.05±0.01	16.89±2.52	0.06±0.01	8.89±2.34	0.01±0.0
Hemiptera im.	10.67±0.80	0.02±0.01	5.33±1.20	0.00±0.00	12.00±3.73	0.02±0.01	3.56±1.54	0.0±0.0
Coleoptera im.	0.89±0.38	0.02±0.01	1.78±0.38	0.06±0.03	4.00±1.00	0.03±0.01	2.67±1.15	0.01±0.0
Coleoptera lar.	5.78±1.50	0.00±0.00	–	–	1.87±0.50	0.03±0.01	1.78±0.38	0.0±0.0
Carabidae im	6.67±1.53	0.04±0.02	1.33±0.58	–	9.33±1.45	0.21±0.05	1.78±0.77	0.0±0.0
Carabidae lar.	4.00±1.73	0.21±0.09	–	–	14.67±6.35	0.14±0.06	–	–
Staphylinidae im.	20.00±1.96	0.07±0.02	5.33±1.15	0.01±0.0	12.00±1.86	0.04±0.01	9.33±0.89	0.01±0.0
Elateridae lar.	12.00±2.14	0.09±0.04	1.78±0.38	0.04±0.01	19.56±1.54	0.17±0.02	22.67±2.85	0.17±0.04
Curculionidae im.	2.67±1.15	–	–	–	–	–	6.67±2.89	0.04±0.02
Curculionidae lar.	15.56±2.22	0.15±0.06	7.11±2.04	0.02±0.01	18.67±1.15	0.19±0.07	24.89±8.57	0.05±0.01
Scarabaeidae lar.	–	–	–	–	5.33±2.31	–	2.67±1.15	0.24±0.10
Lepidoptera lar.	3.56±0.38	0.08±0.03	3.56±1.14	0.50±.22	–	0.03±0.01	0.89±0.34	0.02±0.01
Diptera lar.	3.56±1.02	0.06±0.01	12.89±1.54	0.06±0.03	15.09±4.78	0.26±0.11	3.11±0.38	0.03±0.01
Symphyta lar.	1.33±0.38	–	–	–	–	–	1.33±0.41	0.12±0.05
Всего	452.0±59.74	87.41±14.99	405.78±51.41	59.44±2.77	345.84±87.14	31.29±1.18	124.89±29.12	0.82±0.25

В вязовом лесу (Уч 1) на 2-м прирусловом валу средняя численность почвенной мезофауны была наибольшей среди всех обследованных участков – 452 экз./м² (см. табл 1). На данном участке в результате практически ежегодного весеннего затопления формируется аллювиальная слоистая почва легкого механического состава. Из-за активных процессов деструкции слой почвенной подстилки развит слабо.

В каждом из изученных сообществ присутствует ряд видов, часть из которых являются либо видами-инженерами (черви), либо индикаторами конкретных лесорастительных условий (диплоподы и личинки щелкунов). Данные модельные группы почвенных беспозвоночных представлены во всех сообществах и отличаются высоким видовым разнообразием, а также часто используются в зоологической диагностике почв (Гиляров, 1965). Так, в вязовом лесу (Уч 1), среди представителей почвенной мезофауны доминируют почвенные сапрофаги: почвенный червь *Aporrectodea caliginosa* и почвенно-подстилочный *Lumbricus rubellus*. *A. caliginosa* обнаружен в 100% проб со средней численностью 233.5 экз./м². *Lumbricus rubellus* встречался в 75% проб с численностью 37.8 экз./м² (табл. 2). Высокая численность червей в условиях прируслового вала поддерживается благодаря ежегодному обновлению почвы вследствие приноса органоминеральных веществ в процессе весеннего половодья. Личинки жуков щелкунов также являются

ся хорошими индикаторами почвенных условий (Гиляров, 1965; Долин, 1966). Среди личинок Elateridae единственным отмеченным на этом участке видом со средней численностью 12 экз./м² был *Dalopius marginatus*, что говорит о выраженном дерновом процессе.

Таблица 2

Распределение массовых видов беспозвоночных на изученных пробных площадях

Виды	Пробные площади			
	Уч 1	Уч 2	Уч 3	Уч 4
Lumbricidae				
<i>Lumbricus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843)	37.82±3.84	39.27±3.14	42.54±8.75	–
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	–	5.23±0.49	7.98±3.11	–
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	233.51±22.71	217.28±17.71	101.04±24.45	–
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	–	–	–	0.89±0.39
Diplopoda				
<i>Polyzonium germanicum</i> Brandt, 1831	–	4.44±1.02	1.34±0.42	–
<i>Rossiulus kessleri</i> (Lohmander, 1927)	–	–	1.34±0.25	–
Elateridae				
<i>Dalopius marginatus</i> L., 1758	12±2.14	–	9.78±0.77	4.19±0.53
<i>Selatosomus nigricornis</i> (Panzer, 1799)	–	1.78±0.38	–	–
<i>Selatosomus impressus</i> (F., 1792)	–	–	4.89±0.31	–
<i>Athous subfuscus</i> (Muller, 1764)	–	–	4.89±0.46	18.48±2.32

В липняке с дубом (Уч 2) в центральной части поймы средняя численность мезофауны составляла 406 экз./м² (см. табл. 1). На данном участке, в более влажных, по сравнению с прирусловым валом, условиях формируются дерновые среднеподзолистые почвы более тяжелого механического состава. В процессе весеннего затопления по данному участку происходит плавное растекание полых вод и оседание легкой фракции органической взвеси. Подстилочный слой плохо развит, так как в результате процессов эрозии часть подстилки смывается в различные понижения рельефа, а также вследствие высокой численности почвенных сапрофагов подстилка быстро перерабатывается. Среди почвенного населения доминируют типично почвенные черви – *A. caliginosa*, отмеченные в 100% проб с численностью 217.3 экз./м². В меньшем количестве отмечен почвенно-подстилочный *L. rubellus* – 39.3 экз./м². Также в этой части поймы отмечен крайне влаголюбивый, «болотный» вид – *Eiseniella tetraedra*, что говорит о большей гигрофильности почв по сравнению с прирусловым валом. На данном участке появляется еще один влаголюбивый вид сапрофагов, связанный с деструкцией подстилки, – диплопода *Polyzonium germanicum*. Из личинок щелкунов отмечен только влаголюбивый вид – *Selatosomus nigricornis*, характерный для болотных или переувлажненных пойменных почв. Данный вид отмечен в 30% почвенных проб со средней численностью 1.8 экз./м².

В олово-липовом лесу (Уч 3) в тыловой части поймы средняя численность мезофауны была минимальной среди всех исследованных лесных пойменных участков – 346 экз./м² (см. табл. 1). Обновление почв на данном участке происходит намного реже, режим увлажнения близок к гигрофильному, и кроме того примесь хвой ели в опаде снижает пригодность подстилки для почвенных сапрофагов. В

почвенных группировках сочетаются мезофильные лесные и гигрофильные виды. Наличие развитого здесь подстилочного слоя объясняет присутствие наряду с эндогейными видами мезофауны достаточно массовых эпигейных, подстилочных видов, таких как двупарноногие многоножки – *Rossiulus kessleri*, *P. germanicum* и трех видов личинок Elateridae. Дождевые черви представлены 3 видами: *A. caliginosa*, *L. rubellus* и *E. tetraedra*. Почвенный червь *A. caliginosa* в условиях тыловой части поймы был отмечен в 100% проб с численностью 101 экз./м². Почвенно-подстилочный *L. rubellus* встречался в 60% проб с численностью 42.5 экз./м². Тыловая часть поймы характеризуется близким залеганием грунтовых вод и развитым процессом заболачивания, индикатором которого является амфибиотический червь *E. tetraedra* (8 экз./м²) и влаголюбивый вид диплопод *P. germanicum*. Личинки щелкунов представлены тремя мезофильными лесными видами со средней численностью 19.6 экз./м²: *D. marginatus* (50%), *Selatosomus impressus* (25%), *Athous subfuscus* (25%). Именно разнообразие условий увлажнения позволяет существовать видам с различными экологическими предпочтениями.

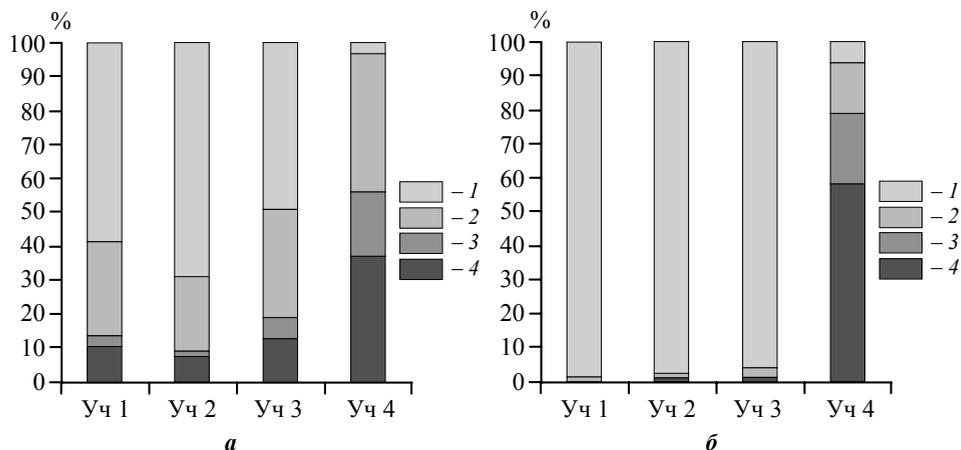
Внепойменные местообитания беднее как по составу, так и по уровню численности почвенной мезофауны. В сложном сосняке с берёзой и елью (Уч 4) средняя численность почвенных беспозвоночных составляла 125 экз./м² (см. табл. 1). Невысокие показатели численности мезофауны за пределами заливаемой поймы связаны с бедностью подзолистых почв и менее благоприятными гидротермическими условиями. По составу трофических групп в сложном сосняке (Уч 4) по численности доминируют хищники (42%), фитофаги (36%) и миксофаги (20%) (рисунок, а). На долю почвенных сапрофагов (дождевые черви, типулиды, бибиониды) приходится всего около 2%. Дождевые черви представлены единственным здесь видом *Dendrodaena octaedra* с невысокой численностью (0.9 экз./м²) – типичным обитателем хвойных лесов на хорошо дренированных почвах. Личинки жуков щелкунов вне поймы достаточно многочисленны – 22.7 экз./м². Среди личинок Elateridae встречались два типично таёжных вида – *A. subfuscus* (20%) и *D. marginatus* (80%).

Таким образом, основу почвенного населения пойменных почв составлял сапрофильный комплекс почвенной мезофауны (60%), большая часть из которого проходила на дождевых червей. На личинок мух семейств Bibionidae и Tipulidae, которые также являются разрушителями подстилки и гумификаторами, приходилось не более 3% численности мезофауны. Хищные представители почвенной мезофауны (Lithobiidae, Geophylidae, Aranei, Carabidae, Staphylinidae и др.) составляли до 25%. Общая доля растительноядных групп (Mollusca и личинки Curculionidae) и миксофагов (личинки Elateridae) доходила до 12% численности (см. рисунок, табл. 1).

Уровень биомассы почвенной мезофауны в значительной степени зависел от мощности гумусового горизонта и уровня притока органоминеральных веществ во время весеннего затопления (см. табл. 1).

По мере продвижения от уреза воды к надпойменной террасе значения биомассы педобионтов убывали. На участках, расположенных на 2-м прирусловом валу и центральной пойме отмечены наиболее высокие значения биомассы: в вя-

зово-липовом лесу (Уч 1) – 87.41 г/м² и липняке с дубом (Уч 2) – 60 г/м². Меньшие значения биомассы были зарегистрированы в елово-липовом лесу (Уч 3) в тыловой части поймы – 31 г/м². Из всех трофических групп по показателю биомассы абсолютно преобладали почвенные сапрофаги (до 98%), в частности дождевые черви. Доля остальных трофических групп незначительна (рисунок, б).



Трофическая структура населения почвенной мезофауны по численности (а) и по биомассе (б):
1 – сапрофаги, 2 – хищники, 3 – миксофаги, 4 – фитофаги

В сосняке с елью (Уч 4), расположенном на террасе, значения биомассы составляли 0.82 г/м², что во много раз ниже, чем на всех пойменных пробных площадях. Это можно объяснить, прежде всего, низким обилием представителей крупных почвенных сапрофагов – дождевых червей и личинок мух. Среди представленных трофических групп по биомассе преобладали фитофаги (42%). Хищники и миксофаги составляли 32 и 21% соответственно. Доля сапрофагов составляла не более 5%. Низкое численное обилие почвенных сапрофагов отразилось на формировании в сложном сосняке мощного слаборазложившегося подстилочного слоя.

Во всех лесных пойменных биоценозах (Уч 1, Уч 2, Уч 3) в группировке мезофауны преобладали в основном почвенные сапрофаги – дождевые черви, и в меньшей степени – личинки двукрылых (Tipulidae, Bibionidae). Хищные группы беспозвоночных на поймах были менее многочисленны, чем сапрофаги, и были представлены губоногими многоножками, паукообразными, жуками жужелицами и стафилинидами. В почве внепойменного сложного сосняка (Уч 4) доминировали хищные представители мезофауны: губоногие многоножки, пауки, жуки стафилиниды. Здесь же увеличивается и доля растительноядных групп, таких как личинки Curculionidae, Scarabaeidae, и миксофагов – Elateridae.

При изучении закономерностей распределения почвенного населения в пределах ландшафтного ряда *прирусловой вал – центральная пойма – притеррасная*

пойма – терраса можно выявить особенности распределения отдельных таксонов почвенной мезофауны. Дождевые черви – основная группа беспозвоночных, характерных для пойменных почв. В вязовом лесу на 2-м прирусловом валу (Уч 1) и липняке с дубом на центральной пойме (Уч 2) численность дождевых червей составляла 267 экз./м². Данные участки поймы подвергаются частому подтоплению во время весеннего половодья и имеют развитые аллювиальные почвы с хорошо выраженным гумусовым горизонтом. В елово-липовом лесу притеррасной поймы (Уч 3) численность червей составляла 151 экз./м². Почвы тыловой части поймы реже обновляются, более заболочены, имеют развитый подстилочный слой со значительным включением хвои ели в своем составе, что делает почвы более кислыми. Данные особенности объясняют меньшую численность червей, по сравнению с центральной поймой и вторым прирусловым валом. В сложном ельнике на террасе вследствие сухости, бедности почв и более низких значениях рН дождевые черви представлены низкой численностью – 0.9 экз./м². Еще одной значимой группой почвенных сапрофагов, связанных с лесной подстилкой, являются многоножки диплоподы. В вязовом лесу на втором прирусловом валу (Уч 1) данная группа сапрофагов не была отмечена, так как подстилочный слой на данном участке развит слабо из-за активной деятельности почвенных сапрофагов и поверхностного смыва в процессе весеннего половодья. В липняке с дубом на центральной пойме (Уч 2) диплоподы зарегистрированы с численностью 4.5 экз./м². В меньшем числе двупарноногие многоножки отмечались в притеррасной части поймы (2.7 экз./м²) и отсутствовали на плакоре. Личинки жуков Elateridae (миксофаги) и Curculionidae (фитофаги) встречались во всех исследованных ценозах. Наиболее низкая численность данных групп почвенных личинок зарегистрирована на центральной пойме, а особенно высокие значения отмечены в тыловой части поймы и на террасе. Еще одной растительной группой, характерной для притеррасной поймы и террасы, являются личинки Scarabaeidae, которые наряду с личинками Curculionidae являются известными вредителями лесного хозяйства.

В видовом отношении население вязового леса с липой (Уч 1) на втором прирусловом валу представлено в основном мезофильными почвенными видами: *A. caliginosa*, *L. rubellus*, *D. marginatus*. В липняке с дубом (Уч 2) на центральной пойме наблюдается присутствие значительной части связанных с подстилкой гигрофильных видов: *L. rubellus*, *E. tetraedra*, *P. germanicum*, *S. nigricornis*. В елово-липовом лесу (Уч 3) в тыловой части поймы присутствуют гигрофильные виды – *P. germanicum*, *E. tetraedra*, но и возрастает за счет развития подстилки доля мезофильного комплекса видов *L. rubellus*, *R. kessleri*, *S. impressus*, *A. subfuscus*, *D. marginatus*. В сложном сосняке (Уч 4) представлены главным образом таёжные мезофильные виды – *D. octaedra*, *D. marginatus*, *A. subfuscus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

В составе мезофауны в большинстве исследованных биоценозов доминировали: дождевые черви, губоногие многоножки сем. Lithobiidae и Geophilidae, Aranei, личинки и имаго жуков семейств Staphylinidae, Curculionidae, а в отдельных сооб-

ществах – Carabidae и Elateridae. Состав населения почвенной мезофауны согласуется с проведенными ранее исследованиями (Рыбалов, 1990; Матвеев, 2011).

В условиях 2-го прируслового вала (Уч 1) отмечена одна из наиболее богатых для региона группировок почвенной мезофауны. Подобная тенденция для прирусловой части поймы р. Днестр была указана Б. Р. Стригановой (1968).

В условиях центральной поймы (Уч 2) благодаря притоку органоминеральных веществ во время весеннего половодья формируются благоприятные условия для жизнедеятельности почвенной мезофауны, но с признаками переувлажнения. В этих условиях формируется население, близкое по уровню богатства и суммарного обилия к группировке прируслового вала, с наличием гигрофильных и амфибиотических видов. В литературе неоднократно обсуждалось богатство центральной поймы и ее роль при распространении и миграции видов наземных животных (Крышталь, 1955; Максимов, 1974).

В тыловой части поймы (Уч 3) наблюдаются условия повышенного увлажнения, особенно во влажные годы, что приводит к формированию населения с преобладанием гигрофильных элементов. Подобные типы населения отмечались ранее только при исследовании болот (Козловская, 1976).

За пределами поймы отмечена самая бедная, но типичная для подобного ландшафта (Рыбалов, 1990) группировка почвенной мезофауны (Уч 4), что связано с бедностью супесчаных почв и менее благоприятными гидротермическими условиями. О бедности почвенного населения внепойменных ценозов, по сравнению с пойменными, указано также в работах М. М. Алейниковой (1968), В. А. Матвеева (2011) и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более высокие значения как численности, так и биомассы почвенной мезофауны отмечены в лесных пойменных участках, затопляемых во время весеннего половодья. Для почв лесной поймы (Уч 1, Уч 2, Уч 3) характерно заметное доминирование в составе населения сапрофильного комплекса, что согласуется с формированием мощного гумусового горизонта и частым обновлением пойменных почв. По мере удаления от прируслового вала к надпойменной террасе численные значения почвенной мезофауны снижались вслед за уменьшением уровня притока органоминеральных веществ во время весеннего половодья. Самые высокие значения численности почвенной мезофауны были отмечены в вязово-липовом лесу (Уч 1), расположенном на 2-м прирусловом валу р. Б. Кокшага. Для ельника с липой (Уч 3) в притеррасной части поймы зарегистрирован наиболее низкий среди обследованных участков лесной поймы уровень численности мезофауны. Наиболее массовой группой почвенных сапрофагов являются дождевые черви, составляющие более половины численного обилия и до 98% – по биомассе. Среди населения дождевых червей преобладают непигментированные чисто почвенные формы. Однако при удалении от русла реки, в притеррасной части поймы, отмечено значительное возрастание доли почвенно-подстилочных и подстилочных видов. Диплоподы – еще одна группа почвенных сапрофагов, была обнаружена на пойменных участках с хорошо развитым почвенным горизонтом. Наибольшая чис-

ленность отмечена на центральной части поймы. В сложном ельнике (Уч 4), расположенном на террасе, значения как численности, так и биомассы почвенной мезофауны были в несколько раз ниже, по сравнению участками лесной поймы. Причиной невысоких показателей численности мезофауны за пределами поймы являются бедность элементами питания и значительная сухость песчаных подзолистых почв. По численности на террасе преобладали хищные группы беспозвоночных, а по биомассе – растительоядные.

Экологический спектр видовых группировок мезофауны в значительной степени зависит от гидротермических условий конкретного биоценоза. В вязовом лесу (Уч 1) на 2-м прирусловом валу население мезофауны представлено в основном мезофильными почвенными видами. В липняке с дубом (Уч 2) на центральной пойме наблюдается присутствие значительной части связанных с подстилкой гигрофильных видов. В елово-липовом лесу (Уч 3) в притеррасной части поймы экологический состав населения комплексный, включающий как гигрофильные, так и мезофильные виды. В сложном сосняке (Уч 4) на террасе представлены в основном лесные и таёжные мезофильные виды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейникова М. М.* Почвообитающие беспозвоночные в различных типах леса в Среднем Поволжье // Материалы по фауне и экологии почвообитающих беспозвоночных. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 1968. С. 3 – 97.
- Артемьева Т. И.* К изучению почвенной фауны Марийской АССР // Почвенная фауна Среднего Поволжья. М. : Наука, 1964. С. 153 – 167.
- Арнольди К. В., Матвеев В. А.* Население жужелиц (Carabidae) еловых лесов у южного предела тайги (Марийская АССР) и изменение ее на вырубках // Экология почвенных беспозвоночных. М. : Наука, 1973. С. 131 – 143.
- Бастраков А. И., Рыбалов Л. Б.* Распределение массовых видов жужелиц по поперечному профилю речной долины реки Большая Кокшага // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В. Г. Беллинского. 2011. № 25. С. 307 – 311.
- Гельцер Ю. А.* О почвенной фауне в пойме среднего течения реки Клязьмы // Пойменные почвы Русской равнины. М. : Изд-во МГУ, 1963. С. 123 – 140.
- Гиляров М. С.* Учет крупных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М. : Наука, 1975. С. 12 – 29.
- Гиляров М. С.* Зоологический метод диагностики почв. М. : Наука, 1965. 280 с.
- Долин В. Г.* Личинки жуков-щелкунов Европейской части СССР. Киев : Урожай, 1966. 206 с.
- Козловская Л. С.* Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества в болотных почвах лесной зоны. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 211 с.
- Колесников Ф. Н.* Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на юго-западе лесной зоны Русской Равнины и способы их выживания в условиях паводков : дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 199 с.
- Крышталь А. Ф.* К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с паводком в условиях долины среднего течения Днепра // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 1. С. 120 – 139.
- Максимов А. А.* Структура и динамика биоценозов речных долин / под ред. А. А. Перельского. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 259 с.

Матвеев В. А. Почвенная мезофауна сложных ельников и ее изменение при рубке леса и смене пород // Науч. тр. гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2011. Вып. 5. С. 208 – 235.

Передельский А. А. Экспериментальное исследование приспособления насекомых к паводкам // Докл. АН СССР. 1949. Т. LXV, № 5. С. 761 – 764.

Рыбалов Л. Б. Сравнительная характеристика почвенного населения ксерофитных растительных ассоциаций задровых равнин Среднего Поволжья // Фауна и экология животных Среднего Поволжья. Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 1990. С. 47 – 73.

Семенов В. Б., Бастраков А. И., Воробьева И. Г., Рыбалов Л. Б. К фауне стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) долины реки Большая Кокшага (Республика Марий Эл) // Науч. тр. гос. природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2013. Вып. 6. С. 282 – 311.

Стриганова Б. Р. Комплексы почвообитающих беспозвоночных в пойме среднего течения Днестра // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 3. С. 360 – 368.

Шафигуллина С. М. Регуляция численности насекомых на островах Куйбышевского водохранилища // Экология. 2000. № 2. С. 113 – 117.

Adis J., Junk W. J. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. P. 711 – 731.

Ward J. V., Tockner K., Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems : ecotones and connectivity // Regul. Rivers : Res. Mgmt. 1999. Vol. 15. P. 125 – 139.

УДК 599.4(597)

МИКРОКЛИМАТ УБЕЖИЩ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, MAMMALIA) ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

Д. А. Васеньков, В. В. Рожнов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: denvas@ngs.ru*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Микроклимат убежищ и распределение рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) Южного Вьетнама. – Васеньков Д. А., Рожнов В. В. – Динамику микроклиматических характеристик убежищ и видовой состав рукокрылых оценивали в трех пещерах и полости в стволе *Lagerstroemia caliculata* в национальном парке Кат Тьен. Видовой состав рукокрылых отличается не только между «древесными» и «пещерными» убежищами, но и между близко расположенными пещерами. Причем в убежище последнего типа наблюдается смена видов в зависимости от сезона наблюдений.

Ключевые слова: экология, рукокрылые, микроклимат, убежища, пещеры, Вьетнам.

Shelter microclimate and distribution of bats (Chiroptera, Mammalia) in southern Vietnam. – Vasenkov D. A. and Rozhnov V. V. – The dynamics of the microclimatic characteristics of shelters and the specific composition of bats were estimated in three caves and a cavity in the *Lagerstroemia caliculata* trunk, the national park Cat Tien (Vietnam). The specific composition of bats differs not only between the «wood» and «cave» shelters, but also between closely spaced caves. Seasonal changes in the bat species were observed in caves.

Key words: ecology, bats, microclimate, shelters, bats, Vietnam.

ВВЕДЕНИЕ

Убежища играют важную роль в жизни животных, защищая их от неблагоприятных климатических воздействий и хищников. Рукокрылые в качестве «закрытых» убежищ используют обычно полости в скальных обнажениях (пещеры, гроты), в деревьях (дупла, трещины коры), постройках человека. Микроклиматические условия внутри таких полостей – важный экологический фактор, обуславливающий их пригодность или непригодность для использования в качестве убежищ разными видами этих животных. Выбор убежищ (где зверьки проводят большую часть суток) с наиболее оптимальными температурно-влажностными условиями позволяет минимизировать расход энергии на терморегуляцию. Беременность и лактация – очень энергозатратные процессы для рукокрылых (Kurta et al., 1989). В данной работе представлены сведения о видовом составе рукокрылых в естественных убежищах и их микроклиматических характеристиках в ключевой период жизни – выведение потомства (начало влажного сезона) в муссонном полулистопадном тропическом лесу южного Вьетнама на территории национального парка Кат Тьен. Здесь на относительно небольшой территории парка сосуществуют свыше 40 видов рукокрылых (Морозов, 2010; Polet, Ling, 2004), что составляет треть видового разнообразия рукокрылых Вьетнама (Kruskop, 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные по микроклимату четырех убежищ и видовому составу рукокрылых собирали в начале влажного сезона (июнь – июль 2011 и 2012 гг.) в национальном парке Кат Тьен (Южный Вьетнам). Кроме того, заселенность этих убежищ рукокрылыми проверяли в конце сухого сезона в феврале 2013 г. Для ближайшего окружения парка применяется следующая градация сезонов (Дещеревская и др., 2013): влажный сезон начинается в среднем 25 апреля (разброс от 18 марта до 24 мая), а сухой сезон – 13 ноября (9 октября – 19 декабря). Под наблюдением находились (рис. 1) полость в стволе *Lagerstroemia caliculata* (одна из основных лесобразующих пород на территории парка, стволы которой часто имеют пустоты высотой до 10 м и более (Кузнецов, Кузнецова, 2011)) и три близкорасположенные пещеры (в пределах 1 км друг от друга): «Летучих мышей» (или «Первая»), «Дальняя» и «Листоносов».

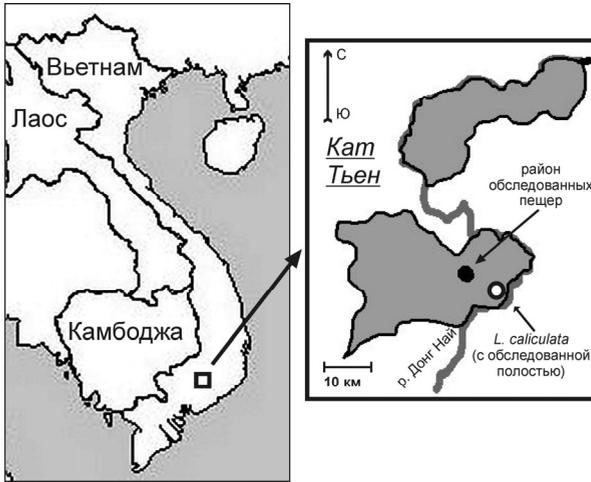


Рис. 1. Схема расположения района проведения работ на территории Южного Вьетнама (национальный парк Кат Тьен)

Наблюдаемая полость в стволе *Lagerstroemia caliculata* сквозная, с широким входом в приземной части и вертикальным выходом в верхней части ствола на высоте около 10 м, частично заросшим растениями. Все осмотренные пещеры горизонтальные, образованы внутри базальтовых пород вулканического происхождения, входы представлены частично заваленными крупными камнями обрушения сводов. Осмотренные нами основные части пещер проходимы человеком в полный рост, за исключением мест обрушения сводов, где местами приходилось передвигаться ползком. Пещера «Дальняя» самая короткая – в длину в пределах 50 – 100 м, первая ее половина (от входа) по форме напоминает поворачивающийся под прямым углом тоннель неправильной формы. Дальняя часть пещеры вертикально «сплюснутая», с полом и потолком неправильной формы, образованными частичным обрушением свода, сужающаяся по краям и сообщающаяся с поверхностью узким ходом, проходимым для рукокрылых, но не для человека. Две другие пещеры – «Летучих мышей» и «Листоносов» – крупнее (длина в пределах 100 – 200 м), в основной части похожи на плавно изгибающийся в горизонтальной плоскости почти правильной формы тоннель. Пещера «Летучих мышей» в дальней части имеет два значительных обрушения потолка, из которых второе заканчивается выходящим на поверхность узким лазом, проходимым человеком. Пещера «Листоносов» помимо длинного

основного хода имеет короткое сквозное боковое ответвление (~30 м). Основной ход пещеры плавно поднимается и заканчивается тупиковым залом, образованным обрушением потолка.

Микроклиматические данные (температура и относительная влажность воздуха) собирали при помощи миниатюрных термогигрохронов iButton DS 1923 (погрешность датчиков $t = \pm 0.5^\circ\text{C}$, $\varphi = \pm 5\%$). Для контроля внешних условий в окружающем лесу один термогигрохрон был размещен под деревом на высоте 1 м вблизи пещеры «Летучих мышей». Согласно данным, полученным с помощью этого термогигрохрона, температурные условия 2011 и 2012 гг. в рассматриваемый период года практически не отличались (t (2011) = $+24.6 \pm 1.35^\circ\text{C}$, t (2012) = $+24.7 \pm 1.15^\circ\text{C}$; $p = 0.40$). Поэтому мы совместно анализируем данные, собранные в убежищах в 2011 и 2012 гг. Среднемесячные значения температуры и осадков, наиболее соответствующие условиям национального парка Кат Тьен (данные станции Донг Соай (Đông Xoài) за 1981 – 2010 гг. – 150 м н.у.м., 57 км на ЗСЗ от района проведения работ): июнь – $t = 26.9 \pm 0.6^\circ\text{C}$, осадки = 328.6 ± 121.9 мм; июль – $t = 26.4 \pm 0.5^\circ\text{C}$, осадки = 328.6 ± 110.1 мм (Дещеревская и др., 2013).

В убежищах термогигрохроны размещали на небольшом удалении (0.5 – 2 м) от скоплений днюющих зверьков, чтобы избежать отпугивающего воздействия маломощного ультразвука, испускаемого этими приборами (Willis et al., 2009). Видовую принадлежность рукокрылых определяли либо по внешнему виду и характеристикам ультразвуковых сигналов (*Megaderma spasma*, *Rhinolophus luctus*), либо путем осмотра и обмеров пойманных в убежищах зверьков (остальные виды) по определителю (Francis, 2008). Таксономический статус видов уточнен по последней сводке по рукокрылым Вьетнама (Kruskop, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав рукокрылых различался во всех обследованных убежищах. Наименее стабильные микроклиматические характеристики зарегистрированы в верхней части сквозной полости в стволе *L. caliculata* ($t = +25.3 \pm 1.16^\circ\text{C}$; $\lim \varphi = 94 \div 100\%$), которую занимали несколько особей *M. spasma* (рис. 2, а). Нижнюю часть этого убежища ($t = +24.8 \pm 1.13^\circ\text{C}$; $\lim \varphi = 91 \div 100\%$) занимал *R. luctus* (рис. 2, б).

В пещерах видовой состав рукокрылых отличался даже при сходных микроклиматических условиях. В самой мелкой из осмотренных пещер «Дальней» и в конце сухого сезона, и в начале влажного (рис. 3) было обнаружено раздельное использование пещеры многосотенными колониями *Rhinolophus chaseni* (средняя часть пещеры ($t = +24.4 \pm 0.25^\circ\text{C}$; $\lim \varphi = 93 \div 99\%$)) и *Rhinolophus pusillus* (дальняя часть пещеры ($t = +24.3 \pm 0.22^\circ\text{C}$; $\lim \varphi = 97 \div 100\%$)). Также несколько особей *H. armiger* были отмечены в средней части этой пещеры в начале влажного сезона. Гораздо более многочисленная выводковая колония *H. armiger* (несколько десятков особей) отмечена в начале влажного сезона в пещере «Летучих мышей» с близкими (отличия в пределах погрешности термогигрохронов (рис. 4)) микроклиматическими характеристиками ($t = +24.6 \pm 0.04^\circ\text{C}$; $\lim \varphi = 98 \div 100\%$). Однако в конце сухого сезона этого вида в убежище не было, вместо него мы обнаружили колонию из 20 – 30 особей *M. lyra*. Сопоставимая по размерам пещера «Листоно-

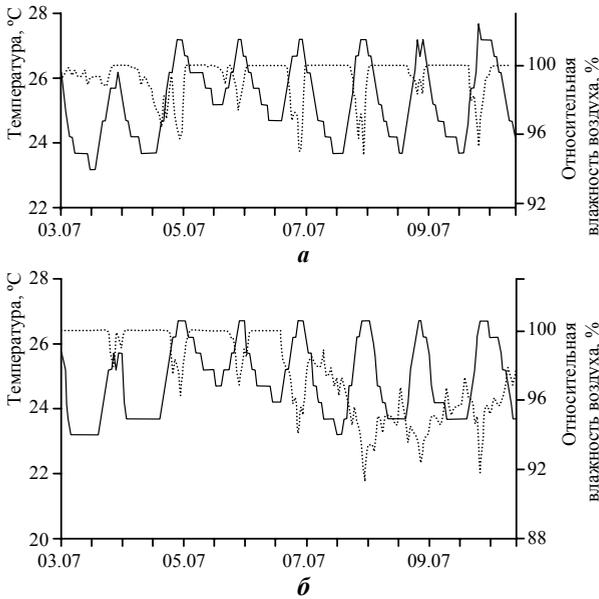


Рис. 2. Температура (—) и относительная влажность воздуха (.....) в 2012 г. в полости *Lagerstroemia caliculata*: а – верхняя часть, б – нижняя часть

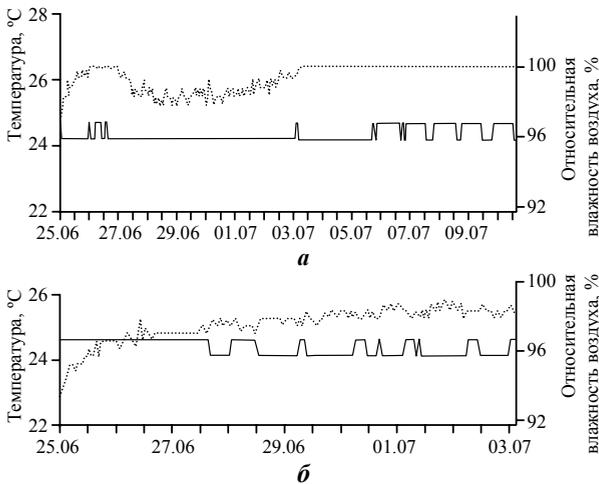


Рис. 3. Температура (—) и относительная влажность воздуха (.....) в 2012 г. в пещере «Дальняя»: а – дальняя часть, б – средняя часть

сов», видимо, в силу особенностей строения, оказалась самым теплым убежищем (средняя часть пещеры $t = +26.3 \pm 0.21^\circ\text{C}$; $\varphi = 100\%$; дальняя часть пещеры $t = +27.4 \pm 0.22^\circ\text{C}$; $\lim \varphi = 91 \div 97\%$) (рис. 5). Многосотенная колония *Hipposideros grandis* заселяла эту пещеру с конца февраля и была отмечена в этом убежище в начале влажного сезона.

Публикации по рукокрылым карстовых районов юго-восточной Азии известны (Крускоп, 2000; Robinson, Webber, 2000; Furey et al., 2009), однако ни в одной из них нам не удалось обнаружить информации о микроклиматических условиях используемых зверьками пещер. При этом отмечается возможность впадения некоторых видов тропических рукокрылых, в частности, *H. armiger*, в состояние торпора (Robinson, Webber, 2000). Несмотря на то, что торпор считается наиболее эффективным способом сохранения энергии для энотермов высоких широт, он обнаружен в тропиках и субтропиках у представителей 10 из 18 известных семейств рукокрылых (Geiser, Stawski, 2011). Впадение рукокрылых в состояние торпора в условиях Кат Тьена нами не отмечено. Возможно, это связано с тем,

МИКРОКЛИМАТ УБЕЖИЩ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РУКОКРЫЛЫХ

что мы проводили свои работы преимущественно во влажный сезон, когда температурно-влажностные условия благоприятны для поддержания высокой численности членистоногих, являющихся объектами питания для насекомыхных видов рукокрылых. Однако нельзя исключать, что в сухой сезон, в условиях редких дождей, дефицита кормовой базы и значительных колебаний температуры и влажности воздуха (Кузнецов, Кузнецова, 2011; Дещеревская и др., 2013), некоторые виды рукокрылых будут использовать вхождение в торпидное состояние для переживания наиболее неблагоприятных периодов (Furey et al., 2011; Geiser, Stawski, 2011). В начале влажного сезона наиболее критичной для тропических рукокрылых является дополнительная энергетическая нагрузка, обусловленная репродуктивной активностью самок (Furey et al., 2011). Беременность и особенно лактация предъявляют повышенные требования к энергетическому балансу матери, так как ей необходимо поддержание высокого уровня метаболизма для быстрого роста и развития плода, а затем и детеныша (Kurta et al., 1989). В этой связи выбор наиболее подходящих по микроклиматическим характеристикам убежищ позволяет рукокрылым минимизировать траты на терморегуляцию и обеспечить максимально быстрый рост и развитие потомства.

Как показало наше исследование, выводковые колонии рукокрылых разных видов могут занимать «соседние» пещеры с разницей температур между ними в 2–3°C. Относительная влажность воздуха в

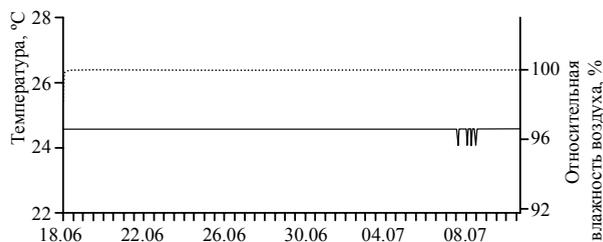


Рис. 4. Температура (—) и относительная влажность воздуха (.....) в 2012 г. в пещере «Летучих мышей»

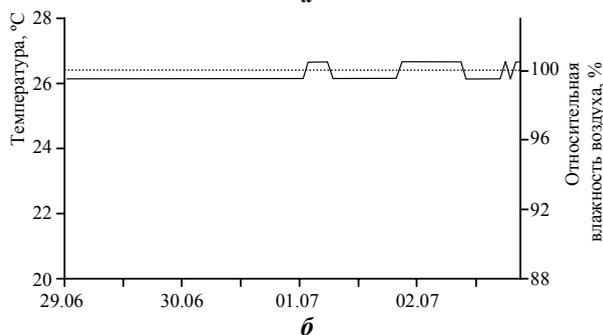
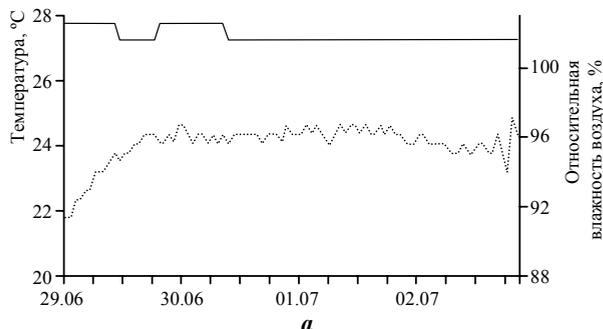


Рис. 5. Температура (—) и относительная влажность воздуха (.....) в 2012 г. в пещере «Листоносов»: а – дальняя часть, б – средняя часть

начале влажного сезона близка к 100% во всех убежищах, даже в сквозной полости в стволе *L. caliculata*, из чего можно предположить, что влияние этого фактора на энергетические затраты рукокрылых незначительно. Поэтому пока остается открытым вопрос о заселенности близко расположенных пещер разными видами: в какой мере это обусловлено различающимися температурными предпочтениями видов, «требованиями» видов к размерам и конфигурации убежища или антагонистическими взаимодействиями между разными видами рукокрылых?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях тропического леса Южного Вьетнама наблюдается как временное (смена *M. lyra* на *H. armiger*), так и пространственное разделение использования убежищ разными видами рукокрылых. В последнем случае рукокрылые могут использовать разные стратегии: либо монополизировать отдельное убежище (*H. grandis*), либо занимать разные части одного убежища – как пещер (*R. chaseni* и *R. pusillus*), так и древесных полостей (*M. spasma* и *R. luctus*). При этом близкие убежища с похожими микроклиматическими характеристиками могут стабильно занимать виды рукокрылых разных размерных классов (например, крупный *H. armiger* в противовес средним *R. chaseni* и мелким *R. pusillus*).

Авторы благодарят генерального директора Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра А. Н. Кузнецова, директора Южного отделения центра В. Л. Трунова и других сотрудников центра за помощь при организации работ, а также администрацию национального парка Кат Тьен за комфортные условия работы. Особую признательность выражаем И. В. Палько, С. С. Гоголевой и Э. А. Галояну за содействие при поиске пещер. Выражаем благодарность анонимному рецензенту, чьи ценные замечания позволили улучшить рукопись.

Исследование выполнено в рамках работ Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дещеревская О. А., Авилон В. К., Ба Зуи Динь, Конг Хуан Чан, Курбатова Ю. А. Современный климат национального парка Кат Тьен (Южный Вьетнам) : использование климатических данных для экологических исследований // Геофизические процессы и биосфера. 2013. Т. 12, № 2. С. 5 – 33.

Крускоп С. В. Рукокрылые в пещерах карстовой области Ке Банг (центральный Вьетнам) // *Plecotus et al.* 2000. № 3. С. 114 – 120.

Кузнецов А. Н., Кузнецова С. П. Лесная растительность : видовой состав и структура древостоев // Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам) / под общ. ред. А. В. Тиунова. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 16 – 43.

Морозов П. Н. Сезонные изменения в фауне рукокрылых (Chiroptera) национального парка «Кат Тьен», Вьетнам // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 2. С. 222 – 232.

Francis C. M. A Field Guide to the Mammals of South-East Asia. New Holland Publishers, 2008. 392 p.

МИКРОКЛИМАТ УБЕЖИЩ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РУКОКРЫЛЫХ

Furey N. M., Mackie I. J., Racey P. A. The role of ultrasonic bat detectors in improving inventory and monitoring surveys in Vietnamese karst bat assemblages // *Current Zoology*. 2009. Vol. 55, № 5. P. 327 – 341.

Furey N. M., Mackie I. J., Racey P. A. Reproductive phenology of bat assemblages in Vietnamese karst and its conservation implications // *Acta Chiropterologica*. 2011. Vol. 13, № 2. P. 341 – 354.

Geiser F., Stawski C. Hibernation and torpor in tropical and subtropical bats in relation to energetics, extinctions, and the evolution of endothermy // *Integrative and Comparative Biology*. 2011. Vol. 51, № 3. P. 337 – 348.

Kruskop S. V. Bats of Vietnam. Checklist and an identification manual. 2nd ed., revised and supplemented. Moscow : KMK Scientific Press, 2013. 300 p.

Kurta A., Bell G. P., Nagy K. A., Kunz T. H. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*) // *Physiological Zoology*. 1989. Vol. 62, № 3. P. 804 – 818.

Polet G., Ling S. Protecting mammal diversity : opportunities and constraints for pragmatic conservation management in Cat Tien National Park, Vietnam // *Oryx*. 2004. Vol. 38, № 2. P. 1 – 11.

Robinson M. F., Webber M. Survey of bats (Mammalia : Chiroptera) in the Khammouan limestone National biodiversity conservation area, Lao P.D.R. // *Nat. Hist. Bull. Siam Soc.* 2000. Vol. 48, № 1. P. 21 – 45.

Willis C. K. R., Jameson J. W., Faure P. A., Boyles J. G., Brack V. J., Cervone T. H. Thermocron iButton and iBBat temperature dataloggers emit ultrasound // *J. Comp. Physiol. B*. 2009. Vol. 179. P. 867 – 874.

УДК [599.74:591.53](571.65/.66)

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ: ТИХООКЕАНСКОГО МОРЖА И ЛАХТАКА (CARNIVORA, MAMMALIA)

Е. Н. Горлова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: gorlova.k@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

История трофического взаимодействия двух бентософагов: тихоокеанского моржа и лахтака (Carnivora, Mammalia). – Горлова Е. Н. – С помощью изотопного анализа рассмотрена динамика относительного трофического положения моржа и лахтака в бентосных экосистемах Берингова и Чукотского морей на протяжении последних 2500 лет. Показано, что положение этих видов в трофической сети в течение всего указанного периода существенно различалось. Лахтак стабильно занимал более высокий трофический уровень по сравнению с моржом в разные периоды позднего голоцена.

Ключевые слова: морж, лахтак, трофическая структура, стабильные изотопы, межвидовая конкуренция.

History of the trophic interactions of two benthic consumers: walrus and bearded seal (Carnivora, Mammalia). – Gorlova E. N. – The dynamics of the relative trophic levels of the walrus and bearded seal in benthic ecosystems of the Bering and Chukchi seas over the last 2,500 years was investigated using carbon and nitrogen stable isotope tracers. The positions of these species in the benthic food web were significantly different for the whole time period. The bearded seal occupied a higher trophic level relative to the walrus throughout the late Holocene.

Key words: walrus, bearded seal, trophic structure, stable isotope, interspecific competition.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанский морж (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815) и лахтак (*Erignathus barbatus* Erxleben, 1777) – два пагофильных вида морских млекопитающих, совершающие сезонные миграции из Берингова моря в Чукотское и обратно и являющиеся одними из основных высших консументов бентосных экосистем шельфовой области обоих морей.

Основными объектами питания моржа являются двустворчатые и брюхоногие моллюски, в меньшей степени – ракообразные и черви (Lowry et al., 1980; Fay, 1982; Fay et al., 1984; Sheffield, Grebmeier, 2009). Зимой животные проводят в Беринговом море, а весной мигрируют в основном в западную часть Чукотского моря (Гептнер и др., 1976; Fay, 1982). Многолетние исследования содержимого желудочно-кишечного тракта тихоокеанского моржа показали, что в районе моржа в период нагула в Чукотском море преобладают гастроподы, тогда как в Беринговом море – двустворчатые моллюски (Sheffield, Grebmeier, 2009).

Рацион лахтака включает в себя большой спектр бентосных и эпибентосных видов, варьирующий в зависимости от мест обитания (Пихарев, 1941; Finley, Evans,

1983; Antonelis et al., 1994; Dehn, 2005). Лахтак распространён вдоль всего шельфа Чукотского и Берингова морей и также совершает сезонные перемещения вместе со льдами в направлении север – юг (Федосеев, 2005). Ранние исследования содержимого желудочно-кишечного тракта указывали на ведущую роль бентосных беспозвоночных в питании этого тюленя (Пихарев, 1941; Косыгин, 1966, 1971; Тихомиров, Кизеветтер, 1966). Считалось, что лахтак занимал сходное трофическое положение с моржом в морских экосистемах и даже высказывались предположения о возможной конкуренции между видами (Cleator, 1996; Lowry et al., 1980; Pauly et al., 1998; Simpkins et al., 2003). Более поздние работы, проводившиеся на рубеже XX и XXI вв., показали, что в настоящее время значение рыб в питании лахтактов существенно выше (Hobson, Welch, 1992; Antonelis et al., 1994; Dehn, 2005). На основании наблюдаемых на протяжении XX в. изменений была выдвинута гипотеза о расхождении трофических ниш, занимаемых моржом и лахтаком, как следствие перестроек в экосистемах Берингова моря, произошедших под действием высокой антропогенной и климатической нагрузки (Dehn, 2005).

Проверить выдвинутую гипотезу можно, имея данные о питании видов в прошлом. Известно, что соотношения стабильных изотопов азота и углерода в тканях консументов являются индикаторами их диеты. Содержание тяжёлого изотопа азота ($\delta^{15}\text{N}$) служит оценкой относительного трофического положения животного в цепи питания. При переходе на каждый следующий трофический уровень величина $\delta^{15}\text{N}$ увеличивается примерно на 2 – 5‰ (Koch, 1998; Hedges et al., 2006; Szpak et al., 2012), поэтому, сравнивая изотопный состав разных животных, можно составить представление об их взаимном расположении в трофической сети. Изменение доли тяжёлого изотопа углерода ($\delta^{13}\text{C}$), напротив, на разных трофических уровнях изменяется слабо и поэтому хорошо отражает усреднённый изотопный состав жертв и первичных продуцентов. В экологических исследованиях величина $\delta^{13}\text{C}$ служит индикатором путей попадания в организм различных источников углерода, которые, как правило, зависят от пространственного расположения участков питания, например, от географической широты, глубины и расстояния от берега (O'Leary, 1988; Boutton, 1991; Hobson et al., 1994; France, 1995).

Для выявления особенностей питания и относительного трофического положения моржа и лахтака в прошлом был измерен изотопный состав коллагена костей этих животных, живших в разные периоды на протяжении позднего голоцена. Целью исследования: проверка гипотезы о недавнем расхождении двух видов в трофической сети и установление их относительного трофического положения на протяжении последних столетий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Кости моржа и лахтака, использованные в данном исследовании, были получены в результате раскопок археологического памятника чукотской зверобойной культуры, расположенного на российском побережье Берингова пролива (66°02' с.ш., 169°56' з.д.). Археологический памятник представляет собой небольшое поселение, формирование культурных слоёв которого происходило последовательно и непрерывно в течение 200 – 2500 лет назад (Динесман и др., 1996).

Определение времени отложения культурных слоёв проводилось с помощью радиоуглеродного метода. Всего было сделано 11 датировок. Измерения проводились в Лаборатории исторической экологии (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН). Материалом для радиоуглеродного датирования послужили фрагменты рёбер, позвонков и фаланг морских млекопитающих (тюленей и моржа). На основании полученных датировок были построены кривые роста отложений и рассчитаны 10 – 90% доверительные интервалы для последовательно накапливавшихся слоёв. Калибровка дат проводилась в программе *Bchron v 3.1.5*. с использованием калибровочной кривой *Marine 09*. В процессе калибровки были сделаны поправки на $\delta^{13}\text{C}$ образца и коррекция на ΔR , принятую для этого региона за 380 ± 20 (Хасанов и др., 2013; McNeely et al., 2006).

Кости млекопитающих для изотопного анализа отбирались с учётом принадлежности к возрастному классу таким образом, чтобы исключить из рассмотрения молодых животных, питающихся или недавно переставших питаться молоком матери, так как известно, что детёныши млекопитающих обогащены ^{15}N по сравнению со взрослыми (Горлова и др., 2012; Hobson, Saese, 1998; Newsome et al., 2006). Всего было проанализировано 106 костей моржа и 141 кость лахтака. Все образцы принадлежали разным особям.

Из каждой кости были выделены образцы коллагена при помощи модифицированного метода, рекомендуемого для подготовки радиоуглеродных образцов (Longin, 1971; Jørkov et al., 2007). При помощи электрического гравёра с поверхности кости срезали верхний загрязнённый слой, затем вырезался фрагмент компактной части кости весом примерно 0.2 – 0.5 г. Минеральную составляющую кости удаляли в 1М растворе соляной кислоты в течение 48 ч при температуре 2 – 4°C, после чего образец тщательно отмывали от солей дистиллированной водой. Далее при температуре 90°C в течение 24 ч коллаген растворяли в соляной кислоте ($\text{pH} = 2.5$), высушивали в сушильном шкафу и измельчали.

Навески сухого коллагена по 450 – 550 мкг упаковывали в оловянные капсулы. Определение изотопного состава проводили на элементном анализаторе (Thermo Flash 1112) и изотопном масс-спектрометре Thermo DeltaV Plus в Центре коллективного пользования при Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта, δ (‰):

$$\delta X = [(R_{\text{образца}} / R_{\text{стандарта}}) - 1] \times 1000,$$

где X – это ^{15}N или ^{13}C , а R – соответствующие соотношения $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ или $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

Для азота в качестве международного стандарта был принят N_2 атмосферного воздуха, для углерода – «венский» эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB). Оборудование было откалибровано относительно стандартных материалов, предоставленных МАГАТЭ (глутаминовая кислота USGS 40 ($\delta^{15}\text{N} = -4.5\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C} = -26.4\text{‰}$), глутаминовая кислота USGS 41 ($\delta^{15}\text{N} = 47.6\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C} = +37.6\text{‰}$) и целлюлоза IAEA-CH₃ ($\delta^{13}\text{C} = -24.7\text{‰}$)). В качестве рабочего лабораторного стандарта использовали ацетанилид ($\delta^{15}\text{N} = -4.7\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C} = -26.8\text{‰}$). Образцы рабочего стандарта анализировали после каждой 8 – 10-й пробы. Кроме того, в каждую се-

рию образцов (около 100 измерений) включали 3 – 4 пробы стандартных материалов МАГАТЭ (USGS 40 и/или IAEA-CH3). Аналитическая погрешность измерения (стандартное отклонение лабораторного стандарта $n = 6 - 8$) была в пределах $< 0.2\%$ для $\delta^{15}\text{N}$ и $< 0.15\%$ для $\delta^{13}\text{C}$.

Коллаген кости обладает относительно стабильной структурой, однако при длительном захоронении и/или под действием неблагоприятных условий аминокислотный состав может изменяться, нарушая, таким образом, исходный изотопный состав. Главными индикаторами качества исследуемого коллагена служат соотношение C/N и общее содержание углерода и азота (%N, %C) (DeNiro, 1985; Ambrose, 1990), которые также были измерены во всех образцах совместно с определением изотопного состава.

Статистическая обработка материала производилась с использованием программ Statistica 6.0 и R 2.14.2. При проверке распределений на нормальность использовался критерий Шапиро – Уилка (Гмурман, 2003). Проверка равенства дисперсий производилась при помощи F -критерия Фишера и теста Левина (Халафян, 2007). Для сравнения средних значений изотопных сигналов между двумя разными видами использовали тест Стьюдента (t -критерий) (Snedecor, Cochran, 1989) или тест Манна – Уитни (Lehmann, 2006). Тест Стьюдента использовался при сравнении выборок с нормальным распределением и одинаковыми дисперсиями, Манна – Уитни – во всех остальных случаях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изотопный состав коллагена костей был измерен для 106 особей моржа и 146 особей лахтака. В среднем для моржей позднего голоцена величина $\delta^{13}\text{C}$ составила $-12.7 \pm 0.5\%$, величина $\delta^{15}\text{N}$ – $13.2 \pm 1.5\%$, для лахтаков – $-12.7 \pm 0.6\%$ и $16.1 \pm 1.5\%$ соответственно.

В норме молекула коллагена характеризуется соотношением C/N, заключённым в интервале от 2.9 до 3.6, а содержание азота выше 10% (DeNiro, 1985; Ambrose, 1990; Secchanti et al., 2007). В процессе захоронения в первую очередь из коллагена удаляется азот, поэтому соотношение C/N в образцах плохой сохранности выше указанного диапазона, а содержание азота, соответственно, ниже. Во всех проанализированных образцах коллагена соотношение C/N соответствовало значениям элементного состава свежей кости (от 3.1 до 3.6) или процентное содержание азота превышало 10%. Таким образом, условия захоронения в данном случае не повлияли на изотопный состав, поэтому $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей древних животных отражают их реальные диету и положение в трофической сети и не являются видоизменёнными под действием посмертных процессов.

Как уже упоминалось, величина $\delta^{15}\text{N}$ увеличивается при продвижении вверх по трофической сети (Kelly, 2000). Изотопный состав азота в коллагене субфосильных костей моржа и лахтака существенно отличался (тест Стьюдента, $t = 14.8$; $p < 0.001$), что указывает на различия в занимаемых этими видами трофических позициях. Низкое содержание тяжёлого изотопа азота в коллагене костей моржа, вероятно, связано с питанием объектами более низких трофических уровней по сравнению с лахтаком.

Соотношение изотопов углерода в коллагене костей морских животных отражает район их питания. Бентосные экосистемы в связи с низким уровнем перемешивания вод и меньшим содержанием растворённого углекислого газа обогащены ^{13}C по сравнению с пелагическими (France, 1995; Clements, Koch, 2001; Montoya, 2007). Сходные причины обуславливают и различия между $\delta^{13}\text{C}$ прибрежными зарослями макрофитов и $\delta^{13}\text{C}$ фитопланктона открытых районов моря (France, 1995). Средние значения величин $\delta^{13}\text{C}$ коллагена костей древних животных были сходны (тест Стьюдента, $p > 0.05$). Относительно высокое содержание тяжёлого изотопа углерода в коллагене костей обоих видов указывает на их питание донными животными и/или вблизи от берега.

Таким образом, данные изотопного анализа не противоречат представлениям о питании обоих видов в настоящее время. Для того же, чтобы сопоставить трофическое положение моржа и лахтака в прошлом и в настоящее время, можно сравнить изотопный состав тканей животных, живших в эти периоды. На рис. 1 совместно с результатами изотопного анализа субфоссильных костей приведены данные измерений изотопного состава мышечной ткани моржа и лахтака, добытых охотниками в 1996 – 2001 гг. в юго-восточной части Чукотского моря (мыс Барроу, Аляска) (Dehn, 2005). Непосредственно сравнивать величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных тканей между собой нельзя, так как коллаген кости отличается по изотопному со-

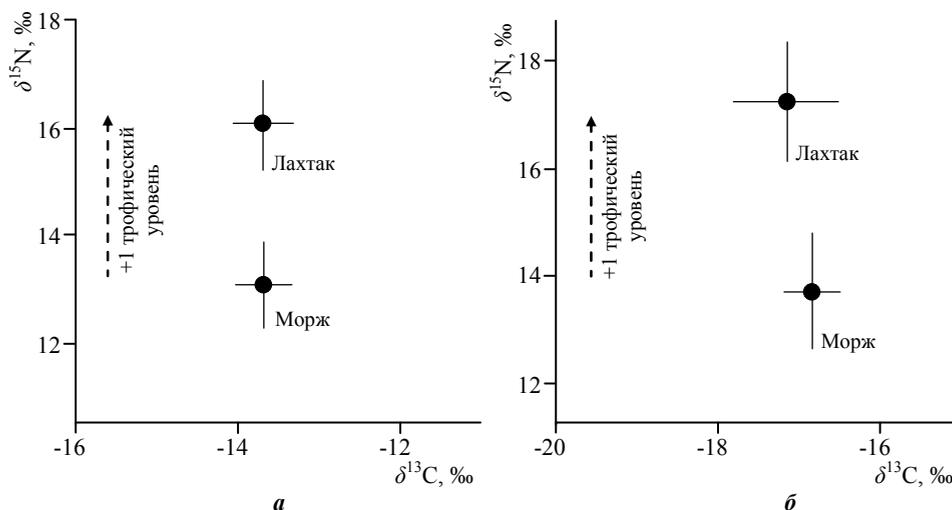


Рис. 1. Изотопный состав коллагена костей моржа и лахтака в прошлом (200 – 2500 лет назад) (а) и изотопный состав мышечной ткани моржа и лахтака в настоящее время (данные приведены по: Dehn, 2005) (б). Точками обозначены средние значения, линиями – стандартное отклонение

ставу от белков мышечной ткани, в частности значительно обогащён ^{13}C (Hobson, Clark, 1992; Hedges et al., 2006). Однако на взаимное расположение двух видов в изотопном пространстве и на их относительное трофическое положение тип измеряемой ткани не влияет. Из рис. 1 видно, что, как в современных экосистемах, так

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ

и в прошлом, лахтак располагался в трофической сети примерно на один уровень выше относительно моржа. Исходя из этого, можно заключить, что взаимное расположение двух видов в трофической сети бентосных экосистем и их специализация на разных объектах питания – не недавнее, как предполагалось, событие.

Таблица 1

Описательная статистика значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей моржа
в разные периоды позднего голоцена

Периоды времени, л. н.	n	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$, ‰				$\delta^{15}\text{N}_{\text{AIR}}$, ‰			
		ср. ± ст. откл.	мед.	min	max	ср. ± ст. откл.	мед.	min	max
200 – 700	11	-12.8±0.6	-12.7	-14.2	-11.7	14.3±2.7	13.0	12.3	21.3
750 – 1000	16	-12.8±0.6	-12.7	-14.0	-11.8	13.5±1.5	13.1	11.5	16.9
1000 – 1250	16	-12.5±0.4	-12.5	-13.0	-11.8	12.9±1.0	12.6	11.5	15.2
1250 – 1450	11	-12.9±0.4	-12.9	-13.4	-12.5	13.0±0.6	12.8	12.4	14.5
1450 – 1650	12	-12.9±0.4	-12.8	-13.9	-12.3	13.8±1.9	13.7	11.8	18.3
1650 – 1900	12	-12.7±0.3	-12.8	-13.3	-12.2	13.0±1.3	12.7	11.5	15.3
1900 – 2050	10	-12.7±0.3	-12.7	-13.2	-12.2	12.8±1.1	12.7	11.3	14.6
2050 – 2300	11	-12.6±0.4	-12.7	-13.0	-11.8	12.3±0.5	12.0	11.6	13.3
2300 – 2500	7	-12.8±0.5	-12.9	-13.4	-12.2	12.9±0.9	12.9	11.6	14.2

Благодаря тому, что образцы для исследования были отобраны из разных хронологических периодов, удалось детально восстановить динамику изотопного состава и, следовательно, питания обоих видов. Результаты представлены в табл. 1, 2 и на рис. 2.

Таблица 2

Описательная статистика значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей лахтака
в разные периоды позднего голоцена

Периоды времени, л. н.	n	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$, ‰				$\delta^{15}\text{N}_{\text{AIR}}$, ‰			
		ср. ± ст.откл.	мед.	min	max	ср. ± ст.откл.	мед.	min	max
200 – 700	12	-12.6±0.4	-12.7	-13.1	-11.8	16.1±1.3	16.3	13.6	18.1
750 – 1000	32	-12.7±0.8	-12.6	-15.1	-11.6	16.6±1.3	16.7	14.1	19.5
1000 – 1250	22	-12.9±0.7	-12.8	-14.5	-11.7	15.8±1.6	15.7	13.1	19.0
1250 – 1450	13	-12.7±0.4	-12.6	-13.4	-12.0	15.9±1.7	15.5	13.1	19.2
1450 – 1650	12	-12.6±0.5	-12.6	-13.7	-11.9	16.5±0.9	16.3	15.5	18.4
1650 – 1900	17	-12.6±0.5	-12.4	-13.5	-11.8	15.1±0.9	15.1	13.7	17.1
1900 – 2050	9	-12.7±0.7	-12.8	-13.7	-11.4	15.9±1.1	16.0	14.1	17.1
2050 – 2300	14	-12.5±0.5	-12.7	-13.0	-11.8	16.4±1.6	16.4	13.9	19.2
2300 – 2500	10	-12.6±0.4	-12.7	-13.1	-11.8	16.2±2.2	15.5	14.5	21.7

Сравнение содержания ^{15}N в коллагене костей моржа и лахтака в каждый из интервалов времени в промежутке 200 – 2500 лет назад показало, что на протяжении всего позднего голоцена лахтак существенно отличался от моржа по занимаемой трофической позиции (тест Манна – Уитни, во всех сравнениях $p < 0.01$). Вероятно, так же как и в современных экосистемах, наблюдаемые различия были следствием питания лахтака объектами более высоких трофических позиций, та-

кими как демерсальные рыбы. То есть на протяжении всего позднего голоцена морж и лахтак вряд ли имели перекрытия в питании настолько значимые, чтобы они приводили к конкуренции между видами.

Таким образом, гипотеза о недавних изменениях в трофических цепях бентосных экосистем Берингова и Чукотского морей, вызванных расхождением трофических ниш моржа и лахтака, не подтвердилась. С чем же связано в таком слу-

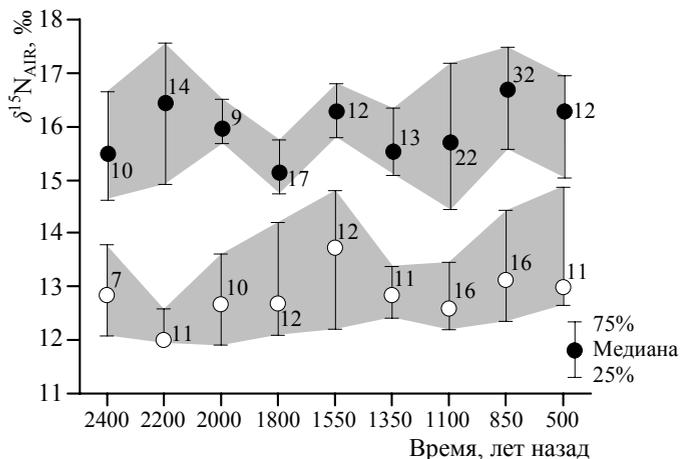


Рис. 2. Динамика изотопного состава коллагена костей моржа (○) и лахтака (●) в позднем голоцене

чае появление мнения о возможной пищевой конкуренции между видами? Почему в ранних работах, посвящённых питанию лахтака, недооценивают роль некоторых его пищевых объектов? Одним из наиболее вероятных объяснений этому может быть необъективность сравнения оценок питания, полученных различными методами. Образ жизни морских млекопитающих

накладывает ограничения на изучение их диеты и охотничьего поведения традиционными методами, такими как прямые наблюдения и изучение остатков пищи из желудочно-кишечного тракта. Быстрый метаболизм и труднодоступность животных (особенно в зимний период) приводят к тому, что получаемая информация о питании относится к очень коротким промежуткам времени и не отражает всю диету целиком. Тогда как изотопный анализ, напротив, позволяет оценить относительное трофическое положение животного за длительный период жизни (несколько лет в случае измерения коллагена кости и несколько месяцев в случае измерения мышечной ткани) (Tieszen et al., 1983; Hobson, Clark, 1992).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование изотопного метода применительно к последовательно накапливавшемуся в течение длительного времени фаунистическому материалу предоставляет возможность реконструкции некоторых аспектов экологии видов, живших в прошлом, и позволяет выявить процессы, протекающие в экосистемах во времени. В нашем случае удалось реконструировать особенности относительного трофического положения моржа и лахтака для всего позднего голоцена, т.е. последних 2500 лет. В течение всего этого периода в бентосных экосистемах шельфовой зоны Берингова и Чукотского морей оба вида, как и в настоящее время, занимали разные трофические ниши. Трофическое положение, занимаемое моржом, во все

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ

периоды позднего голоцена было примерно на один уровень ниже, чем трофическое положение, занимаемое лахтаком. Таким образом, гипотеза о недавних изменениях взаимного расположения двух этих видов в трофической сети бентосных экосистем не подтвердилась.

Автор выражает благодарность доктору биологических наук А. В. Тиуну (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН) за помощь в проведении изотопного анализа и коллегам из лаборатории исторической экологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-00655) и Программ «Живая природа: современное состояние и проблемы», «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гептнер В. Г., Чапский К. К., Арсеньев В. А., Соколов В. Е. Млекопитающие Советского Союза. Ластоногие и зубатые киты. М. : Высш. шк., 1976. Т. 2, ч. 3. 718 с.

Гмурман В. Е. Теория вероятностей и математическая статистика. М. : Высш. шк., 2003. 479 с.

Горлова Е. Н., Крылович О. А., Савинецкий А. Б., Хасанов Б. Ф. Экология кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) Берингова пролива в позднем голоцене // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. Вып. 5. С. 546 – 553.

Динесман Л. Г., Киселева Н. К., Савинецкий А. Б., Хасанов Б. Ф. Вековая динамика прибрежных экосистем северо-востока Чукотки. М. : Аргус, 1996. 189 с.

Пихарев Г. А. Некоторые данные о питании дальневосточного лахтаки (*Erignathus barbatus* Pall.) // Изв. ТИНРО. 1941. Т. 20. С. 101 – 120.

Косыгин Г. М. Некоторые материалы по питанию лахтаки в Беринговом море в весенне-летний период // Изв. ТИНРО. 1966. Т. 58. С. 153 – 157.

Косыгин Г. М. Питание лахтаки *Erignathus barbatus nauticus* (Pallas) в Беринговом море в весенне-летний период // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 144 – 151.

Тихомиров Э. А., Кизеветтер И. В. Дальневосточные ластоногие / Центр. Бюро техн. информации Дальрыбы ТИНРО. Владивосток, 1966. 133 с.

Федосеев Г. А. Популяционная биология ледовых форм тюленей и их роль в экосистемах Северной Пацифики. Магадан : МагаданНИРО, 2005. 179 с.

Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. М. : Бином-Пресс, 2007. 512 с.

Хасанов Б. Ф., Крылович О. А., Савинецкий А. Б. Резервуар-эффект в Беринговом море : величина региональной поправки радиоуглеродных датировок морских организмов // Динамика современных экосистем в голоцене : материалы Третьей Всерос. науч. конф. / под ред. И. В. Аськеева, Д. В. Иванова. Казань : Отечество, 2013. С. 60 – 63.

Ambrose S. H. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis // J. of Archaeological Science. 1990. Vol. 17, № 4. P. 431 – 151.

Antonelis G. A., Melin S. R., Bukhtiyarov Y. A. Early spring feeding habits of bearded seals (*Erignathus barbatus*) in the Central Bering Sea, 1981 // Arctic. 1994. Vol. 47. P. 74 – 79.

Boutton T. W. Stable carbon isotope ratios of natural materials II : atmospheric, terrestrial, marine and freshwater environments // Carbon isotope techniques / eds. D. C. Coleman, B. Fry. San Diego : Academic Press, 1991. P. 173 – 186.

Ceccanti B., Landi A., Bartoli F., Mallegni F., Masciandaro G., Carmignani A., Macci C. Study and control of the geochemical processes responsible of diagenetic alteration of archaeological bones // *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem. Serie A.* 2007. Vol. 112. P. 61 – 68.

Cleator H. J. The status of the bearded seal, *Erignathus barbatus*, in Canada // *Can. Field-Nat.* 1996. Vol. 110. P. 501 – 510.

Clementz M.T., Koch P.L. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel // *Oecologia.* 2001. Vol. 129, № 3. P. 461 – 472.

Dehn L.-A. Trophic relationships in an Arctic marine food web and implications for trace element dynamics. Ph.D. Fairbanks, 2005. 290 p.

DeNiro M. J. Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction // *Nature.* 1985. Vol. 317, № 31. P. 806 – 809.

Fay F. H., Bukhtiyarov Y. A., Stoker S. W., Shults L. M. Foods of the Pacific walrus in winter and spring in the Bering Sea // *Soviet-American Cooperative. Research on Marine Mammals.* U.S. Department of Commerce, NOAA, NMFS, 1984. Vol. 1. Pinnipeds. 104 p.

Fay F. H. Ecology and biology of the Pacific Walrus, *Odobenus rosmarus divergens*, Illiger // *North American Fauna.* 1982. Vol. 74. P. 1 – 279.

Finley K. J., Evans C. R. Summer diet of the bearded seal (*Erignathus barbatus*) in the Canadian high Arctic // *Arctic.* 1983. Vol. 36. P. 82 – 89.

France R. L. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae : foodweb implications // *Marine Ecology Progress Series.* 1995. Vol. 124. P. 307 – 312.

Hedges R. E. M., Stevens R. E., Koch P. L. Isotopes in bones and teeth // *Isotopes in palaeoenvironmental research. Developments in Paleoenvironmental Research Series / ed. M. J. Leng.* Dordrecht : Springer, 2006. Vol. 10. P. 117 – 146.

Hobson K. A., Clark R. G. Assessing avian diets using stable isotopes I : turnover of ^{13}C in tissues // *Condor.* 1992. Vol. 94, № 1. P. 181 – 188.

Hobson K. A., Sease J. L. Stable isotope analyses of tooth annuli reveal temporal dietary records : an example using steller sea lions // *Marine Mammal Science.* 1998. Vol. 14, № 1. P. 116 – 129.

Hobson K. A., Welch H. E. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // *Marine Ecology Progress Series.* 1992. Vol. 84. P. 9 – 18.

Hobson K. A., Piatt F. J., Pitocchelli J. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships // *J. of Animal Ecology.* 1994. Vol. 63, № 4. P. 786 – 798

Jørkov M. L., Heinemeier J., Lynnerup N. Evaluating bone collagen extraction methods for stable isotope analysis in dietary studies // *J. of Archaeological Science.* 2007. Vol. 34, № 11. P. 1824 – 1829.

Koch P. L. Isotopic reconstruction of past continental environments // *Annual Review Earth and Planetary Sciences.* 1998. Vol. 26. P. 573 – 613.

Lehmann E. L. Nonparametrics : Statistical methods based on ranks. New York : Springer, 2006. 463 p.

Longin K. New method of collagen extraction for radiocarbon dating // *Nature.* 1971. Vol. 230. P. 241 – 242.

Lowry L. F., Frost K. J., Burns J. J. Feeding of bearded seals in the Bering and Chukchi Seas and trophic interaction with Pacific walruses // *Arctic.* 1980. Vol. 33. P. 330 – 342.

McNeely R., Dyke A. S., Southon J. Canadian marine reservoir ages : preliminary data assessment // *Geological Survey of Canada.* 2006. Open file 5049. URL: <http://geopub.nrcan.gc.ca> (дата обращения: 02.11.2013).

Montoya J. P. Natural abundance of ^{15}N in marine planktonic ecosystems // *Stable isotopes in ecology and environmental science / eds. R. Michener, K. Lajtha.* Malden ; Oxford ; Carlton : Blackwell Publishing Ltd, 2007. P. 176 – 201.

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ

Newsome S. D., Koch P. L., Etnier M. A., Aurioles-Gamboa D. Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids // *Marine Mammal Science*. 2006. Vol. 22, № 3. P. 556 – 572.

O'Leary M. H. Carbon isotopes in photosynthesis // *BioScience*. 1988. Vol. 38. P. 328 – 336.

Pauly D., Trites A. W., Capuli E., Christensen V. Diet composition and trophic levels of marine mammals // *J. of Marine Science*. 1998. Vol. 55, № 3. P. 467 – 481.

Sheffield G., Grebmeier J. M. Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) : differential prey digestion and diet // *Marine Mammal Science*. 2009. Vol. 25, № 4. P. 761 – 777.

Simpkins M. A., Hiruki-Raring L. M., Sheffield G., Grebmeier J. M., Bengtson J. L. Habitat selection by ice-associated pinnipeds near St. Lawrence Island, Alaska in March 2001 // *Polar Biology*. 2003. Vol. 26. P. 577 – 586.

Snedecor G. W., Cochran W. G. Statistical methods. Iowa : Iowa State University Press, 1989. 503p.

Szpak P., Orchard T. J., McKechnie I., Gröcke D. R. Historical ecology of late Holocene sea otters (*Enhydra lutris*) from northern British Columbia : isotopic and zooarchaeological perspectives // *J. of Archaeological Science*. 2012. Vol. 39, № 5. P. 1553 – 1571.

Tieszen L. L., Boutton T. W., Tesdahl K. G., Slade N. A. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet // *Oecologia*. 1983. Vol. 57. P. 32 – 37.

УДК 574.587(594.32)

**СИМБИОЗ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ
СЕМЕЙСТВА EULIMIDAE (GASTROPODA)
И ИГЛОКОЖИХ (ECHINODERMATA)**

П. Ю. Дгебуадзе

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: p.dgebuadze@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Симбиоз брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae (Gastropoda) и иглокожих (Echinodermata). – Дгебуадзе П. Ю. – В ходе нескольких экспедиций в Южном Вьетнаме (залив Нячанг Южно-Китайского моря) был изучен видовой состав брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae – симбионтов иглокожих. Обнаружено 35 видов представителей этой группы, 17 из которых оказались новыми для фауны Вьетнама. Обобщены литературные сведения, а также для нескольких массовых видов установлены наиболее предпочтительные виды хозяев иглокожих (на примере морских лилий, морских звезд, морских ежей).

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, симбиотические сообщества, иглокожие, Южный Вьетнам.

Symbiosis between gastropods (Gastropoda, Eulimidae) and echinoderms (Echinodermata). – Dgebuadze P. Yu. – During several expeditions in South Vietnam (Bay of Nha Trang, South-China Sea) the species composition of gastropods from the Eulimidae family was studied. Thirty five species were found, seventeen of them being new for the Vietnamese fauna. Literature data were summarized; the most preferred host species of echinoderms (on the examples of crinoids, starfishes, and sea urchins) were identified for several eulimid species.

Key words: gastropods, symbiotic communities, echinoderms, South Vietnam.

ВВЕДЕНИЕ

Брюхоногие моллюски семейства Eulimidae являются специализированными симбионтами иглокожих. В настоящее время известно около 1500 видов эулимид из разных районов Мирового океана (Warén, 1983; Lorenz, 2005). Представители этого семейства являются одной из наиболее массовых групп брюхоногих моллюсков, уступая по числу видов, вероятно, лишь семейству Pyramidellidae (Schander et al., 2002).

На морских звездах эулимиды предпочитают более скрытую вентральную поверхность, где они в лучшей степени защищены от хищников (например, *Thysa* spp. и *Stilifer* spp.). Отмечено несколько видов моллюсков, обитающих на аборальной стороне тела хозяев (*Asterolamia hians* Warén, 1980, *Parvioris* spp.). Кроме того, некоторые виды вбуравливаются в покровы своих хозяев, формируют галлы, оставляя на поверхности лишь небольшую часть тела, что позволяет им легко добывать себе пищу и одновременно с этим защищаться от врагов (например, представители рода *Stilifer*) (Warén, 1983; Jangoux, 1987).

Эулимиды, встречающиеся на морских лилиях, пробуравливают тело хозяина между скелетными пластинками, прикрепляясь за счет хобота (*Annulobalcis* spp.,

Goodingia varicosa (Schepman, 1909), *Curveulima* spp.). Лишь моллюски рода *Tropiometricola* формируют галлы. Гастроподы-симбионты селятся на руках, а также аборальной стороне тела морских лилий (цирры, нижняя сторона чашечки) (Дгебуадзе, Кантор, 2010).

На морских ежах симбиотические брюхоногие моллюски перемещаются по поверхности тела хозяина (*Pulicocchlea* spp.), прикрепляются к оральной стороне тела (*Echineulima* spp., *Mucronalia* sp., *Pelseenaria* spp., *Sabinella infrapatula* (Murdoch et Suter, 1906), *Vitreobalcis temnopleuricola* Fujioka et Habe, 1983) или формируют галлы на иглах (*Monogamus parasaleniae* Warén, 1980, *Sabinella troglodytes* (Thiele, 1925), *Trochostilifer mortenseni* Warén, 1980). В качестве пищи моллюски-симбионты используют, как правило, мягкие ткани хозяев (Jangoux, 1987).

Симбиотические ассоциации брюхоногих моллюсков-эулимид отмечены также и с голотуриями. Симбионты могут обитать как на поверхности тела хозяев (*Amatibalcis* spp., *Balcis* spp., *Peastilifer* spp., *Pisolamia brychia* (Watson, 1883), *Mucronalia variabilis* Schepman in Voeltzkow, 1913), так и в целомической полости, прикрепляясь к пищеводу, желудку, кишечнику, стенке тела, органам дыхания (*Enteroxenos* spp., *Entocolax* spp., *Thyonicola* spp., *Gasterosiphon deimatis* (Koehler et Vaney, 1903), *Megadenus* spp., *Molpadicola orientalis* Grusov, 1957, *Paedophoropus dicoelobicus* Ivanov, 1933 (Lützen, 1972; Jangoux, 1987).

На офиурах эулимиды чаще всего обитают, прикрепившись к оральной стороне тела или на руках (*Fuscapex ophioacanthicola* Warén, 1981, *Ophieulima fuscoapicata* Warén, 1981, *Ophieulima minima* (Dall, 1927), *Ophioarachnicola biformis* Warén, 1980), или формируют открытые галлы на аборальной стороне тела хозяина (*Punctifera ophiotoerae* Warén, 1981) (Jangoux, 1987).

В настоящее время для многих районов отсутствуют полные списки видов моллюсков-симбионтов и нет данных о приуроченности их к тем или иным видам хозяев. В частности, до сих пор очень слабо изучены фауна эулимид Южно-Китайского моря (Южный Вьетнам).

Цель работы – описание разнообразия брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae Южно-Китайского моря (на примере залива Нячанг).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Собственный материал был собран в заливе Нячанг Южно-Китайского моря (на базе Приморского отделения Российско-Вьетнамского тропического центра) в течение шести экспедиций в весенний период с 2008 по 2013 г. Кроме того, были использованы сборы экспедиций Тропического центра 2012 – 2013 гг. Исследования проводились на глубинах от 0 до 25 м. Сбор материала осуществлялся с помощью легкого водолазного снаряжения. В ряде случаев под водой отмечалась локализация симбионтов на хозяине.

Для предотвращения потери симбионтов хозяев помещали под водой в пластиковые пакеты и поднимали на борт корабля. Затем иглокожих тщательно осматривали, снимали с них видимых симбионтов и делали смывы слабым раствором спирта. Хозяев (для дальнейшего определения и измерения) и симбионтов фиксировали 70% спиртом, для молекулярно-генетических исследований – 96% спиртом.

Всего было исследовано около 200 особей морских звезд, более 2000 особей морских лилий, около 70 экземпляров морских ежей и 60 голотурий. Проанализировано более 1700 особей симбиотических брюхоногих моллюсков (всего для всех групп иглокожих).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе многолетних исследований видового состава иглокожих в заливе Нячанг (Южный Вьетнам, Южно-Китайское море) были отмечены симбиотические брюхоногие моллюски из семейства Eulimidae на 27 видах иглокожих (таблица). В конце 2012 г. в виде одной из глав сборника, посвященного изучению прибрежных бентосных сообществ залива Нячанг, был приведен видовой список эулимид с описанием как моллюсков, так и указанием хозяев (Dgebuadze, Kantor, 2012). Однако с тех пор исследования разнообразия фауны симбиотических брюхоногих моллюсков в данной акватории продолжают.

Симбиотические брюхоногие моллюски семейства Eulimidae, обнаруженные в водах Вьетнама

Вид моллюска	Хозяин	Распространение
1	2	3
<i>Annulobalcis albus</i> Dgebuadze, Fedosov et Kantor 2012	<i>Oxycomanthus bennetti</i> (Müller, 1841) (Морские лилии)	Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Annulobalcis vinarius</i> Dgebuadze, Fedosov et Kantor, 2012	Морские лилии: <i>Himerometra robustipinna</i> (Carpenter, 1881); <i>Comatella nigra</i> (Carpenter, 1888); <i>Stephanometra indica</i> (Smith, 1876); <i>Dichrometra flagellata</i> (Müller, 1841); <i>Stephanometra tenuipinna</i> (Hartlaub, 1890); <i>Amphimetra ensifera</i> (AH Clark, 1909)	То же
<i>Annulobalcis wareni</i> Dgebuadze, Fedosov et Kantor, 2012	<i>Comaster nobilis</i> (Carpenter, 1884) (Морские лилии)	«
<i>Annulobalcis maculatus</i> Dgebuadze, Fedosov et Kantor, 2012	<i>Comatella nigra</i> (Морские лилии)	Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Curveulima</i> sp. 1	Морские лилии: <i>Phanogenia gracilis</i> (Hartlaub, 1893); <i>Comaster nobilis</i> ; <i>Amphimetra ensifera</i>	Австралия, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Curveulima</i> sp. 2	Морские лилии: <i>Phanogenia gracilis</i> ; <i>Dichrometra flagellata</i> ; <i>Comatella nigra</i> ; <i>Colobometra perspinosa</i> (Carpenter, 1881)	То же
<i>Echineulima mittrei</i> (Petit de la Saussaye, 1851)	Морские ежи: <i>Diadema setosum</i> (Leske, 1778); <i>Echinothrix calamaris</i> (Pallas, 1774)	Индийский океан, Сулавеси, побережье западной Африки, Мадагаскар, Канарские острова, Гавайские острова, Япония, Индонезия, Фиджи, Новая Каледония, Сингапур, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Goodingia varicosa</i> Lützen, 1972	Морские лилии: <i>Phanogenia gracilis</i> ; <i>Liparometra</i> sp.	Новая Гвинея, Южно-Китайское море, залив Нячанг

СИМБИОЗ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА EULIMIDAE

Окончание таблицы

1	2	3
<i>Melanella</i> spp. (4 вида)	Голотурии: <i>Pearsonothuria graeffei</i> (Semper, 1868); <i>Holothuria atra</i> Jaeger, 1833; <i>Holothuria leucospilota</i> (Brandt, 1835); <i>Stichopus variegatus</i> Semper, 1868; <i>Stichopus chloronotus</i> Brandt, 1835; <i>Holothuria</i> gen. sp.	Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Parvioris australiensis</i> Warén, 1981	Морские звезды: <i>Luidia maculata</i> Müller et Troschel, 1842	Западная Австралия, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Pulicicochlea</i> cf. <i>calamaris</i> Ponder et Gooding, 1978	Морские ежи: <i>Echinothrix calamaris</i>	Гавайские острова, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Pulicicochlea fusca</i> Ponder et Gooding, 1978	Морские ежи: <i>Diadema setosum</i>	Австралия, Индонезия, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Sticteulima</i> sp.	Офиуры: <i>Ophiothrix</i> sp.	Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Stilifer utinomi</i> Habe, 1951	Морские звезды: <i>Linckia multifora</i> (Lamarck, 1816); <i>Linckia laevigata</i>	Австралия, Япония, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Stilifer variabilis</i> Boettger, 1893	Морские звезды: <i>Culcita novaeguineae</i> Müller et Troschel, 1842	Филиппины, Австралия, Новая Гвинея, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Thyca crystallina</i>	Морские звезды: <i>Linckia laevigata</i>	Фиджи, Филиппины, Южно-Китайское море, провинция Кхань Хоа, залив Нячанг
<i>Thyca (Granulithyca) nardoafrianti</i> Habe, 1976	Морские звезды: <i>Nardoa frianti</i> Koehler, 1910	Японское море, Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Vitreobalcis</i> sp. 1	Морские ежи: <i>Phyllacanthus</i> cf. <i>imperialis</i> (Lamarck, 1816); <i>Salmacis bicolor</i> L. Agassiz et Desor, 1846	Южно-Китайское море, залив Нячанг
<i>Vitreobalcis</i> sp. 2	Морские ежи: <i>Toxopneustes pileolus</i> (Lamarck, 1816)	То же
<i>Vitreolina</i> sp. 1	Морские ежи <i>Phyllacanthus</i> cf. <i>imperialis</i>	«
<i>Vitreolina</i> sp. 2	Морские ежи: <i>Toxopneustes pileolus</i> ; <i>Tripneustes gratilla</i> (Linnaeus, 1758)	«

В результате подобных работ отмеченное в литературе количество видов симбиотических брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae в водах Вьетнама было увеличено до 35 видов, из которых 17 видов впервые отмечены для побережья Вьетнама. Наиболее богатыми видами оказался род *Melanella* (примерно 10 видов), однако статус многих из них по нашим и литературным данным вызывает сомнения, а сам род требует ревизии (Warén, 1983). За ним по числу видов следует род *Annulobalcis* – 4 вида, обнаруженные в водах Вьетнама впервые, а также все – новые для науки (*Dgebuadze et al.*, 2012). Остальные роды представлены 1 – 2 видами (см. таблицу).

Среди хозяев эулимид наиболее разнообразной группой оказались морские лилии – 12 видов (заселены 7 видами эулимид). Остальные группы иглокожих представлены чуть меньшим числом видов симбионтов – 6 видов голотурий (примерно 4 вида эулимид), 5 видов морских звезд (5 видов эулимид), 6 видов морских ежей (7 видов эулимид), 1 вид офиур (1 вид эулимид) (рис. 1, 2).

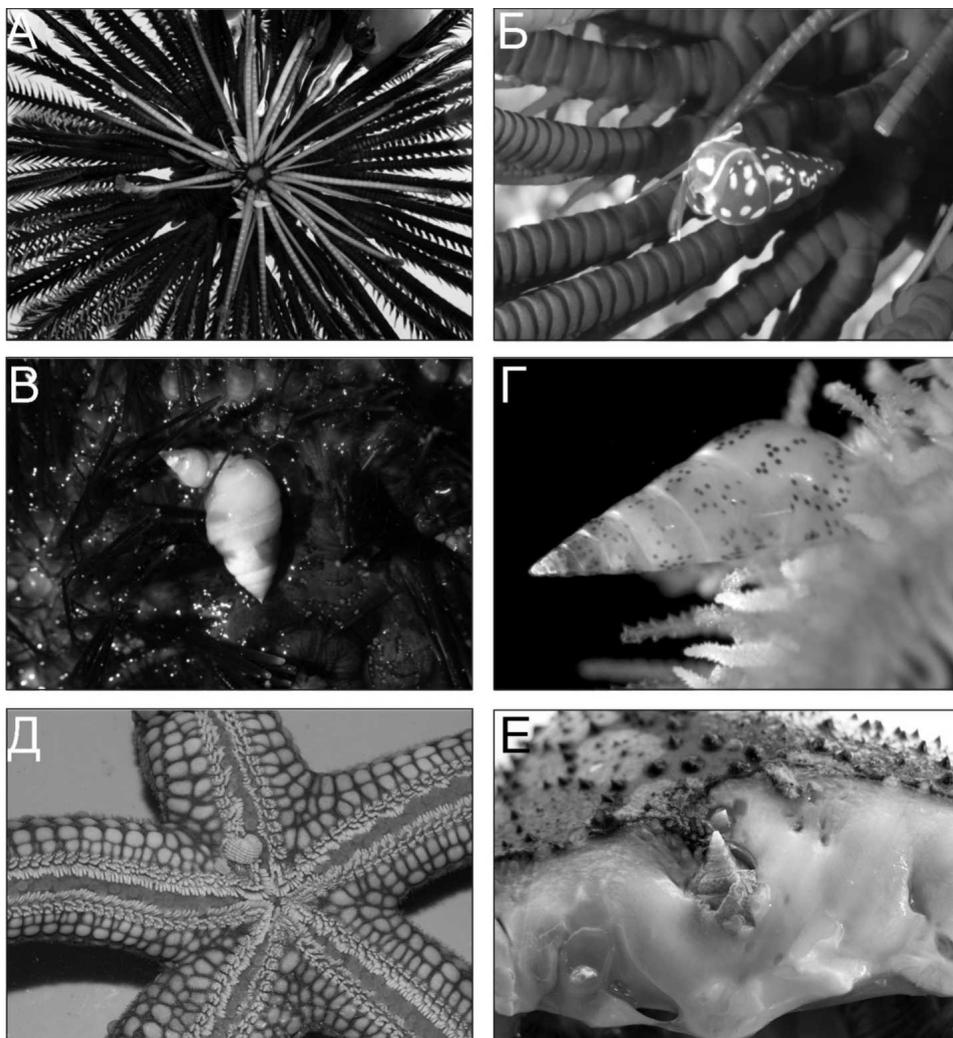


Рис. 1. Моллюски-симбионты на представителях разных классов хозяев: А – морская лилия *Oxycomanthus bennetti* с *Annulobalcis albus*; Б – *Annulobalcis vinarius* на морской лилии *Himerometra robustipinna*; В – *Echineulima mittrei* на морском еже *Astropyga radiata*; Г – *Sticteulima* sp. на офиуре *Ophiothrix* sp.; Д – *Thyca nardoafrianti* на морской звезде *Nardoa frianti*; Е – *Stilifer variabilis* в морской звезде *Culcita novaeguineae* (фотографии автора, Т. И. Антохиной и О. В. Савинкина)

Ранее в водах Вьетнама было отмечено лишь 15 видов эулиimid. Хозяева были известны только для четырех видов, и лишь один вид из найденных в наших исследованиях – *Thyca crystallina* (Gould, 1846) – отмечался ранее на морских звездах

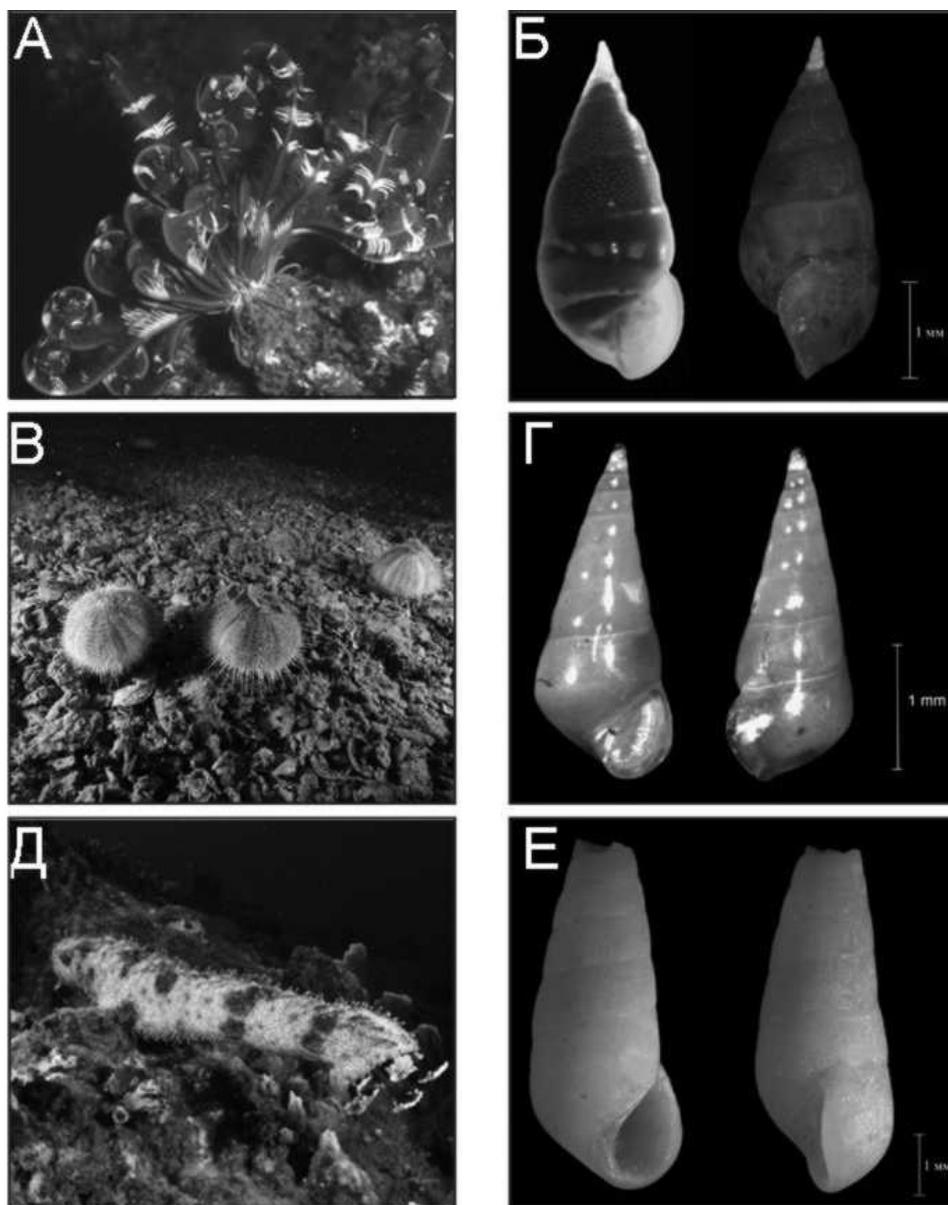


Рис. 2. Иголкожие и обнаруженные на них эулимиды: А – морская лилия *Liparometra regalis*; Б – *Goodingia varicosa*; В – морской еж *Salmacis bicolor*; Г – *Vitreobalcis* sp. 1; Д – голотурия *Pearsonothuria graeffei*; Е – *Melanella* sp. 1 (фотографии автора и О. В. Савинкина)

Linckia laevigata (Linnaeus 1758) (Hylleberg, Kilburn, 2003; Lyskin, Britayev, 2005; Thach, 2005, 2007; Moolenbeek, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе приведен полный список симбиотических брюхоногих моллюсков семейства Eulimidae для залива Нячанг, Южно-Китайского моря, составленный по результатам многолетних исследований видового разнообразия иглокожих данной акватории. Несомненно, для более подробного исследования фауны этой группы моллюсков требуется применять не только водолазный метод сбора материала, но также и дночерпательный, что позволит еще больше охватить видовое разнообразие хозяев.

В настоящее время по-прежнему сложно проводить сравнения фауны эулимид Южного Вьетнама с другими регионами, поскольку в большинстве случаев моллюсков собирали без какой-либо привязки к хозяевам. Например, в водах Японии отмечено более 100 видов эулимид, для большинства из которых хозяева неизвестны (Higo et al., 1999). Для различных акваторий Индо-Вост. Пацифики данные о видовом богатстве моллюсков-эулимид также фрагментарны с описаниями некоторых видов и незначительными комментариями касательно встречаемости на том или ином виде иглокожих (Laseron, 1955; Jangoux, 1987 и др.).

Автор выражает благодарность дирекциям и сотрудникам Российско-Вьетнамского Тропического центра за предоставленную возможность провести исследование по данной теме; доктору биологических наук Ю. И. Кантору, доктору биологических наук Т. А. Бритаеву и коллегам за предоставление фотографий, помощь, а также интересную совместную работу в море и лаборатории.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-14-01179).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дгебуадзе П. Ю., Кантор Ю. И. Симбиотические ассоциации брюхоногих моллюсков (Gastropoda, Eulimidae) с морскими звездами *Linckia laevigata* (Echinodermata, Asteroidea) в Южном Вьетнаме // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 4. С. 414 – 418.

Дгебуадзе П. Ю., Кантор Ю. И. Видовой состав и специфичность брюхоногих моллюсков (Eulimidae) – симбионтов морских лилий Южного Вьетнама // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 7. С. 796 – 803.

Britayev T. A., Bratova O. A., Dgebuadze P. Yu. Symbiotic assemblage associated with the sea urchin *Salmacis bicolor* (Echinoidea, Temnopleuridae) in the An Thoi archipelago, Vietnam // Symbiosis. 2013. № 61. P. 155 – 161.

Dgebuadze P. Yu., Fedosov A. E., Kantor Yu. I. Host specificity of parasitic gastropods of the genus *Annulobalcis* Habe, 1965 (Mollusca, Gastropoda, Eulimidae) from crinoids in Vietnam, with descriptions of four new species // Zoosystema. 2012. Vol. 34, № 1. P. 139 – 155.

Dgebuadze P. Yu., Kantor Yu. I. Eulimidae (Gastropoda, Ptenoglossa) of Nhatrang Bay // Benthic fauna of the Bay of Nhatrang, Southern Vietnam / eds. T. A. Britayev, D. S. Pavlov. Moscow : KMK Scientific Press, 2012. Vol. 2. P. 123 – 141.

Higo S., Callomon P., Goto Y. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing Mollusca of Japan. Osaka : Elle Scientific Publ., 1999. 749 p.

СИМБИОЗ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА EULIMIDAE

- Hylleberg J., Kilburn R. N.* Marine molluscs of Vietnam // Phuket Marine Biological Center Special Publication. 2003. № 28. 300 p.
- Jangoux M.* Diseases of Echinodermata. II. Agents metazoans (Mesozoa to Bryozoa) // Diseases of Aquatic organisms. 1987. Vol. 2. P. 205 – 234.
- Laseron C. F.* Revision of the New South Wales eulimoid shells // Australian Zoologist. 1955. Vol. 12, № 2. P. 83 – 101.
- Lorenz F.* Mollusca. Marine Parasitology. Wallingford, Oxon : CSIRO Publ., Melbourne and CABI Publ., 2005. 565 p.
- Lützen J.* Records of parasitic gastropods from crinoids with description of a new genus, *Goodingia* (Gastropoda, Prosobranchia) // Steenstrupia. 1972. Vol. 2. P. 233 – 246.
- Lützen J., Nielsen K.* Contributions to the anatomy and biology of *Echineulima* n.g. (Prosobranchia: Eulimidae), parasitic on sea urchins // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening. 1975. Vol. 138. P. 171 – 199.
- Lyskin S. A., Britayev T. A.* Symbionts of Holothurians from South Vietnam: Intra- and Inter-specific Interactions // Doklady Biological Sciences. 2005. Vol. 401. P. 116 – 119.
- Moolenbeek R. G.* *Hoenselaaria*, a new genus with description of a new species (Gastropoda: Eulimidae) from the Indo-Pacific // Miscellanea Malacologica. 2009. Vol. 3, № 4. P. 71 – 75.
- Ponder W. F., Gooding R. U.* Four new Eulimid Gastropods associated with shallow-water diadematid echinoids in the Western Pacific // Pacific Science. 1978. Vol. 32, № 2. P. 157 – 181.
- Schander C., Halanych K. M., Dahlgren T., Sundberg P.* Test of the monophyly of Odostomiinae and Turbonilliinae (Gastropoda, Heterobranchia, Pyramidellidae) based on 16S mtDNA sequences // Zoologica Scripta. 2002. Vol. 32, № 3. P. 243 – 254.
- Thach N. N.* Shells of Vietnam. Hackenheim : ConchBooks, 2005. 338 p.
- Thach N. N.* Recently collected shells of Vietnam. Ancona : L'Informatore Piceno & N. N. T., 2007. 384 p.
- Warén A.* Revision of the genera *Thyca*, *Stilifer*, *Mucronalia*, *Scalenostoma* and *Echineulima* (Mollusca, Prosobranchia, Eulimidae) // Zoologica Scripta. 1980. Vol. 9. P. 187 – 210.
- Warén A.* A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda, Prosobranchia) // J. of Molluscan Studies. 1983. Suppl. 13. P. 1 – 96.

УДК 598.1:591.484.6

**РАЗЛИЧИЯ В МОРФОЛОГИИ СЕТЧАТКИ ГЛАЗА
И ПИГМЕНТНОГО ЭПИТЕЛИЯ У УЖЕОБРАЗНЫХ (COLUBRIDAE)
И ГАДЮКОВЫХ (VIPERIDAE) ЗМЕЙ
(на примере *Hierophis caspius*, *Natrix natrix* и *Pelias berus*)**

Р. В. Желанкин

*Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН
Россия, 127051, Москва, Большой Каретный пер., 19, стр. 1
E-mail: littletick@ya.ru*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Различия в морфологии сетчатки глаза и пигментного эпителия у ужеобразных (Colubridae) и гадюковых (Viperidae) змей (на примере *Hierophis caspius*, *Natrix natrix* и *Pelias berus*). – Желанкин Р. В. – Морфологию пигментного эпителия (ПЭ) и сетчатки глаза трех видов змей – ужа обыкновенного (*Natrix natrix* Linnaeus, 1758), желтобрюхого полоза (*Hierophis caspius* Gmelin, 1789) и гадюки обыкновенной (*Pelias berus* Linnaeus, 1758) исследовали средствами световой микроскопии на гистологических срезах и плоских препаратах сетчатки вместе с ПЭ. Средняя толщина сетчатки и большинства её слоёв у полоза в 1.8 раза больше, чем у гадюки. Фоторецепторы и клетки ПЭ гадюки мельче и расположены плотнее, чем у ужа. Ганглиозные клетки сетчатки гадюки крупнее, чем у ужа. Фоторецепторы у обоих видов можно условно разделить на крупные и мелкие ($p < 0.001$). Доля мелких у гадюки выше (27.7%) чем у ужа (15.4%). Значения плотности фоторецепторов у *P. berus* в среднем не отличались от таковых у *N. natrix*.

Ключевые слова: змеи, строение сетчатки, фоторецепторы.

Morphological distinctions of the retina and pigment epithelium in the Colubridae and Viperidae snake families (on examples of *Hierophis caspius*, *Natrix natrix*, and *Pelias berus*). – Zhelankin R. V. – The morphology of the pigment epithelium (PE) and the retina of three snake species: grass snake (*Natrix natrix*), large whip snake (*Hierophis caspius*), and common viper (*Pelias berus*) was investigated by light microscopy on histological sections and flat retina preparations with PE. The retina and the majority of its layers in the Colubrids (large whip snake) are 1.8 times thicker (on average) than in the Viperids (common viper). The photoreceptors and PE cells in *P. berus* are smaller and arranged more densely than in *N. natrix* while the retinal ganglion cells are larger. The photoreceptors in both the species can be divided into large and small ($p < 0.001$). The proportion of small ones in *P. berus* is higher (27.7%) than in *N. natrix* (15.4%). The photoreceptor densities in *P. berus* did not differ from those in *N. natrix* on average.

Key words: snakes, retina, photoreceptors.

ВВЕДЕНИЕ

Змеи – одни из наиболее специализированных хищников среди рептилий, большинство из которых в процессе охоты полагаются исключительно на зрение и обоняние. В сетчатке змей по современной классификации выделяют 10 слоёв: пигментный эпителий, наружные сегменты фоторецепторов, наружная пограничная мембрана, наружный зернистый слой, наружный сетчатый слой, внутренний зернистый слой, внутренний сетчатый слой, слой ганглиозных клеток, слой нервных

волокон, внутренняя пограничная мембрана (Walls, 1963). Ультраструктура фоторецептора змей в целом подобна таковой у других позвоночных животных, но наблюдается отсутствие жировых капель, в отличие от дневных ящериц, черепах и птиц (Давыдова, 1993). Функция жировых капель в фоторецепторах указанных позвоночных – поглощение отдельных световых волн, за счет чего достигается восприятие цветов при изменении интенсивности освещенности. На данный момент в свободном доступе существуют статьи и тезисы, в которых рассматривается только строение и физиолого-биохимическое описание фоторецепторов змей. Так, у дневных высших змей (Caenophidia) имеется большое разнообразие колбочек – до 4 типов, содержащих различные типы пигментов, а палочки имеются не у всех представителей, и в частности их нет у змей семейства ужеобразных (Colubridae). Только у одного из типов фоторецепторов ужеобразных (тип С) наблюдается структура и функции, подобные колбочкам удавообразных змей (Boidae); и этот тип присутствует только в небольшом количестве. У представителя семейства ужеобразных (Colubridae) – обыкновенной подвзвочной змеи (*Thamnophis sirtalis*) – имеется 4 типа колбочковых фоторецепторов: 45.5% двойных колбочек, 40% больших единичных колбочек и 14.5% малых единичных колбочек (Sillman et al., 1997).

У гадюковых (Viperidae) и ямкоголовых змей (Crotalidae) чисто дневной «колбурный» тип колбочек, полученный независимо от ужеобразных предков, снова развился и вторично преобразовался путем превращения колбочки типа С в палочку. Так, сетчатка рогатой гадюки (*Cerastes cerastes*) включает два типа колбочек: большие одинарные колбочки и малые одинарные колбочки, а также палочки – наиболее мелкие из фоторецепторов (Khattab Fairoze et al., 2004). Сетчатка двух видов гадюковых змей – гадюки обыкновенной (*Pelias berus*) и гюрзы (*Vipera lebetina*) – были изучены с помощью световой и электронной микроскопии и микроспектрофотометрии Говардовским и Чхеидзе (Govardovskii, Chkheidze, 1989). У этих змей в сетчатке обнаружены палочки, двойные колбочки, большие и малые одинарные колбочки. Из приведенных данных видно, что сетчатка гадюковых змей (Viperidae) более адаптирована к сумеречным условиям обитания, а ужеобразных (Colubridae) – к дневным условиям.

В настоящем исследовании сделана попытка сравнения морфологии сетчатки глаза обыкновенного ужа (*Natrix natrix* Linnaeus, 1758), желтобрюхого полоза (*Hierophis caspius* Gmelin, 1789) и обыкновенной гадюки (*Pelias berus* Linnaeus, 1758). Эти змеи принадлежат к разным семействам, и нашей задачей было сравнение морфологии сетчатки этих групп и обоснование сходств и различий с учетом литературных данных по морфологии, эволюции и образу жизни змей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Под световым микроскопом (Axioplan, Carl Zeiss) исследовали готовые окрашенные гематоксилин-эозином поперечные срезы глазных бокалов желтобрюхого полоза и обыкновенной гадюки (из коллекции постоянных препаратов, изготовленных ранее И. А. Кнорре), а также временные плоские препараты сетчатки с пигментным эпителием обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки (по две особи).

Для изготовления этих препаратов животных предварительно наркотизировали уретаном и оставляли на 30 минут на ярком свете для лучшей связи ПЭ с сетчаткой. Глазные яблоки умерщвленных животных перфузировали 10% раствором параформа и оставляли *in situ* на 30 мин до их извлечения из головы, чтобы придать нежным тканям консистенцию, необходимую для дальнейших манипуляций с материалом. После удаления передних сред, дно глаза вместе со склерой надрезали на несколько лепестков (с центром у выхода зрительного нерва), сохраняя отметку его естественной ориентации, и сетчатку с пигментным эпителием отделяли от склеры с хороидом. Покрытые покровным стеклом препараты изучали визуально, а подсчет размеров и плотности клеток сетчатки и пигментного эпителия делали по цифровым изображениям, полученным с помощью камеры Olympus – С 70-70, 7.1 мегапикселей с помощью графических модулей VitPolygone и Cell Count, любезно предоставленных В. Ф. Гнубкиным и П. В. Максимовым (Программа CellCount, 2014). Размеры клеток и их плотность оценивали посредством пересчета числа пикселей (поперечников клеток и выделенных для подсчета областей изображения) в их линейные размеры (модуль VitPolygone), и путем визуального подсчета клеток в выделенных участках (модуль Cell Count). Для оценки статистической значимости результатов использовалась программа IBM SPSS Statistics version 21.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение постоянных гистологических препаратов поперечных срезов сетчатки *H. caspius* и *P. berus*, окрашенных гематоксилин-эозином, показывает их значительные морфологические отличия. Средняя толщина сетчатки полоза в 1.8 раза больше таковой у обыкновенной гадюки (206.29 ± 6.67 и 114.26 ± 3.83 мкм, $p < 0.001$). Соответственно различается толщина большинства её слоёв (рис. 1, 2). Особенно выражено различие внутреннего ядерного слоя (рис. 1, 8), а также наружного (рис. 1, 7) и внутреннего сетчатого слоев. Эти морфологические показатели очень важны для сравнительной функциональной оценки совершенства сетчатки, поскольку большое относительное число интернейронов внутреннего ядерного слоя в расчете на число фоторецепторов служит свидетельством многообразия способов обработки входного изображения нервной сетчаткой. Этот показатель высок у животных с совершенным зрением, например, у птиц, и мал у животных с ночным типом зрения, когда главной задачей является суммация сигнала от множества фоторецепторов меньшим числом интернейронов и еще того меньшим числом ганглиозных клеток (так называемая воронка суммации, обычная у животных с палочковой сетчаткой). Так, на одном из участков сетчатки полоза насчитывается 10% ядер фоторецепторов, 82% ядер интернейронов и 8% ганглиозных клеток против 20, 62 и 18% у гадюки. Из этих цифр самым показательным является число интернейронов на один фоторецептор; оно равно 8 у полоза и всего 3 у гадюки. Даже с учетом того, что в подсчет могли быть включены ядра клеток мюллеровской глии, эти различия очень значительны и говорят в пользу представителя семейства ужей.

РАЗЛИЧИЯ В МОРФОЛОГИИ СЕТЧАТКИ ГЛАЗА И ПИГМЕНТНОГО ЭПИТЕЛИЯ

Очень значимы также различия в толщине синаптических слоев, которые, по сути, являются областями переработки изображения интернейронами разных функциональных классов, благодаря специфике их цитоархитектоники – устройства зоны синаптического переключения сигналов. В наружном синаптическом слое полоза, благодаря упорядоченной мозаике фоторецепторов, при удачной ориентации плоскости среза сетчатки видны регулярные ряды синаптических комплексов (см. рис. 1, 7).

Размер ганглиозных клеток у гадюки в 2 раза больше, чем у полоза (16.22 ± 2.03 и 8.08 ± 1.34 мкм, $p < 0.001$), но у полоза они расположены более упорядоченно. Ядра фоторецепторов у полоза крупнее (в 1.57 раза), чем у гадюки (9.32 ± 1.26 и 5.92 ± 0.49 мкм, $p < 0.001$). Расстояние от ядер фоторецепторов до ядер пигментных клеток у полоза превышает таковое у гадюки в 2.85 раза (58.1 ± 6.36 и 20.37 ± 6.23 мкм соответственно), но при этом и фоторецепторы у полоза расположены более упорядоченно, чем у гадюки.

При исследовании пигментного эпителия на плоских препаратах *N. natrix* клетки пигментного эпителия можно разделить на 2 группы: крупные и мелкие ($p = 0.007$). У *P. berus* наблюдались схожие различия между этими клетками ($p = 0.039$). Размер крупных клеток пигментного эпителия сетчатки обыкновенной гадюки составлял 90% от такового у ужа (21.42 ± 3.6 мкм и 23.79 ± 0.38 мкм соответственно), а мелких – 78.66% (15.63 ± 1.28 мкм и 19.87 ± 0.87 мкм), т.е. достоверных различий между ними не было (рис. 3, 4). Клетки пигментного эпителия сетчатки ужа имеют шестигранную форму и более упорядоченную гексагональную упаковку. По краям сетчатки (на границе с роговицей) они имеют меньшие размеры и более высокую плотность. При этом расположение пигментных клеток у гадюки хаотично, а число крупных клеток на единицу площади больше, чем малых.

В плотности клеток ПЭ ужа нет заметных различий, (2415 ± 469 клеток / мм²). В верхнем крае, где клетки мельче, наблюдается наибольшая плотность (2969 клеток / мм²), а минимальная же – в центре сетчатки (1644 клеток / мм²), тогда как у гадюки клетки в среднем мельче, поэтому даже их средняя плотность составляет

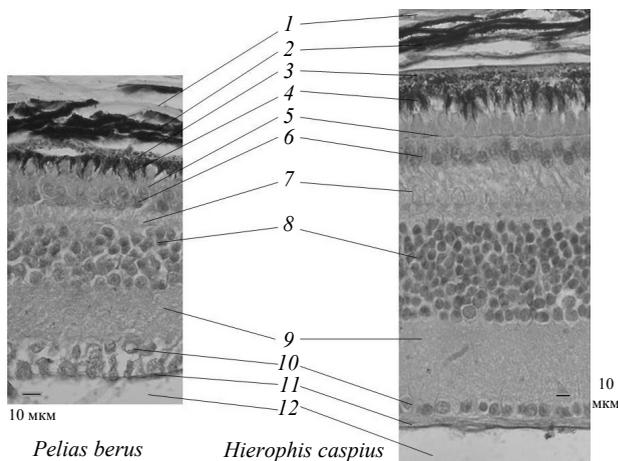


Рис. 1. Сравнение поперечных срезов сетчатки желтобрюхого полоза (*H. caspius*) и обыкновенной гадюки (*P. berus*): 1 – склера, 2 – хороид, 3 – пигментный эпителий, 4 – внутренние сегменты фоторецепторов, 5 – наружная пограничная мембрана, 6 – ядра фоторецепторов, 7 – синаптические структуры аксонов, 8 – внутренний ядерный слой, 9 – внутренний сетчатый слой, 10 – слой ганглиозных клеток, 11 – волокнистый слой, 12 – стекловидное тело

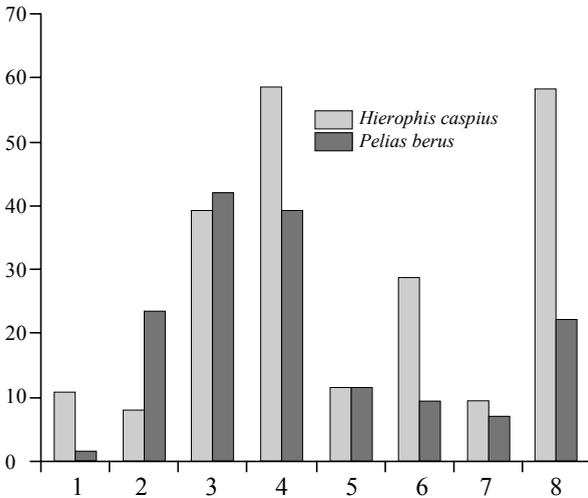


Рис. 2. Средние размеры отделов сетчатки желтобрюхого полоза (*H. caspius*) и обыкновенной гадюки (*P. berus*), мкм: 1 – волокнистый слой, 2 – слой ганглиозных клеток, 3 – внутренний синаптический слой, 4 – внутренний ядерный слой, 5 – синаптические структуры аксонов, 6 – расстояние от ядерного слоя до ядер фоторецепторов, 7 – ядра фоторецепторов, 8 – расстояние от ядер фоторецепторов до ядер пигментных клеток

ки – примерно в 2.3 раза больше (соответственно 74.7 и 25.3%). Эти клетки у ужа располагаются особым образом – одна мелкая клетка окружена 5 – 7 крупными, в

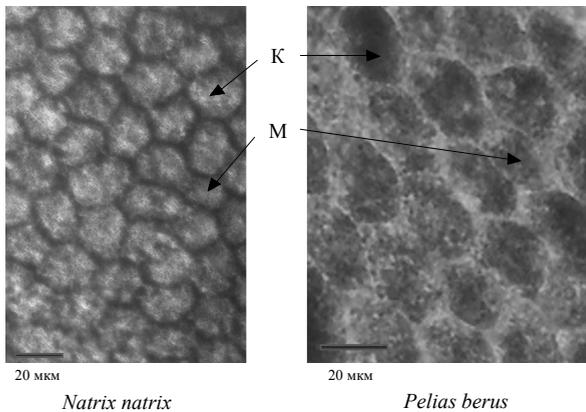


Рис. 3. Плоские препараты клеток пигментного эпителия (К – крупные, М – мелкие) сетчатки змей под световым микроскопом

2995±560 клеток / мм², причем число крупных клеток на единицу площади больше, чем малых.

Фоторецепторные клетки *N. natrix* можно было объективно разделить на 2 группы: крупные и мелкие ($p < 0.001$), так же, как и у гадюки ($p < 0.001$) (рис. 5). Диаметр крупных фоторецепторных клеток сетчатки *P. berus* составил 95.54% от такового у ужа на вентральном крае сетчатки (9.42±0.95 мкм и 9.86±1.12 мкм соответственно). Диаметр мелких фоторецепторных клеток сетчатки гадюки составлял 92.78% от таковых у ужа (6.04±0.37 и 6.51±0.71 мкм соответственно). Крупных фоторецепторных клеток (КФР) у ужа в 7.5 раза больше (88.2%), чем мелких клеток (МФР) (11.8%), а у гадюки – примерно в 2.3 раза больше (соответственно 74.7 и 25.3%). Эти клетки у ужа располагаются особым образом – одна мелкая клетка окружена 5 – 7 крупными, в виде «цветка», но более обширные области заняты исключительно крупными клетками, т. е. отсутствует строгая гексагональная упаковка.

У гадюки также в некоторых локусах наблюдается окружение мелкой фоторецепторной клетки в виде «цветка» 4 крупными, но чаще крупные и мелкие расположены хаотично. В некоторых фоторецепторах (27.59%) были обнаружены прозрачные включения, а 10.07% включений светились в ультрафиолетовом свете.

РАЗЛИЧИЯ В МОРФОЛОГИИ СЕТЧАТКИ ГЛАЗА И ПИГМЕНТНОГО ЭПИТЕЛИЯ

Наибольшая плотность фоторецепторов у ужа наблюдалась в центре и с темпоральной стороны сетчатки (12580 – 15475 клеток / мм²); немного меньшая – в вентральном (13681 кл / мм²), центральном дорсальном (12151 кл / мм²) и назальном (11020 кл / мм²) локусе; наименьшая плотность обнаружена в вентральном назальном крае (7062 кл / мм²) (рис. 6, слева). У гадюки максимальная плотность фоторецепторов наблюдалась в вентральном отделе сетчатки (18745 кл/мм²), немного меньшая – в центральном (в среднем 16087 кл/мм²) и темпоральной его части (17652 кл/мм²), а минимальная – в дорсальном крае (13223 кл/мм²) (рис. 6, справа). В назальном локусе наблюдалась плотность 16712 кл/мм². Среди фоторецепторов преобладали крупные клетки, а мелких фоторецепторов у ужей было в центре, сверху от слепого пятна – 20.8%, снизу – 7.7%; в верхнем крае сетчатки – около 15%, в нижнем крае – 22.8%, но ближе к центру соотношение резко снижалось – наблюдалось только 6.67% мелких клеток. У гадюки общее соотношение мелких фоторецепторов составляло 32.37% от общего количества. Наименьшее их количество наблюдалось в дорсальной области – 13.59%, а наибольшее – 37.19% – в вентральной области.

На 1 пигментную клетку у гадюки (средняя площадь 291.56±12.1 мкм²) приходится в среднем 3.29 крупных и 7.99 мелких фоторецепторных клеток; тогда как у ужа на 1 пигментную клетку (421.07±8.67 мкм²) – 3.75 крупных и 8.72 мелких клеток.

В данном исследовании мы не дифференцировали фоторецепторы на палочки и колбочки. Структуры, подобные палочкам, были обнаружены в сетчатке гадюки в промежутках между колбочковыми фоторецепторами, но ввиду малых размеров и многочисленности, их количество не было посчитано. О строении и количестве палочек в сетчатке гадюковых

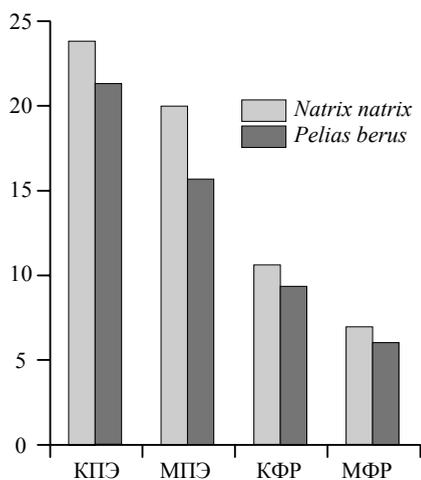


Рис. 4. Размеры клеток пигментного эпителия и фоторецепторов на плоских препаратах сетчатки ужа обыкновенного (*N. natrix*) и гадюки обыкновенной (*P. berus*), мкм: КПЭ – крупные пигментные клетки, МПЭ – мелкие пигментные клетки, КФР – крупные фоторецепторы, МФР – мелкие фоторецепторы

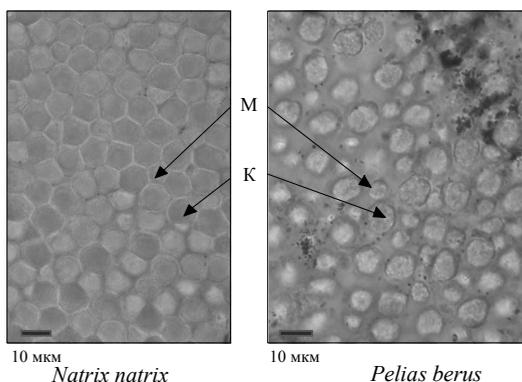


Рис. 5. Плоские препараты фоторецепторов сетчатки (К – крупные, М – мелкие) змей под световым микроскопом

можно судить, наблюдая электронные микрофотографии сетчатки рогатой гадюки (*Cerastes cerastes*), сделанные египетскими исследователями (Khattab Fairoze et al., 2004), на которых различимы три морфологических типа фоторецепторов: большие одинарные колбочки, малые одинарные колбочки и палочки, имеющие наименьшие размеры.

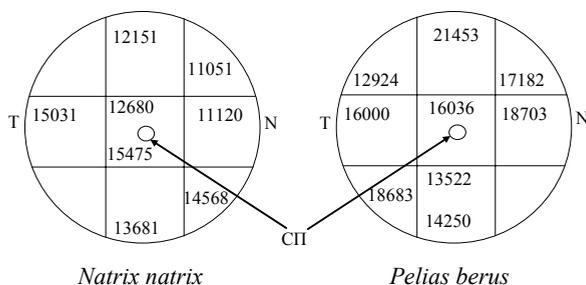


Рис. 6. Схема сетчатки ужа обыкновенного и гадюки обыкновенной. В разных локусах сетчатки указана плотность фоторецепторов, клеток / мм²; СП – слепое пятно, N – назальная область; Т – темпоральная область сетчатки. Дорсальная область – сверху, вентральная – снизу

У обыкновенной гадюки в процентном соотношении количество малых и средних по размеру фоторецепторов превышает таковое у ужа (*N. natrix*), а также присутствует множество палочковых структур. В отличие от змей, у ящериц, от которых ведут свое происхождение змеи, количество фоторецепторов намного выше. Наибольшая плотность фоторецепторов в пересчете на 1 мм² у ящерицы синезычкого сцинка (*Tiliqua rugosa*) в 4.7 раза превышает наибольшую плотность таковых у обыкновенного ужа и в 4.6 раза превышает таковую у гадюки обыкновенной (New et al., 2012). Меньшая плотность фоторецепторов у обыкновенной гадюки, по сравнению с таковой у ужа, может свидетельствовать о менее четком восприятии цветовой зрительной информации. В то же время увеличенный размер ганглиозных клеток в сетчатке гадюки может способствовать суммации сигналов от большего числа фоторецепторов, что повышает световую чувствительность. Эти факты, а также особенности образа жизни гадюковых змей, которые нередко охотятся при малой освещенности или в сумерках, дают возможность предположить, что у них может быть развито скотопическое зрение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведя поверхностное изучение сетчатки гадюковых и ужеобразных змей двумя методами, можно сделать следующие выводы.

1. Средняя толщина сетчатки желтобрюхого полоза в 1.8 раза превышает таковую у обыкновенной гадюки и, соответственно, превышает толщину большинства её слоёв.
2. Размер ганглиозных клеток у *P. berus* в 2 раза превышает таковой у *H. caspius*.
3. Ядра фоторецепторов у *H. caspius* в 1.57 раза крупнее, чем у *P. berus*.
4. Размер (ширина) крупных клеток пигментного эпителия сетчатки гадюки составляет 90% от такового у обыкновенного ужа, а мелких – 79%.
5. Диаметр крупных фоторецепторных клеток сетчатки *P. berus* составляет 96% от такового у *N. natrix*, а мелких – 89%.

РАЗЛИЧИЯ В МОРФОЛОГИИ СЕТЧАТКИ ГЛАЗА И ПИГМЕНТНОГО ЭПИТЕЛИЯ

6. Значения плотности фоторецепторов у гадюки в среднем были близки к таковым у *N. natrix*, но имели сильный разброс данных в зависимости от локуса сетчатки (12696 ± 4354 и 12126 ± 3073 клеток/ мм^2 соответственно).

7. Наибольшая плотность фоторецепторов у *N. natrix* наблюдалась в центре и с темпоральной стороны сетчатки; немного меньшая – в вентральном, центральном дорсальном; наименьшая плотность обнаружена в назальном крае, что наблюдается и у *P. berus*.

8. У *P. berus* максимальная плотность фоторецепторов наблюдалась в вентральном отделе сетчатки и темпоральной её части, а минимальная – в дорсальной области.

Автор выражает благодарность кандидату биологических наук О. Ю. Орлову за значительную помощь в выполнении работы, в приготовлении препаратов, а также кандидату биологических наук В. А. Бастакову за ценные указания по выполнению работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Давыдова Т. В. Особенности ультраструктуры сетчатки, зрительного нерва и крыши среднего мозга амурского полоза *Elaphe schrenki* // Цитология. 1993. Т. 35, № 2. С. 32 – 36.

Программа CellCount // Ин-т проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН [Электрон. ресурс]. М., 2014. URL: <http://www.iitp.ru/ru/userpages/91/133.htm> (дата обращения: 07.03.2014).

Govardovskii V. I., Chkheidze N. I. Retinal photoreceptors and visual pigments in certain snakes // Biol. Abstr. 1989. Vol. 90. P. 1036.

Khatab Fairoze, Khatab Fahmy I., Fares Nagui, Zaki Aman. Retinal Photoreceptor Fine Structure in some reptiles // Egyptian J. of Hospital Medicine. 2004. Vol. 17. P. 167 – 186.

New S. T. D., Hemmi J. M., Kerr G. D., Bull C. M.. Ocular Anatomy and Retinal Photoreceptors in a Skink, the Sleepy Lizard (*Tiliqua rugosa*) // Anatomical Record. 2012. Vol. 295, № 10. P. 1727 – 1735.

Sillman A. J., Govardovskii V. I., Rohlich P., Southard J. A., Loew E. R. The photoreceptors and visual pigments of the garter snake (*Thamnophis sirtalis*) : a microspectrophotometric, scanning electron microscopic and immunocytochemical study // J. Comp. Physiol. A. 1997. Vol. 181. P. 89 – 101.

Walls G. L. The vertebrate eye and its adaptive radiation. New York ; London : Hafner Publishing Company, 1963. 785 p.

УДК 599.323.4

**ВЛИЯНИЕ РАННЕГО ОЛЬФАКТОРНОГО ОПЫТА
НА ВОСПРИЯТИЕ ЗАПАХА ХИЩНИКА
У ДОМОВЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS* L.; MURIDAE, MAMMALIA)**

А. Б. Клинов, И. Г. Кваша, В. В. Вознесенская

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: artklinov495@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Влияние раннего ольфакторного опыта на восприятие запаха хищника у домашних мышей (*Mus musculus* L.; Muridae, Mammalia). – Клинов А. Б., Кваша И. Г., Вознесенская В. В. – Исследовано влияние ежедневных экспозиций химических сигналов домашней кошки (моча, *L*-фелинин) детёнышам мышей линии C57BL/6J в критический период развития обонятельного анализатора (14 – 28-й день после рождения) на формирование паттернов исследовательского и пассивно-оборонительного поведения в присутствии искомым запахов в тесте «открытое поле» у взрослых животных. Ранний ольфакторный опыт достоверно снижал показатели пассивно-оборонительного поведения и показатели эмоциональной реактивности в ответ на хемосигналы хищника у взрослых животных, а также достоверно повышал показатели ориентировочно-исследовательского поведения.

Ключевые слова: химическая коммуникация, домовая мышь, исследовательское поведение, домашняя кошка, *L*-фелинин.

Influence of early olfactory experience on predator odor perception in the house mouse (*Mus musculus* L.; Muridae, Mammalia). – Klinov A. B., Kvasha I. G., and Voznessenskaya V. V. – We studied the influence of daily exposures of C57BL/6J mice pups to domestic cat chemical signals (cat urine or *L*-felinine) within the critical period of olfactory system development (the 14 – 28th days after birth) on the investigatory and passive-avoidance behavior patterns development in the presence of target odors in adulthood in an «open field» test. Early olfactory experience significantly decreased the indices of passive-avoidance behavior and emotional reactivity but raised the investigatory activity in adult mice in our «open field» test in the presence of target predator chemosignals.

Key words: chemical communication, house mouse, investigatory behavior, domestic cat, *L*-felinine.

ВВЕДЕНИЕ

Обонятельный анализатор – филогенетически одна из древнейших сенсорных систем организма. Для большинства видов млекопитающих анализ запаховых раздражителей является определяющим в организации сложных форм поведения. В отличие от других сенсорных систем, например, зрительной или слуховой, хемосенсорные системы являются динамичными в течение всего жизненного цикла животного. В основе этого явления лежат процессы непрерывного обновления обонятельного эпителия. Пластичность процессов в обонятельном анализаторе в значительной мере расширяет адаптивные возможности организма. Возможность модификации чувствительности животных к различного рода одорантам (Соколов, Вознесенская, 1997; Voznessenskaya et al., 1995) в зависимости от окружающей за-

паховой среды и предшествующей истории обонятельных контактов может расширять такие адаптивные возможности животного, как, например, поиск потенциального брачного партнёра или дистантно удалённых источников пищи, определение сигналов о потенциальной опасности, что, в конечном итоге, определяет приспособляемость животного к данной конкретной среде (Соколов и др., 1996; Voznessenskaya et al., 1995). Особый интерес представляет межвидовая химическая коммуникация в системе «хищник – жертва». Целью данной работы было определить влияние экспозиций мочи хищника (домашней кошки) и компонента мочи *L*-фелинина в раннем онтогенезе на поведение взрослых животных в условиях теста «открытое поле». *L*-фелинин – уникальная аминокислота, содержащая серу, обнаруженная в моче домашней кошки (*Felis catus*) и у некоторых других представителей семейства кошачьих. Фелинин и его производные выводятся с мочой и рассматриваются как феромоны кошачьих (Rutherford et al., 2002; Miyazaki et al., 2006).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Опыты проводили на мышах инбредной лабораторной линии C57BL/6J. Мыши линии C57BL были выбраны на основе данных литературы о высоком уровне исследовательской активности этих животных (Бородин и др., 1976; Вознесенская, Полетаева, 1987). Животных содержали в условиях вивария в стандартных клетках при световом режиме 12/12. Температура в помещении варьировала от 20 до 22°C. Сбалансированный комбикорм, зерно, вода были в свободном доступе. Моча домашней кошки (*Felis catus*) использовалась как источник химических сигналов симпатрического хищника. Мочу собирали от половозрелых животных в эмалированную посуду, после чего замораживали и хранили при -20°C до момента использования. *L*-фелинин (US Biologicals, США) в концентрации, сопоставимой с естественной в моче домашней кошки (0.05%), использовали как потенциальный химический сигнал хищника (Вознесенская, Маланьина, 2013; Voznessenskaya, 2014). В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Экспозицию мочи домашней кошки, *L*-фелинина или воды детёнышам домовый мыши проводили в возрасте с 14 – 28 день с момента рождения, т. е. в период синаптогенеза. Этот период развития у мышей считается критическим для запечатления запахов (Соколов, Вознесенская, 1997; Voznessenskaya et al., 1999). На стерильный ватный диск наносили 100 мкл мочи, раствора 0.05% *L*-фелинина, либо воды, после чего его помещали непосредственно в клетку с животными, чтобы обеспечить прямой доступ малолетучих компонентов выделений хищника, поскольку хемосигналы домашней кошки у мышей в значительной мере воспринимаются и анализируются вомероназальной системой (Voznessenskaya et al., 2006, 2007). Запаховая метка обновлялась два раза в неделю. Внесение запаха на ватном диске гарантировало плотный контакт детёнышей домовый мыши с исследуемым запахом за счёт того, что самка использовала диск в качестве гнездового материала.

Ориентировочно-исследовательское поведения оценивали с помощью теста «открытое поле». Нами была использована модификация «Hole board» этой методики. В отличие от стандартного теста «открытое поле», данная модификация позволяет учитывать дополнительный элемент ориентировочно-исследовательского

поведения – исследование отверстий в полу, так называемые «норковые реакции». Экспериментальная установка представляет собой открытую арену диаметром 40 см с отверстиями в полу, окружённую бортом высотой 50 см (Вознесенская, Полетаева, 1987). Под центральное отверстие в полу помещали чашку Петри с образцом мочи кота (150 мкл) или *L*-фелинина (0.05%, 150 мкл), под остальные отверстия помещали идентичные чашки с образцом дистиллированной воды. В течение 15 мин после помещения животного в центр поля регистрировали: количество вертикальных стоек, норковых реакций, актов дефекации и урикации, актов груминга и суммарное время груминга, а также количество актов замирания и их суммарную продолжительность. Были использованы следующие группы экспериментальных животных.

Мыши контрольной группы 1 ($n = 13$) не подвергались никаким экспозициям в раннем онтогенезе. В возрасте трёх месяцев у них была протестирована исследовательская активность в открытом поле (Hole board) в отсутствие искомым образцов запахов. Таким образом, эта группа мышей была использована как референтная. Мыши контрольной группы 2 ($n = 20$) и контрольной группы 3 ($n = 20$) также не имели опыта обонятельных контактов с образцами мочи кошки или фелинина в раннем онтогенезе, но при тестировании исследовательской реакции в поле в возрасте трёх месяцев мы помещали под центральное отверстие в полу чашку Петри с образцом мочи кота или образцом *L*-фелинина соответственно. Животные опытных групп 1 и 2 были экспонированы к *L*-фелинину ($n = 24$) или моче кота ($n = 22$) в критический период развития обонятельного анализатора в раннем онтогенезе и при тестировании в открытом поле в возрасте трёх месяцев мы также помещали под центральное отверстие в полу чашку Петри с образцом мочи кота или образцом *L*-фелинина соответственно.

Статистическую обработку результатов производили с помощью программы Statistica 8. Проверку распределения значений в выборке на нормальность выполняли с использованием критерия Шапиро – Уилка. Для межгрупповых сравнений в поведенческих тестах использовали параметрические критерии (тест Стьюдента) и непараметрические – критерий Манна – Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследовательское поведение, вызываемое новой обстановкой и новыми предметами, представлено у грызунов поведенческими актами и позами, которые способствуют сбору информации о незнакомых элементах ситуации (Kotenkova et al., 1994). Поскольку помещение мыши на открытую освещённую площадку вызывает не только стремление исследовать новую обстановку, но и страх, то традиционно показатели поведения в этой ситуации принято трактовать как динамический баланс этих двух тенденций (Титов, Каменский, 1980). Высокий уровень локомоций принято трактовать как показатель высокой исследовательской тенденции, тогда как обратное соотношение этих показателей обычно служит признаком высокого уровня пугливости. Как хорошо известно из данных литературы, вставания на задние лапы (вертикальные стойки) и засовывания мордочки в отверстия (норковые реакции) можно рассматривать как показатели ориентировочно-исследова-

тельского поведения, тогда как время пребывания в неподвижном состоянии (замирание) – как показатель пассивно-оборонительного поведения. Таким образом, ситуацию «открытого поля» можно рассматривать как конфликтную между тенденцией к исследованию у животного и страхом. Показателем степени конфликтности в этом тесте является продолжительность актов груминга и их количество (Крушинский, 1986). Помимо биологической функции, груминг часто выступает в роли адаптивной реакции на боль, стресс. Для грызунов длительный груминг рассматривается как реакция на стресс. В целом ряде работ показано, что сильный стресс приводит к снижению двигательной активности животных в целом на фоне возросшего по продолжительности груминга (Stone et al., 1995).

В контрольном эксперименте 2 и 3 на предъявление как образца мочи кота, так и *L*-фелинина в тесте «открытое поле» мыши реагировали достоверным снижением основных показателей исследовательского поведения, а именно снижением числа вертикальных стоек и числа «норковых реакций». Также достоверно снижалось суммарное время груминга и возрастало число дефекаций. Полученные данные можно объяснить повышением уровня стрессированности животных в присутствии химических сигналов хищника. Это положение подтверждается нашими более ранними данными о продолжительном достоверном повышении концентрации основного гормона стресса кортикостерона в плазме крови мышей при контакте с запахом домашней кошки (Вознесенская, Маланьина, 2013; Voznesenskaya, 2014). Мы наблюдали половые различия в реакции как на мочу кота, так и на *L*-фелинин в условиях теста «открытое поле». В ответ на предъявление образцов мочи кота самки демонстрировали больше норковых реакций (*t*-test, $p < 0.01$, $n = 10$), актов дефекации (*t*-test, $p < 0.05$, $n = 10$) и достоверно чаще замирали (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 10$), чем самцы. В ответ на предъявление образцов фелинина (0.05%) самки также демонстрировали больше норковых реакций (*t*-test, $p < 0.05$, $n = 10$), вертикальных стоек (*t*-test, $p < 0.01$, $n = 10$) и имели более высокое число индивидуальных актов груминга (Mann – Whitney test, $p < 0.05$, $n = 10$), чем самцы. Таким образом, в тесте «открытое поле» мы наблюдали более выраженное

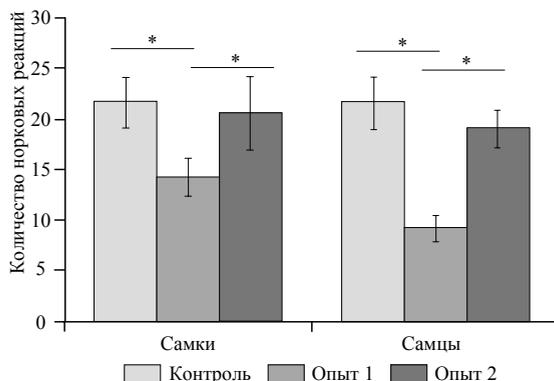


Рис. 1. Влияние экспозиций мочи домашней кошки детёнышам мышей линии C57BL/6J в критический для запечатления запахов период развития (14 – 28-й день после рождения) на количество «норковых реакций» в тесте «открытое поле» в ответ на предъявление искомого образца мочи у мышей в возрасте трёх месяцев (* – $p < 0.05$, критерий Стьюдента): контроль – тестирование в отсутствие образца запаха хищника ($n = 13$); опыт 1 – тестирование в присутствии образца мочи кота ($n = 20$); опыт 2 – экспозиции в раннем онтогенезе образцов мочи кота, тестирование в присутствии образца мочи кота в возрасте трёх месяцев ($n = 22$)

снижение исследовательской активности в ответ на предъявление химических сигналов хищника у самцов, чем у самок. Наблюдаемые различия находятся в хорошем согласии с исследованиями на гормональном уровне. Самки и самцы домашних мышей различаются по стресс-реактивности. В норме самки характеризуются более высоким базальным уровнем кортикостерона в плазме крови, но при этом более низким уровнем ответа по отношению к базальному уровню и более высокой вариабельностью гормонального ответа на предъявление запаха хищника по сравнению с самцами (Voznessenskaya, 2014; Voznessenskaya et al., 2014).

Экспозиции химических сигналов домашней кошки (как мочи, так и фелинина) домовым мышам в критический период раннего постнатального развития, а именно с 14 по 28 день со дня рождения, оказали достоверное влияние на показатели исследовательской активности и пассивно-оборонительного поведения этих животных во взрослом состоянии в тесте «открытое поле» с предъявлением образцов искомым запахам. Самки, получавшие экспозиции мочи кота в раннем онтогенезе, демонстрировали достоверное снижение частоты таких элементов поведения, как количество замираний (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 11$) и дефекации (t -test, $p < 0.01$, $n = 11$) в ответ на предъявление мочи кота в тесте, а также меньше времени тратили на груминг (t -test, $p < 0.01$, $n = 11$) и замирания (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 11$), чем самки в соответствующей контрольной группе, которые не получали экспозиции к моче кота в критический период развития в ран-

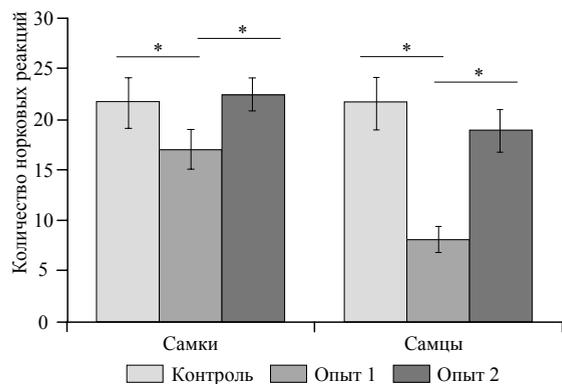


Рис. 2. Влияние экспозиций *L*-фелинина (0.05%) детёнышам мышей линии C57BL/6J в критический для запечатления запахов период развития (14 – 28-й день после рождения) на количество «норковых реакций» в тесте «открытое поле» в ответ на предъявление искомого хемосигнала у мышей в возрасте трёх месяцев (* – $p < 0.05$, критерий Стьюдента): контроль – тестирование в отсутствие образца *L*-фелинина ($n = 13$); опыт 1 – тестирование в присутствии образца *L*-фелинина ($n = 20$); опыт 2 – экспозиции в раннем онтогенезе образцов *L*-фелинина; тестирование в присутствии образца *L*-фелинина в возрасте трёх месяцев ($n = 24$)

нем онтогенезе. Самцы той же экспериментальной группы (опыт 1) по сравнению с контрольными самцами (контроль 2) меньше времени тратили на груминг (t -test, $p < 0.01$, $n = 11$) и замирания (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 11$) и в целом совершали меньше актов груминга (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 11$) и замираний (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 11$). При этом как самцы, так и самки этой экспериментальной группы (опыт 1) достоверно чаще делали вертикальные стойки (t -test, $p < 0.05$, $n = 11$) и проявляли норковые реакции (t -test, $p < 0.01$, $n = 11$) (рис. 1).

Самки экспериментальной группы 2 (получавшие экспозиции *L*-фелинина в раннем онтогенезе) чаще, чем контрольные животные (контроль 3) проявля-

ВЛИЯНИЕ РАННЕГО ОЛЬФАКТОРНОГО ОПЫТА

ли норковые реакции (t -test, $p < 0.05$, $n = 13$) (рис. 2) и делали вертикальные стойки (t -test, $p < 0.05$, $n = 13$), а также совершали достоверно больше актов груминга (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 13$). В то же время на груминг они тратили достоверно меньше времени (t -test, $p < 0.01$, $n = 13$). Также по сравнению с контрольными животными они реже (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 13$) и не так продолжительно (Mann – Whitney test, $p < 0.01$, $n = 13$) замирали и реже совершали акты дефекации (t -test, $p < 0.01$, $n = 13$). Самцы, экспонированные к L -фелинину в раннем онтогенезе, совершали достоверно больше норковых реакций (t -test, $p < 0.01$, $n = 11$) (см. рис. 2) и актов груминга (t -test, $p < 0.05$, $n = 11$), чем контрольные. Время груминга, как и у самок, было снижено по сравнению с контролем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основе совокупности полученных данных можно сделать заключение, что опыт обонятельных контактов с химическими сигналами домашней кошки в раннем онтогенезе способствует достоверному снижению показателей пассивно-оборонительного поведения у взрослых животных в ответ на искомые химические сигналы. При этом наблюдается смещение поведения животных экспериментальной группы, имевших ранний ольфакторный опыт с хемосигналами хищника, в сторону исследовательской активности. Экспозиции как мочи домашней кошки, так и феромона кошачьих L -фелинина в критический период развития обонятельного анализатора не влияют на частоту и продолжительность элементов поведения, которые обычно связывают с высокой стрессированностью животного, например, груминга.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-05011) и Программой РАН «Живая природа».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин П. М., Шюлер Л., Беляев Д. К. Проблемы генетики стресса. Генетический анализ поведения мышей в стрессирующей ситуации // Генетика. 1976. Т. 12, № 12. С. 62 – 71.
- Вознесенская В. В., Маланьина Т. В. Влияние химических сигналов хищника *Felis catus* на репродукцию домовую мышь *Mus musculus* // Докл. РАН. 2013. Т. 453, № 2. С. 227 – 231.
- Вознесенская В. В., Полетаева И. И. Ориентировочно-исследовательская реакция мышей с различным генотипом под влиянием АКТГ 4-10 // Журн. высшей нервной деятельности. 1987. Т. 37, № 1. С. 174 – 176.
- Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М. : Изд-во МГУ, 1986. 270 с.
- Соколов В. Е., Вознесенская В. В., Вайсоки Ч. Д. Индуцированная чувствительность к одорантам : новый феномен // Докл. РАН. 1996. Т. 347, № 3. С. 843 – 847.
- Соколов В. Е., Вознесенская В. В. Роль раннего ольфакторного опыта в индивидуальном распознавании серой крысы // Докл. РАН. 1997. Т. 355, № 1. С. 140 – 142.
- Титов С. А., Каменский А. А. Роль ориентировочного и оборонительного компонентов в поведении белых крыс в условиях «открытого поля» // Журн. высшей нервной деятельности. 1980. Т. 30, № 4. С. 704.

Kotenkova E. V., Meshkova N. N., Zagoruiko N. V. Exploratory behaviour in synanthropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus* // Polish Ecological Studies. 1994. Vol. 20, № 3 – 4. P. 375 – 381.

Miyazaki M., Yamashita T., Suzuki Y., Soeta S., Taira H., Suzuki A. A major urinary protein of the domestic cat regulates the production of feline, a putative pheromone precursor // Chem. Biol. 2006. Vol. 13, № 10. P. 1071 – 1079.

Rutherford K. J., Rutherford S. M., Moughan P. J., Hendriks W. H. Isolation and characterization of a feline-containing peptide from the blood of the domestic cat (*Felis catus*) // J. Biol. Chem. 2002. Vol. 277, № 1. P. 114 – 119.

Stone A., Manavalan S., Zhang Y., Quartermain D. Beta-adrenoreceptor blockade mimics effects of stress on motor activity in mice // Neuropsychopharmacol. 1995. Vol. 12, № 1. P. 65 – 71.

Voznessenskaya V. V. Influence of Cat Odor on Reproductive Behavior and Physiology in the House Mouse (*Mus musculus*) // Neurobiology of Chemical Communication (Frontiers in Neuroscience Book Series) / ed. C. Musignat-Caretta. Boca Raton : CRC Press, 2014. P. 389 – 405.

Voznessenskaya V. V., Feoktistova N. Y., Wysocki C. J. Is there a period during neonatal development for maximal imprinting an odor? // Advances in Chemical Signals in Vertebrates / eds. R. E. Johnston, D. Müller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer, 1999. P. 617 – 621.

Voznessenskaya V. V., Klyuchnikova M. A., Voznesenskaia A. E. The role of vomeronasal organ in mediating responses to predator odor // Chem. Senses. 2007. Vol. 32. P. 33.

Voznessenskaya V. V., Malanina T. V., Klinov A. B., Laktionova T. K. Gender specific responses to predator chemical cues in the house mouse : the effects of early olfactory experience // Chem. Senses. 2014. Vol. 39, № 1. P. 113.

Voznessenskaya V. V., Voznesenskaia A. E., Klyuchnikova M. A. The role of vomeronasal organ in reception of predator scents // Chem. Senses. 2006. Vol. 31, № 8. P. 43 – 44.

Voznessenskaya V. V., Parfyonova V. M., Wysocki C. J. Induced Olfactory Sensitivity in Rodents : A General Phenomenon // Adv. Biosci. 1995. Vol. 93. P. 399 – 406.

Voznessenskaya V. V., Wysocki C. J. Exposure of mice to androstenone induces behavioral sensitivity to androstenone // Chem. Senses. 1994. Vol. 19, № 5. P. 569 – 570.

**ПРЕДПОЧТЕНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ ЗАПАХОВ
У ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ
(MUS MUSCULUS L.; MURIDAE, MAMMALIA)
С РАЗЛИЧНОЙ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬЮ
К ЛЕТУЧИМ СТЕРОИДАМ**

М. А. Ключникова, В. В. Вознесенская

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: veravoznessenskaya@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Предпочтение социальных запахов у лабораторных мышей (*Mus musculus* L.; Muridae, Mammalia) с различной обонятельной чувствительностью к летучим стероидам. – Ключникова М. А., Вознесенская В. В. – Исследовали возможную связь между обонятельной чувствительностью к половому феромону хряка андростенону и неспособностью различать по запаху пол и социальный статус особей своего вида у мышей инбредных линий NZB/B1NJ и CBA/J, а также у мышей гетерогенной лабораторной популяции. Согласно полученным данным, пониженная способность к детекции андростенона у самцов мышей может быть связана с нарушением характерной реакции предпочтения химических сигналов эстральной самки.

Ключевые слова: домовая мышь, химическая коммуникация, андростенон.

Preference for social odors in laboratory mice (*Mus musculus* L.; Muridae, Mammalia) with different olfactory sensitivity to volatile steroids. – Klyuchnikova M. A. and Voznessenskaya V. V. – A possible relationship was studied between the olfactory sensitivity to androstenone as the sexual boar pheromone and the inability to discriminate sex and social rank of conspecifics in the NZB/B1NJ, CBA/J strains and outbred laboratory mice. According to our results, a low olfactory sensitivity to androstenone in the NZB/CBA model and in outbred male mice may be associated with a male's disrupted preference for an estrus female odors.

Key words: house mouse, chemical communication, androstenone.

ВВЕДЕНИЕ

Летучий стероид андростенон (5 α -андрост-16-ен-3-он, АНД) наиболее известен как классический половой феромон хряка, стимулирующий половое поведение у рецептивных самок свиней (Reed et al., 1974). Накопленные данные позволяют предположить участие АНД как химического сигнала в регуляции социального поведения и у домашней мыши (*Mus musculus* Linnaeus, 1758; Mammalia, Muridae). В определенном контексте АНД может стимулировать проявление межсамцовой агрессии у мышей (Ключникова, Вознесенская, 2011; Ingersoll, Launay, 1986). В присутствии запаха АНД у самцов мышей было отмечено снижение сексуальной мотивации на фоне более низкого, по сравнению с контрольной группой, уровня тестостерона плазмы крови, а также увеличение исследовательской активности и уменьшение продолжительности груминга в «открытом поле» (Ключникова, Вознесенская, 2013). Было показано, что в детекции АНД у домашней мыши, помимо

основной обонятельной системы, принимает участие и более специализированная на рецепции феромонов дополнительная обонятельная система (Voznessenskaya et al., 2010). С другой стороны, у домовых мышей, как и у людей (Labows, Wysocki, 1984), по всей видимости, существует вариабельность в чувствительности к летучим стероидам. Мыши инбредной линии СВА/J (СВА) детектируют АНД гораздо лучше мышей линии NZB/B1NJ (NZB) (Соколов и др., 1996; Voznessenskaya, Wysocki, 1994). Пороги обонятельной чувствительности к АНД, определенные ранее в трех различных поведенческих тестах, различались у этих двух линий, по крайней мере, в 2000 раз (Voznessenskaya et al., 1999). Особый интерес представляет выявление возможной связи между различиями в способности детектировать стероидный сигнал и проявлениями социального поведения у домашней мыши.

Целью данной работы было исследование способности мышей с различной обонятельной чувствительностью к АНД распознавать по запаху пол и репродуктивный статус особей своего вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа была выполнена на самцах и самках линий NZB/B1NJ ($n = 16$) и СВА/Лас ($n = 16$) (эксперимент 1), а также на самцах гетерогенной популяции ($n = 24$) (эксперимент 2), содержащихся в стандартных условиях вивария ИПЭЭ РАН при температуре 21 – 22°C и режиме освещения 12:12 ч. В обоих экспериментах мы использовали тест на предпочтение запахов самца или эстральной самки. Оба образца запаха (по 20 мкл мочи самцов и эстральных самок линии BALB/c) предъявляли одновременно в течение 10 мин, размещая их на расстоянии 20 см друг от друга в домашних клетках животных. Мы регистрировали суммарное время исследования каждого из образцов запахов и количество подходов к каждому из них. Самцы домовых мышей обыкновенно предпочитают запах эстральной самки как запаху самки в диэструсе, так и запаху самца. В эксперименте 1 помимо стандартного варианта размещения тестируемых запахов внутри клетки в отдельном опыте образцы запахов закрепляли на расстоянии 10 см над решеткой клетки. Таким образом, мы хотели разделить эффекты летучих и малолетучих компонентов мочи. Мочу собирали при помощи легких нажатий на живот в области брюшной полости мыши. Стадии эстрального цикла у самок определяли по соотношению клеточных элементов во влагалищных смывах. Свежесобранную мочу замораживали и хранили в холодильнике при -20°C до начала экспериментов. В эксперименте 2 чувствительность к андростенону у самцов гетерогенной популяции ($n = 24$) исследовали в тесте на «привыкание» («habituation-dishabituation»). Вначале самцам с целью снижения первоначальной исследовательской активности на внесение образца трижды предъявляли образцы контрольных запахов (минеральное масло, 20 мкл, по 5 мин. каждый). Затем на решетке клетки самца размещали образец, содержащий 20 мкл $1.56 \times 10^{-3}\%$ АНД. Мы регистрировали продолжительность исследования каждого образца запаха. При повторном предъявлении одинаковых образцов запаха у мышей обыкновенно наблюдалось угасание исследовательской активности. Возобновление ответа при предъявлении АНД указывает на чувствительность животных к

ПРЕДПОЧТЕНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ ЗАПАХОВ У ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ

данному веществу. В эксперименте 2 мы использовали тех же самых животных гетерогенной популяции в описанном выше тесте на предпочтение запахов. Статистическую обработку результатов проводили в Statistica 8 (StatSoft Inc., США) с применением критериев непараметрической статистики – теста Манна – Уитни, теста Вилкоксона для связанных выборок, коэффициента корреляции Спирмана.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В эксперименте 1 мы исследовали реакцию предпочтения запаха эстральной самки у самцов и самок линий NZB и CBA (табл. 1). Чувствительные к АНД самцы линии CBA ($n = 8$) проявляли предпочтение запаха эстральных самок запаху самца (тест Вилкоксона для связанных выборок, $p < 0.05$). Напротив, у самцов NZB ($n = 8$) мы не наблюдали достоверной разницы по времени исследования тех же образцов запаха. Также самцы линии CBA суммарно уделяли больше времени исследованию предложенных запахов, чем самцы линии NZB (тест Манна – Уитни, $p < 0.05$). Этот тест был проведен и для самок выбранных линий, находившихся во время эксперимента в стадии эструса. Нами были отмечены только тенденции к предпочтению самками запаха самца, и мы не наблюдали достоверных различий по суммарному времени исследования образцов запаха (тест Манна – Уитни, $p > 0.05$). В целом размещение образцов запаха в пределах досягаемости животного или на некотором расстоянии отразилось в уменьшении исследовательской реакции на удалении, но не в изменении показателей предпочтения. Предпочтение запаха эстральной самки запаху самца, наблюдавшееся у самцов линии CBA, свидетельствует о доминировании сексуальной мотивации, предвещающей развитие нормального полового поведения. Полученные в нашем эксперименте данные указывают на вероятные отклонения в поведении у малочувствительных к АНД самцов линии NZB, возможно, связанные с неспособностью распознавать по запаху пол и социальный статус других особей. Эти результаты согласуются с литературными сведениями о низкой социальной активности (Mou et al., 2008), повышенной тревожности (Trullas, Skolnick, 1993) и чрезмерной агрессивности (Ключникова, Вознесенская, 2011; Roubertoux, Carlier, 1988; Brodtkin et al., 2002; Nakamura et al., 2005) мышей линии NZB.

Таблица 1

Результаты теста на предпочтение запахов эстральной самки и самца у мышей линий CBA/Lac и NZB/BINJ

Линия и пол тестируемого животного	Контакт с запахом	Время исследования образца мочи мышей BALB/c, среднее \pm ст. ош. ср. с		
		Самцов	Эстральных самок	Суммарное
1	2	3	4	5
Самцы CBA/Lac, $n = 8$	–	12.9 \pm 2.7	36.6 \pm 6.1*	49.5 \pm 7.7#
	+	81.8 \pm 10.7	193.0 \pm 25.3*	274.8 \pm 22.2#
Самцы NZB/BINJ, $n = 8$	–	11.0 \pm 2.4	10.8 \pm 2.0	21.8 \pm 3.1
	+	62.9 \pm 16.7	73.4 \pm 19.7	136.25 \pm
Самки CBA/Lac, $n = 8$ (в эструсе)	–	20.0 \pm 4.4	17.8 \pm 5.9	37.8 \pm 7.9
	+	54.6 \pm 13.7	46.2 \pm 14.8	106.1 \pm 31.5

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Самки NZB/B1NJ, $n = 8$ (в эструсе)	–	11.3±2.7	8.6±2.3	19.9±4.8
	+	36.2±13.9	29.4±7.4	65.6±19.5

Примечание. + – образец запаха был размещен на решетке клетки в пределах досягаемости мыши; – – образец запаха помещали на расстоянии 10 см снаружи от решетки клетки; * – $p < 0.05$ по критерию Вилкоксона для связанных выборок (сравнение исследования образцов внутри каждой группы, определенной полом, линией и наличием контакта с запахом); # – $p < 0.05$ по критерию Манна – Уитни (сравнение соответствующих групп разных линий).

В эксперименте 2 мы исследовали предпочтение запаха эстральной самки запаху самца у самцов гетерогенной лабораторной популяции мышей ($n = 24$). Чувствительность к АНД ($1.56 \times 10^{-3}\%$) у этих животных определяли предварительно с помощью теста «habituation-dishabituation» (табл. 2).

Таблица 2

Продолжительность исследования образцов запахов в тестах на предпочтение эстральной самки и в тесте habituation-dishabituation у самцов гетерогенной популяции

Тест	Показатель, с	Ср. +/- ст. ош. ср.
Предпочтение эстральной самки	Исследование запаха эстральной самки	93.3±10.2
	Исследование запаха самца	77.1±9.0
	Суммарное время исследования	170.4±13.6
«Habituation-dishabituation»	Исследование минерального масла (K1)	26.2±3.3
	Исследование минерального масла (K2)	26.0±7.5
	Исследование минерального масла (K3)	24.6±8.1
	Исследование андростенона (АНД)	31.0±6.1

В табл. 3 представлены результаты анализа корреляционных связей между показателями обоих тестов. Достоверная положительная корреляция между временем исследования самцами АНД (но не контрольного запаха) и временем исследования запаха эстральной самки свидетельствует в пользу того, что сочетание признаков низкой чувствительности к АНД и низкой сексуальной мотивации в тесте на предпочтение у самцов инбредной линии NZB, как и обратное у самцов линии CBA, не случайно.

Таблица 3

Корреляционные связи (коэффициенты Спирмана) между показателями тестов

Показатели тестов, с	K1	K2	K3	АНД
Исследование запаха эстральной самки	0.059	0.298	0.356	0.578*
Исследование запаха самца	0.222	0.303	0.423*	0.441*
Суммарное время исследования	-0.018	0.195	0.320	0.525*

Примечание. По горизонтали: продолжительность исследования самцами образцов в тесте «habituation-dishabituation» во время предъявления контрольного запаха (минеральное масло – попытки K1, K2 и K3) и андростенона (АНД) (с). По вертикали: время исследования образцов в тесте на предпочтение запаха эстральной самки (с). * – $p < 0.05$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты этой работы, наряду с полученными нами ранее данными и литературными сведениями, указывают на наличие связи между вариабельностью в обонятельной чувствительности к летучим стероидам и характером социального поведения у домовых мыши. Возможно, низкая сексуальная мотивация, низкая социальная активность и повышенная агрессивность у малочувствительных к летучим стероидам самцов линии NZB/B1NJ является следствием неспособности распознавать по запаху пол и репродуктивный статус особей своего вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-01150 а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ключникова М. А., Вознесенская В. В. Генетическая регуляция межсамцовой агрессии у домовых мыши // Докл. РАН. 2011. Т. 436, № 1. С. 136 – 138.

Ключникова М. А., Вознесенская В. В. Влияние кратковременных предъявлений летучего стероида андростенона на поведение и гормональный статус самцов домовых мыши // Докл. РАН. 2013. Т. 453, № 6. С. 707 – 709.

Соколов В. Е., Вознесенская В. В., Вайсоки Ч. Д. Индуцированная чувствительность к одорантам: новый феномен // Докл. РАН. 1996. Т. 347, № 3. С. 843 – 847.

Brodkin E. S., Goforth S. A., Keene A. H., Fossella J. A., Silver L. M. Identification of quantitative trait Loci that affect aggressive behavior in mice // J. of Neuroscience. 2002. Vol. 22, № 3. P. 1165 – 1170.

Ingersoll D. W., Launay J. Murine aggression induced by a boar chemosignal: a stimulus presentation dependency // Physiology & Behavior. 1986. Vol. 36, № 2. P. 263 – 269.

Labows J., Wysocki C. Individual differences in odor perception // Perfumer & Flavorist. 1984. Vol. 9, № 1. P. 21 – 26.

Moy S. S., Nadler J. J., Young N. B., Nonneman R. J., Segall S. K., Andrade G. M., Crawley J. N., Magnuson T. R. Social approach and repetitive behavior in eleven inbred mouse strains // Behavioural Brain Research. 2008. Vol. 191, № 1. P. 118 – 129.

Nakamura K., Nishimura H., Hirose S. Correlation of aggression with serum IgM level in autoimmune-prone NZB mice // Brain Research. Developmental Brain Research. 2005. Vol. 159, № 2. P. 145 – 148.

Reed H. C., Melrose D. R., Patterson R. L. Androgen steroids as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination // British Veterinary J. 1974. Vol. 130, № 1. P. 61 – 67.

Roubertoux P. L., Carlier M. Differences between CBA/H and NZB mice on intermale aggression. II. Maternal effects // Behavior Genetics. 1988. Vol. 18, № 2. P. 175 – 184.

Trullas R., Skolnick P. Differences in fear motivated behaviors among inbred mouse strains // Psychopharmacology. 1993. Vol. 111, № 3. P. 323 – 331.

Voznessenskaya V. V., Wysocki C. J. Exposure of mice to androstenone induces behavioral sensitivity to androstenone // Chemical Senses. 1994. Vol. 19, № 5. P. 648 – 649.

Voznessenskaya V. V., Wysocki C. J., Chukhrai E. S., Poltorack O. M., Atyaksheva L. F. Long-lasting Effects of Chemical Exposures in Mice // Advances in Chemical Signals in Vertebrates / eds. R. E. Johnston, D. Müller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer, 1999. P. 563 – 571.

Voznessenskaya V. V., Klyuchnikova M. A., Wysocki C. J. Roles of the main olfactory and vomeronasal systems in the detection of androstenone in inbred strains of mice // Current Zoology. 2010. Vol. 56, № 6. P. 813 – 818.

УДК [595.384.2:591.53](261.246)

**СОСТАВ ПИЩИ КРАБА-ВСЕЛЕНЦА *RHITROPANOPEUS HARRISII*
(PANOPEIDAE, BRACHYURA, DECAPODA)
В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

А. И. Колесниченко¹, Р. Н. Буруковский¹, И. Н. Марин²

¹ Калининградский государственный технический университет
Россия, 236004, Калининград, Советский просп., 1

E-mail: burukovsky@klgtu.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: coralliodecapoda@mail.ru

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Состав пищи краба-вселенца *Rhitropanopeus harrisi* (Panopeidae, Brachyura, Decapoda) в Вислинском заливе Балтийского моря. – Колесниченко А. И., Буруковский Р. Н., Марин И. Н. – Изучены размерно-половая структура и состав пищи краба-вселенца *Rhitropanopeus harrisi* в Вислинском заливе Балтийского моря, проведено сравнение составов пищи краба и другого вселенца – креветки *Palaemon elegans*, широко распространенной в Балтике. Показано, что основную долю в объеме реконструированного среднего (виртуального) пищевого комка *R. harrisi* занимают растительные остатки, детрит, остатки насекомых и остатки ракообразных, как и в других районах его ареала. Краб способен сочетать, или легко менять способы добывания пищи – от детрито- и некрофагии до активного хищничества и пастьбы.

Ключевые слова: голландский краб, *Rhitropanopeus*, вселенец, Вислинский залив, Балтийское море.

Food composition of the crab-invader *Rhitropanopeus harrisi* (Panopeidae, Brachyura, Decapoda) in the Vistula bay of the Baltic Sea. – Kolesnichenko A. I., Burukovsky R. N., and Marin I. N. – The size-age structure and nutrition of the crab-invader *Rhitropanopeus harrisi* were studied in the Vistula lagoon, the Baltic Sea, and compared with the nutrition of the non-indigenous shrimp *Palaemon elegans*, widespread in the Baltic. It is shown that the basic share in the food lump volume of *R. harrisi* is vegetation residues, detritus, the remains of insects and crustaceans, similar to other areas of its range. This crab is able to combine or easily change its ways of obtaining food, from detritophaging and microphaging to active predation and grazing.

Key words: *Rhitropanopeus*, invader, Vistula lagoon, Baltic Sea.

ВВЕДЕНИЕ

«Голландский краб», или *Rhitropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Panopeidae) (ритропанопеус), один из самых известных видов-вселенцев в Балтике (Gould, 1841). Ритропанопеус – единственный вид одноименного рода, в котором Буйтендийк и Холтхойс (Buitendijk, Holthuis, 1949) выделили два подвида – *Rhitropanopeus harrisi* (Gould) *harrisi* (Gould) и *R. harrisi* (Gould) *tridentatus* (Maitland). Первый встречается в Америке, второй – в Европе; данных о совместном нахождении этих подвидов пока нет (Buitendijk, Holthuis, 1949). Однако подавляющим большинством авторов исходным ареалом вида считается Атлан-

СОСТАВ ПИЩИ КРАБА-ВСЕЛЕНЦА *RHITROPANOPEUS HARRISII*

тическое побережье Северной Америки в пределах трех государств – Канады, США и Мексики (Резниченко, 1965; Gould, 1841). В нативном ареале краб описан с побережья США, и к настоящему времени отмечен вдоль атлантического побережья от штата Мэн до Луизианы; у тихоокеанского побережья краб известен в Калифорнии. Первое упоминание о появлении ритропанопеуса в Канаде датируется 1918 г. (эстуарий нижнего течения р. Мирамичи, впадающей в залив Святого Лаврентия), тогда как данные о самом южном нахождении краба в Северной Америке известны из Мексики южнее порта Тампико (Мексиканский залив) (Резниченко, 1965; Williams, 1984). Как предполагают А. М. Буйтендик и Л. Б. Холтуис (Buitendijk, Holthuis, 1949; Williams, 1984), в европейских водах краб появился в 1874 г. в Нидерландах, отсюда название – «голландский краб», и до конца 30-х гг. XX в. не был найден за пределами Нидерландов (Williams, 1984). Однако начиная с 1936 г., началось его интенсивное расселение и натурализация во многих водоемах европейских государств и СССР (Williams, 1984). На данный момент, ритропанопеус в Балтийском море найден в Гданьском и Вислинском заливах. Для Вислинского залива достоверно отмечен в 1951 г., хотя по устным указаниям рыбаки встречали этот вид ранее, начиная с 1946 – 1948 гг. (Резниченко, 1965).

В Балтийском море ритропанопеус встречается в основном, на небольшой глубине (до 2 м), на всех грунтах, в том числе на участках, покрытых водной растительностью, с соленостью до 10‰; лучше всего заселяет участки с соленостью 4 – 5‰. В Вислинском заливе ритропанопеус держится непосредственно вблизи устьев с соленостью до 0.5‰ (Резниченко, 1965). Наибольшее количество краба приурочено к скоплениям дрейссены (*Dreissena polymorpha*) (Мурина, Резниченко, 1960). Будучи активным хищником в некоторых областях своего ареала, и обладая способностью к интенсивному копанью субстрата, крабы вносят существенные изменения в новые экосистемы. Однако специальных наблюдений за питанием краба в данном регионе и его взаимоотношениях с нативными видами в течение последних 50 лет не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данного исследования собран в Вислинском заливе Балтийского моря, в районе пос. Краснофлотское, в летний период 2009 и 2010 гг. Сбор материала осуществлялся в основном на небольшой глубине, ручным способом, без применения специализированных орудий лова, за исключением двух проб, которые были взяты из угревых ловушек. Пробы фиксировались 4% раствором формалина. При фиксации в качестве растворителя использовалась вода залива. Всего собрано 132 экз. крабов.

При изучении материала использовалась методика неполного биологического анализа. В ее основе лежат авторские методики биологического анализа, разработанные Р. Н. Буруковским (Резниченко, 1965; Буруковский, 1992). У исследуемых крабов измеряли длину и ширину карапакса. Затем крабов вскрывали, определяли пол, извлекали желудок и помещали его в отдельную склянку. В процессе измерения крабов их вскрывали, извлеченные и пронумерованные желудки фиксировали по отдельности и прежде всего, определяли степень наполнения желудка по 4-х

бальной шкале Р. Н. Буруковского (0 – желудок пустой; 1 – пища занимает менее половины объема желудка; 2 – пища занимает примерно половину (от 1/3 до 2/3 от объема); 3 – желудок полный). Всего в ходе проведения биологического анализа вскрыто 132 экз. краба, у 109 экз. в желудках имелась пища.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая биологическая характеристика вида в Вислинском заливе. Краб *R. harrisii* в Вислинском заливе имеет длину карапакса от 2.7 до 15 мм, максимальная численность краба наблюдается при длине карапакса 5 – 6.9 см (44.7%), а минимальная – 1 – 5 и 9 – 21.9 мм, в процентном соотношении это 17.5 и 37.8%, соответственно (рис. 1). Соотношение полов *R. harrisii* Вислинского залива смещено в сторону преобладания самцов (соответственно 107 и 25 экз., то есть примерно 80 и 20%). По устному сообщению В. А. Спиридонова, такое же явление наблюдается и в Таманском заливе Черного моря. Наблюдения *in situ* позволяют предположить, что самки, особенно крупные, много времени проводят в укрытиях, плохо доступных для сборщиков материала.

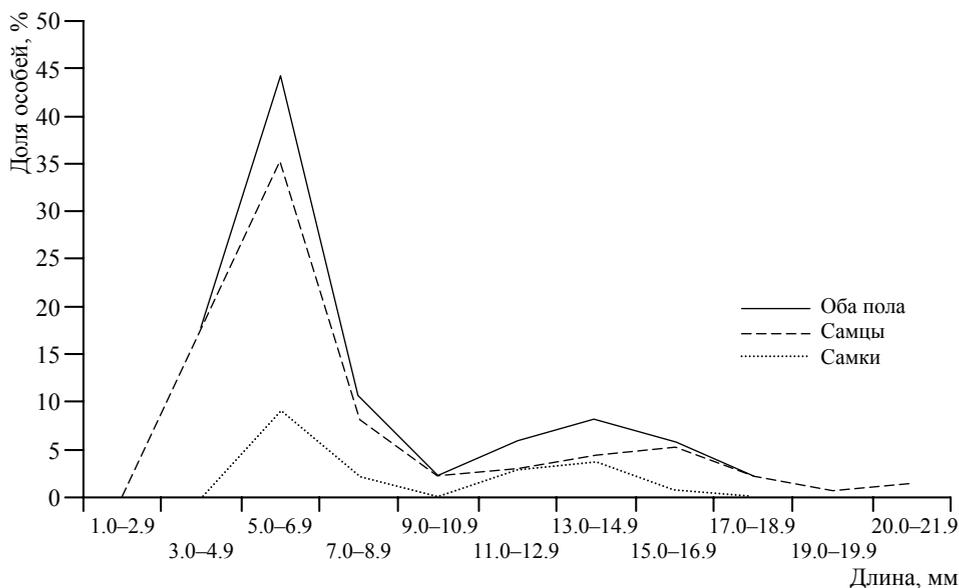


Рис. 1. Размерная структура краба *Rhitropanopeus harrisii* в Вислинском заливе

Наполнение желудков и состав пищевого комка. Из 132 исследованных крабов, у 34 экз. желудки были полные; у 23 экз. желудки были пустые. У самцов полные желудки имели 25, а у самок – 9 особей. Распределение наполнения по баллам представлено на рис. 2.

Все встреченные в желудках краба *R. harrisii* объекты можно разбить на следующие группы: песчинки, детрит, остатки растительного происхождения, остатки

СОСТАВ ПИЩИ КРАБА-ВСЕЛЕНЦА *RHITROPANOPEUS HARRISII*

животных и неопределенные остатки животного происхождения. Песчинки присутствовали в большинстве исследованных желудков. Их размеры варьировали от 0.05 до 0.25 мм, то есть от мелких до крупные алевритов (Петелин, 1967). Количество песчинок в желудках колебалось от нескольких до нескольких сотен. Детрит, бесструктурная масса, как правило, серовато-коричневого или черного цвета (Буруковский, 2009) был встречен у большинства питавшихся крабов. Растительные

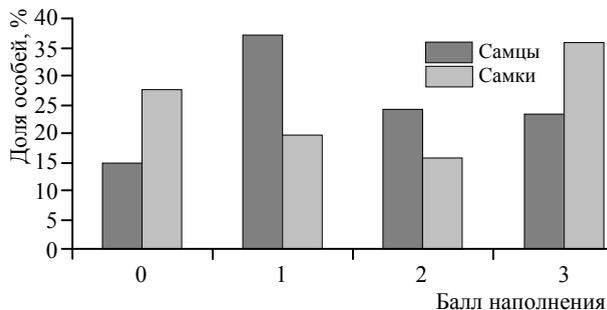


Рис. 2. Наполнение желудков крабов *Rhitropanopeus harrisi* в Вислинском заливе

остатки хорошо идентифицируются по своеобразной клеточной структуре и представлены, прежде всего, обрывками высших растений и нитчатыми водорослями (0.07 до 0.5 мм). В полных желудках они абсолютно доминируют, их доля в объеме виртуального пищевого комка составляет 36.7%. Кроме этого, в желудках встречены остатки насекомых, амфипод и других ракообразных. Несколько желудков были наполнены исключительно яйцами *P. elegans* на стадии глазка. Наряду с ними встречались различные водоросли, коловратки, моллюски. Определение конкретных видов в содержимом желудка краба затруднено по той причине, что тело съедасмой жертвы, особенно относительно крупных размеров, сильно разрушается при поедании.

В таблице представлено сравнение спектра питания краба *R. harrisi* и креветки *P. elegans* по основным редуцированным характеристикам питания. Ниже эти данные будут использоваться при сравнительном анализе питания и здесь приводятся для наглядности. Данные по питанию *P. elegans* взяты из статьи Р. Н. Буруковского и В.С. Никитиной (Буруковский, Никитина, 2009).

Сравнительная таблица по питанию *R. harrisi* и *P. elegans* (по: Буруковский, Никитина, 2009) в Вислинском заливе

Объекты питания	Состав пищи					
	Частота встречаемости, %		Виртуальный пищевой комок, %		Частота доминирования, %	
	<i>R. harrisi</i>	<i>P. elegans</i>	<i>R. harrisi</i>	<i>P. elegans</i>	<i>R. harrisi</i>	<i>P. elegans</i>
1	2	3	4	5	6	7
Растительные остатки	71.5	30.8	36.7	17.6	25.5	5.6
Песчинки	68.8	78.6	10.1	10.4	1.76	–
Детрит	64.2	88.9	28.2	70.4	16.1	79.6
Хитиновые обрывки	11.9	–	0.29	–	–	–
Насекомые	8.2	52.1	7.3	0.1	5.8	–
Водоросли нитчатые	8.2	1.5	1.1	–	–	–
Амфиподные остатки	4.6	0.3	8.82	–	7.05	–
Остатки мизид	3.6	16.2	–	–	–	–
Коловратки	3.6	8.6	–	–	–	–

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7
Водоросли неопределенные	3.6	–	–	–	–	–
Неопредел. остатки (в том числе неопределенные хитиновые щетинки)	3.6	8.3	–	–	–	–
Яйца ракообразных	2.7	–	7.05	–	6.1	–
Остатки рыбы	1.8	2.3	–	–	–	–
Полихета	0.9	–	–	–	–	–
Двустворчатые моллюски	0.9	–	–	–	–	–
Брюхоногие моллюски	–	36.7	–	–	–	–
Циклопы	–	11.8	–	0.1	–	–
Харпактициды	–	0.7	–	–	–	–
Перифитон	–	28.4	–	1.4	–	–
Всего желудков	109	255	34	54	–	–
Коэффициент Фроермана	1.89	2.89	–	–	–	–

Наиболее часто в питании краба встречаются растительные остатки и детрит, а также песчинки (71.5, 64.2 и 68.8% соответственно). Судя потому, что их частоты встречаемости очень близки друг к другу, можно предположить, что песчинки попадают в желудки краба не в результате специального отбора, а случайно, в процессе питания растительными остатками и детритом. Второстепенными по частоте встречаемости оказались различные хитиновые обрывки, водоросли, остатки насекомых, ракообразные (мизиды и амфиподы): 2.7 – 11.9%, встречающиеся примерно в 5 – 10 раз реже. Остальные объекты питания можно считать случайными, то есть жертвами, поедаемыми крабом время от времени.

ОБСУЖДЕНИЕ

Можно заключить, что *R. harrissii* в Вислинском заливе питается в основном растительными остатками и детритом, а также насекомыми и высшими ракообразными, которые, вероятно, служат дополнительной или случайной (т. е. встречающейся время от времени) пищей. Судя по этому, а также по величине коэффициента Фроермана (1.89), *R. harrissii* можно считать хищником-оппортунистом, так как он способен сочетать или легко менять способы добычания пищи, от детрита и некрофагии до нападения и пастыбы (Буруковский, 1992; Юргенс, 2006).

Для сравнительной характеристики состава пищи ритропанопеуса мы разбили все пищевые объекты на четыре группы: **животные** (остатки насекомых, остатки высших ракообразных, моллюсков и низших ракообразных); **растительные остатки** (остатки высших растений и водоросли); **неорганический материал** (представленный в основном песком); **детрит растительного происхождения**.

Для наглядности ниже представлено соотношение основных компонентов в объеме пищевого комка краба *R. harrissii* и креветки *P. elegans* в Вислинском заливе (рис. 3).

На основании этих данных можно заключить, что состав пищи двух видов-вселенцев: креветки *P. elegans*, и ритропанопеуса в Вислинском заливе оказались очень сходными. У обоих видов детрит и растительные остатки служат главным объектом питания. Следовательно, эти два вселенца занимают в заливе сходные

СОСТАВ ПИЩИ КРАБА-ВСЕЛЕНЦА *RHITROPANOPEUS HARRISII*

трофические экологические ниши и, возможно, конкурируют между собой из-за пищи. Можно предположить, именно это служит причиной того, что в Вислинском заливе данные виды как правило, не встречаются вместе, то есть пространственно разобщены.

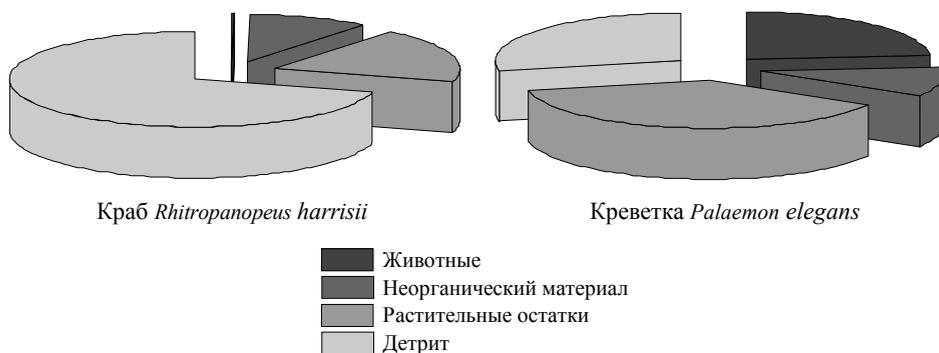


Рис. 3. Соотношение компонентов в питании *Rhitropanopeus harrisi* и *Palaemon elegans* в Вислинском заливе

При исследовании доступных материалов по изученности питания краба-вселенца *R. harrisi* по всем известным районам обитания складывается достаточно противоречивая картина. Его питание меняется от чисто хищнического до почти абсолютной детритофагии в сочетании с пищей растительного происхождения. Состав пищи краба находится в тесной взаимосвязи с наличием ее в данном месте; в первую очередь краб поедает животную пищу, вероятно, как и у него на родине, где он обилен на устричных банках. После вселения в европейские воды ритропанопеуса всегда находили в скоплениях двустворчатых моллюсков.

В ранних работах по Вислинскому заливу (Мурина, Резниченко, 1960) указывается, что ритропанопеус в заливе вел себя в основном как хищник, питающийся в основном мизидами *Neomysis integer* с некоторой примесью нереисов и личинок хирономид *Chironomus plumosus*. Показано, что состав пищи краба варьирует от места к месту. В Кильском канале (Turoboyski, 1973) краб охотно питался гастроподами и *Gammarus* sp., а также такими растениями, как *Enteromorpha* sp., *Ulva* sp. В Вислинском заливе он питался в основном *Neomysis integer* и *Nereis diversicolor* и личинками *Chironomidae*, но имеются данные и в отношении *Dreissena polymorpha* как главного объекта его питания в этом районе. В исследовании, проведенном в канале Мертвая Висла (Turoboyski, 1973), показано, что главными пищевыми ресурсами *R. harrisi* служат: *Nereis diversicolor*, *Dreissena polymorpha*, *Mytilus edulis*, *Cordylophora caspia*, мертвый органический материал животного происхождения, а также растения *Enteromorpha* sp. и гидроидный полип *Cladophora* sp. (Turoboyski, 1973). В Гданьском заливе и в канале Мертвая Висла (Hegele-Drywa, Normant, 2009) растительные остатки (с содержанием хлорофилла) встречались в пище краба с частотой 50.7 и 72.7%, соответственно. Среди остатков животного происхождения было выделено пять групп: Polychaeta, Amphipoda, Ostra-

coda, Bivalvia, Gastropoda. Чаще всего в полных желудках встречались Amphipoda. В Азовском море краб использовал в пищу органический материал животного и растительного происхождения, не нападая на живые жертвы; с другой стороны имеются данные, что в Азовском море краб питается изоподой *Idothea* sp. (собственные данные).

Итак, анализ питания данного вида в Балтийском море проводился неоднократно, в разное время и разными исследователями. Применялись различные методы описания состава пищи, от простого перечисления до использования визуальной и объемной оценок состава пищевого комка. Применение нашего подхода к изучению состава пищи позволило не только оценить долю каждого компонента в составе пищевого комка, но и сравнить объем потребляемых крабом порций пищи. Наряду с частотами встречаемости и доминирования, данный подход, по нашему мнению, наиболее полно описывает состав пищи, роль каждого пищевого объекта в диете краба, а также способ охоты данного вида.

ВЫВОДЫ

1. Основную долю в объеме пищевого комка *R. harrisii* занимают растительные остатки, детрит, остатки насекомых и остатки ракообразных, как и в других районах его ареала.

2. По характеру питания в летний период *R. harrisii*, ведет себя как хищник – оппортунист, т.е. способен сочетать, или легко менять способы добывания пищи – от детрито- и некрофагии до нападения и пастьбы.

3. В Вислинском заливе виды-вселенцы *R. harrisii* и *P. elegans* демонстрируют сходный состав пищи, предпочитая растительные остатки и детрит растительного происхождения. Благодаря этому они должны занимать сходную экологическую нишу, конкурировать между собой из-за пищи. Это, возможно, послужило причиной их пространственного разобщения в заливе.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Гранта Президента РФ (проект № МК-4481.2014.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-90743 мол-рф-нр).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буруковский Р. Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М. : ВНИРО, 1992. С. 77 – 84.

Буруковский Р. Н. Питание и пищевые взаимоотношения креветок. Калининград : Изд-во Калинингр. гос. техн. ун-та, 2009. 409 с.

Буруковский Р. Н., Никитина В. С. О питании креветки *Palaemon elegans* (Rathke 1837) (Decapoda, Palaemonidae) в Приморской бухте Вислинского залива // Сб. науч. трудов, посвященный 120-летию со дня рождения Н. С. Гаевской. Калининград : Изд-во Калинингр. гос. техн. ун-та, 2009. С. 141 – 144.

Резниченко О. Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisii* : Crustacea, Brachyura) // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1965. Т. 85. С. 136 – 177.

Мурина В. В., Резниченко О. Г. Об аутоакклиматизации краба *Rhithropanopeus harrisii* (Gould) *tridentatus* (Maitland) в Вислинском заливе // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1960. Т. 10. С. 255 – 263.

СОСТАВ ПИЩИ КРАБА-ВСЕЛЕНЦА *RHITROPANOPEUS HARRISII*

Петелин В. П. Гранулометрический анализ морских донных осадков. М. : Наука, 1967. С. 11 – 23.

Юргенс Е. М. Экологическая характеристика двустворчатого моллюска *Macoma baltica* в южной части Балтийского моря : дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2006. 218 с.

Buitendijk A. M., Holthuis L. B. Note on the Zuiderzee Crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) subspecies *tridentatus* (Maitland) // Zoologische Mededelingen. 1949. Bd. 30, № 7. S. 30 – 56.

Gould A. A. Report on the Invertebrata of Massachusetts, Comprising the Mollusca, Crustacea, Annelida, and Radiata. Cambridge : Folsom, Wells, and Thurston, 1841. 373 p.

Hegele-Drywa J., Normant M. Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea // Oceanologia. 2009. Vol. 51, № 3. P. 361 – 375.

Turoboyski K. Biology and Ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus* // Marine Biology. 1973. Vol. 23. P. 303 – 313.

Williams A. B. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Main to Florida. Washington : Smithsonian Institution Press, 1984. P. 549.

УДК 594.3:591.431

ГИСТОЛОГИЯ СТЕНКИ ХОБОТА И ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПИТАНИЯ МОЛЛЮСКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА COLINAE (BUCCINIDAE: GASTROPODA)

А. Р. Косьян

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: kosalisa@yandex.ru*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Гистология стенки хобота и предполагаемые механизмы питания моллюсков подсемейства Colinae (Buccinidae: Gastropoda). – Косьян А. Р. – Изучена гистология стенки хобота 15 видов букцинид подсемейства Colinae. Стенка хобота имеет разнообразное строение и может отличаться даже у видов одного рода. Типичная структура представлена тонкими наружным кольцевым и внутренним продольным слоями мышц. Такое строение найдено у видов *Retifusus parvus*, *R. jessoensis* и *Retimohnia bella*, первый из которых, скорее всего, использовал яд для обездвиживания жертвы. Утолщение или увеличение числа слоев мышц и соединительной ткани в стенке, обнаруженное у других изученных видов родов *Plicifusus*, *Colus*, *Latisipho* и *Aulacofusus*, могло быть вызвано увеличением механической нагрузки на хобот во время питания. Хотя структура стенки хобота отражает скорее особенности питания, нежели филогенетическое родство, она может быть использована в видовой систематике.

Ключевые слова: букциниды, гастроподы, Colinae, пищеварительная система, питание, хищничество, анатомия, хобот.

Histology of the proboscis wall and possible mechanisms of feeding of mollusks from the subfamily Colinae (Buccinidae: Gastropoda). – Kosyan A. R. – We studied the histological structure of the proboscis wall of 15 species of the buccinid subfamily Colinae. The proboscis wall has a varied structure which may differ even in the species of the same genus. Typical structure was represented by two thin layers of muscles, the outer circular and the inner longitudinal. This basic type was found in *Retifusus parvus*, *R. jessoensis*, and *Retimohnia bella*, the first one probably using some venom to immobilize the prey. The thickening or development of additional muscle layers and connective tissue, found in other studied species of the genera *Plicifusus*, *Colus*, *Latisipho*, and *Aulacofusus*, may be caused by heavy mechanical loads to the proboscis while feeding. Although the proboscis structure reflects the peculiarities of feeding mechanism rather than phylogenetic relationships, it may be used as systematic character on a specific level.

Key words: buccinids, gastropods, Colinae, digestive system, feeding, predation, anatomy, proboscis.

ВВЕДЕНИЕ

Хобот – характерная черта морских плотоядных брюхоногих моллюсков, являющаяся важнейшим приспособлением к хищничеству и возникавшая параллельно и независимо в разных группах (Ponder, 1973; Kantor, 2002). Хобот представляет собой мускульный гидростатический орган, способный осуществлять сложные движения: открывать или просверливать раковины двустворчатых моллюсков, захватывать и удерживать крупную добычу, доставать труднодоступные пищевые объекты из укрытий, копать и т.д. В подавляющем большинстве случаев

эта работа осуществляется с помощью радулы, которая находится внутри. Анатомия и функциональная морфология хобота подробно изучена у *Vuccinum undatum* (Wilmann, 1942) и *Conus* (Green, Kohn, 1989). А. И. Мединской (Medinskaya, 1992) было проведено гистологическое исследование хоботов представителей 6 семейств неогастропод, обнаружившее разнообразие строения их стенок, обусловленное, по мнению автора, различиями в спектре и механизме питания моллюсков. Сложное строение стенки хобота существенно различалось даже у представителей одного семейства, что подразумевает быстрые эволюционные изменения в близкородственных группах.

Известно, что систематика большинства морских брюхоногих моллюсков основана на признаках раковины и радулы, которые, однако, обладают большой изменчивостью. Мы показали, что в ряде случаев анатомические признаки переднего отдела пищеварительной системы, в частности, хобота, различаются у разных родов букцинид и, наряду с признаками раковины и радулы, позволяют более точно проводить родовую диагностику (Kosyan, Kantor, 2009). В данной работе более детально исследовано строение стенки хобота 15 видов букцинид обширного малоизученного подсемейства *Colinae* и проведен сравнительный анализ полученных данных. С одной стороны, изучение гистологии хоботов близкородственных видов поможет оценить значение строения стенки хобота в систематике этой группы, с другой – сделать предположения о рационе и механизмах питания представителей *Colinae*, об образе жизни которых почти ничего не известно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фиксированные моллюски были отобраны из коллекций Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) и Музея Института биологии моря ДВО РАН (г. Владивосток). Срезы хоботов толщиной 5 мкм были изготовлены по стандартной методике, окрашены гематоксилином и эозином и исследованы под световым микроскопом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По гистологическому строению стенки (но не по функциям) исследованные хоботы *Colinae* можно разделить на три типа.

1. У большинства видов: *Colus islandicus* (Mohr, 1786), *Retimohnia bella* (Ozaki, 1958), *Retifusus parvus* (Dall, 1877), *R. jessoensis* (Schrenk 1863), *Plicifusus elaeodes* (Dall, 1907), *P. maehirai* (Tiba, 1980) и *P. kroeyeri* (Møller, 1842) стенка хобота состоит из двух мышечных слоев: наружного кольцевого (cm1) (располагающегося сразу под эпителием) и внутреннего продольного (lm1) (находящегося под кольцевым). Толщина мышечных слоев представителей *Retimohnia* и *Retifusus* одинаково небольшая, приблизительно равна толщине покровного эпителия, зато присутствует большое количество соединительной ткани, подстилающей слой продольных волокон (таблица, рис. 1, В, D – E). Мышечные слои представителей *Colus* и *Plicifusus* значительно толще покровного эпителия, причем толщина слоя продольных волокон существенно превосходит толщину слоя кольцевых, а соединительная

ткань присутствует в небольших количествах в виде вкраплений в продольный мышечный слой (см. таблицу, рис. 1, А, С, рис. 2 А).

Типы гистологического строения стенки хобота Buccinidae

Тип строения	Вид	Ep	Cm1	Cm2	Lm1	Lm2	Sm	Cnt	Источник
1	<i>Colus islandicus</i>	1	2	–	3	–	–	4	Здесь
1	<i>Retimohnia bella</i>	1	2	–	3	–	–	4	То же
1	<i>Retifusus parvus</i>	1	2	–	3	–	–	4	«
1	<i>Retifusus jessoensis</i>	1	2	–	3	–	–	4	Kosyan, Kantor, 2009
1	<i>Plicifusus elaeodes</i>	1	2	–	3	–	–	4	Здесь
1	<i>Plicifusus maehirai</i>	1	2	–	3	5	–	4	То же
1	<i>Plicifusus kroeyeri</i>	1	2	–	3	–	–	4	«
2	<i>Aulacofusus brevicauda</i>	1	2	4	3	6	–	5	«
2	<i>Aulacofusus herendeeni</i>	1	2	4	3	6	–	5	«
2	<i>Plicifusus bambusus</i>	1	2	4	3	6	–	–	«
2	<i>Latisipho hypolispus</i>	1	2	4	3	5	–	–	Kosyan, 2006
2	<i>Latisipho hallii</i>	1	2	4	3	5	–	–	То же
3	<i>Plicifusus rhyssus</i>	1	3	5	2	4	–	–	Kosyan, 2012
3	<i>Colus kujianus</i>	1	3	–	2	4	–	5	Здесь
3	<i>Plicifusus hastarius</i>	1	3	–	2	4	–	5	Kosyan, Kantor, 2009
2	<i>Neptunea bulbacea</i>	1	3	5	4	6	–	2	Medinskaya, 1992
1	<i>Buccinum middendorffii</i>	1	3	–	4	5	–	2	То же
4	<i>Pisania tincta</i>	1	2	–	4	–	3	–	Kosyan, Kantor, 2004
2	<i>Ancistrolepis</i>	1	2	4	3	5	–	6	То же
1	<i>Busycon carica</i>	1	2	4	5	–	–	3	«

Примечание. Ep – эпителий, Cm1 – наружный слой кольцевых мышечных волокон, Cm2 – внутренний слой кольцевых мышечных волокон, Lm1 – наружный слой продольных мышечных волокон, Lm2 – внутренний слой продольных мышечных волокон, Sm – спиральные мышечные волокна, Cnt – соединительная ткань; 1 – 6 – очередность расположения слоев в стенке хобота, от эпителия внутрь.

2. У *Aulacofusus brevicauda* (Deshayes, 1832), *A. herendeeni* (Dall, 1902), *P. bambusus* Tiba, 1980, *Latisipho hypolispus* (Dall, 1891) и *L. hallii* (Dall, 1873) стенка хобота состоит из чередующихся слоев мышц: двух кольцевых и двух продольных (под эпителием расположен слой кольцевых волокон (cm1), затем продольных (lm1), снова кольцевых (cm2) и снова продольных (lm2)); соединительная ткань, если имеется, располагается в месте присоединения самого внутреннего слоя продольных волокон (lm2) к стенке хобота. Надо отметить, что этот внутренний слой – самый толстый и представляет собой продолжения волокон ретракторов хобота, идущих вдоль его стенки с внутренней стороны приблизительно до начала одонтофора. В верхних частях хобота внутренний слой продольных мышц отсутствует (см. таблицу, рис. 2, В, D).

3. У *P. hastarius* Tiba, 1980, *P. rhyssus* (Dall, 1907) и *C. kujianus* Tiba, 1973 стенка хобота, как и в предыдущем случае, состоит из нескольких чередующихся слоев кольцевых и продольных мышечных волокон, а также соединительной ткани, но последовательность слоев другая: первым под эпителием расположен слой продольных волокон (lm1), затем кольцевых (cm1) и самый внутренний – толстый слой продольных волокон (lm2) (см. таблицу, рис. 2, Е, F).

ОБСУЖДЕНИЕ

Различия, обнаруженные в строении стенки хобота не только у разных родов, но и видов (например, у *Plicifusus* – три типа строения, у *Colus* – два), могут говорить о быстрых эволюционных изменениях этой важнейшей части пищедобывающего аппарата. Известно, что анатомия и радулы *Colus*, *Plicifusus* и *Latisipho* практически идентичны, и роды дифференцируются по раковине (Kosyan, 2006; Kosyan, Kantor, 2012). В этих случаях строение стенки хобота можно было бы использовать в качестве таксономического признака.

Дивергенция Вусциidae, как и других представителей неогастропод, происходила в результате пищевой специализации, что в первую очередь сказалось на функциональной анатомии хобота. О питании представителей подсемейства Colinae практически ничего не известно; некоторые предположения можно сделать, исходя из содержимого желудков, особенностей строения стенки хобота и пищеварительной системы. Наиболее простой тип строения, при котором стенка хобота состоит только из двух тонких слоев мышц (№ 1 в таблице), согласно А. И. Мединской (Medinskaya, 1992) может

быть характерен для моллюсков, у которых роль хобота в добывании добычи второстепенна, например, питающихся падалью, сидячими организмами или использующих яд для обездвиживания жертв. У исследованных нами наиболее мелких *Retifusus* и *Retimohnia* (с высотой раковины менее 35 мм) мышечные слои в стенке хобота тонкие, что может говорить о такой небольшой механической нагрузке. У трех представителей *Retifusus* нами обнаружены очень крупные слюнные железы и особое строение слюнных протоков: они могут формировать объемные расширения, или слюнные мешки, возможно, для перекачивания больших объемов слюны от слюнных желез в глотку. Этот факт может служить косвенным подтверждением предположения об использовании яда, вырабатываемого слюнными железами.

Утолщение стенки хобота за счет утолщения внутреннего слоя продольных мышечных волокон (как у *Colus islandicus*, *P. maehirai*, *P. kroeyeri*, *P. elaeodes*) или

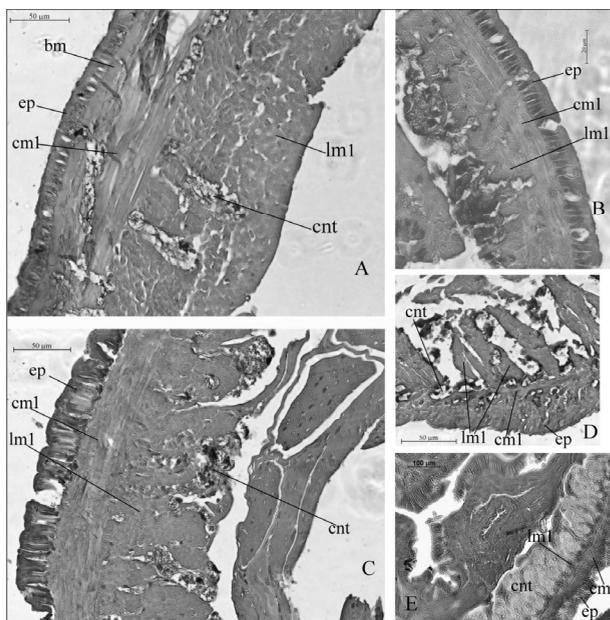


Рис. 1. Гистология стенки хобота Colinae: А – *Colus islandicus*, В – *Retifusus parvus*, С – *P. maehirai*, D – *Retimohnia bella*, Е – *Retifusus jessoensis*. Обозначения на рисунках: bm – базальная мембрана; остальные – см. таблицу

увеличения числа мускульных слоев (все представители со 2-м и 3-м типами хобота, см. таблицу) характерно при увеличении механической нагрузки на хобот (питание двустворками, выкапывание зарывающихся двустворок и полихет). В желудке *Colus jeffreysianus* (P. Fischer, 1868) мы находили остатки крупных амфипод, в желудках нескольких видов *Plicifusus* – щетинки крупных полихет и целых планарий.

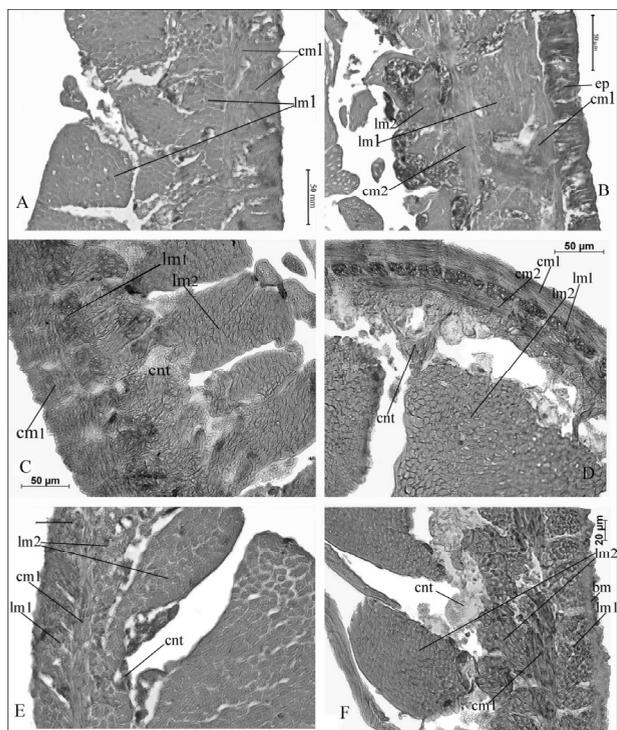


Рис. 2. Гистология стенки хобота Colinae: А – *Plicifusus elaeodes*, В – *P. bambusus*, С – *Aulacofusus herendeeni*, D – *A. brevicauda*, Е – *Colus kujianus*, F – *P. hastarius*. Условные обозначения см. рис. 1

2004) и Columbellidae (Medinskaya, 1992), а также семейств Muricidae (Muricoidea) (Medinskaya, 1992; Kosyan, 2014) и Conidae (Conoidea) (Greene, Kohn, 1989) описаны хоботы со спиральным слоем мышц, что позволяет заключить, что подобный тип строения хобота достаточно распространен у неогастропод. Наличие спирального слоя значительно увеличивает мобильность хобота, обеспечивая его поворот вокруг своей оси. Известно, что пизания питается баянусами, просверливая радулой створки их домиков; представители мурицид и нассариид также используют сверление для открывания створок жертв (Medinskaya, 1992; Kosyan, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Строение стенки хобота букцинид очень разнообразно и отражает особенности рациона и механизма питания. Наиболее простой тип строения, включающий

А. И. Мединская (Medinskaya, 1992) отмечала еще один тип хобота, характеризующийся наличием слоя спиральных мышц, располагающихся между кольцевым и продольным слоями. У исследованных нами представителей подсемейства Colinae хоботы подобного строения отсутствовали, и на сегодняшний день наличие спиральных мышц в стенке подтверждено только у одного вида букцинид: *Pisania tincta* (Harasewych, Kantor, 1994). Тем не менее, у других представителей Vuccinoidea из семейств Nassariidae (Medinskaya, 1992), Melongenidae (Kosyan, Kantor,

два тонких слоя спиральных и продольных мышечных волокон, может быть характерен для моллюсков, у которых хобот играет второстепенную роль в питании. При увеличении механических нагрузок на хобот происходит утолщение его стенки за счет утолщения внутреннего слоя продольных мышц или появления дополнительных слоев продольных и кольцевых мышц, а также соединительной ткани. Благодаря экологической обусловленности строения, представители неродственных семейств, таких как букциниды и мурициды, могут иметь одинаковую структуру хобота. В то же время в силу тех же причин на видовом уровне структура стенки сильно различается и может иметь систематическое значение. Строение стенки хобота наряду с анатомией пищеварительной системы позволяет до некоторой степени предсказывать особенности пищевого поведения.

Автор выражает признательность Б. И. Сиренко (Зоологический институт РАН) и В. В. Гульбину (Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН) за доступ к коллекциям, Ефиму Павлову, Полине Дгебуадзе и Светлане Павловой (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН) за помощь в изготовлении препаратов, анонимному рецензенту за ценные замечания к рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-05-00082а) и Российского научного фонда (проект № 14-17-00547).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Medinskaya A. I.* Anatomy of the proboscis walls in Neogastropoda (Gastropoda) and its connection with diet and feeding mechanism // *Ruthenica*. 1992. Vol. 2, № 1. P. 27 – 35.
- Greene J. L., Kohn A. J.* Functional morphology of the *Conus* proboscis (Mollusca : Gastropoda) // *J. Zoology*. 1989. № 219. P. 487 – 493.
- Harasewych M. G., Kantor Yu. I.* The Diet of *Pisania tinctoria* in Eastern Florida // *The Veliger*. 1994. Vol. 37, № 1. P. 119 – 120.
- Kantor Yu. I.* Morphological prerequisites for understanding neogastropod phylogeny // *Bollettino Malacologico*. 2002. Suppl. 4. P. 161 – 174.
- Kosyan A. R.* Anatomy and taxonomic composition of the genus *Latisipho* Dall (Gastropoda: Buccinidae) from the Russian waters // *Ruthenica* 2006. Vol. 16, № 1 – 2. P. 17 – 42.
- Kosyan A. R.* Histological structure of the proboscis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca : Gastropoda) // *Challenge for Good Environmental Status in Coastal Waters* / eds. B. Divinsky, R. Kosyan, K. Silverstova, A. Zatsepin / Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences. Krasnodar, 2014. P. 142 – 145.
- Kosyan A. R., Kantor Yu. I.* Morphology, taxonomic status and relationships of Melongeniidae (Gastropoda : Neogastropoda) // *Ruthenica*. 2004. Vol. 14, № 1. P. 9 – 36.
- Kosyan A. R., Kantor Yu. I.* Phylogenetic analysis of the subfamily Colinae (Neogastropoda : Buccinidae) based on morphological characters // *The Nautilus*. 2009. Vol. 123, № 3. P. 83 – 94.
- Kosyan A. R., Kantor Yu. I.* Revision of the genus *Plicifusus* Dall, 1902 (Gastropoda : Buccinidae) // *Ruthenica*. 2012. Vol. 22, № 1. P. 55 – 92.
- Ponder W. F.* The origin and evolution of the Neogastropoda // *Malacologia*. 1973. Vol. 12, № 2. P. 295 – 338.
- Wilsmann T.* Der Pharynx von *Buccinum undatum*. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Prosobranchier // *Zoologische Jahrbucher, Abteilung fuer Anatomie und Ontogenie der Tiere*. 1942. Bd. 68, № 1. S. 1 – 48.

УДК [599.742.712:591.526](571.61/64)

**НЕИНВАЗИВНАЯ ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ
И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ АМУРСКОГО ТИГРА
(*PANTHERA TIGRIS ALTAICA* TEMMINCK, 1844; FELIDAE, MAMMALIA)
В ЮГО-ЗАПАДНОМ ПРИМОРЬЕ**

А. Ю. Красненко, П. А. Сорокин

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: annakrasnenko@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Неинвазивная оценка численности и индивидуальных участков амурского тигра (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1844; Felidae, Mammalia) в Юго-Западном Приморье. – Красненко А. Ю., Сорокин П. А. – С использованием неинвазивных молекулярно-генетических методов проведена оценка численности изолированной группировки амурского тигра Юго-Западного Приморья с декабря 2011 по март 2012 г. Показана возможность применения ДНК, выделенной из экскрементов, крови и шерсти для оценки размеров и взаиморасположения индивидуальных участков амурского тигра.

Ключевые слова: амурский тигр, *Panthera tigris altaica*, неинвазивные генетические методы, оценка численности, микросателлиты.

Noninvasive population size estimation and a study of the home range of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1844; Felidae, Mammalia) in the southwest Primorye. – Krasnenko A. Ju. and Sorokin P. A. – The population size of an isolated Amur tiger group in the southwest Primorye was estimated by applying noninvasive genetic methods from December, 2011 till March, 2012. The possibility of application of the DNA extracted from the faecal, blood and hair for individual identification and assessment of the size and overlap of home ranges is shown.

Key words: Amur tiger, noninvasive genetic methods, population size estimation, microsatellites.

ВВЕДЕНИЕ

Группировка амурского тигра Юго-Западного Приморья изолирована от группировок из Северного и Южного Сихотэ-Алиня антропогенным барьером между Владивостоком и Уссурийском (Микелл и др., 2014). Изучаемая территория ограничена на востоке и северо-востоке р. Раздольной, на западе – границей с КНР. Численность группировки составляет около 20 особей (Sugimoto et al., 2012), и непредсказуемые изменения окружающей среды или демографические изменения могут привести к ее вымиранию. Подсчитано, что риск вымирания небольшой изолированной группировки может возрасти от 5 до 95% при увеличении смертности в результате браконьерской деятельности от 4 до 8% (Kenney et al., 1995). В данной популяции неизбежны близкородственные скрещивания, повышающие риск возникновения инбридинговой депрессии (Sugimoto et al., 2012). Если говорить об особенностях структуры популяции, то стоит упомянуть, что тиграм свойственна полигамия и семейная территориальность. *Panthera tigris altaica* живет на индивидуальном участке, ведет одиночный образ жизни, но на участке самца могут обитать одна и более самок, т.е. образуется семейный участок контактирующих

НЕИНВАЗИВНАЯ ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ

и территориально объединенных особей (Юдин, Юдина, 2009). В пределах участка обитания выделяются «ядра», где тигры находятся продолжительное время и где сосредоточены их постоянные маршруты (Юдаков, Николаев, 1987). Многие особенности использования амурскими тиграми пространства оставались неизвестными до появления новых методов исследования. Например, было показано, что особи могут совершать дальние (до 20 км) переходы за относительно короткий промежуток времени (около 8 ч) (Рожнов и др., 2010). Изучение биологии амурского тигра затруднено из-за невысокой плотности хищника и его скрытного образа жизни. Состояние данной популяции отслеживается с помощью ряда методов – тропления, спутниковой телеметрии с использованием GPS-ошейников и фотоловушек. В дополнении к этому мы применили неинвазивные генетические методы, основанные на анализе ДНК, выделенной преимущественно из экскрементов. Однако ДНК, выделенная из экскрементов, имеет недостатки, связанные с ее качеством и количеством. На качество ДНК влияет также время года сбора и возраст образцов (Рожнов и др., 2009). В исследовании на медведях (*Ursus arctos*) было показано, что ДНК, выделенная из образцов трехдневной давности, помещенных в сухие условия, обладает наилучшим качеством (Murphy et al., 2007). Таким образом, наиболее пригодными для выделения ДНК являются свежие образцы, собранные в сухое время года либо в зимний период при отрицательной температуре. Пилотное исследование, выполненное на бенгальских тиграх (*Panthera tigris tigris*) из различных зоопарков, показало принципиальную возможность идентифицировать животных по 10 микросателлитным локусам (Bhagavatula, Singh, 2006). С помощью микросателлитных маркеров были успешно проанализированы образцы экскрементов и составлены индивидуальные генетические профили 45 особей южноаравийского леопарда (*Panthera pardus nimr*) (Perez et al., 2006). Генетический мониторинг природных популяций с использованием образцов экскрементов проводился для медведей гризли (Mowat, Strobeck, 2000), барсуков (Wilson et al., 2003), волков (Creel et al., 2003), ирбисов (Janecka et al., 2008). Положительные стороны такого подхода заключаются в том, что он не требует поимки животного и что результаты генотипирования образцов с использованием микросателлитных локусов объективно отражают численность популяции. С помощью индивидуальной идентификации по ДНК, выделенной из экскрементов, возможна также оценка размеров и взаиморасположения индивидуальных участков животных. Исследование, проведенное на гориллах Габона, показало присутствие 8 семейных групп на изучаемой территории (Arandjelovic et al., 2010).

Целью данной работы являлось определение численности группировки Юго-Западного Приморья и оценка взаиморасположения и размеров индивидуальных участков амурского тигра на изучаемой территории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования использовались 128 образцов экскрементов, 5 волос и 2 пробы крови со следов, собранных на территории Юго-Западного Приморья с декабря 2011 по март 2012 г. вдоль маршрутов передвижения животных. ДНК из экскрементов выделялась с помощью набора реактивов Qiagen stool kit (Qiagen,

США), ДНК из крови и шерсти – QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen, США). Для анализа ядерной ДНК использовали 9 микросателлитных локусов с праймерами: e7, fca304, fca43, e21b, pun935, fca5, fca161, fca91, fca441 (Menotti-Raymond et al., 1999; Karmacharya et al., 2011) и маркер пола на ген цинковых пальцев, помеченные флуоресцентными красками (Pilgrim et al., 2005). ПЦР проводили с помощью амплификаторов Bio-Rad Tetrad (Bio-Rad, США) в объеме 10 мкл, содержащем 20 – 50 нг ДНК, 1x SE-буфер для Hot Start Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим, Россия), 2.5 ммоль $MgCl_2$, 200 мкмоль dNTPs, 0.5 ммоль каждого праймера и 1 единицу Hot Start Taq ДНК полимеразы (СибЭнзим, Россия). Параметры ПЦР реакции были следующими: 1 цикл при 93°C – 3 мин, 10 циклов при 94°C – 15 с, 55°C – 15 с, 72°C – 30 с, 20 циклов при 89°C – 15 с, 55°C – 61°C – 15 с, 72°C – 30 с, 1 цикл при 72°C – 30 мин. Длины микросателлитных фрагментов определяли на автоматическом генетическом анализаторе ABI 3130 и ABI 3500 с добавлением стандарта длины Liz 500 и программы GeneMapper v 4.0 (Applied Biosystems, США). ПЦР со всеми праймерами повторяли 4 раза. Обобщенный генотип животных принимался, если гетерозиготные аллели повторялись дважды, а гомозиготные трижды. Индивидуальное распознавание и вычисление вероятности идентичности для неродственных животных P_{HW} и для сибсов P_{SIB} (Waits et al., 2001) проводили в программе Genesap (Wilberg, Dreher, 2004). Для тигров, идентифицированных более 3 раз, индивидуальные участки строили методом оценки по внешним точкам (Minimal Convex Polygon).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

ДНК, пригодная для дальнейшего анализа, была успешно выделена из 80 образцов, что составило 60% от собранного материала. Значение индекса информативности полиморфизма микросателлитных локусов (PIC) варьировало от 0.360 до 0.655. Вероятность идентичности близкородственных особей $P_{SIB}(ID)$ и случайно выбранных из популяции животных $P_{HW}(ID)$ для всего набора локусов составила 0.0014 и 0.000001 соответственно. Таким образом, по данному набору локусов можно отличить особей, даже находящихся в прямом родстве, с вероятностью около 99%. В зимне-весенний период 2011 – 2012 гг. численность группировки амурского тигра составляла 16 особей, из них 9 самок и 7 самцов. В 2010 – 2011 гг. на значительно меньшей выборке образцов было идентифицировано 7 животных (4 самки и 3 самца) (Sorokin et al., 2011). Из 7 тигров, идентифицированных с февраля 2010 г. по февраль 2011 г., 5 были повторно обнаружены в 2011 – 2012 гг. Одно животное из этих двух выборок было отловлено и помечено ошейником с GPS-передатчиком. К сожалению, провести сравнение двух методов не удалось, так как ему принадлежали образцы, идентифицированные однократно. Согласно данным более раннего исследования (Sugimoto et al., 2012), численность данной группировки с 2000 по 2005 г. составляла 12 особей (7 самок, 5 самцов).

В нашей работе число генотипированных образцов для каждой особи варьировало от 1 до 16. По координатам точек сбора и их индивидуальной принадлежности мы установили пространственное распределение индивидуальных участков тех тигров, которым принадлежат эти образцы (рис. 1, 2). Показано совместное

НЕИНВАЗИВНАЯ ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ

использование территории особями обоих полов. Высока степень перекрытия участков самцов и самок. Для самцов выявлено совместное использование территорий. Согласно нашим данным, участки обитания самцов (МСП) занимают площадь от 54.6 до 287.2 км² (см. рис. 1). Для одного из тигров площадь составила 419.8 км², наиболее вероятно, что это расселяющийся зверь. Участки обитания самок (МСП) занимают площадь от 4 до 17.3 км² (см. рис. 2). Среднее число образцов на особь было выше для самцов, чем для самок, что может объясняться более высокой территориальной активностью самцов по сравнению с самками. Для двух самок удалось построить участки обитания по координатам точек сбора образцов зимы 2010 – весны 2011 г. и зимы 2011 – 2012 гг. Размеры участков их обитания несколько отличаются в разные сезоны (например, для одной из самок – 31.7 км² и 9.9 км²), что говорит о возможности изменения границ участков обитания с течением времени. При сравнении расположения участков обитания тигрицы за 2 сезона обнаруживается их незначительное перекрытие.

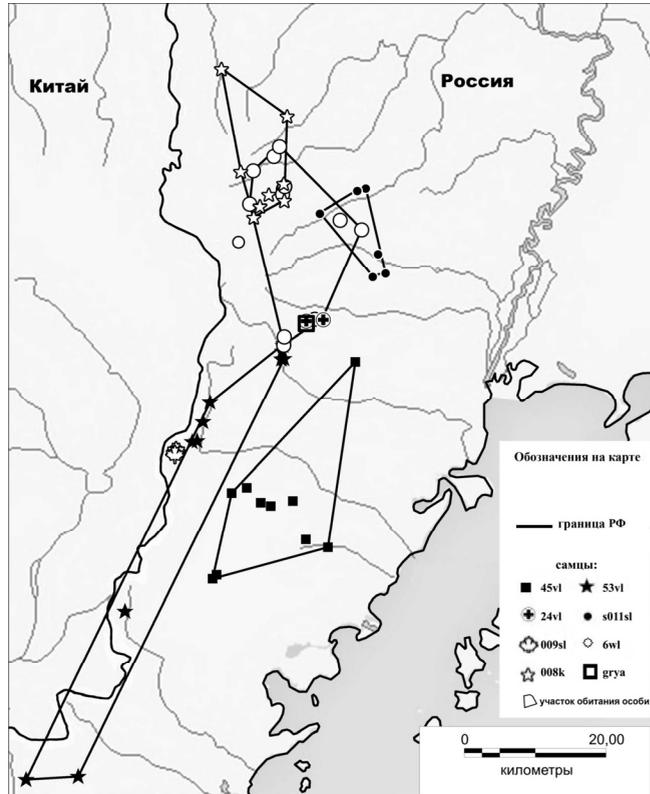


Рис. 1. Участки самцов, построенные с помощью метода оценки участка по внешним точкам (minimum convex polygon), по индивидуально определенным животным с февраля по май 2011 и с декабря 2011 по март 2012 г. Во врезке представлены номера проб, которыми обозначены индивидуальные животные

Эти данные подтверждаются исследованиями, проведенными в Уссурийском заповеднике, где было замечено, что расположение индивидуального участка обитания меняется в течение сезонов (Рожнов и др., 2011). В исследовании с использованием ошейников, снабженных GPS-передатчиками, размер участка обитания (МСП) тигров-самцов (от 197 до 817 км²) на территории Юго-Западного Приморья превышает размер участков самок (от 148 до 336 км²) (Эрнандес-Бланко, персо-

нальное сообщение). В нашей работе заниженные значения площадей по сравнению с данными по GPS-шейникам, вероятно, появляются из-за малого числа точек индивидуально определенных образцов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование показало принципиальную возможность использования неинвазивных молекулярно-генетических методов для оценки

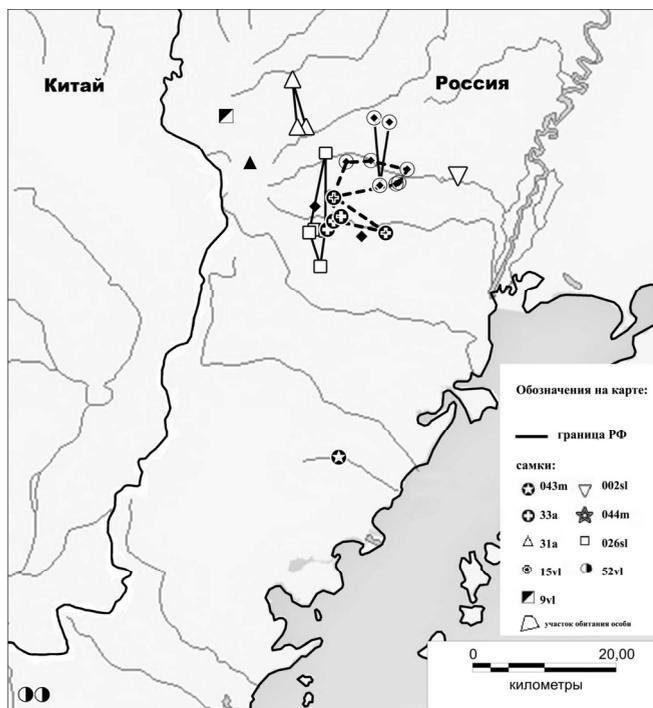


Рис. 2. Участки самок, построенные с помощью метода оценки участка по внешним точкам (minimum convex polygon), по индивидуально определенным животным с февраля 2010 г. по май 2011 г. и с декабря 2011 г. по март 2012 г. Во врезке представлены номера проб, которыми обозначены индивидуальные животные. Пунктиром обозначены участки обитания двух самок в 2010 – 2011 гг.

графического общества и гранта Президента Российской Федерации (проект № МК-4313.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Микелл Д. Г., Рожнов В. В., Ермошин В. В., Мурзин А. А., Николаев И. Г., Эрнандес-Бланко Х. А., Найдено С. В. О возможном экологическом коридоре для крупных хищников

численности амурских тигров. Это позволит вносить коррективы при проведении учетов с использованием традиционных методов, таких как тропление по снегу. Помимо этого применение данной техники может помочь в выяснении размеров и взаиморасположения индивидуальных участков одновременно для всех животных, обитающих на определенной территории, что значительно сложнее выполнить с помощью других методов.

Авторы признательны В. В. Рожнову, К. К. Тарасян, В. С. Лукаревскому, С. В. Найдено, Х. А. Эрнандес-Бланко, С. В. Лукаревскому за всестороннюю помощь в работе

Работа выполнена при финансовой поддержке Русского Гео-

НЕИНВАЗИВНАЯ ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ И ИНДИВИДУАЛЬНЫХ

между Юго-Западным Приморьем и Сихотэ-Алинем // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных : материалы Междунар. науч.-практ. конф. / Тихоокеанский ин-т географии ДВО РАН. Владивосток, 2014. С. 199 – 210.

Рожнов В. В., Сорокин П. А., Найдено С. В., Лукаревский В. С., Эрнандес-Бланко Х. А., Литвинов М. Н., Котляр А. К., Юдин В. Г. Неинвазивная индивидуальная идентификация амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) молекулярно-генетическими методами // Докл. РАН. 2009. Т. 429, № 2. С. 278 – 282.

Рожнов В. В., Эрнандес-Бланко Х. А., Лукаревский В. С., Найдено С. В., Сорокин П. А., Литвинов М. Н., Котляр А. К., Павлов Д. С. Применение спутниковых ошейников GPS-Argos для изучения пространства, используемого амурскими тиграми // Амурский тигр в Северо-Восточной Азии : проблемы сохранения в XXI веке : материалы Междунар. науч.-практ. конф. Владивосток : Дальнаука, 2010. С. 61 – 64.

Рожнов В. В., Эрнандес-Бланко Х. А., Лукаревский В. С., Найдено С. В., Сорокин П. А., Литвинов М. Н., Котляр А. К., Павлов Д. С. Использование спутниковых радиомаяков для изучения участка обитания и активности амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 5. С. 580 – 594.

Юдаков А. Г., Николаев И. Г. Экология амурского тигра. По зимним стационарным наблюдениям 1970 – 1973 гг. в западной части Среднего Сихотэ-Алиня. М. : Наука, 1987. 152 с.

Юдин В. Г., Юдина Е. В. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 2009. 485 с.

Arandjelovic M., Head J., Kuhl H., Boesch C., Robbins M. M., Maisels F., Vigilant L. Effective non-invasive genetic monitoring of multiple wild western gorilla groups // Biological Conservation. 2010. Vol. 143, № 7. P. 1 – 15.

Bhagavatula J., Singh J. Genotyping faecal samples of Bengal tiger *Panthera tigris tigris* for population estimation : A pilot study // BMC Genetics. 2006. Vol. 7, № 48. P. 1 – 12.

Creel S., Spong G., Sands J. L., Rotella J., Zeigle J., Joe L., Murphy K. M., Smith D. Population size estimation in Yellowstone wolves with error-prone noninvasive microsatellite genotypes // Molecular Ecology. 2003. Vol. 12, № 7. P. 2003 – 2009.

Janecka J. E., Jackson R., Yuquang Z., Diqiang L., Munkhtsog B., Buckley-Beason V., Murphy W. J. Population monitoring of snow leopards using noninvasive collection of scat samples : a pilot study // Animal Conservation. 2008. Vol. 11. P. 401 – 411.

Karmacharya D. B., Thapa K., Shrestha R., Dhakal M., Janecka J. E. Noninvasive genetic population survey of snow leopards (*Panthera uncia*) in Kangchenjunga conservation area. Shey Phoksundo National Park and surrounding buffer zones of Nepal // BMC Research Notes. 2011. Vol. 4, № 516. P. 1 – 8.

Kenney J. S., Smith J. L. D., Starfield A. M., McDougal C. W. The long-term effects of tiger poaching on population viability // Conserv. Biol. 1995. Vol. 9. P. 1127 – 1133.

Menotti-Raymond M., David V., Lyons L. A., Schäffer A. A., Tomlin J. F., Hutton M. K., O'Brien S. J. A genetic linkage map of microsatellites in the domestic cat (*Felis catus*) // Genomics. 1999. Vol. 57. P. 9 – 23.

Mowat G., Strobeck C. Estimating population size of grizzly bears using hair capture, DNA profiling, and mark-recapture analysis // J. of Wildlife Management. 2000. Vol. 64, № 1. P. 183 – 193.

Murphy A., Kendall K., Robinson A., Waits P. The impact of time and field conditions on brown bear (*Ursus arctos*) faecal DNA amplification // Conservation Genetics. 2007. Vol. 8. P. 1219 – 1224.

Perez I., Geffen E., Mokady O. Critically endangered Arabian leopards *Panthera pardus nimr* in Israel : estimating population parameters using molecular scatology // Oryx. 2006. Vol. 40, № 3. P. 295 – 301.

Pilgrim K. L., Mckelvey K. S., Riddle A. E., Schwartz M. K. Felid sex-identification based on noninvasive genetic samples // *Molecular Ecology Notes*. 2005. Vol. 5. P. 60 – 61.

Sorokin P. A., Rozhnov V. V., Naidenko S. V., Lukarevskiy V. S., Hernandez Blanco J. A. Use of non-invasive genetic methods for the assessment of kinship and level of genetic diversity in Amur tiger's groupings // *Sino-Russian symposium on Amur tiger. Conservation presentation abstract*. Hunchun, 2011. P. 2 – 3.

Sugimoto T., Nagata J., Aramilev V. V., McCullough D. R. Population size estimation of Amur tigers in Russian Far East using noninvasive genetic samples // *J. of Mammology*. 2012. Vol. 93, № 1. P. 93 – 101.

Waits L., Luikart G., Taberlet P. Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: cautions and guidelines // *Molecular Ecology*. 2001. Vol. 10. P. 249 – 256.

Wilberg M. J., Dreher B. P. GENECAP a program for analysis of multilocus genotype data for non-invasive sampling and capture-recapture population estimation // *Molecular Ecology Notes*. 2004. Vol. 4. P. 783 – 785.

Wilson G. J., Frantz A. C., Pope L. C., Roper T. J., Burke T. A., Cheeseman C. L., Delahay R. J. Estimation of badger abundance using fecal DNA typing // *J. of Applied Ecology*. 2003. Vol. 40. P. 658 – 666.

УДК 599.323.42:591.134

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА,
УРОВНЯ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ И КОРТИЗОЛА
У САМЦОВ ХОМЯЧКОВ РОДА *ALLOCRICETULUS*
(CRICETIDAE, MAMMALIA)**

Е. В. Кузнецова, М. В. Кропоткина, Н. Ю. Феоктистова, А. В. Суров

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: grandusweet@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* (Cricetidae, Mammalia). – Кузнецова Е. В., Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. – Проведено сравнение сезонной динамики массы тела, уровня половых стероидов (тестостерона, прогестерона) и глюкокортикоида (кортизола) в сыворотке крови у самцов двух видов рода *Allocricetulus*. Животных содержали в условиях естественного светового и температурного режимов в защищенном от дождя и снега помещении. Показано, что достоверные сезонные изменения характерны для всех исследуемых показателей. При этом динамика массы тела у обоих видов сходна – вес повышается в весенне-летний период и снижается осенью. Рост концентрации тестостерона у самцов приурочен к сезону размножения. Однако уровень и динамика прогестерона и кортизола различаются. У монгольского хомячка концентрация кортизола достоверно ниже во все сезоны годы и повышается в зимние месяцы. У хомячка Эверсмана он сохраняется на высоком уровне в течение всего года, кроме июля. Уровень прогестерона у хомячка Эверсмана мало меняется по сезонам, а у монгольского хомячка имеет ярко выраженный подъем в весенне-летний период. Предполагается, что выявленные различия в большей степени связаны с особенностями социального поведения, в том числе с отцовской заботой, которую проявляют самцы монгольского хомячка и не демонстрируют хомячки Эверсмана, чем с климатическими факторами.

Ключевые слова: *Allocricetulus curtatus*, *A. evermanni*, сезонная биология, тестостерон, прогестерон, кортизол, социальное поведение.

Seasonal changes in body weight, hormones and behavior in hamster males (*Allocricetulus*; Cricetidae, Mammalia) – Kuznetzova E. V., Kropotkina M. V., Feoktistova N. Yu., and Surov A. V. – Comparison of seasonal dynamics of body weight, sexual steroids (testosterone, progesterone) and glucocorticoid (cortisol) in males of two close related species *Allocricetulus* was carried out. Animals were maintained under natural light and temperature regime in cages protected from rain and snow. It is shown that seasonal changes are characteristic for all studied parameters. Thus dynamics of body weight in both species is similar – the weight raises during the spring-summer period and goes down by the fall. Increase of testosterone concentration is dated for a reproduction season. However level and dynamics of a progesterone and cortisol are differed: cortisol concentration of Mongolian hamster is significantly lower during all seasons and rises in winter. While Eversman hamster preserves high level of it within the year, except of July. Progesterone level at Eversman hamster is changed by seasons a little, but the Mongolian hamster has strongly pronounced lifting during the spring-and-summer period. We suppose that the revealed distinctions in a greater degree are connected with social behavior, including paternal care which is shown by males of the Mongolian and absent in Eversman hamster, than with climatic factors.

Key words: *Allocricetulus curtatus*, *A. evermanni*, seasonal biology, testosterone, progesterone, cortisol, social behavior.

ВВЕДЕНИЕ

Монгольский хомячок (*Allocricetulus curtatus* Allen, 1925) и хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) – мелкие грызуны с массой тела 50 – 85 г, систематически близки и принадлежат к роду эверсмановых хомячков (*Allocricetulus* Argyropulo, 1932) (Mammal Species of the World, 2005; Павлинов, 2006). Эти виды различаются числом хромосом (у монгольского хомячка $2n = 20$, а у хомячка Эверсмана $2n = 26$), их ареалы аллопатричны. Монгольский хомячок обитает на востоке и северо-востоке Китая, в Монголии и России (на юге Тувы). Хомячок Эверсмана распространен от Нижнего Поволжья до Северного Сибиря. Несколько различается их биотопическая приуроченность: монгольский хомячок обитает в закрепленных песках, солянковых и солянко-злаковых полупустынях, реже в щебнистой полупустыне, на останцах и в карагановой степи. Хомячок Эверсмана – в равнинных степях, полупустынях. На севере ареала проникает в лесостепь (Павлинов, 2006), часто селится в агроландшафтах (Слудский и др., 1977; Nechay, 2000). Тем не менее, с учетом того, что их ареалы близко подходят друг к другу, климатические условия можно считать сходными.

Принципиальные же отличия касаются социального поведения. Самцы и самки хомячка Эверсмана крайне агрессивны, как при внутри-, так и межполовых контактах, что исключает возможность их содержания парами и какую-либо заботу самцов о детенышах (Рюриков и др., 2003; Суоров, 2006). В отличие от хомячка Эверсмана монгольские хомячки при парном содержании ведут себя миролюбиво, регулярно проявляют аллогруминг. После появления на свет выводка самцы активно заботятся о детенышах: греют и вылизывают их (Феоктистова и др., 2013). Подобное поведение редко отмечается у грызунов, в том числе у представителей подсемейства хомяковых (*Cricetinae*) (Громов, 2013). Ранее проявление активной заботы о детенышах у самцов было отмечено у хомячка Кэмпбелла «западной» филогруппы (Феоктистова, 2008; Wynne-Edwards, 2003).

Забота о детенышах связана с рядом гормональных изменений. Было показано, что у «заботливых» самцов грызунов после появления в семье детенышей происходит падение в плазме крови уровня тестостерона и кортизола (Brown et al., 1995; Wynne-Edwards, Reburn, 2000). При этом уровень прогестерона у самцов-отцов одних видов может понижаться (Trainor et al., 2003; Scheneider et al., 2003, 2009), а у других, напротив, повышаться (Schum, Wynne-Edwards, 2005).

Таким образом, при значительном внешнем сходстве и потенциально сходных адаптациях к переживанию неблагоприятных условий у исследуемых видов имеются значительные различия в социальном поведении, включая родительскую заботу. Это может влиять на сезонную динамику половых стероидов и кортизола, выявление которой и явилось целью настоящего исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения проводили с сентября 2012 по сентябрь 2014 г. В эксперименте использовали 8 половозрелых самцов от первого поколения хомячков Эверсмана, пойманных в Саратовском Заволжье, и 10 половозрелых самцов F1 и F2 монгольских хомячков, пойманных в Туве и Монголии в августе 2010 г. Животных содер-

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА, УРОВНЯ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ

жали поодиночке, в необогреваемом помещении, в клетках размером $21 \times 16 \times 14$ см, при естественном световом режиме и внешней температуре (г. Москва). В качестве гнездового материала использовали мох – сфагнум и хлопковую вату, в качестве подстилки – древесную стружку. Так как оба вида эверсмановых хомячков в природе потребляют в значительной степени высококалорийные животные корма (Флинт, Головкин, 1961; Flint, 1966), то помимо зернофуража и свежих овощей зверьки получали мясо (сырое или вареное), творог, яйца.

Взвешивание животных проводили ежемесячно. Во избежание влияния суточных ритмов секреции гормонов взятие крови производили один раз в месяц, в одно и то же время суток (с 10 до 11 ч утра) в количестве 0.4 – 0.5 мл. Кровь получали из подъязычной вены путем прокалывания иглой от шприца. Данная процедура занимала не более 30 с, поэтому уровень кортизола в сыворотке крови мог рассматриваться как базальный (Graevskaya et al., 1986). Сыворотку крови отделяли центрифугированием при 6000 об./мин и хранили при температуре -18°C до проведения измерений. Для определения концентрации гормонов (тестостерона, прогестерона и кортизола) применяли метод гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью планшетного спектрофотометра iMark (Bio-rad) с коммерческими наборами реактивов компании «Иммунотех» (Москва, Россия).

Для оценки сезонных различий в уровне гормонов и массы тела применяли непараметрический критерий Фридмана (Friedman ANOVA (T)). На первом этапе оценивали проявление сезонности в целом по 12 месяцам, затем разбивали год по 3 месяца (январь – февраль – март, февраль – март – апрель, март – апрель – май и т.д.), выделяя временные интервалы, когда наблюдались достоверные изменения в большую или меньшую сторону. Корреляцию динамики концентрации гормонов и массы тела животных определяли по ранговому критерию Спирмана, используя средние значения. Данные на диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($M \pm SE$). Анализ проводили с использованием программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В целом характер сезонных изменений массы тела обоих видов сходен – с наступлением холодного времени года масса тела снижается, достигая минимальных значений в октябре у хомячка Эверсмана ($T = 14.25$, $N = 8$, $df = 2$, $P < 0.001$) и в декабре – у монгольского хомячка ($T = 15.8$, $N = 10$, $df = 2$, $P < 0.001$) (рис. 1). В зимние месяцы масса тела достоверно не изменяется, а с весны начинается ее плавное увеличение. При этом у монгольского хомячка увеличение массы тела происходит более интенсивно, достигая предельных значений к июню, а у хомячка Эверсмана – в период с мая по июль ($T = 9.75$, $N = 8$, $df = 2$, $P < 0.01$).

Динамика базового уровня тестостерона у самцов обоих видов также сходна и до марта изменяется довольно синхронно (рис. 2). Однако у монгольского хомячка достоверное увеличение концентрации тестостерона происходит дважды: с февраля по апрель ($T = 12.67$, $N = 10$, $df = 2$, $P < 0.01$) и с июня по август ($T = 6.2$, $N = 10$, $df = 2$, $P < 0.05$), а у хомячка Эверсмана содержание тестостерона достигает максимума в марте, а затем снижается к сентябрю. В целом у монгольского хомячка

уровень тестостерона был ниже, чем у хомячка Эверсмана, в течение всего года, кроме летних месяцев (см. рис. 2).

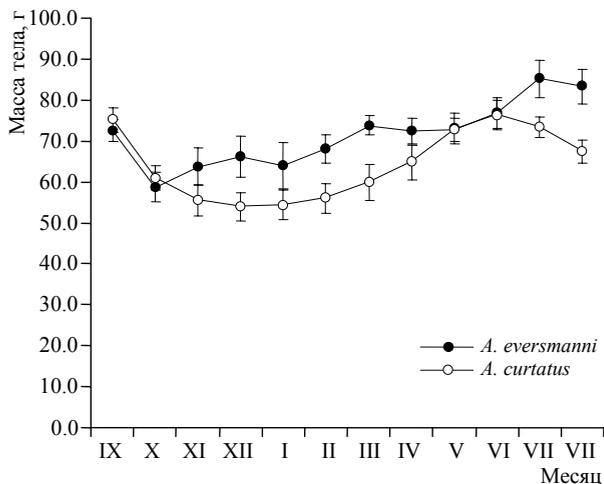


Рис. 1. Сезонная динамика массы тела у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения \pm стандартная ошибка средней)

монгольского хомячка уровень кортизола возрастает с ноября по март ($T = 18.8$, $N = 10$, $df = 4$, $P < 0.001$), т.е. в период наиболее низких внешних температур, а затем плавно снижается и остается практически неизменным до следующей зимы (рис. 4).

У самцов хомячка Эверсмана в осенне-зимний период уровень кортизола был постоянно высоким. Однако на этом фоне в феврале 2014 г. наблюдался еще больший его подъем ($T = 12.25$, $N = 8$, $df = 2$, $P < 0.05$). В марте уровень гормона начинает снижаться ($T = 9.75$, $N = 8$, $df = 2$, $P < 0.05$), достигая минимума в июле (см. рис. 4).

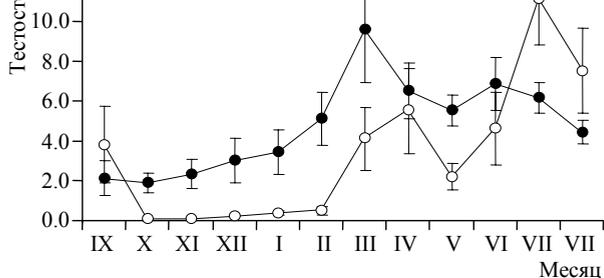


Рис. 2. Сезонная динамика уровня тестостерона у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения \pm стандартная ошибка средней)

Динамика уровня прогестерона у самцов эверсмановых хомячков существенно различается. В то время как у хомячка Эверсмана уровень этого гормона остается низким на протяжении всего года, у самцов монгольского хомячка он достоверно повышается в апреле – июне ($T = 9.8$, $N = 107$, $df = 2$, $P < 0.05$), а затем в сентябре (рис. 3).

Уровень кортизола у монгольского хомячка был ниже по сравнению с хомячком Эверсмана во все сезоны года. Сезонная динамика кортизола у этих видов также различается. У монгольского хомячка уровень кортизола возрастает с ноября по март ($T = 18.8$, $N = 10$, $df = 4$, $P < 0.001$), т.е. в период наиболее низких внешних температур, а затем плавно снижается и остается практически неизменным до следующей зимы (рис. 4).

Корреляция массы тела с уровнем кортизола в сыворотке крови обоих видов отрицательна и достоверна ($R = -0.67$ для монгольского хомячка, $P < 0.05$ и $R = -0.66$ – для хомячка Эверсмана, $P < 0.05$). Тестостерон, напротив, положительно коррелирует с массой тела ($R = 0.8$ и $R = 0.67$ соответственно, $P < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Характер изменения массы тела в течение года у эверсмановых хомячков сходен с таковым у незимоспящих видов или видов, демонстрирующих торпор. Снижение массы тела в зимний период показано у целого ряда грызунов, как из лабораторных, так и из природных популяций: *Arvicola terrestris*, *Meriones meridianus*, *Chionomys gud*, *Apodemus agrarius*, *Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis gregalis*, *M. g. major*, *M. middendorfi* и др. (Пантелеев, 1983), в том числе, у хомячков рода *Phodopus* (Феоктистова, Найденко, 2007; Феоктистова, 2008). Эверсмановы хомячки в осенне-зимний период также могут демонстрировать нерегулярные периоды гипотермии (продолжительностью до двух суток), но не впадают в продолжительную спячку (Ушакова и др., 2010; Феоктистова и др., 2013; Клевезаль и др., 2015).

Уровень половых гормонов у млекопитающих коррелирует не только с репродуктивным успехом, энергетическими затратами особи (Новиков, 2007), но и с силой иммунного ответа (Мак и др., 2002; Folstad, Karter, 1992). Известно, что у сезонно размножающихся видов (в частности, грызунов) уровень половых стероидов обычно выше в сезон размножения, что, как правило, контролируется длительностью фотопериода (Zucker et al., 1980; Leonard, Ferkin, 1999). Анализ полученных нами данных по содержанию тестостерона в плазме крови свидетельствует о сходном характере изменений этого гормона у эверсмановых хомячков, но если основной пик у хомячка Эверсмана приходится на весеннее время, то у монгольского хомячка он сдвинут на лето – период наиболее

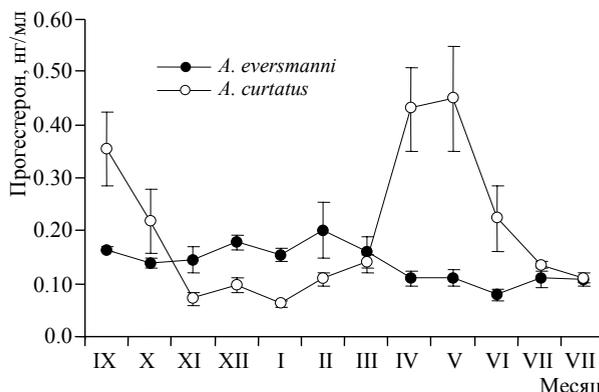


Рис. 3. Сезонная динамика уровня прогестерона у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения ± стандартная ошибка средней)

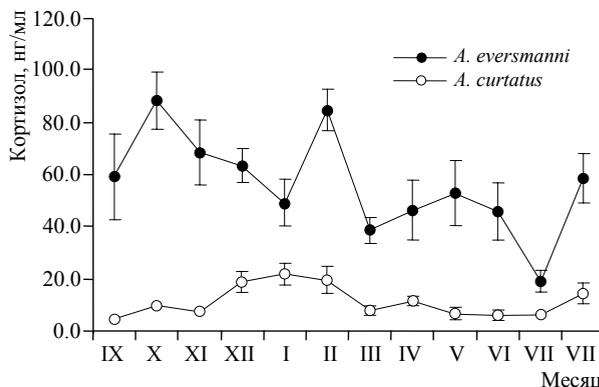


Рис. 4. Сезонная динамика уровня кортизола у двух видов эверсмановых хомячков (средние значения ± стандартная ошибка средней)

лее интенсивного размножения. Сходная с монгольским хомячком картина сезонной динамики тестостерона наблюдается у хомячка Роборовского (*P. roborovskii*), у которого второй более высокий пик тестостерона наблюдается именно летом (Feoktistova, Meschersky, 2005). Интересно, что среди самцов хомячка Эверсмана в осенне-зимние месяцы (когда уровень тестостерона в целом низкий), также как и у хомячков Роборовского, встречаются самцы с высоким содержанием этого гормона в крови, что подтверждает возможность зимнего размножения этих видов (Щепотьев, 1959; Феоктистова, 2008). У монгольского хомячка подобного не наблюдается, и уровень тестостерона у всех исследованных самцов был ниже, чем у хомячка Эверсмана во все сезоны, кроме двух летних месяцев. Как показали исследования В. С. Громова и В. В. Вознесенской, корреляции уровня тестостерона, агрессивности и проявления родительской заботы в значительной степени зависят от пространственно-этологической структуры конкретного вида. Если у одних видов повышенный уровень тестостерона усиливает агрессивные мотивации и ослабляет родительскую заботу, то у других он может даже стимулировать проявление заботы о детенышах со стороны отца (Громов, Вознесенская, 2013). Исходя из результатов нашего исследования, мы можем предполагать разную пространственно-этологическую структуру и систему спаривания у исследованных видов эверсмановых хомячков.

Отдельного обсуждения требует характер сезонных изменений базового уровня прогестерона в периферической крови. Как показано в ряде работ, прогестерон у самцов также может стимулировать родительскую заботу. У самцов хомячка Кэмпбелла «западной» филогруппы уровень прогестерона перед рождением выводка и сразу после появления на свет детенышей выше, чем в другое время (Schum, Wynne-Edwards, 2005). У монгольского хомячка повышенный уровень прогестерона наблюдается с апреля по июнь, т.е. в период рождения и выкармливания потомства, что может свидетельствовать о его важной роли в запуске механизма «самцово́й заботы».

Характер изменения базового уровня кортизола в плазме крови самцов монгольского хомячка сходен с джунгарским хомячком (*P. sungorus*) (Феоктистова, 2008). Достоверно более низкие значения уровня кортизола в период размножения у самцов этого вида свидетельствует об отрицательной связи аденокортикальной и репродуктивной активности, что дает возможность максимизировать репродуктивный успех, исключив отрицательное влияние глюкокортикоидов на репродуктивные функции (Роговин, Мошкин, 2007). Некоторый подъем уровня кортизола в зимние месяцы можно интерпретировать как реакцию на холодовой стресс (Moshkin et al., 2002; Ivanov et al., 2014). У самцов хомячка Эверсмана более высокий уровень кортизола в течение всего года, напротив, может свидетельствовать о высокой стресс-реактивности вида и более напряженных внутривидовых отношениях по сравнению с монгольским хомячком, а выраженный пик в феврале 2014 г. – об ответе на экстремально низкую температуру именно в этом месяце.

Таким образом, сезонные особенности динамики тестостерона, прогестерона и кортизола у самцов рода *Allocricetulus* свидетельствуют о разных социальных стратегиях этих видов. Для монгольского хомячка данные хорошо согласуются с

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАССЫ ТЕЛА, УРОВНЯ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ

толерантностью к особям противоположного пола и проявлением отцовской заботы у этого вида. Для хомячка Эверсмана – с высокой агрессивностью к конспецификам и, соответственно, полным отсутствием заботы о детенышах со стороны отца.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-31325 мол_а) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов В. С. Забота о потомстве у грызунов : физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. 338 с.

Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов грызунов: корреляционный анализ // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 5. С. 583 – 591.

Клевезаль Г. А., Феоктистова Н. Ю., Щепоткин Д. В., Суров А. В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 2. С. 259 – 272.

Мак В. В., Панов В. В., Добротворский А. К., Мошкин М. П. Сопряженная изменчивость иммунореактивности и агрессивности у самцов красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*) // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 10. С. 1260 – 1264.

Новиков Е. А. Экономия ресурсов как основа адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* : Rodentia) к подземному образу жизни // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 67, № 4. С. 268 – 277.

Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих. М. : Изд-во МГУ, 2006. 287 с.

Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М. : Наука, 1983. 265 с.

Роговин К. А., Мошкин М. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрих к давно написанной картине) // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244 – 267.

Рюриков Г. Б., Суров А. В., Тихонов И. А. Хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) в Саратовском Заволжье : экология и поведение в природе // Поволж. экол. журн. 2003. № 3. С. 251 – 258.

Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А., Грачев Ю. А., Исмагилов М. И., Капитонов В. И., Страутман Е. И., Федосенко А. К., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата : Наука КазССР, 1977. Т. 1, ч. 2. 536 с.

Суров А. В. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих : дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 238 с.

Ушакова М. В., Феоктистова Н. Ю., Петровский Д. В., Гуреева А. В., Найденко С. В., Суров А. В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 415 – 422.

Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 446 с.

Феоктистова Н. Ю., Найденко С. В. Гормональный ответ джунгарских хомячков (*Phodopus sungorus*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Сенсорные системы. 2007. Т. 21, № 3. С. 256 – 261.

Феоктистова Н. Ю., Найденко С. В., Суров А. В., Менчинский К. М. Эколого-физиологические особенности сезонной биологии монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*, Allan 1940, Cricetinae, Rodentia) // Экология. 2013. № 1. С. 60 – 64.

- Флинт В. Е., Головкин А. Н. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 57 – 75.
- Щепотьев Н. В. О зимней активности хомячка Эверсманна // Природа. 1959. № 7. С. 113.
- Brown R. E., Murdoch T., Murphy P. R., Moger W. H. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups // Hormones and Behavior. 1995. Vol. 29. P. 474 – 491.
- Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G. Seasonal changes in desert hamster *Phodopus roborovskii* breeding activity // Acta Zoologica Sinica, 2005. Vol. 51, № 1. P. 1 – 6.
- Flint W. E. Die Zwerghamster der Palaarctischen fauna. Wittenberg : A. Ziemgen Verl., 1966. 99 s.
- Folstad I., Karter A. J. Parasites, bright males and immunescompetence handicap // Amer. Naturalist. 1992. Vol. 139. P. 603 – 622.
- Graevskaya B. M., Surov A. V., Mesherski I. G. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster // Zeitschrift für Versuchstierkunde. 1986. Vol. 28, № 1 – 2. P. 41 – 43.
- Ivanov E. A., Sidorchuk N. V., Rozhnov V. V., Naidenko S. V. Noninvasive Estimation of the Hypothalamic – Pituitary – Adrenal System Activity in the Far East Leopard // Doklady Biological Sciences. 2014. Vol. 456. P. 165 – 168.
- Leonard S. T., Ferkin M. H. Prolactin and testosterone mediate seasonal differences in male preference for the odors of females and the attractiveness of male odors to females // Advances in chemical signals in vertebrates / eds. R. E. Johnston, D. Müller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer. Acad. Plenum Publ., 1999. P. 437 – 443.
- Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference / eds. D. E. Wilson, D. Reeder. Baltimore : The J. Hopkins University Press, 2005. Vol. 2. P. 1039 – 1046 p.
- Moshkin M. P., Novikov E. A., Kolosova I. E., Surov A. V., Telitsina A. Yu., Osipova O. A. Adrenocortical and bioenergetic responses to cold in five species of murine rodent // J. of Mammalogy. 2002. Vol. 83, № 2. P. 458 – 466.
- Nechay G. Status of hamster *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus Newtoni* and other hamster species in Europe // Nature and environment. Strasburg : Council of Europe Publ., 2000. № 106. 73 p.
- Schneider J. S., Burgess C., Horton T. H., Levin J. E. Effects of progesterone on male-mediated infant-directed aggression // Behavioural Brain Research. 2009. Vol. 199, № 2. P. 340 – 344.
- Schneider J. S., Stone M. K., Wynne-Edwards K. E., Horton T. H., Lydon J., O'Malley B., Levine J. E. Progesterone receptors mediate male aggression toward infants // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2003. Vol. 100. P. 2951 – 2956.
- Schum J. E., Wynne-Edwards K. E. Estradiol and progesterone in parental and non-parental hamsters (*Phodopus*) becoming father : conflict with hypothesized roles // Hormones and Behavior. 2005. № 47. P. 410 – 418.
- Trainor B. C., Bird I. M., Alday N. A., Schneider J. S., Marler C. A. Variation in aromatase activity in the medial preoptic area and plasma progesterone is associated with the onset of parental behavior // Neuroendocrinology. 2003. Vol. 78. P. 36 – 44.
- Wynne-Edwards K. E. From dwarf hamster to daddy : the intersection of ecology, evolution, and physiology that produces paternal behavior // Advances in the Study of Behavior. 2003. Vol. 32. P. 207 – 261.
- Wynne-Edwards K. E., Reburn C. J. Behavioural endocrinology of mammalia fatherhood // Trends Ecol. Evol. 2000. Vol. 15. P. 464 – 468.
- Zucker I., Johnston P. G., Frost D. Comparative, physiological and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles // Prog. Reprod. Biol. 1980. № 5. P. 102 – 103.

УДК [594.6:591.526](262.5)

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ
ГРЕБНЕВИКА-ВСЕЛЕНЦА *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ, 1865
(MNEMIOPSIDA, TENTACULATA)
В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ**

Н. Е. Луппова

*Южное отделение Института океанологии РАН
Россия, 353467, Краснодарский край, Геленджик, Просторная, 1
E-mail: louppova@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Динамика численности и структуры популяции гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 (Mnemiopsida, Tentaculata) в прибрежной зоне Северо-Восточной части Чёрного моря. – Луппова Н. Е. – В результате исследования динамики численности и размерной структуры популяции гребневиков *Mnemiopsis leidy* методом круглогодичных регулярных подводных наблюдений получены представления о жизненном цикле и сроках размножения этого вида в прибрежной зоне Северо-Восточной части Чёрного моря. Определены сроки массового появления и исчезновения мнемииопсиса из прибрежья, а также период максимума численности. Обсуждаются механизмы, регулирующие численность и размерный состав популяции.

Ключевые слова: *Mnemiopsis leidy*, сезонная динамика, размерная структура, размножение, Чёрное море.

Abundance dynamics and population structure of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 (Mnemiopsida, Tentaculata) in the coastal zone of the Northeastern Black Sea. – Louppova N. E. – As a result of our study of the abundance dynamics and size structure of the ctenophore *Mnemiopsis leidy* population by year-round regular underwater observations, data were obtained of the life cycle and reproduction timing of this species in the coastal zone of the Northeast Black Sea. The periods of mass appearance and disappearance of *Mnemiopsis* in the coastal zone and the period of maximum numbers were determined. Possible mechanisms that regulate the abundance and size composition of the population are discussed.

Key words: *Mnemiopsis leidy*, seasonal dynamics, size structure, reproduction, Black Sea.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия отмечено интенсивное распространение и развитие студенистого макропланктона в морях мирового океана. Особенное внимание среди этой группы организмов привлекают к себе гребневики – вселенцы в отечественные моря: Чёрное (Шушкина, Мусаева, 1990), Азовское (Гребневик *Mnemiopsis leidy*..., 2000) и Каспийское (Сокольский, Камакин, 2001). Считается, что вселение *Mnemiopsis leidy* (A. Agassiz, 1865) в эти моря повлекло за собой катастрофические изменения их экосистем (Виноградов и др., 2002). Этот гребневик, питающийся кормовым зоопланктоном, является прямым конкурентом рыб и уничтожает их икру и молодь (Виноградов и др., 2000; Kideys, 1994). Он также оказывает негативное воздействие на другие группы морских организмов, так как в его пищевой спектр входит практически весь состав личиночного планктона (Сергеева и

др., 1990; Цихон-Луканина и др., 1991). До вселения в 1997 г. в Чёрное море другого гребневика *Beroe ovata* (Луппова, 2002) естественных врагов у черноморского мнемииописа не было (Виноградов, 2000).

Для исследований студенистого макропланктона, как правило, применяют сетные ловы, однако этот метод весьма трудоёмок и неточен в силу нескольких причин. Во-первых, проводить такие исследования достаточно часто (еженедельно, тем более, ежедневно) обычно нет возможности, и данные по численности, получаемые таким образом, не отражают достоверной картины происходящих в естественных популяциях процессов. Во-вторых, объем облова воды планктонной сетью невелик, а для гребневиков характерно пятнистое распределение (Виноградов и др., 2005), таким образом, вероятность ошибки весьма велика, а при малой численности объекта вообще не отражает действительной плотности популяции. Кроме того, сеть сильно травмирует хрупких гребневиков, которые зачастую превращаются в слипшуюся студенистую массу (Harbison et al., 1978), что также затрудняет подсчет и измерение животных.

Существует много работ, посвящённых биологии и распределению мнемииописа в Чёрном море (Сергеева и др., 1990; Хорошилов, 1993; Виноградов и др., 2000, 2002, 2005; Финенко-Романова и др., 2000; Шиганова и др., 2003; Дацык и др., 2012). Однако такая важная популяционная характеристика, как сезонная динамика размерно-возрастной структуры, до сих пор была слабо исследована.

Исследования динамики размерной структуры необходимы для получения представления о жизненном цикле и сроках размножения гребневиков.

Цель нашей работы – изучение сезонной динамики размерной структуры и численности популяции *M. leidy* в прибрежной зоне Северо-Восточной части Чёрного моря (район г. Геленджика) методом круглогодичных регулярных подводных наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Визуальные подводные наблюдения проводили в открытой части прибрежной зоны за Западным мысом Голубой бухты в течение 2005 г. с помощью легководолазного оборудования. Обычно наблюдения проводились в вечернее время над глубинами 1 – 30 м (от уреза воды до 0.5 – 1 км удаления от берега), как правило, в верхнем 10-метровом слое. Длина пройденного пути при каждом наблюдении составляла от 1 до 3 км. Проводились также более глубокие погружения (до 40 м) с использованием SCUBA. С помощью рамки площадью 1 м² производили подсчет численности, и с помощью линейки – измерение длины тела особей. Размеры тела гребневиков определялись без учета длины лопастей (длина сферосомы). Подсчитывали только экземпляры с длиной сферосомы 0.7 см и более, так как особи мельче 0.7 см малозаметны. В летние месяцы и в начале осени наблюдения проводили не реже чем раз в четыре дня, исключая время длительных штормов в июле и октябре. Весной и в конце осени наблюдения проводили 4 – 6 раз в месяц. В зимнее время года из-за штормовой погоды наблюдения были реже, но не менее 3 раз в месяц. Наблюдения с использованием SCUBA проводились 2-3 раза в месяц летом и сенью. При обработке данных производили осреднение за каждые 2 недели.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонный ход численности *Mnemiopsis leidyi* представлен на рис. 1.

В зимний и ранневесенний период мнемииопсис встречался практически постоянно, но численность его не превышала 0.005 экз./м³. К началу апреля, когда вода в прибрежье начала прогреваться, численность увеличилась, и мы постоянно обнаруживали мнемииопсисов в количествах 0.01 – 0.05 экз./м³. С середины марта до середины апреля 15 – 20% встреченных особей имели признаки отмирания. Тело таких животных становится совсем жидким, полурасстворённым, с мацерированной поверхностью. В последующие месяцы особи в подобном состоянии встречались реже.

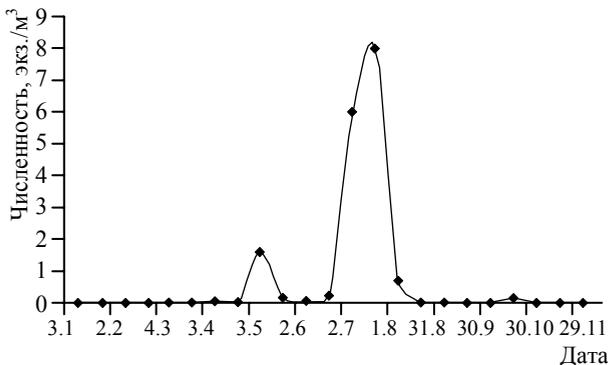


Рис. 1. Сезонные изменения плотности популяции *M. leidyi*

В мае численность мнемииопсиса увеличилась на 2 порядка, в первой декаде месяца достигнув весеннего максимума – 1.5 экз./м³. К началу июня численность снизилась и оставалась на уровне 0.03 – 0.05 экз./м³ до первой декады июля. Резкий скачок численности мнемииопсиса произошёл 9 июля, в основном за счёт мелких особей. Тогда численность составила 6 экз./м³, а к концу месяца увеличилась до 8 экз./м³. Затем последовал резкий спад, и к середине августа плотность популяции мнемииопсиса в акватории упала до величин, близких к нулю. В сентябре численность немного увеличилась и в дальнейшем до конца года она оставалась на том же уровне с небольшим увеличением в середине октября.

Размерная структура популяции *M. leidyi* с апреля и до начала июля отличалась стабильностью (рис. 2).

Крупноразмерные особи, имеющие длину сферосомы более 40 мм, составляли 70 – 75% популяции. Относительно мелкие экземпляры мнемииопсиса весной встречались единично только в начале апреля и мая. Доля среднеразмерных экземпляров (19 – 39 мм) составляла 20 – 30%. Лишь в самом конце июня мелкие (< 8 мм) мнемииопсисы стали встречаться стабильно, но их доля не превышала 6 – 8%.

Картина размерного состава уже через 2 недели предстала полностью противоположной: теперь мелкие экземпляры составляли подавляющее большинство популяции (85%), а на долю крупных и средних оставалось лишь 15% в примерно равных долях. К концу месяца крупные особи составляли всего 1% (соответственно, доля среднеразмерных – около 14%). Таким образом, июльский резкий скачок плотности популяции мнемииопсиса совпадает с таким же резким изменением размерной ее структуры. В первой декаде августа доля крупных мнемииопсисов опять увеличилась до 28%, но к концу месяца уменьшилась до 15%. В дальнейшем происходило постепенное увеличение доли крупных и среднеразмерных и соответ-

венное уменьшение доли мелких особей. В конце ноября размерная структура популяции мнемипсиса уже практически полностью была идентична той, что наблюдалась весной.

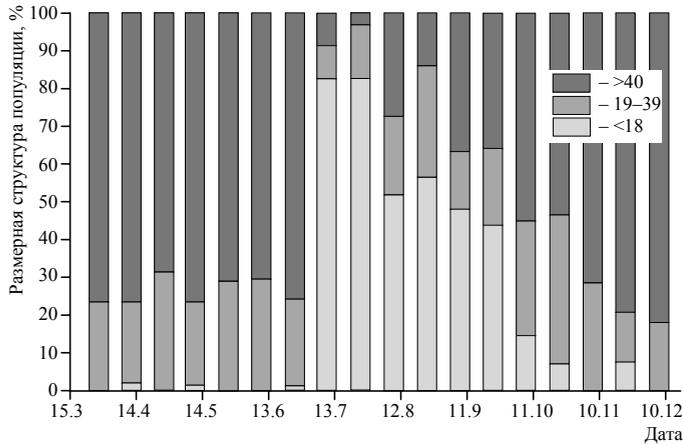


Рис. 2. Динамика размерной структуры популяции *Mnemiopsis leidyi*; 3 размерные группы, размеры даны в мм

Самые минимальные значения численности *Mnemiopsis leidyi* пришлись на два периода: середина ноября – начало марта и вторая половина августа – сентябрь. Причины этих минимумов, по-видимому, различны. Как показали данные сетных сборов, проводимых в акватории круглогодично, абсолютный минимум биомассы кормового

зоопланктона ежегодно приходится именно на зимние месяцы: январь – февраль, а иногда и март (Nikishina et al., 2010). Судя по работам, проводившимся на Крымском шельфе, в акватории Севастополя биомасса кормового зоопланктона минимальна также в зимний период (Аболмасова и др., 2012; Дацык и др., 2012). Таким образом, в наиболее холодные месяцы года гребневники испытывают недостаток в пище, что объясняет отсутствие изменений размерной структуры популяции мнемипсиса в зимне-весенний период. Вторым фактором, объясняющим отсутствие заметного роста гребневиков зимой, является тот известный факт, что при понижении температуры обменные процессы животных замедляются.

В апреле, когда поверхностные слои моря начинают прогреваться, мнемипсис из более глубоких слоёв моря, подходит к шельфу. В этот период происходит увеличение прибрежной популяции на 2-3 порядка, и она приступает к размножению (Louprava, Arashkevich, 2006, 2008). Хотя элиминация части популяции явно происходит в зимне-ранневесенний период, и это подтверждают находимые нами в относительно большом количестве умирающие особи, в апреле численность *M. leidyi* на шельфе достигает осенних показателей, а к маю уже превосходит их на 2 порядка.

Молодь зимой и весной в прибрежье не встречалась. Относительно мелкие экземпляры, встреченные в апреле и мае, скорее всего, являлись одними из тех многочисленных уцелевших и подросших личинок, вылупившихся в конце предыдущего сезона. Нельзя исключать и вероятность того, что в других районах Чёрного моря сроки размножения мнемипсиса и условия роста личинок немного отличаются от этих показателей в Северо-Восточной части моря, и эти редкие экземпляры были принесены течениями в исследуемую акваторию. Хотя размножение

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ГРЕБНЕВИКА

мнемиопсиса происходило с самого начала апреля (Louppova, Arashkevich, 2006, 2008), мелкие экземпляры вновь появились только в самом конце июня. Куда же исчезают весной из акватории личинки, а в июне – и взрослые мнемиопсисы?

Отчасти объяснить падение численности мнемиопсиса в июне можно значительным снижением обилия пищи. Второй ежегодный минимум биомассы зоопланктона приходится на июнь (Аболмасова и др., 2012; Дацьк и др., 2012; Niki-shina et al., 2010). Исчезновение взрослых *M. leidy* можно объяснить также их естественной элиминацией.

Откуда появляются мелкие и среднеразмерные экземпляры мнемиопсиса в июле в таком большом количестве, если их до самого конца июня в исследуемой акватории не наблюдали вообще? Объяснение этому факту мы видим в гидродинамической активности и обмене вод в прибрежье. По сообщению А. Г. Зацепина, для этого периода характерно усиление вихревой активности и вдольшельфового переноса воды. В таких условиях вполне вероятен занос молодых мнемиопсисов из тех относительно близко расположенных районов моря, где условия для роста личинок были более подходящими. Действительно, мы неоднократно получали в разные годы сведения от наших коллег о массовом развитии гребневиков в соседних районах. Так, в 2002 г. Н. В. Кучерук сообщал, что в районе антициклонического круговорота на Анапском шельфе в середине июня наблюдались массовые скопления мнемиопсиса всех размеров, но с превалированием молоди. В 2014 г. Г. А. Колючкина в это же время года наблюдала в Бугасском лимане мелких (0.7 – 1.5 см) *M. leidy* с плотностью популяции 15 – 17 экз./м³. Вероятно, такое раннее развитие популяции в районе Анапы происходит ежегодно. Лиман и Анапский шельф мелководны, и, по-видимому, там создаются лучшие условия для успешного роста личинок мнемиопсиса.

Резкое снижение численности *Mnemiopsis leidy* в первой декаде августа объясняется появлением гребневика *Beroe ovata* и последующим резким ростом численности этого хищника, активно уничтожающим популяцию мнемиопсиса. Берое способен за сутки потребить несколько мнемиопсисов (собственные наблюдения; Finenko et al., 2003). Через 10 дней после появления берое мнемиопсис встречался уже довольно редко, а во второй декаде августа практически исчез. Мы наблюдали, что все особи берое в начале появления были наполнены перевариваемой пищей, видимой в его стомодеуме и канальной системе (Луппова и др., 2011). Затем доля берое с пищей стала уменьшаться, по мере того как популяция хищника росла, а популяция жертвы уничтожалась. В начале шло интенсивное потребление мелких мнемиопсисов. В первые дни появления *B. ovata* глотки практически всех встреченных особей были заполнены именно молодью. Через несколько дней после появления берое доля мелкоразмерных *M. leidy* упала с 83 до 52%, а в глотках хищников появились крупные жертвы. В сентябре практически все встреченные в море берое пищи уже не содержали.

К осени происходит увеличение толщины прогретого слоя до 35 – 40 м. В сентябре плотность популяции *M. leidy* на глубине 30 м лишь незначительно меньше, чем на глубинах 10 – 20 м, в то время как до середины лета мнемиопсис был сосредоточен в верхних 10 м. *B. ovata* глубже 25 м не встречался, а на глубине

25 м – лишь единично, в начале августа. Таким образом, уходя в более глубокие слои, мнемииopsis частично избегает уничтожения хищником.

Судя по неизменной с ноября по июнь структуре популяции мнемииopsis, значительного роста особей в зимний период не происходит, а из его немногочисленных осенних личинок до весны доживают единицы. Таким образом, мы полагаем, что средняя продолжительность жизни особи *M. leidy* составляет около года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В прибрежье наблюдается 3 минимума численности *Mnemiopsis leidy*: зимой, в августе и, как правило, в июне. Зимний минимум связан с недостатком пищи и низкой температурой воды, из-за чего происходит замедление роста мнемииopsis, элиминация многих особей и миграция основной части популяции в более глубокие слои моря. В июне питание также недостаточно обильно, а элиминация отнерстившихся особей усиливается. В августе прибрежный пул *M. leidy* бывает практически уничтожен хищником *Beroe ovata*.

Хотя выход в поверхностные слои моря и размножение мнемииopsis активно идёт начиная с апреля, максимальной величины численность достигает только в июле, когда в акваторию прибывает масса особей разного размера из других районов моря, где условия для роста личинок, по-видимому, значительно лучше.

К осени, когда прогретый слой воды увеличивается, а потом наступает и постепенное выхолаживание поверхности моря, мнемииopsis начинает уходить в более глубокие слои. Таким образом, часть его популяции избегает уничтожения более теплолюбивым хищником.

Жизненный цикл *M. leidy* составляет около года.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 13-05-00491, 13-04-96587).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболмасова Г. И., Финеко Г. А., Романова З. А., Дацык Н. А., Аннинский Б. Е. Состояние желетелого макрозоопланктона в шельфовой зоне Крымского побережья Чёрного моря в 2009 – 2010 гг. // Морской экол. журн. 2012. Т. XI, № 3. С. 17 – 24.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Анохина Л. Л., Востоков С. В., Кучерук Н. В., Лукашева Т. А. Массовое развитие гребневика *Beroe ovata* у Северо-Восточного побережья Чёрного моря // Океанология. 2000. Т. 41, № 1. С. 52 – 55.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Востоков С. В., Верещака А. Л., Лукашева Т. А. Взаимодействие популяций гребневиков-вселенцев в прибрежных водах Северо-восточной части Чёрного моря // Океанология. 2002. Т. 42, № 5. С. 693 – 701.

Виноградов М. Е., Лебедева Л. П., Виноградов Г. М., Мусаева Э. И., Лукашева Т. А., Засько Д. Н., Анохина Л. Л., Сивкович А. Е. Мониторинг пелагических сообществ Северо-Восточной части Чёрного моря в 2004 г. // Океанология. 2005. Т. 45, № 3. С. 381 – 392.

Гребневик *Mnemiopsis leidy* в Азовском и Чёрном морях : биология и последствия вселения / под ред. С. П. Воловика. Ростов н/Д : Изд-во АЗНИИРХ, 2000. 497 с.

Дацык Н. А., Романова З. А., Финенко Г. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е. Структура зоопланктонного сообщества в прибрежных водах Крыма (район Севастополя) и трофические отношения в пищевой цепи зоопланктон – мнемииopsis в 2004 – 2008 гг. // Морской экол. журн. 2012. Т. XI, № 2. С. 28 – 38.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ГРЕБНЕВИКА

Луппова Н. Е. *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Stenophora, Atentaculata, Beroida) в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря // Экология моря. 2002. Вып. 59. С. 23 – 25.

Луппова Н. Е., Арашкевич Е. Г., Косьян А. Р. Размножение гребневика *Beroe ovata* (Stenophora, Atentaculata, Beroida) в Чёрном море : плодовитость, развитие яиц, питание и рост его личинок в зависимости от условий обитания // Комплексные исследования Чёрного моря / под ред. Н. В. Есина, Б. С. Ломазова. М. : Научный мир, 2011. С. 53 – 54.

Сергеева Н. Г., Заика В. Е., Михайлова Т. В. Питание гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Экология моря. 1990. Вып. 35. С. 18 – 22.

Сокольский А. Ф., Камакин А. М. Распределение гребневика *Mnemiopsis* sp. в Каспийском море в 2001 г. // Рыбохозяйственные исследования на Каспии : Результаты НИР за 2000 год. Астрахань, 2001. С. 105 – 110.

Финенко-Романова З. А., Аболмасова Г. И., Аннинский Б. Е. Трофические взаимоотношения в планктонном сообществе Чёрного моря на современном этапе // Экология моря. 2000. Вып. 5. С. 21 – 25.

Хорошилов В. С. Сезонная динамика черноморской популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. 1993. Т. 33, № 4. С. 558 – 562.

Цихон-Луканина Е. А., Резниченко О. Г., Лукашева Т. А. Чем питается гребневик мнемипсис в прибрежных водах Чёрного моря? // Океанология. 1991. Т. 31, № 3. С. 442 – 446.

Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В., Мирзоян З. А., Мартынюк М. Л. Гребневика вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer, 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему Северо-Восточной части Черного моря // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 2. С. 225 – 235.

Шушкина Э. И., Мусаева Э. И. Структура планктонного сообщества эпипелагиали Чёрного моря и её изменения в связи с вселением нового вида гребневика // Океанология. 1990. Т. 30, № 2. С. 306 – 310.

Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Svetlichny L. S., Hurbareva E. S., Bat L., Kideys A. E. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // J. of Plankton Research. 2003. Vol. 25, № 5. P. 539 – 549.

Harbison G. R., Madin L. P., Swanberg N. R. On the natural history and distribution of oceanic ctenophoreset // Deep-Sea Research. 1978. Vol. 25. P. 233 – 256.

Kideys A. E. Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem : the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries // J. of Marine Systems. 1994. Vol. 5. P. 171 – 181.

Louppova N. E., Arashkevich E. G. Reproduction strategies of *Beroe ovata* and *Mnemiopsis leidyi* in the coastal waters of the Black Sea // Intern. Conferention «Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond». Istanbul, 2006. P. 82.

Louppova N. E., Arashkevich E. G. Effect of temperature on reproduction strategy of the Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* : application to the climate variations // 2nd Biannual and Black Sea scene EC project joint conference. Sofia, 2008. P. 53.

Nikishina A., Arashkevich E., Louppova N. Monitoring of zooplankton in the coastal area of the NE Black Sea in 2005-2009 // Rapp. Comm. Intern. Mer. Medit. 2010. Vol. 39. P. 605 – 607.

УДК 574.24:599.362

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА
С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА РУССКОЙ ВЫХУХОЛИ
(*DESMANA MOSCHATA* L.; TALPIDAE, SORICOMORPHA)**

К. А. Махоткина, Ю. Ф. Ивлев, М. В. Рутовская

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

E-mail: mahych@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Взаимосвязь груминга с морфологией волосяного покрова русской выхухолы (*Desmana moschata* L.; Talpidae, Soricomorpha). – Махоткина К. А., Ивлев Ю. Ф., Рутовская М. В. – Длительность и частота груминга тесно связаны с морфологической структурой шерстного покрова русской выхухолы. Для передней части тела, подвергающейся наибольшему гидростатическим и гидродинамическим воздействиям при плавании животного, характерны толстые наиболее короткие волосы с максимальной густотой. Подобный волос имеет наибольшую водонепроницаемость и структурную устойчивость и требует за собой меньшего ухода. Средняя длина и густота меха при наибольшей интенсивности груминга характерны для областей, волосяной покров которых, вероятно, в большей мере подвержен механическому воздействию на суше. В наиболее подвижных местах шкурки при движении зверька происходят локальные нарушения водозащитных и теплоизоляционных свойств покрова, восстановление которых возможно только с помощью груминга.

Ключевые слова: русская выхухоль, морфология волосяного покрова, груминг.

Relation between grooming and fur morphology in the Russian desman (*Desmana moschata* L.; Talpidae, Soricomorpha). – Makhotkina K. A., Ivlev Y. F., and Rutovskaya M. V. – The grooming duration and frequency are closely connected with the morphological structure of the Russian desman's fur. For the front part of the body, which undergoes most hydrostatic and hydrodynamic effects when an animal is swimming or diving, the shortest thick hair with the maximum density is characterized. Such hair is most waterproof and has structural stability, which requires less grooming. The average hair length and thickness and the maximum grooming intensity are characteristic for such body areas which are probably more exposed to mechanical impacts. At the most mobile parts of an animal's fur, local violations of the waterproof and thermal insulation properties occurs when the animal is moving, their restoration being only possible by grooming.

Key words: Russian desman, fur morphology, grooming.

ВВЕДЕНИЕ

Русская выхухоль – небольшой зверь отряда Землеройкообразных, ведущий полуводный образ жизни. Для всех животных, обитающих в нескольких средах, становится актуальным развитие адаптации, сочетающих в себе особенности этих сред. Так, для полуводных млекопитающих важнейшее значение приобретает поддержание теплового баланса за счет снижения теплопотерь в водной среде и посредством сброса излишка тепла в наземной. Выхухоль имеет вальковатое тело, покрытое плотным мехом, и оголенные участки (лапы и хвост), площадь которых составляет 39.5% от общей поверхности тела (Бородин, 1963). Волосяной покров выхухолы выполняет функцию теплоизоляции организма, создавая воздушную про-

слойку и препятствуя проникновению воды к телу за счет силы поверхностного натяжения (Кокшайский, 2008). Для этого выхухоль должна иметь достаточно густой волосяной покров: по сравнению с другими насекомоядными он действительно более густой – до 21400 волос на брюшке и до 15500 волос на 1 см² кожи на спине (Гудкова-Аксенова, 1951). Тогда, если массу волос выхухоли принять за 100%, то крот имеет только 54, кутора 25, а бурозубка 19% (Бородин, 1963). Основную долю волос, а именно 98 – 99%, составляют тонкие пуховые и так называемые промежуточные волосы (Бородин, 1963). Волосы у выхухоли образуют пучки по 4 – 5 волос, что считается одним из признаков приспособления к водной среде (Гудкова-Аксенова, 1951). Приспособлением к водной среде принято считать и сильное развитие коркового слоя остевых волос (Кузнецов, 1952), который у выхухоли составляет от 33% у основания стержня до 45% от толщины волоса у верхней расширенной части (Гудкова-Аксенова, 1951). Волосяной покров выхухоли обеспечивает захват теплозащитного слоя воздуха, объем которого, по данным Л. П. Бородина (1963), варьирует от 60 до 111 см³, составляя в среднем 76 см³.

Кроме того, известно, что адаптация выхухоли к водной среде сопровождается и изменением формы волос. Так, например, остевые волосы имеют расширения в своей дистальной части, а пуховые – сильно извиты (Парамонов, 1928; Гудкова-Аксенова, 1951; Чернова, Целикова, 2004).

Важную роль в удержании теплозащитного слоя воздуха внутри волосяного покрова при плавании играет упорядоченность его структуры (Кокшайский, 1999; Ивлев, 2004). Нарушение этой упорядоченности резко снижает водоотталкивающие свойства волосяного покрова и приводит к потере теплозащитной воздушной прослойки. Такое снижение теплоизолирующих свойств волосяного покрова ведет к переохлаждению животного, часто летальному (Кокшайский и др., 1980).

Таким образом, поддержание оптимального состояния волосяного покрова является чрезвычайно важным для выживания выхухоли. Такое состояние может быть достигнуто как за счет особенностей структуры волосяного покрова, так и посредством груминга – специфических поведенческих актов по уходу за мехом.

Груминг сухопутных и полуводных млекопитающих сильно различается. Исходно связанный с поддержанием гигиены тела, груминг сухопутных зверей приобрел ряд сложных и специфических функций (Кокшайский, 2008), таких как маркировочное и социальное поведение, смещенная реакция на стресс и новизну (Шовен, 1972; Spruijt et al., 1992). Тогда как у полуводных животных он в большей степени сохранил свою первичную функцию поддержания оптимального состояния внешних покровов (Кокшайский, 2008; Махоткина, Рutowская, 2013; Patenaude, Bovet, 1984). Так, Ф. Патено и Дж. Бове (Patenaude, Bovet, 1984), описывая социальный груминг бобра, отметили, что он направлен только на те части тела, которые сам бобр не может достать, т. е., несмотря на социальную составляющую, функциональность поведения осталась неизменной. Подобные наблюдения позволяют предположить тесную эволюционную связь между этим поведением у полуводных животных и морфологическими особенностями структуры волосяного покрова (Кокшайский, 1988).

Русская выхухоль посвящает грумингу в среднем 16.5% своей активности (Махоткина, Рutowская, 2009). Особенности груминга выхухоли являются от-

сутствие вылизывания и ухода за участками тела, непокрытыми шерстью, редкая чистка когтей и умывание. Социальный груминг у выхухолы отсутствует, что обусловлено анатомией зверька, которая позволяет достать практически до всех частей тела самостоятельно. Но частота обращения к отдельным частям тела и длительность ухода за ними различны (Махоткина, Рутовская, 2013). Это, возможно, объясняется особенностями структуры волосяного покрова и нагрузками на него в различных областях тела.

Поэтому целью данной работы было выявить связь груминга русской выхухолы со структурой волосяного покрова.

Для этого было необходимо:

- описать и проанализировать груминг выхухолы, направленный на волосяной покров отдельных частей тела;
- провести измерение структурных характеристик волосяного покрова выхухолы этих же частей тела;
- выявить особенности груминга, связанные с морфологической структурой волосяного покрова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование груминга русской выхухолы проводили в условиях неволи на научно-экспериментальной станции «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН в 2008 – 2011 гг. Наблюдали за 3 парами (самец, самка) половозрелых животных, привезенных в 2008 г. из Спасского района Рязанской области (охранная зона Окского Биосферного государственного природного заповедника) (разрешение на отлов № 29 выдано Росприроднадзором 12 мая 2008 г.). Животных содержали в искусственных норах с постоянным доступом к воде, расположенных в виварном помещении. Водоёмы представляли собой наполовину заполненные ванны объемом 200 л и 1 экспериментальный бассейн объемом 800 л. В помещении вивария с помощью ламп дневного света поддерживали естественный режим светового дня. Температура воздуха в помещении от 0 до 10°C (Рутовская, Рожнов, 2008).

Наблюдения проводили без изменения условий содержания выхухолы, что исключало формирование стрессовой ситуации для животных, а следовательно, и влияние стресса на груминг. Индуцирование груминга также не проводили.

Отснято более 30 ч видеозаписи поведения зверьков (табл. 1). Основную часть наблюдений проводили в апреле 2009 г. во время гона, а также в июне – июле 2010 г. В данной работе использованы видеосъемки в 2010 – 2011 гг., полученные во время других исследований, проводимых во все сезоны года.

Для съемок использовали видеокамеры Panasonic SDR_H280 и NV_GX7 со скоростью записи 24 кадра/с. Затем проводили пок кадровый анализ поведения выхухолы с помощью программы Ulead VideoStudio 10. Статистическую обработку данных проводили в программе «Statistica 6.0».

Классификация типов груминга русской выхухолы была разработана и опубликована ранее (Махоткина, Рутовская, 2013). Однако подробного описания особенностей груминга по областям приведено не было. Для рассмотрения функцио-

ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

нальных связей между структурой волосяного покрова и грумингом выхухолы были несколько изменены зоны груминга, использованные при первичном описании поведения.

Таблица 1

Объем проанализированного видеоматериала
по комфортному поведению русской выхухолы

Сезон	Длительность видеосъемки, ч						
	Самка № 5	Самец № 8	Самка № 8	Самец № 9	Самка № 9	Самец № 10	Самка № 10
Весна, гон 2010		6.4*	6.4*	13.1*,**		5.1	
Лето 2010	1.0	1.0		1.0	3.0	1.0	2.0
Осень 2010		1.0		1.0	1.0		1.0
Зима 2011		1.0		1.0	1.0		1.0
Всего	1.0	9.4	6.4	21.1		6.1	4.0

Примечание. * Материалы, использованные для анализа индивидуальных различий комфортного поведения особей; ** поскольку в период наблюдения эта пара жила вместе, мы не имели возможности определить пол животного (методические проблемы опознавания выхухолы в эксперименте рассматриваются в статье (Махоткина, Рutowская, 2013)).

Из рассмотрения были исключены области без шерсти, а также элементы груминга направленные не на конкретную область или не на мех. Область вокруг уха была объединена с областью, ее окружающей (рис. 1).

Основные структурные характеристики волосяного покрова, а именно длина, толщина и густота волос, были определены соответственно по тем же участкам тела животного (в зонах груминга V, VI и VII было взято по 2 пробы волосяного покрова). Для этого были использованы образцы кожи, вырезанных из шкуры самца русской выхухолы, который в течение нескольких лет жил на научно-экспериментальной станции «Черноголовка» ИПЭЭ РАН и погиб в результате несчастного случая. Патологических изменений в организме погибшего животного не обнаружено. Свежеснятая шкура выхухолы для дальнейшего хранения была закреп-

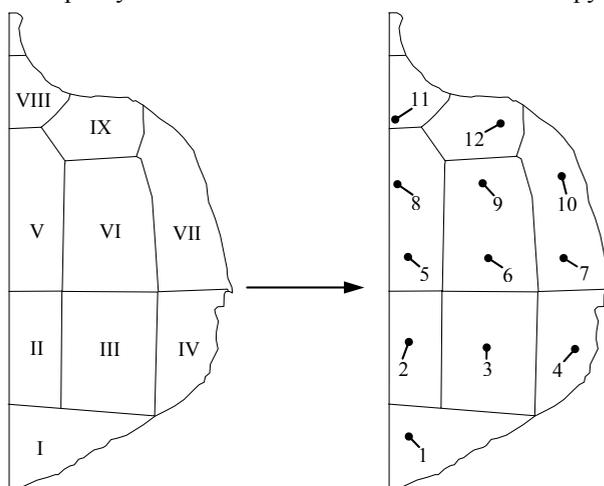


Рис. 1. Зоны груминга (слева), точки взятия проб волос на половине шкурки выхухолы (справа). В зонах груминга V, VI и VII в разных участках было взято по 2 пробы волосяного покрова

плена вдоль краев на плоской ровной поверхности, чтобы предотвратить ее деформацию по мере усыхания.

Пробы кожи с волосным покровом были вырезаны из шкуры со стороны мездры в двенадцати местах (см. рис. 1). Повреждений шкуры и выраженных следов линьки в местах взятия проб не было. Площадь кожи в каждой такой пробе составляла несколько квадратных миллиметров.

После удаления волос с кожи полученные образцы фиксировали на координатном столе для получения макрофотографий в проходящем свете. Волосы каждого препарата были сфотографированы при помощи фотоаппарата Panasonic DMC FZ-50 с установленной дополнительной линзой, фокусное расстояние которой составляло 135 мм. Фокусное расстояние объектива самой фотокамеры было при этом установлено на максимальное значение. Такая конструкция позволяла получать изображения объектов с пространственным разрешением до 300 пикселей на 1 мм. Поскольку поле съемки было существенно меньше размеров препарата, его полное изображение шивали из последовательно полученных изображений отдельных участков с помощью графического редактора Gimp. Далее изображения были очищены от посторонних объектов с помощью прикладной программы, написанной для выполнения в среде Matlab. Эта же прикладная программа была использована для измерения числа волос на изображении, их общей и средней длины, а также средней толщины. Код программы и краткое описание методов обработки изображения и измерений, которые в ней использованы, доступны на сайте ИПЭЭ РАН (код программы – http://www.sevin.ru/laboratories/Naumova/Ivlev_fur_and_grooming_supplements/piler.zip; описание – http://www.sevin.ru/laboratories/Naumova/Ivlev_fur_and_grooming_supplements/piler_basics.pdf).

Непосредственно для оценки влияния структуры волосного покрова на его водонепроницаемость на разных участках тела были рассчитаны два параметра: Nd и Ndl (Ивлев, 2004). Величина произведения Nd характеризует влияние волосного покрова на величину сил поверхностного натяжения, препятствующих прохождению воды внутрь покрова. А произведение Ndl характеризует так называемую «структурную избыточность» волосного покрова, от которой зависит его способность восстанавливать водозащитные свойства при локальных нарушениях структуры во время плавания.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основной целью груминга у околотовных животных является не очистка шерсти от грязи, как для большинства наземных млекопитающих, а поддержание оптимальных гидро- и термоизоляционных свойств меха. У выхухоли груминг в 95.9% ($n = 487$) случаев направлен на шерстный покров, и его интенсивность после выхода из воды падает со временем (рис. 2).

Основной объем груминга зверек проводит задними лапами (88.3%, $n = 488$), которые имеют длинные когти, служащие ему «расческой» (рис. 3).

Частота обращений к выделенным частям тела при груминге сильно различается и имеет некоторые особенности их обработки. При расчесывании волосного покрова зверек может проводить лапой вдоль роста волос, против и поперек. Дви-

ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

жения против шерсти, которое Н. В. Кокшайский (2008) называет «взбиванием», приводит к приподниманию волоса, что увеличивает эффективную толщину волосяного покрова. Кроме того, иногда и движения вдоль и поперек роста волос сопровождаются их приподниманием (табл. 2).

Наиболее часто зверек обрабатывает боковую часть туловища вокруг задних лап, упорядоченность волосяного покрова которой нарушается при ходьбе и плавании в результате движения лап. Также часто зверек расчесывает заднюю половину живота, имеющего максимальную нагрузку при нахождении на суше и область вокруг хвоста, вероятно, наиболее часто загрязняемую секретом железы.

Во всех областях, кроме области 1 (вокруг хвоста) и области 8 (затылок) (см. табл. 2), преобладает расчесывание шерсти поперек роста волос. Вокруг хвоста, где волосы могут быть наиболее загрязнены секретом, так как часть из них покрывает основание хвоста, преобладает расчесывание вдоль волос. На затылке, где максимальная густота и минимальная длина волос, направление расчесывания равновероятно. На этих участках поведение «взбивание» либо отсутствует, либо минимально. На передней половине спины – в области 5, на которую направлена минимальная интенсивность груминга, расчесывание перпендикулярно росту волос хотя и преобладает (45%), но и расчесывания в других направлениях – вдоль и против – равновероятны: по 27%.

Базовые характеристики волос в выделенных областях существенно различались: средняя толщина волос (d) варьировала в пределах от 10 до 13

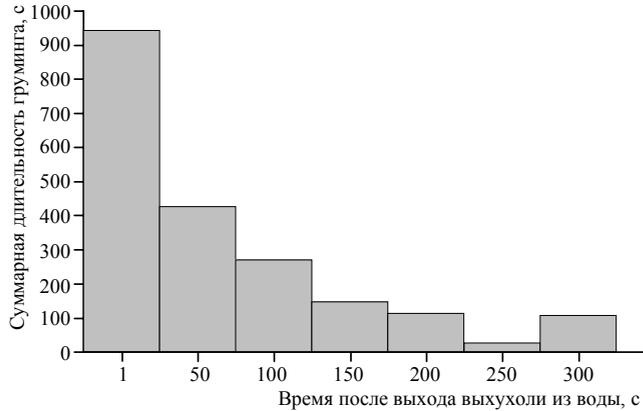


Рис. 2. Уменьшение активности груминга с течением времени после выхода зверька из воды



Рис. 3. Задняя лапа русской выхухоли с когтями «расческой»

мк, средняя длина волос (l) изменялась в диапазоне от 7 до 12 мм. Наибольшей вариативностью отличалась густота волосяного покрова (N), диапазон изменчивости которой составил от 7 до 25 тыс. волос/см² (табл. 3, рис. 4).

Таблица 2

Особенности груминга на разных областях волосяного покрова

№ области	Название области	Интенсивность груминга ($n = 361$), %	Преобладающее направление расчесывания	«Взбивание», %
1	Вокруг хвоста	20.8	Вдоль (68%)	1
2	Задняя половина спины	4.4	Перпендикулярно (63%)	25
3	Боковая часть туловища вокруг задней лапы, включая лапу	28.3	Перпендикулярно (79%)	25
4	Задняя половина живота	20.5	Перпендикулярно (66%)	26
5	Передняя половина спины	3	Перпендикулярно (45%)	18
6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу	12.7	Перпендикулярно (78%)	24
7	Передняя половина живота	9.1	Перпендикулярно (85%)	30
8	Затылок	3.3	Равновероятно во всех трех направлениях	нет
9	Боковая область впереди передней лапы, между туловищем и мордочкой, шея и основание черепа	9.7	Перпендикулярно (80%)	20

Для области 6 и 7, где были взяты две пробы волосяного покрова, характерно увеличение густоты, толщины и длины волоса ближе к голове.

Таблица 3

Структурные характеристики волосяного покрова

№ области	Название области	N , тыс. волос/см ²	l , мм	d , мк
1	Вокруг хвоста	13.5	11.6	13
2	Задняя половина спины	10.6	11.1	11
3	Боковая часть туловища вокруг задней лапы, включая лапу	17.4	9.1	11
4	Задняя половина живота	13.9	10.6	10
5	Передняя половина спины	8.0–11.0	11.2–11.3	12–13
6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу	6.7–15.3	10.6–10.8	11–13
7	Передняя половина живота	16.9–17.5	9.9–11.6	12–13
8	Затылок	24.8	7.3	13
9	Боковая область впереди передней лапы, между туловищем и мордочкой, шея и основание черепа	22.8	8.5	13

Произведение числа волос на их толщину (индекс Nd) оказывается максимальным на голове, животе и боковым частям тела (табл. 4) около лап. Вторым индекс Ndl , отражающий «структурную избыточность» волосяного покрова, имеет

ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

максимальные значения в тех же областях и еще вокруг хвоста. Таким образом, наибольшая водонепроницаемость создается на голове и наиболее подвижных частях тела.

Продолжительность груминга на разных частях тела была не одинакова. Она могла зависеть от площади участка тела и от потребности приведения в порядок

волосяного покрова на этом участке. Чтобы при количественной оценке интенсивности груминга учесть размер участка тела, на который он был направлен, мы рассчитали приведенную продолжительность груминга, т. е. продолжительность груминга участка тела, деленную на площадь поверхности этого участка. Сравнение приведенной продолжительности груминга на раз-

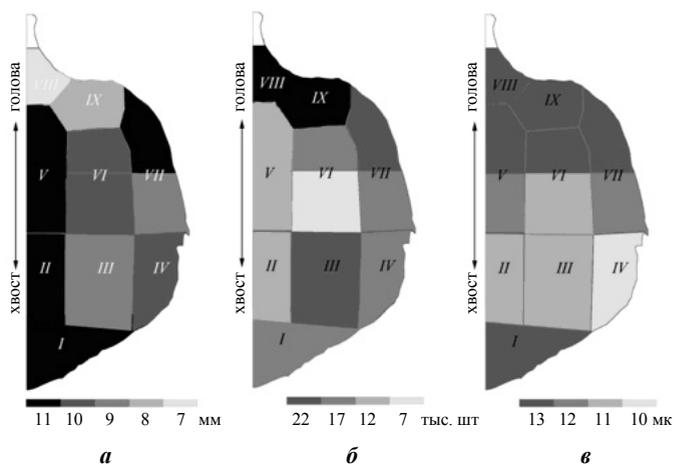


Рис. 4. Распределение длины (а), густоты (б) и толщины (в) волос по зонам груминга

ных частях тела со значениями структурных индексов волосяного покрова Nd и Ndl выявило заметную отрицательную корреляцию между этими индексами и продолжительностью груминга (соответственно $r = -0.60$, $p = 0.151$ в случае Nd и $r = -0.62$, $p = 0.043$ в случае Ndl) (Ивлев и др., 2014). Иными словами, чем выше водозащитные свойства волосяного покрова на том или ином участке тела, тем меньше времени животные уделяют для ухода за ним. Исключением из этой зависимости является груминг задней половины живота, которая испытывает большие нагрузки на суше и оказывается рядом с хвостовой железой. Приведенная продолжительность ухода за этой частью тела была в 2 – 5 раз выше продолжительности груминга остальных участков волосяного покрова.

Таблица 4

Водозащитные свойства волосяного покрова

№ пробы	№ области	Название области	Nd	Ndl
1	2	3	4	5
1	1	Вокруг хвоста	18	20.8
2	2	Задняя половина спины	12	12.7
3	3	Боковая часть туловища вокруг задней лапы, включая лапу	19	16.9
4	4	Задняя половина живота	14	15.2
5	5	Передняя половина спины	10	10.8
6	6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу	7	7.6

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5
7	7	Передняя половина живота	21	20.4
8	5	Передняя половина спины, ближе к голове	15	16.6
9	6	Боковая часть туловища вокруг передней лапы, включая лапу, ближе к голове	20	21.7
10	7	Передняя половина живота, ближе к голове	22	25.6
11	8	Затылок	32	22.9
12	9	Боковая область впереди передней лапы, между туловищем и мордочкой, шея и основание черепа	30	25.7

Поведение выхухоли при груминге, направленное на приподнимании («взбивание») шерсти, имеет достоверную отрицательную корреляцию по непараметрическому критерию Спирмена с толщиной волоса ($R = -0.76$ $n = 8$, $p = 0.028$). Т. е. зверек чаще приподнимает шерсть в областях с более тонким волосом: на животе, боках и задней части спины.

ОБСУЖДЕНИЕ

Волосной покров русской выхухоли подвергается внешнему воздействию разного рода, и, по-видимому, существуют различные механизмы адаптации к этим воздействиям. Так, для областей (передняя часть тела), подвергающихся наибольшим гидростатическим и гидродинамическим воздействиям при нырянии и плавании животного, характерны толстые наиболее короткие волосы с максимальной густотой. Соответственно, в этих областях тела волосной покров как механическая конструкция оказывается наиболее жестким. Одновременно в этих областях волосной покров характеризуется, как было указано, и наибольшей водонепроницаемостью. Соответственно, наибольшая структурная устойчивость и максимальные водозащитные свойства волосного покрова на передней части тела требуют меньшего ухода и интенсивность груминга здесь относительно низкая.

Средняя длина и густота меха при наибольшей интенсивности груминга характерны для областей, волосной покров которых, вероятно, в большей мере подвержен механическому воздействию на суше: живот и участки меха вокруг лап. При ходьбе зверек практически касается животом поверхности почвы, а при остановке ложиться на него. Мех вокруг лап постоянно находится в движении при любой активности зверька, что нарушает упорядоченность покрова и поэтому требует постоянного внимания животного.

Область спины выхухоли, очевидно, является областью наименее подверженной каким-либо воздействиям, так как тут наблюдается наименьшая густота покрова с длинным волосом, но низкая интенсивность груминга. При этом для передней половины спины характерна наибольшая толщина волоса (как и для всей передней части тела выхухоли), которая уменьшается от головы к хвосту, за исключением области вокруг последнего.

Наибольшая интенсивность груминга наблюдается в области, наиболее близкой к мускусной железе, секрет которой, имея жировую основу (Соколов, Басурманова, 1990), содержит также вещества – эфиры, кетоны и спирты (Соколов и др.,

ВЗАИМОСВЯЗЬ ГРУМИНГА С МОРФОЛОГИЕЙ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

1977), способные действовать как детергенты. Соответственно, попадая на мех, секрет железы загрязняет его и может увеличить смачиваемость. Следует заметить, что при ухудшении состояния здоровья зверька волосы здесь намокают в первую очередь. Для этой области характерен негустой мех с длинным толстым волосом. При этом высокая интенсивность груминга в данном случае сочетается с такой его особенностью, как отсутствие «взбивания» шерсти (элемента груминга, способствующего увеличению эффективной толщины волосяного покрова). Отсутствие «взбивания», возможно, свидетельствует о том, что груминг в данном случае направлен не на непосредственное улучшение теплозащитных свойств меха, а используется в первую очередь для очистки волосяного покрова.

Таким образом, поддержание оптимального состояния волосяного покрова русской выхухолы достигается с помощью тесной взаимосвязи груминга и морфологических характеристик меха. В наиболее подвижных местах шкурки при движении зверька происходят локальные нарушения водозащитных и теплоизоляционных свойств покрова, восстановление которых возможно только с помощью груминга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин Л. П.* Русская выхухоль. Саранск : Морд. кн. изд-во, 1963. С. 301.
- Гудкова-Аксенова Н. С.* Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых водных насекомоядных и грызунов // Учен. зап. Горьк. гос. ун-та. Сер. Биол. 1951. Вып. 19. С. 135 – 174.
- Ивлев Ю. Ф.* Водонепроницаемость волосяного покрова млекопитающих : основные понятия и количественные критерии // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 2. С. 185 – 198.
- Ивлев Ю. Ф., Махоткина К. А., Рutowская М. В.* Структура волосяного покрова и груминг у полуводного млекопитающего русской выхухолы (*Desmana moschata* L.) // Докл. РАН. Общ. биология. 2014. Т. 458, № 4. С. 486 – 490.
- Кокшайский Н. В.* Принцип эволюционной стабилизации функций и поведение животных // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 2. С. 176 – 188.
- Кокшайский Н. В.* О водонепроницаемости несплошных покровов животных // Журн. общей биологии. 1999. Т. 60, № 4. С. 376 – 393.
- Кокшайский Н. В., Даргольц В. Г., Петровский В. И.* Функциональные исследования волосяного покрова находящейся в воде ондатры // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 1. С. 104 – 112.
- Кокшайский Н. В.* Проблемы соотношения формы и функции в эволюции // Избранные труды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 338 – 406.
- Кузнецов Б. А.* Основы товароведения пушно-мехового сырья. М. : Заготиздат, 1952. 507 с.
- Махоткина К. А., Рutowская М. В.* Комфортное поведение русской выхухолы // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы 2-й науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 85.
- Махоткина К. А., Рutowская М. В.* Комфортное поведение русской выхухолы // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 3. С. 313 – 324.
- Парамонов А. А.* К биологии выхухолы // Тр. по изучению заповедников. 1928. Вып. 9. С. 5 – 34.
- Рutowская М. В., Рожнов В. В.* Опыт содержания и разведения русской выхухолы (*Desmana moschata* L.) в неволе // Научные исследования в зоологических парках / Московский зоол. парк. М., 2008. Вып. 24. С. 77 – 102.

Соколов В. Е., Басурманова О. К. Ультраструктура сальных желез подхвостовой железы выхухолы (*Desmana moschata* L.) // Докл. АН СССР. 1990. Т. 314, № 2. С. 480 – 482.

Соколов В. Е., Чернова О. Ф., Зинкевич Э. П., Хахин Г. В. Специфическая подхвостовая железа выхухолы (*Desmana moschata* L.) // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 2. С. 250 – 256.

Чернова О. Ф., Целикова Т. Н. Атлас волос млекопитающих. Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 429 с.

Шовен Р. Поведение животных. М. : Мир, 1972. 489 с.

Patenaude F., Bovey J. Self-grooming and social grooming in the North American beaver, *Castor canadensis* // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 62, № 9. P. 1872 – 1878.

Spruijt B. M., van Hooff J. A., Gispen W. H. Ethology and neurobiology of grooming behavior // Physiol. Rev. 1992. Vol. 72, № 3. P. 825 – 852.

УДК [599.363:576.316.353.7](470)

**РАЗНООБРАЗИЕ ХРОМОСОМНЫХ ВАРИАНТОВ
У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS*
(EULIPOTYPHIA, MAMMALIA)
НА ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ**

С. В. Павлова, Ф. А. Тумасьян, Н. А. Щипанов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: swpavlova@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Разнообразие хромосомных вариантов у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) на Европейской территории России. – Павлова С. В., Тумасьян Ф. А., Щипанов Н. А. – На основе цитогенетического анализа кариотипов обыкновенных бурозубок *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 из 14 локалитетов на территории Европейской России получены новые данные о распространении нескольких хромосомных рас (*Москва*, *Молога*, *Пояконда* и *Серов*). В частности, показано, что часть ареала расы *Москва* отделена от основной территории другими расами (*Молога*, *Кириллов* и *Мантурово*). Выявлено несколько различных вариантов хромосомного полиморфизма у расы *Пояконда* (*g/r*, *i/p*) и *Москва* (*j/l*, *j – l*). Подтвержденная на основе кариологических данных принадлежность обыкновенных бурозубок к хромосомной расе *Москва* на территории Дарвинского заповедника и к расе *Серов* на территории заповедника «Денежкин Камень» позволяет использовать накопленные ранее данные по особенностям экологии зверьков для характеристики общих закономерностей экологии определенной расы. Полученные нами результаты позволяют обсудить ряд явлений, связанных с формированием и современным распространением парапатричных хромосомных рас у обыкновенной бурозубки *S. araneus*.

Ключевые слова: кариотипическая изменчивость, хромосомный полиморфизм, ареалы рас, *Sorex araneus*.

Karyotypic variant diversity in the common shrew *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) in European Russia. – Pavlova S. V., Tumasian Ph. A., and Shchipanov N. A. – New data about the distribution of several chromosomal races (*Moscow*, *Mologa*, *Poyakonda*, and *Serov*) were obtained by using cytogenetic analysis of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) karyotypes from 14 new localities in European Russia. In particular, it is demonstrated that a part of the *Moscow* race area is separated from the main one by other races (*Mologa*, *Kirillov*, and *Manturovo*). Several types of chromosomal polymorphism were revealed within the populations of the *Poyakonda* (*g/r*, *i/p*) and *Moscow* (*j/l*, *j – l*) races. The territory of the Darwin Reserve is occupied by the *Moscow* race, while the *Serov* race inhabits the Denezhkin Kamen Reserve; so these data help us to use our pool of previously collected data about features of the common shrew ecology to characterize general patterns of ecology of a certain chromosomal race. The results allow us to discuss a number of questions about the formation of races in the past as well as of the current distribution of chromosomal races of the common shrew *S. araneus*.

Key words: karyotypic variability, chromosomal polymorphism, distribution, *Sorex araneus*.

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная бурозубка – вид мелких млекопитающих, характеризующийся огромным разнообразием региональных кариотипических вариантов – хромосом-

ных рас, является одной из уникальных моделей для изучения ранних этапов дивергенции. Особенности распределения кариотипических вариантов у этого вида на территории Западной Европы вызывало наибольший интерес у исследователей в период с 90-х годов прошлого до первого десятилетия текущего века, когда было описано большинство из 72, известных на данный момент, хромосомных рас (Searle et al., 2007). Между тем распределение рас по территории России, а также места локализации межрасовых гибридных зон были установлены лишь в ограниченном числе случаев (Щипанов и др., 2009). В настоящее время можно констатировать заметную потерю интереса исследователей к этому виду. Вместе с тем вопросы формирования и распределения хромосомных рас изучены лишь в самых общих чертах, а ряд положений признается априори, без дополнительной проверки.

Важным аспектом для понимания общего хода эволюции является знание о закономерностях распределения внутривидовых хромосомных рас на ареале вида. Для обыкновенной буроzubки этот аспект биологии вида до сих пор остается недостаточно изученным. В ходе наших предыдущих исследований распределения кариотипических вариантов у *Sorex araneus* на Европейском Северо-Востоке России было установлено, что распространение внутривидовых хромосомных рас нельзя априори связывать с наличием средовых барьеров. В частности, были выявлены территории, где получение новых данных могло бы внести существенный вклад в понимание закономерностей распространения этого вида на послеледниковом пространстве (Shchipanov, Pavlova, 2013).

Одним из таких регионов является бассейн верхней Волги. Ранее было показано, что исток Волги и левый берег Верхневолжских озер занят расой *Селигер* (Vulatova et al., 2007), которая здесь вступает в контакт и образует межрасовую гибридную зону с расой *Москва* (Vulatova et al., 2011), ниже по течению, по крайней мере, до городов Конаково и Савелово Тверской области, по обоим берегам Волги обитает раса *Москва* (Bystrakova et al., 2007). Далее, до г. Костромы данные о расовой принадлежности *S. araneus* отсутствуют, тогда как в окрестностях самой Костромы, на левобережье Волги, локализованы расы *Мантурово*, *Кириллов* и их гибриды, а на правом берегу – раса *Пенза* (Orlov et al., 2007).

Другим малоизученным регионом остается северо-запад Европейской России (севернее широты Петрозаводска). Уже первые исследования в этом регионе позволили обнаружить и описать новую хромосомную расу *Пояконда* (Pavlova, 2010).

В настоящей работе представлены новые данные, которые позволили выявить неожиданное распределение нескольких хромосомных рас и различных кариотипических вариантов у *Sorex araneus* в этих регионах. На основе хромосомных характеристик кариотипированных особей уточнены границы ареалов хромосомных рас *Пояконда*, *Молога* и *Москва*, что поможет скорректировать направления дальнейших поисков зон межрасовых контактов и гибридизации. Кроме того, сведения о присутствии в регионе определенной расы увеличивает возможности анализа ранее собранного материала, так как позволяет связать особенности экологии и морфологии зверьков с принадлежностью к определенной хромосомной расе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для цитогенетического анализа послужили обыкновенные бурозубки *Sorex araneus* (всего 33 особи), отловленные в 14 локалитетах центральной России в летне-осенний период 2009 – 2013 гг. Отлов зверьков проводился с помощью трапиковых ловушек-живоловок оригинальной конструкции (Щипанов, 1986), что значительно облегчает сбор полевого материала. Протокол отлова живых зверьков, предусматривающий проверки ловушек с 1.5-часовым интервалом и использование геркулеса, смоченного нерафинированным подсолнечным маслом в качестве приманки, специально разработан для эффективного отлова землероек-бурозубок (Щипанов и др., 2000; Shchipanov et al., 2005). Портативный GPS навигатор использовался для фиксирования координат точек отлова зверьков. Первичная полевая обработка особей проводилась согласно протоколу, приведенному в Bulatova с соавторами (2009).

Препараты митотических хромосом были приготовлены из костного мозга и селезенки после предварительного колхицинирования *in vivo* по стандартной методике Ford and Hamerton (1956) с некоторыми собственными модификациями (Pavlova, Shchipanov, 2014). Суспензии хромосом фиксировались в полевых условиях, а дальнейшая обработка препаратов проводилась в лаборатории. Для идентификации хромосомных плеч использовалось дифференциальное окрашивание препаратов (G-banding) по методике Král, Radjabli (1974). Расовая принадлежность особей определялась согласно номенклатуре для стандартного кариотипа *S. araneus*, принятой Международным Комитетом по цитогенетике *S. araneus*, ISACC (Searle et al., 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цитогенетический анализ кариотипов выявил принадлежность изученных особей к четырем хромосомным расам: *Пояконда*, *Молога*, *Москва* и *Серов* (таблица). Вне зависимости от расовой принадлежности кариотипы всех особей содержали три инвариантных метацентрика (*af*, *bc*, *tu*) и половые хромосомы, которые у самок представлены двумя крупными метацентриками (*XX*), а у самцов – одним *X* и двумя акроцентрическими хромосомами *Y*₁ и *Y*₂.

Локализация кариотипических вариантов у хромосомных рас *Sorex araneus* на Европейской территории России

№ п/п	Локалитет	Широта/ долгота	<i>N</i>	<i>2na</i>	Кариотип (<i>g – r</i>)	Раса
1	2	3	4	5	6	7
Республика Карелия						
1	Лоухский район, пос. Приморский, о-в Великий	66°33' с.ш.	1	19	<i>g/r, hn, jl, ip, kq, mo</i>	<i>Пояконда</i>
		33°06' в.д.	1	21	<i>g, r, hn, jl, i/p, kq, mo</i>	
Ярославская область						
2	Угличский район, д. Маймеры, правый берег р. Волга	57°24' с.ш. 38°08' в.д.	3	18	<i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i>	<i>Молога</i>
3	Мышкинский район, с. Сера, левый берег р. Волга	57°41' с.ш. 38°23' в.д.	2	18	<i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i>	<i>Молога</i>

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7
4	Мышкинский район, д. Синицыно, правый берег р. Волга	57°54' с.ш. 38°30' в.д.	6	18	<i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i>	Молога
Тверская область						
5	Весьегонский район, д. Противье, правый берег р. Молога	58°30' с.ш. 37°31' в.д.	2	18	<i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i>	Молога
6	г. Красный Холм, правый берег р. Молога	58°01' с.ш. 37°06' в.д.	1	18	<i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i>	Молога
7	Максатинский район, д. Мокшицы, правый берег р. Молога	57°54' с.ш. 35°50' в.д.	3	18	<i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i>	Молога
8	Кимрский район, д. Нов. Селищи, правый берег р. Волга	57°03' с.ш. 37°31' в.д.	3	18	<i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i>	Москва
Вологодская область						
9	Череповецкий район, д. Ягница, левый берег р. Молога (ГПБЗ Дарвинский)	58°44' с.ш. 37°31' в.д.	1	18	<i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i>	Москва
10	Череповецкий район, д. Борок, левый берег р. Молога (ГПБЗ Дарвинский)	58°32' с.ш. 37°32' в.д.	2	18	<i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i>	Москва
			1	19	<i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i>	
			1	20	<i>gm, hi, j, l, kr, no, pq</i>	
Владимирская область						
11	Собинский район, с. Ельтесуново (Морозово), правый берег р. Колокша	56°12' с.ш. 39°55' в.д.	1	18	<i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i>	Москва
Московская область						
12	Пос. Быково, р. Македонка	55°38' с.ш. 38°05' в.д.	2	18	<i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i>	Москва
13	Серпуховский район, ГПБЗ Приокско-Террасный, левый берег р. Ока	54°53' с.ш. 37°30' в.д.	1	18	<i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i>	Москва
Свердловская область						
14	ГПЗ Денежкин Камень, кордон Еловка	59°27' с.ш. 60°29' в.д.	2	18	<i>go, hn, ip, jl, km, qr</i>	Серов

Примечание. N – число карiotипированных особей, $2na$ – диплоидное число аутосом. Указаны только диагностические хромосомы ($g-r$).

Раса Пояконда (Ру). В карiotипах обоих самцов-сеголеток, отловленных на о-ве Великий (# 1) в районе пос. Приморский (Беломорская биологическая станция МГУ им. М. В. Ломоносова), диплоидное число аутосом ($2na$) варьировало за счет полиморфных расово-специфичных аутосом i/p ($2na = 21$) и g/r ($2na = 19$). Диагностическими хромосомами для расы *Пояконда* являются метацентрики ip и акроцентрики g и r в гомозиготном состоянии (Pavlova, 2010), и, следовательно, гетерозиготность одного из гомологов приводит к увеличению $2n$ по сравнению с типичным карiotипом расы у особи с i/p и уменьшению – в случае g/r .

Раса Молога (М). Карiotипическая принадлежность к расе *Молога* выявлена у 17 особей из трех локалитетов (## 2 – 4) Ярославской области и трех (## 5 – 7) Тверской области (см. таблицу, рис. 1). Комбинации хромосомных плеч в диагностических метацентриках полностью соответствует описанному ранее карiotипу – gm, hn, io, jl, kr, pq ($2na = 18$) (Orlov et al., 1996).

Раса *Москва* (Mo) обнаружена в шести из 13 обследованных локалитетов в Тверской (# 8), Вологодской (## 9 – 10), Владимирской (# 11) и Московской (## 12 – 13) областях (см. таблицу, рис. 1). Все изученные особи оказались гомозиготными по расово-специфическим метацентрикам *gm*, *hi*, *jl*, *kr*, *no*, *pq* ($2na = 18$). Однако исключение составила выборка из локалитета 10 (Вологодская область, д. Борок, Дарвинский заповедник), в которой помимо гомозиготных особей обнаружены два кариотипа с полиморфными хромосомами *jl/l*. При этом в одном случае в кариотипе содержался один метацентрик *jl* и два гомологичных акроцентрика *j* и *l* (*j*, *jl*, *l*; $2na = 19$), а у второй особи оба гомолога *jl* были представлены в виде отдельных акроцентриков: *j – j*, *l – l*; $2na = 20$ (рис. 2).

Расово-специфические диагностические метацентрики *go*, *hn*, *ip*, *jl*, *kt* и *qr*, выявленные у *S. araneus* из заповедника «Денежкин Камень» (# 14), позволяют отнести эту особь к расе *Серов* (Se). Кариотип ($2na = 18$) полностью соответствует описанному ранее в работе А. Полякова с соавторами (Polyakov et al., 1997).

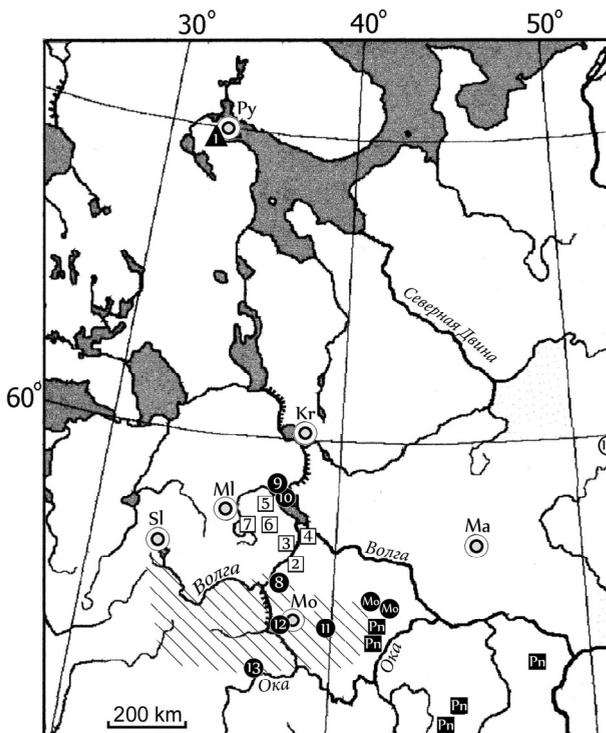


Рис. 1. Локализация хромосомных рас обыкновенной бурозубки *S. araneus* на территории Европейской России. Нумерация пунктов соответствует таблице, типовые локалитеты рас обозначены двойными кружками с сокращенным обозначением расы на латинском языке (Pu – *Пояконда*, Kr – *Кириллов*, Sl – *Селигер*, MI – *Молога*, Mo – *Москва*, Ma – *Мантурово*). Пронумерованные пустые квадраты соответствуют расе *Молога*, кружки с черной заливкой – расе *Москва*, треугольник с черной заливкой – расе *Пояконда* и пустой кружок – расе *Серов*. Залитые черным кружки и квадраты с буквенным обозначением расы – литературные данные по Orlov et al., 2007. Штриховкой обозначен ареал расы *Москва*

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты, полученные в наших текущих исследованиях, позволяют обратить внимание на ряд явлений, связанных с формированием и современным распространением парапатричных хромосомных рас у обыкновенной бурозубки *S. araneus*.

1. Наличие полиморфных кариотипов у расы *Пояконда* обнаружило хромосомную вариабельность в островных условиях. Заметим, что среди шести особей, ранее кариотипированных на материковой части, полиморфные кариотипы не были обнаружены (Pavlova, 2010). Метацентрик *gr* в гомозиготном состоянии известен у прибалтийских рас *Tallinn*, *Popielno*, *Goldap*, *Łęgucki Młyn* и *Guzowy Młyn* (см. Wójcik et al., 2003). Однако раса *Пояконда* отделена от них двумя другими хромосомными расами – *Санкт-Петербург*, у которой

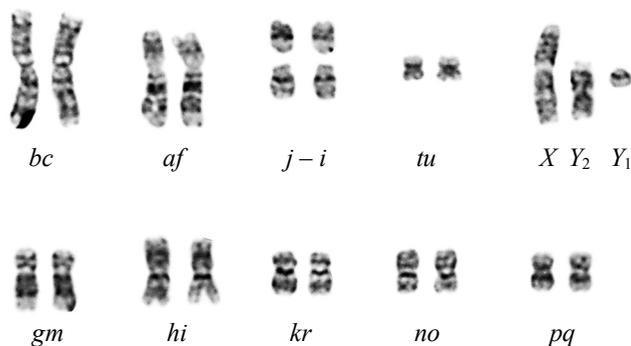


Рис. 2. G-окрашенный кариотип самца обыкновенной буро-зубки *S. araneus* из локалитета 10 с полиморфизмом по метацентрикам *jl*. Половые хромосомы представлены метацентриком *X* и двумя акроцентриками *Y₁* и *Y₂*

хромосома *g* представлена акроцентриком, а *r* входит в качестве хромосомного плеча в состав метацентрика *nr*; и *Помантси*, у которой хромосомы *g* и *r* либо входят в состав метацентриков *go* – *kr* на территории Финляндии (Halkka et al., 1987), либо, в Карелии, плечо *g* образует акро-

центрическую хромосому, а метацентрик *kr* может находиться в гетерозиготном состоянии *k/r* (Vulatova et al., 2000; Orlov et al., 2007). Плечи *i* и *p* у соседних с *Поякондой* рас образуют либо метацентрик *ip* (гетерозиготу *ip/r* в Карелии), либо входят в состав метацентриков *hi* и *pr* у восточного соседа, расы *Кириллов* (Орлов, Козловский, 2002). Если полиморфизм *ip* можно объяснить проникновением акроцентриков из соседней Карельской популяции расы *Ilomantsi*, то появление метацентрика *gr* может быть связано как с центрическим слиянием Робертсоновского типа (Rb) двух акроцентриков, так и с сохранением метацентрической хромосомы в островном рефугиуме. Подобного рода полиморфизм (метацентрик *go* вместо расово-специфичных акроцентриков *g* и *o*) был описан еще в одном случае – для расы *Селигер* из гибридной зоны Москва – Селигер близ Волговерховья (Павлова и др., 2007). Очевидно, что полученные результаты недостаточны для решения этих вопросов, вместе с тем углубленное изучение причин появления полиморфных кариотипов в островной популяции расы *Пояконда* может внести существенный вклад в понимание общих закономерностей формирования и дальнейшего расселения хромосомных рас *Sorex araneus*.

2. Выше отмечалось, что распределение хромосомных рас на территории Европейской России нельзя однозначно связывать с наличием средовых барьеров. Одна и та же раса на своем ареале пересекает значительные водные преграды, так, например, раса *Мантурово* переходит крупные реки Сев. Двину и Вычегду, раса *Кириллов* – Сев. Двину в нижнем течении и т.п., а места обнаружения межрасовых гибридов или установленные гибридные зоны часто располагаются в однотипной

среде и не связаны с каким-либо внешним препятствием (Shchipanov, Pavlova, 2013). Яркими примерами могут являться гибридная зона хромосомных рас с максимальными кариотипическими различиями – *Москва* и *Селигер* – в верховьях Волги (Vulatova et al., 2007) и тройная гибридная зона *Москва* – *Западная Двина* – *Селигер* на Валдае (Орлов и др., 2010). Даже в случае обнаружения межрасовых гибридов близ реки предполагаемую границу можно провести не вдоль, а поперек русла, как, например, в случае рас *Печора* и *Мантурово* (Щипанов и др., 2009). Сходным образом ведут себя изученные нами расы *Молога* и *Москва*. Можно было бы ожидать, что граница между этими расами будет обусловлена руслом р. Волга, однако оказалось, что раса *Молога* пересекает ее и населяет правый берег ниже Кимрского района Тверской области до д. Борок Вологодской области. Выше оба берега р. Волга заселены расой *Москва* (Vystrakova et al., 2003, 2007; Orlov et al., 2007). Таким образом, курс ожидаемой гибридной зоны, скорее всего, будет проходить поперек, а не вдоль Волги.

Неожиданно раса *Москва* была обнаружена в Дарвинском заповеднике и его ближайших окрестностях (см. рис. 1), при этом раса *Молога* была локализована буквально напротив заповедника (на правом берегу разлившейся р. Молога, расстояние между точками не более 5 км). Принадлежность обыкновенных бурозубок к расе *Москва* в этом месте является неожиданным потому, что на современном уровне изученности ареалов этих хромосомных рас данная популяция оказывается в окружении рас *Молога* с востока, юга и юго-востока, *Мантурово* – с запада и *Кириллов* – с севера и северо-востока. Связан ли ареал расы *Москва* в Дарвинском заповеднике с основным ареалом и как на самом деле распространены расы в этом районе пока неясно. Заметим, что раса *Пенза* (Pn), характеризующаяся идентичным с расой *Молога* кариотипом, была выделена в качестве самостоятельной расы на основании того, что она предположительно отрезана от расы *Молога* ареалом расы *Москва* (Orlov et al., 2007). Представление о возможности изоляции популяций какой-либо расы от ее основного ареала, и, соответственно, прерывание свободного потока генов между изолированными частями одной расы благодаря наличию другой, во многом могло бы объяснять многообразие рас на сравнительно однородной поверхности Европы, особенно с учетом того, что далеко не всегда крупные реки являются препятствиями для их распространения.

Вместе с тем полученные нами результаты показывают, что расу можно обнаружить в самом неожиданном месте, вопреки ожиданиям, следующим из современного состояния изученности распределения кариотипических вариантов. Обратим внимание, что на протяжении около 100 км между крайними точками обнаружения рас *Москва* и *Мантурово* и именно в том месте, где они должны разделять ареал расы *Молога*, кариологические исследования пока не проводили. В связи с этим открытым остается вопрос – сохраняется ли коридор между частями единой расы, названными В. Н. Орловым с соавторами (Orlov et al., 2007) *Молога* (Ml) и *Пенза* (Pn)? Также нельзя априори утверждать, что популяции расы *Москва* в Дарвинском заповеднике не связаны коридором с основным ареалом этой расы. Для окончательного решения данных вопросов необходимы дополнительные цитогенетические исследования.

3. Как отмечалось выше, ожидать присутствия определенной расы в некотором регионе можно лишь с большой осторожностью. Соответственно, относить данные по экологии и морфологии обыкновенных бурозубок, собранные в каком-либо регионе, к определенной расе также можно лишь с некоторой долей вероятности. Это побудило нас получить хромосомные характеристики вида на ряде стационаров, там, где материалы собираются серийно и где ведутся многолетние наблюдения. Одним из таких мест является заповедник «Денежкин Камень» в Свердловской области, который находится в центре ареала расы *Серов* и, как и ожидалось исходя из ареала, здесь была обнаружена именно эта раса. Ранее обитание расы *Серов* было также установлено для всех стационаров Печоро-Ильчского заповедника (Щипанов и др., 2009). Полученные результаты позволяют использовать накопленные в ходе мониторинга в этих заповедниках данные для общей характеристики особенностей биологии обыкновенной бурозубки расы *Серов*.

Авторы выражают искреннюю признательность А. А. Калинину, А. В. Купцову и Л. А. Хляп за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Орлов В. Н., Борисов Ю. М., Ирхин С. Ю., Ковалева А. А. Особенности зоны контакта трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) как показатель конкуренции популяций // Экология. 2010. № 6. С. 459 – 463.

Орлов В. Н., Козловский А. И. О роли ледниковых эпох в формировании хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) // Докл. РАН. 2002. Т. 386. С. 423 – 426.

Орлов В. Н., Козловский А. И., Балакирев А. Е., Борисов Ю. М. Хромосомные «системные мутации» в популяциях обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Insectivora) бассейна Верхней Волги // Докл. РАН. 2007. Т. 415, № 3. С. 418 – 421.

Павлова С. В., Булатова Н. Ш., Щипанов Н. А. Цитогенетический контроль гибридной зоны двух хромосомных рас *Sorex araneus* перед сезоном размножения // Генетика. 2007. Т. 43, № 12. С. 1619 – 1626.

Щипанов Н. А. К экологии малой белозубки *Crocidura suaveolens* // Зоол. журн. 1986. Т. 66. С. 1051 – 1060.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В., Щипанов А. Н. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 8. С. 975 – 989.

Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Демидова Т. Б., Гончарова О. Б., Нагорнев Ф. В. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. С. 362 – 371.

Bulatova N., Shchipanov N., Searle J. B. The Seliger – Moscow hybrid zone between chromosome races of common shrews – an initial description // Russ. J. Theriol. 2007. Vol. 6, № 1. P. 111 – 116.

Bulatova N., Searle J. B., Bystrakova N. V., Nadjafova R. S., Shchipanov N. A., Orlov V. N. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriologica. 2000. Vol. 45. P. 33 – 46.

РАЗНООБРАЗИЕ ХРОМОСОМНЫХ ВАРИАНТОВ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Bulatova N., Searle J. B., Nadjafova R. S., Pavlova S. V., Bystrakova N. V. Field protocols for the genomic era // *Comparative Cytogenetics*. 2009. Vol. 3, № 1. P. 57 – 62.

Bulatova N., Jones R. M., White T. A., Shchipanov N. A., Pavlova S. V., Searle J. B. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha) : hybrid zone in European Russia // *J. of Evolutionary Biology*. 2011. Vol. 24, № 3. P. 573 – 586.

Bystrakova N. V., Bulatova N., Kovalskaya Y., Shchipanov N. A., Kalinin A. A., Nadjafova R. S., Searle J. B. Geographical limits of chromosomal races of common shrew *Sorex araneus* L in the Middle Volga (East European Russia) // *Mammalia*. 2003. Vol. 67. P. 187 – 191.

Bystrakova N. V., Shchipanov N. A., Bulatova N. Sh., Sheftel B. I., Najafova R. S., Pavlova S. V., Demidova T. B., Bobretsov A. V., Aleksandrov D. Yu., Kalinin A. A., Kouptsov A. V., Volkova A. T., Oleinichenko V. Yu., Searle J. B. New data on the geographic distribution of chromosome races of *Sorex araneus* (Soricidae, Eulipotyphla) in European Russia // *Russ. J. Theriol.* 2007. Vol. 6, № 1. P. 105 – 109.

Ford C. E., Hamerton J. L. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // *Stain Technology*. 1956. Vol. 31. P. 247 – 251.

Halkka L., Soderlund V., Skaren U., Heikkila J. Chromosomal polymorphism and racial evolution of *Sorex araneus* L. in Finland // *Hereditas*. 1987. Vol. 106. P. 257 – 275.

Král B., Radjabli S. Banding patterns and Robertsonian fusion in the western Siberian population of *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // *Zoologické Listy*. 1974. Vol. 23. P. 217 – 227.

Orlov V., Bulatova N., Kozlovsky A., Nadjafova R., Searle J. B. Karyotypic variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in European Russia : preliminary results // *Hereditas*. 1996. Vol. 125. P. 117 – 121.

Orlov V. N., Kozlovsky A. I., Okulova N. M., Balakirev A. E. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // *Rus. J. Theriol.* 2007. Vol. 6, № 1. P. 97 – 104.

Pavlova S. V. A distinct chromosome race of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) within the Arctic Circle in European Russia // *Comparative Cytogenetics*. 2010. Vol. 4, № 1. P. 73 – 78.

Pavlova S. V., Shchipanov N. A. A hybrid zone between the Kirillov and Petchora chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in north-eastern European Russia. Preliminary description // *Acta Theriologica*. 2014. Vol. 59, № 3. P. 415 – 426.

Polyakov A., Borodin P., Lukáčová L., Searle J. B., Zima J. The hypothetical Old-Northern chromosome race of *Sorex araneus* found in the Ural Mts. // *Ann. Zool. Fennici*. 1997. Vol. 34. P. 139 – 142.

Searle J. B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. T. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*. 1991. Vol. 19. P. 13 – 22.

Searle J. B., Hausser J., Zima J., Fredga K., Wójcik J. M., Volobuev V. T., Bulatova N. S., Nadjafova R. The ISACC heritage // *Russ. J. Theriol.* 2007. Vol. 6. P. 123 – 167.

Shchipanov N. A., Kalinin A. A., Demidova T. B., Oleinichenko V. Yu., Aleksandrov D. Yu., Kouptsov A. V. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // *Advances in the Biology of Shrews II*. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. N. Y., 2005. P. 201 – 216.

Shchipanov N. A., Pavlova S. V. Contact zones and ranges of chromosomal races of the common shrew, *Sorex araneus*, in north-eastern European Russia // *Folia Zoologica*. 2013. Vol. 62, № 1. P. 24 – 35.

Wójcik J. M., Borodin P. M., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Mishta A., Orlov V. N., Searle J. B., Volobouev V. T., Zima J. The list of chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // *Mammalia*. 2003. Vol. 68. P. 169 – 179.

УДК [597.552.51:591.5](262.5)

**ВЫБОР ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У МОЛОДИ
ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ – *SALMO TRUTTA LABRAX*
(SALMONIDAE, PISCES)
ПРИ РАЗНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ОБИТАНИЯ
У ДНА И В ТОЛЩЕ ВОДЫ**

В. Ю. Пономарева

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: ponomareva_ipee@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Выбор жизненной стратегии у молоди черноморской кумжи – *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Pisces) при разной продолжительности обитания у дна и в толще воды. – Пономарева В. Ю. – Заводская молодь черноморской кумжи в возрасте 5.5 мес. разделена на две пространственные группировки – донную и пелагическую. Экспериментально исследовано влияние обитания без доступа ко дну на выбор жизненной стратегии у территориальной молоди черноморской кумжи. Показано, что обитание в течение 3.5 месяцев в толще воды увеличивает вероятность выбора анадромной жизненной стратегии, а 1.0 месяца для этого недостаточно. Различия в вероятности выбора жизненной стратегии между группировками закладываются в период от 1.0 до 3.5 месяцев обитания без доступа ко дну.

Ключевые слова: черноморская кумжа, реореакция, сеголетки, дифференциация, группировки.

Choice of life history strategy by juvenile Black Sea Salmon *Salmo trutta labrax* (Salmonidae, Pisces) at several durations of dwelling at the bottom and in the water bulk. – Ponomareva V. Yu. – The hatchery-reared juvenile of the Black Sea brown trout (*Salmo trutta labrax*) at an age of 5.5 months was separated into two spatial groups, the demersal and pelagic ones. The influence of dwelling without access to the bottom on the choice of life strategy by territorial juvenile of the Black Sea Salmon was experimentally explored. It is shown that dwelling during 3.5 months in the water bulk increases the probability of the choice of the anadromous life strategy, while one month is not enough for this purpose. Differences in the probability of the choice of life strategy between the groups are formed during the period from 1.0 to 3.5 months of dwelling without access to the bottom.

Key words: the Black Sea salmon, rheoreaction, underyearlings, differentiation, groups.

ВВЕДЕНИЕ

В популяциях черноморской кумжи, как и у других лососевых, встречаются две формы с разными жизненными стратегиями – мигрантной (кумжевая форма) и резидентной (форелевая форма) (Барач, 1952, 1960; Панов, 1958). Это наблюдается как в естественной среде, так и в условиях заводского разведения. Дифференциация на эти формы, как физиолого-биохимическая, так и поведенческая, возникает до появления первых визуальных признаков смолтификации (Нечаев и др., 2007; Павлов и др., 2007, 2008, 2010; Thorpe, 1986). Однако до сих пор остаётся неясным

ВЫБОР ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У МОЛОДИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ

вопрос, когда в онтогенезе начинается процесс дифференциации и как он протекает. В естественных условиях молодь в возрасте 0+ ведет территориальный образ жизни – обитает у дна реки в пределах определенного участка. Для пестряток, ведущих территориальный образ жизни, причиной начала процесса разделения на мигрантов и резидентов (смолтификация) является недостаток ресурсов – пищи и свободной (не занятой другими особями) территории (Павлов и др., 2008; Pavlov et al., 2009). При заводском разведении с высокими плотностями посадки молодь в процессе конкуренции за территорию дна разделяется на две пространственные группировки – донную (основное место обитания на дне) и пелагическую (основное местообитание в толще воды) (Павлов и др., 2010).

Цель работы – оценить время обитания рыб в условиях разного доступа ко дну, необходимое для начала изменения вероятности выбора жизненной стратегии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на ФГУП «Племенной форелеводческий завод “Адлер”». После вылупления (в конце марта – начале апреля) личинок и мальков черноморской кумжи до октября содержали при плотности посадки 5.2 – 9.1 тыс. экз./м² или 10.4 – 18.2 тысяч экземпляров в одном кубическом метре воды. Для водоснабжения использовалась артезианская вода. Средняя скорость течения в бассейнах была около 0.5 см/с. Использованная в экспериментах молодь не подвергалась селекции, является потомством диких особей в третьем поколении. Опыты были проведены на молоди двух возрастных групп – 3.0 и 5.5 месяцев, что соответствует 1.0 и 3.5 месяцам разделения молоди на донную и пелагическую группировки.

Вероятность выбора жизненной стратегии оценивали по наиболее выраженному направлению миграции у рыб, экспериментально переведенных в миграционное состояние. В качестве его показателя использовали тип реореакции, отражающий предпочитаемое направление движения рыб относительно направления течения. Определяли показатель в установке «рыбоход», представлявшей собой лоток, разделённый поперечными перегородками на однотипные отсеки. Гидравлические условия в установке «рыбоход» моделируют условия обитания молоди в реке – наличие руслового течения (в проходах между отсеками и в их центрах) и заливов (в углах отсеков). Перед экспериментом в «рыбоходе» устанавливали скорость течения в проходах – 0.5 – 0.9 от критической скорости течения для исследуемых рыб. Каждую группу, состоящую из 10 – 20 особей, помещали в стартовый отсек, закрытый с обеих сторон решетками, расположенный в центре установки, чтобы у рыб были равные возможности двигаться вверх и вниз по течению. В конце опыта фиксировали число особей в каждом отсеке «рыбохода». Особей, поднывавшихся в верхние против течения отсеки, считали показавшими положительный тип реореакции (ПТР); оставшихся в стартовом отсеке рыб – статический или нейтральный тип реореакции (СТР); а особей, сместившихся в нижние по течению отсеки, – отрицательный тип реореакции (ОТР) (Павлов и др., 2010 б; Pavlov et al., 2010).

Для перевода рыб в миграционное состояние использовали голодание в течение 10 суток. У каждой группировки определяли тип реореакции на особях, взятых

непосредственно из бассейна, т. е. в обычном для их возраста состоянии накормленности (сытых), а также на 2-е, 5-е и 10-и сутки голодания. В процессе голодания молодь содержалась в садках, отдельно придонные и пелагические рыбы.

Всего было проведено 127 опытов с использованием 335 особей.

Статистическую оценку различий в распределении рыб по секциям экспериментальной установки проводили с помощью критерия χ^2 . Использовали программу Statistica 6.0 и пакет анализа данных программы Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Через 1.0 месяц обитания в условиях, различающихся доступом ко дну, у молоди как из пелагической, так и из донной группировок миграционное поведение было сходным (рис. 1, а, б). В сытом состоянии все подопытные рыбы в основном проявляют статический тип реореакции – 70 – 90% рыб остались в стартовом отсеке.

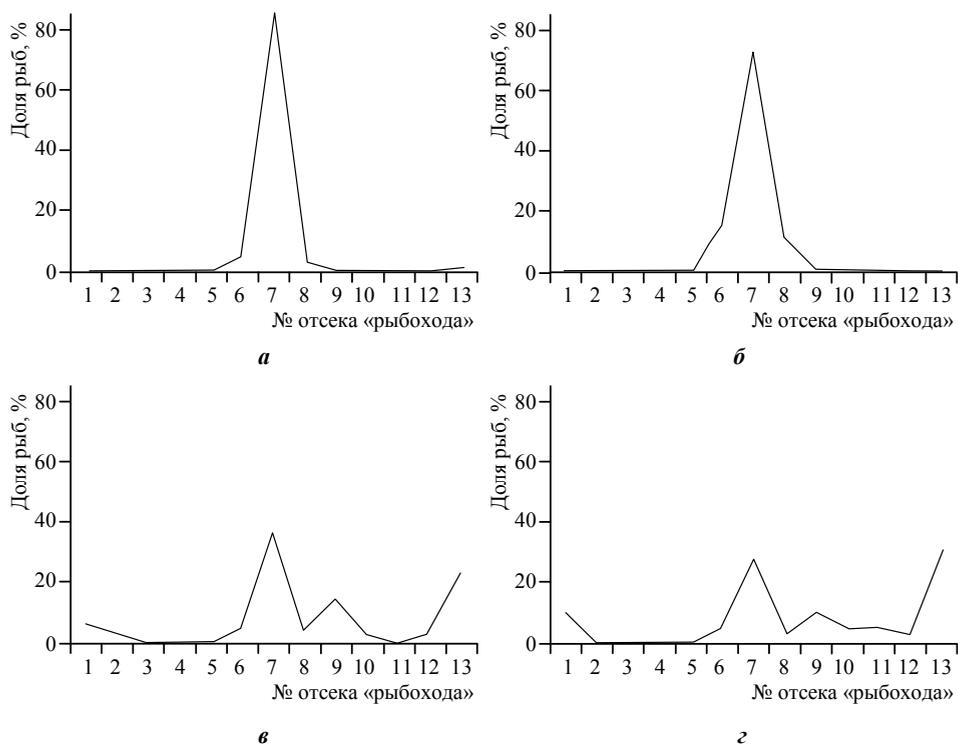


Рис. 1. Распределение молоди черноморской кумжи (*Salmo trutta labrax*), обитающей в условиях пространственного разделения в течение 1.0 месяца, по отсекам установки «рыбоход» в зависимости от продолжительности голодания: а, в – придонная группировка; б, з – пелагическая группировка; а, б – сытые рыбы; в, з – 10 сут. голодания

ВЫБОР ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У МОЛОДИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ

При переходе в миграционное состояние (больше двух суток голодания) в обеих группировках возрастает число особей, проявляющих динамические типы реореакции, т. е. снижается число рыб в стартовом отсеке установки. Эти изменения происходят одновременно и сходным образом у особей из донной и пелагической группировок, различий не отмечено в течение всех 10 суток голодания (критерий χ^2 , $p > 0.05$). При этом как у донных, так и у пелагических особей отмечено поведение, характерное для будущих резидентов (рис. 1, в, г). У обеих группировок часть рыб (27 – 35%) осталась в стартовом отсеке. Это может говорить о том, что не у всех рыб в этом возрасте проявляется программа миграционного поведения при кратковременном частичном ухудшении условий обитания. В условиях реки такие особи будут пережидать неблагоприятные условия в укрытиях, не переходя к поиску корма ни вниз по течению реки, ни вверх против него.

Через 3.5 месяца пространственного разделения у особей из донной и пелагической группировки возникают различия в их реореакции. Среди молоди черноморской кумжи, ведущей территориальный придонный образ жизни, преобладают особи со статическим типом реореакции (рис. 2, а). У рыб, привыкших плавать

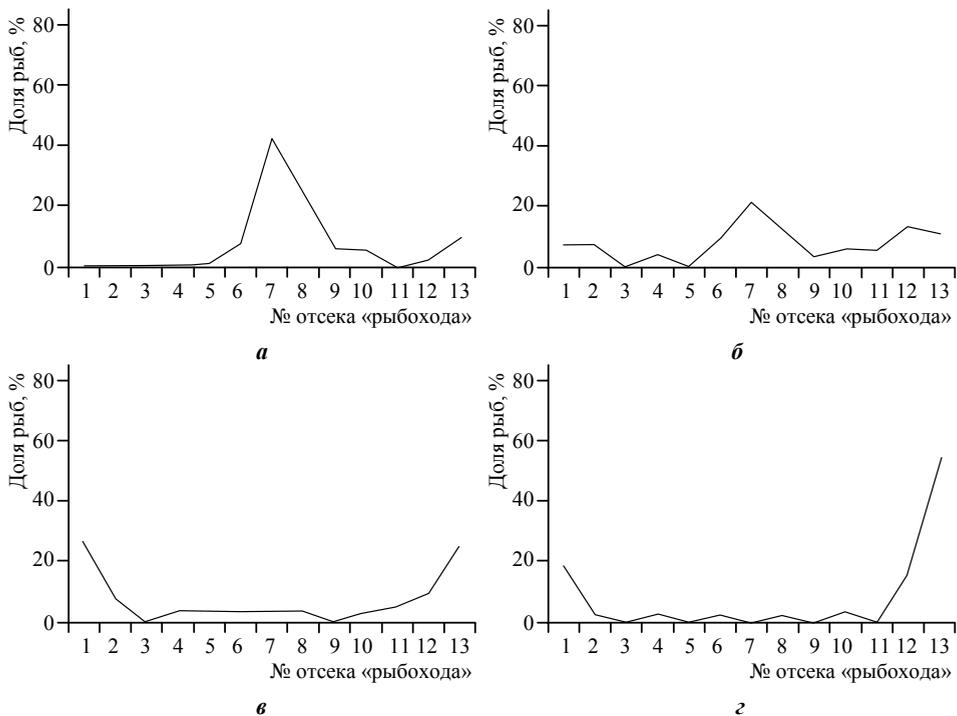


Рис. 2. Распределение молоди черноморской кумжи – *Salmo trutta labrax*, обитающей в условиях пространственного разделения в течение 3.5 месяцев, по отсекам установки «рыбоход» в зависимости от продолжительности голодания: а, в – придонная группировка; б, г – пелагическая группировка; а, б – сытые рыбы; в, г – 10 сут. голодания (по: Павлов и др., 2010)

в пелагиали, явно преобладают особи с динамическими типами реореакции (рис. 2, б). Указанные различия реореакции могут быть связаны как с образом жизни молоди кумжи до экспериментов (в толще воды или у дна), так и с будущим разделением на мигрантов и резидентов.

В миграционном состоянии у молоди из донной и пелагической группировок обнаружена разная вероятность проявления стратегий мигрантов и резидентов (Павлов и др., 2010). Особи из придонной группировки в большей степени проявляют поведение, характерное для будущих резидентов (движение как по, так и против течения) (рис. 2, в). Такое поведение в естественной среде приведёт к тому, что как минимум половина рыб донной группировки останется в реке. А особи пелагической группировки в большей степени проявляют поведение, характерное для будущих мигрантов (движение вниз по течению) (рис. 2, г), что существенно увеличивает вероятность их миграции в море.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обитание в течение 3.5 месяцев в толще увеличивает вероятность выбора анадромной жизненной стратегии, 1.0 месяца для этого недостаточно. Различия в вероятности выбора жизненной стратегии между группировками закладываются в период от 1.0 до 3.5 месяцев обитания без доступа ко дну.

Автор выражает глубокую благодарность академику РАН Д. С. Павлову и В. В. Костину за руководство в проведении исследования и сотрудникам форелеводческого завода «Адлер» В. А. Янковской, Я. В. Кондратенко и Е. А. Моисеевой за предоставленную возможность работы на территории завода.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Живая природа», Федерального агентства по науке и инновациям (госконтракт № 16.740.11.0617), Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» (проект № НШ 2666.2014.4) и Российского научного фонда (проект № 14-14-01171).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барач Г. П. Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи) // Зоол. журн. 1952. Т. 31, вып. 6. С. 906 – 915.

Барач Г. П. Динамика ската лососевой молоди и единый фонд воспроизводства лосося-форелевых стад Черноморского бассейна // Тр. науч.-исслед. рыбхоз. станции Грузии. 1960. Т. 5. С. 54 – 64.

Нечаев И. В., Павлов Д. С., Никандров В. Я. Развитие этолого-физиологической дифференциации между пестрятками и серебрянками атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47, № 6. С. 799 – 818.

Павлов Д. С., Немова Н. Н., Кириллов П. И., Кириллова Е. А., Нефедова З. А., Васильева О. Б. Липидный статус и характер питания молоди лососевых (Salmonidae) в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47, № 3. С. 241 – 245.

Павлов Д. С., Нечаев И. В., Костин В. В., Шиндавина Н. И. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48, № 5. С. 634 – 638.

ВЫБОР ЖИЗНЕННОЙ СТРАТЕГИИ У МОЛОДИ ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ

Павлов Д. С., Костин В. В., Пономарева В. Ю. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* : реореакция в год, предшествующий смолтификации // *Вопр. ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 2. С. 1 – 11.

Панов Д. А. О единстве стад черноморского лосося и ручьевой форели // *Науч. докл. высш. шк. Биол. науки*. 1958. № 1. С. 46 – 48.

Pavlov D. S., Kostin V. V., Nechaev I. V., Shindavina N. I., Nikandrov V. Y. Etho-biochemical mechanisms of early differentiation in juveniles of the Atlantic Salmon *Salmo salar* // *J. of Ichthyology*. 2009. Vol. 49, № 11. P. 1081 – 1090.

Thorpe J. E. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar* : freshwater period influences and conflicts with smolting // *Salmonid age at maturity* / ed. D. Meerburg / *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Calgary*, 1986. № 89. P. 7 – 14.

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ,
AETHIA CRISTATELLA (ALCIDAE, CHARADRIIFORMES)**

О. С. Пшеничникова¹, П. А. Сорокин¹, А. В. Клёнова²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

² *Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова
Россия, 119991, Москва, Воробьевы горы, 1, стр. 12
E-mail: pshenichnikovaolesya@gmail.com*

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Популяционная изменчивость большой конюги, *Aethia cristatella* (Alcidae, Charadriiformes). – Пшеничникова О. С., Сорокин П. А., Клёнова А. В. – Большая конюга (*Aethia cristatella* Pallas, 1769) – это небольшая морская планктоноядная птица из семейства чистиковых, гнездящаяся на удаленных островах и побережьях северной Пацифики. Целью настоящей работы стало изучение популяционной структуры большой конюги с помощью анализа морфометрической изменчивости и полиморфизма двух типов генетических маркеров на основе материала, собранного в пяти точках Берингова моря и в трех точках Охотского моря. Был проведен генетический анализ фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК (длиной 408 п.н.) и четырех микросателлитных локусов ядерной ДНК и морфометрический анализ по сравнению веса тела, длины крыла, длины и высоты клюва, длины хохла и аурикулярной косицы. Было показано, что различия между популяциями большой конюги как по морфометрическим, так и по генетическим параметрам выражены очень слабо. По-видимому, изоляции между колониями данного вида не существует.

Ключевые слова: морские птицы, чистиковые, большая конюга, популяционная дифференциация, популяционно-генетическая структура, микросателлиты, митохондриальная ДНК, морфометрическая изменчивость.

Population variability of the crested auklet, *Aethia cristatella* (Alcidae, Charadriiformes). – Pshenichnikova O. S., Sorokin P. A., and Klenova A. V. – The crested auklet (*Aethia cristatella* Pallas, 1769) is a small planktivorous seabird breeding at remote islands and along the coastline of the North Pacific. The aim of this study was to determine the population structure of crested auklets by using analysis of its morphometric and genetic variability (two types of genetic markers). Samples collected at five sites of the Bering Sea and at three sites of the Sea of Okhotsk were analyzed. Genetic analysis of a mitochondrial control region fragment (408 b.p.) and four microsatellite loci was performed. The weight, wing length, bill length and depth, crest length, and auricular plume length were used as morphometric variables. Only slight differences between different populations were found out, by either genetic or morphometric variables. Obviously there is no isolation between the colonies of crested auklets. As for adult auklets high level of nest fidelity well documented, we suppose that gene flow could be realized by movements of young birds.

Key words: seabirds, auks, crested auklet, population structure, microsatellite, mitochondrial DNA, morphometric differentiation, level of dispersion.

ВВЕДЕНИЕ

Большая конюга – *Aethia cristatella* Pallas, 1769 (Alcidae, Aethini) – это небольшая, планктоноядная морская птица из семейства чистиковых. Ее распространение, так же как и многих других представителей семейства, ограничено Охотским

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

и Беринговым морями, а также заливом Аляска. В период размножения большая конюга формирует огромные колонии численностью до 1 миллиона особей на островах и побережьях северной Пацифики, а зиму проводит в двух основных зимовочных скоплениях, формирующихся в районе островов Курильской и Алеутской гряды (Jones, 1993 *a*; Gaston, Jones, 1998). Конюги – моногамные птицы, оба родителя принимают участие в инкубации единственного яйца и выкармливании птенца (Jones, 1993 *a*; Gaston, Jones, 1998). Большой конюге свойствен очень высокий уровень гнездового консерватизма – из года в год пары стремятся гнездиться на одних и тех же гнездовых участках (Зубакин, 1990; Jones et al., 2004). По результатам мечения птиц было установлено, что очень малый процент конюгов встречается вне участка мечения, что подчеркивает их высокую привязанность к месту и низкий уровень постоянной эмиграции (Зубакин, Зубакина, 1993; Jones et al., 2004).

В связи с тем, что большая конюга после окончания периода размножения покидает колонии и уходит в открытое море, где возможности исследователей крайне ограничены, она является одним из представителей морских птиц, о биологии которых вне периода размножения известно очень мало. На настоящий момент не ясно, каким образом происходит расселение молодых птиц по колониям, характерна ли для данного вида натальная филопатрия, происходит ли перемешивание птиц из различных колоний на зимовках (Gaston, Jones, 1998). Изучение популяционной структуры может помочь пролить свет на эти особенности биологии. Большая конюга считается монотипическим видом, хотя популяционная изменчивость вида до сих пор была практически не исследована (Jones, 1993 *a*; Gaston, Jones, 1998). На настоящий момент не было проведено никаких исследований генетической структуры данного вида. Размерные характеристики взрослых птиц были хорошо исследованы лишь для трех колоний Берингова моря (остров Булдырь, остров Св. Лаврентия и мыс Уляхпэн Чукотского полуострова) (Конюхов, 1993; Jones, 1993 *b*; Gaston, Jones, 1998) и для одной колонии Охотского моря (остров Талан) (Клёнова и др., 2012). Однако аккуратного сравнения фенотипических признаков взрослых особей большой конюги, происходящих с разных колоний, до сих пор выполнено не было.

Поэтому целью настоящей работы стало изучение популяционной структуры большой конюги с помощью анализа морфометрической изменчивости и полиморфизма двух типов генетических маркеров: фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК и четырех микросателлитных локусов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в период с 1988 по 2012 г. в ходе научных экспедиций на о-ве Талан (59.20° с.ш., 149.30° в.д.), о-ве Иона (56.24° с.ш., 143.22° в.д.), в районе Курильских островов (47.25° с.ш., 154.28° в.д.), на о-ве Медный (54.40° с.ш., 167.50° в.д.), в северо-восточной акватории Камчатки (далее Камчатка) (57.42° с.ш., 169.32° в.д.), на о-ве Булдырь (52.21° с.ш., 175.55° в.д.), о-ве Святого Лаврентия (63.30° с.ш., 170.30° з.д.) и на мысе Уляхпэн Чукотского п-ва, (64.23° с.ш., 173.54° з.д.) (рис. 1, табл. 1).

В районе Курильской гряды и в северо-восточной акватории Камчатки сбор материала производили в море от птиц, погибших в рыболовных сетях (см. рис. 1, табл. 1) (Артюхин и др., 2010). Места и время сбора материала, коллекторы и размеры выборок приведены в табл. 1.

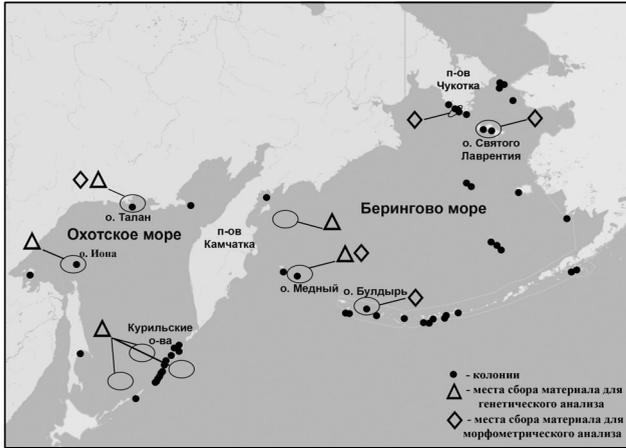


Рис. 1. Основные колонии большой конюги и места сбора материала для работы (картографические данные Яндекс©2014)

хищников (острова Медный и Иона) или в рыболовных сетях (в районе Курильских островов и в северо-восточных водах Камчатки) ($N = 49$). Практически все образцы для генетического анализа (за исключением образцов, собранных в северо-восточной акватории Камчатки) были собраны от размножающихся особей, так как они имели васкуляризированное наследное пятно или несли корм в подклюзничном мешке. Для генетического анализа мы использовали ДНК, полученную от 15 до 107 особей с каждого из пяти мест сбора материала, всего – 185 образцов (см. табл. 1).

Таблица 1

Описание мест сбора материала и объем выборок для всех типов анализа

Точка сбора	Год сбора	Коллектор	Генетический анализ (перья/ткани)	Анализ мтДНК	Анализ микро-сателлитов	Число промеренных птиц
Остров Талан	2008–2011	Клёнова А.В., Зубакин В.А., Зубакина Е.В.	101/6	73	20	73
Остров Иона	2009	Харитонов С.П.	21/1	7	22	–
Остров Медный	2011–2012	Клёнова А.В., Шиенок А.Н.	14/1	9	14	9
Остров Буддырь	2003	Зубакин В.А.	–	–	–	18
Остров Св. Лаврентия	2001–2004	Зубакин В.А.	–	–	–	25
Камчатка	1997–1998	Артюхин Ю.Б.	0/17	16	17	–
Курильские острова	1997	Артюхин Ю.Б.	0/24	23	24	–
Мыс Уляхпен	1988–1991	Конюхов Н.Б.	–	–	–	100

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

Выделение ДНК проводилось с использованием набора Diatom DNA Prep 100 («Изоген», Москва) согласно протоколу изготовителя. Амплификацию фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК длиной в 408 п.н. проводили с праймерами CGL-001 и CGH-549, разработанными для чистиков (*Cepphus spp.*) (Kidd, Friesen, 1998), в амплификаторе BioRad Tetrad 2 (Biorad, США). Полимеразная цепная реакция (ПЦР) состояла из следующих этапов: 1) начальная денатурация при 94°C в течение 180 с; 2) денатурация при 94°C в течение 15 с; 3) отжиг праймеров при 58°C в течение 20 с; 4) синтез при 72°C в течение 45 с (40 циклов из этапов 2 – 4); 5) конечный синтез при 72°C в течение 10 мин. Контроль качества продуктов ПЦР проводили электрофорезом в 1.5% агарозном геле. ПЦР продукты очищали пересаживанием в спирте. Секвенирование производили на автоматическом секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems, США) с набором BigDye Terminator kit 3.1 (Applied Biosystems, США).

Амплификацию четырех микросателлитных локусов ядерной ДНК проводили с праймерами Ару03, Ару06, Ару07, Ару10, разработанными для малой конюги (*Aethia pygmaea*) согласно протоколу (Dawson et al., 2005). Прямые праймеры были помечены флуоресцентной краской (Ару03fam, Ару06fam, Ару07tamra, Ару10tamra). Праймеры Ару03, Ару07 и Ару10 амплифицировали в мультиплексе. Длины микросателлитов определяли на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3130 с использованием стандарта длины Liz 500 с помощью программы GeneMapper v. 4.0 (Applied Biosystems, США).

Выравнивание и редактирование последовательностей фрагмента контрольного региона мтДНК проводили вручную в программе BioEdit 7.05 (Hall, 1999). Для каждой исследованной географической группировки в пакете программы Arlequin 3.5.1.2. (Excoffier, Lischer, 2010) рассчитывали гаплотипическое (H) (Nei, 1987) и нуклеотидное (π) (Tajima, 1993) разнообразия для того, чтобы оценить уровень внутривидовой генетической изменчивости. Для оценки степени генетической дифференциации между популяциями (F_{ST}), использовали молекулярный дисперсионный анализ (analysis of molecular variance, AMOVA) с эволюционной моделью Тамура – Неи (Tamura – Nei model, TrN+G+I, I=0,7, G=0,7). Эта модель была выявлена как наиболее подходящая для наших данных по информационному критерию Акаике после анализа в программе Modeltest (Posada, Crandall, 1998). Реконструкцию филогенетических связей производили с помощью программы Network 4.6.1.1 (Bandelt et al., 1999).

Оценку полиморфизма исследуемых микросателлитных локусов проводили подсчетом числа аллелей для каждого локуса, ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, степени информативности полиморфизма (polymorphism information content, PIC) и проверку на соответствие данных равновесию Харди – Вайнберга в программе CERVUS 3.0.3 (Kalinowski et al., 2007). Индекс генетической дифференциации (R_{ST}) и его уровень значимости (P) между парами популяций рассчитывали с помощью молекулярного дисперсионного анализа в пакете программы Arlequin 3.5.1.2. Степень генетической дифференциации оценивали также с помощью Байесовского анализа кластеризации популяции (Bayesian population clustering analysis) в программе STRUCTURE 2.3.4. (Pritchard et al., 2000) с использованием

модели Admixture, которая предполагает перемешивание особей из разных популяций и модель коррелирующих частот аллелей (число записей за 1 цикл 100000, число циклов 1000000). Также мы использовали модель LOCPRIOR, которая позволяет работать с небольшим количеством локусов и выявляет слабые генетические различия между группировками.

Для получения данных для морфометрического анализа птиц отлавливали петлями на камнях на участках поверхности колонии или сетями, закрывающими отверстия гнездовых камер. Все отловленные птицы были окольцованы пронумерованными стальными кольцами и/или уникальной комбинацией трехцветных пластиковых колец. От конюг с островов Талан и Медный помимо промеров также брали перья для генетического анализа. Сразу после поимки птиц взвешивали (с точностью до 1 г), а также промеряли длину расправленного крыла, длину (от кончика клюва до края оперения в основании клюва) клюва и его высоту (от проксимальной части надклювья до угла подклювья), длину хохла (длина самого длинного пера хохла) и длину аурикулярной косицы. Все линейные промеры были выполнены с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Для анализа использовали только измерения от размножающихся птиц. На о-ве Св. Лаврентия параметры орнаментации не измеряли. Всего в анализе использовали измерения от 9 – 100 особи с каждого из пяти островов, всего от 225 птиц (см. табл. 1).

Анализ морфометрической изменчивости проводили в статистическом пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA). Все проведенные тесты были двусторонними, все средние величины приведены как среднее \pm SD, а различия считались статистически значимыми в случае, когда уровень значимости были меньше 0.05 ($P < 0.05$). Поскольку распределение значений всех измерений для каждой колонии не отличалось от нормального ($P > 0.05$, критерий Колмогорова – Смирнова (Kolmogorov – Smirnov test)), мы могли проводить параметрические тесты. Для сравнения изменчивости шести морфометрических параметров между колониями мы использовали однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA). Для того чтобы оценить степень статистической значимости анализа при множественных сравнениях, мы применяли последовательную поправку Бонферрони (Rice, 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате работы было получено 128 последовательностей фрагмента контрольного региона митохондриальной ДНК длиной в 408 п.н., из них 73 – с о-ва Талан, 7 – с о-ва Иона, 9 – с о-ва Медный, 16 – из северо-восточной акватории Камчатки, 23 – из района Курильских островов (NCBI № KJ409697-KJ409771 и KJ858524-KJ858576). Значения, характеризующие генетический полиморфизм фрагмента контрольного региона мтДНК каждой популяции: число гаплотипов, а также величины гаплотипического (H) и нуклеотидного (π) разнообразия, представлены в табл. 2. Статистически значимые различия гаплотипов были отмечены только для птиц с островов Медный и Талан ($F_{ST} = 0.09$, $P < 0.05$), однако на выявление данных различий мог оказать влияние маленький размер выборки с о-ва Медный ($N = 9$). При анализе результатов построения медианной сети (рис. 2)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

также видно отсутствие каких-либо группировок, что свидетельствует о слабой генетической дифференциации по мтДНК.

Таблица 2

Характеристика генетического полиморфизма контрольного региона мтДНК различных точек ареала большой конюги

Параметры	О-в Талан	П-в Камчатка	Курильские острова	О-в Медный	О-в Иона
Число образцов	73	16	23	9	7
Число гаплотипов	71	16	23	9	6
π	0.014±0.008	0.013±0.008	0.013±0.008	0.012±0.008	0.019±0.012
H	1.000±0.002	1.000±0.022	1.000±0.013	1.000±0.052	0.952±0.096

Также были получены данные по полиморфизму 4 локусов микросателлитов для 183 образцов. Все четыре локуса были полиморфны, число аллелей составляло 11 – 18 для разных локусов. Значения PIC, характеризующие уровень информативности полиморфизма, составили 0.744 – 0.898, что свидетельствует об их высокой информативности для популяционных исследований. Все они незначительно отклонялись от состояния равновесия Харди – Вайнберга. Индекс генетической дифференциации R_{ST} показал отсутствие статистически значимых различий между популяциями ($P > 0.05$ для всех значений R_{ST}). В программе STRUCTURE для предполагаемого числа генетических кластеров $K = 1 - 10$ рассчитывалось значение лог-правдоподобия $\ln Pr(X|K)$. Минимальное значение этого параметра отмечалось при $K = 1$, что соответствует отсутствию генетической структуры. Использование модели LOCPRIOR к изменению результатов не привело.

Таким образом, нами не было обнаружено статистически значимых различий между колониями большой конюги ни по изученному фрагменту контрольного региона мтДНК, ни по микросателлитам. Сходные результаты по митохондриальной и ядерной ДНК позволяют

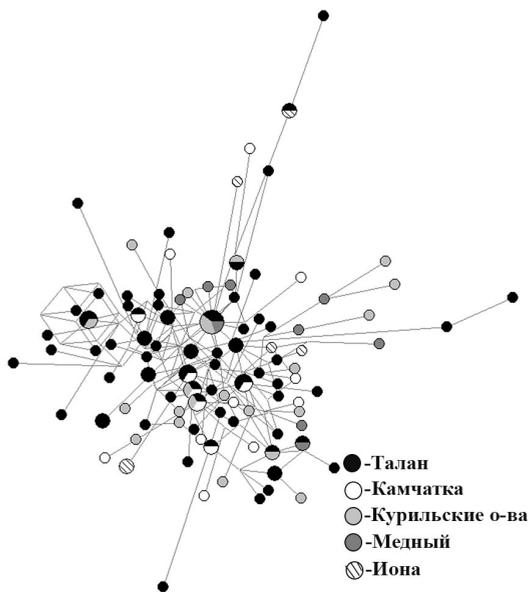


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов мтДНК большой конюги. Длина ветвей пропорциональна числу мутаций, разделяющих гаплотипы, диаметр кругов – количеству особей, у которых был отмечен данный гаплотип. Заливка круга показывает географическое происхождение гаплотипа

предположить, что такой изоляции не существует в настоящее время и не существовало ранее.

Известно, что для взрослых особей большой конюги характерен высокий уровень гнездового консерватизма (Зубакин, 1990; Jones et al., 2004; Klenova et al., 2012). В связи с этим мы можем предположить, что обмен генами между колониями осуществляется главным образом за счет перемещения молодых птиц. Среди других морских птиц встречаются примеры как наличия, так и отсутствия популяционной дифференциации. Так, например, у старика (*Synthliboramphus antiquus*), тихоокеанской тонкоклювой кайры (*Uria aalge*), белоголового (*Thalassarche cauta*) и сероголового альбатроса (*T. chrysostoma*) не было обнаружено различающихся популяций (Moum et al., 1991; Burg, Croxall, 2001; Pearce et al., 2002; Abbott, Double, 2003). И, напротив, для алеутского пыжика (*Ptychoramphus aleuticus*), тупиканосорога (*Cerorhinca monocerata*), белошапочного (*T. steadi*) и чернобрового альбатроса (*T. melanophris*) были отмечены генетически различные популяции (Burg, Croxall, 2001; Abbott, Double, 2003; Wojczulanis-Jakubas et al., 2010; Wallace, 2012; Abbott et al., 2014).

Однофакторный анализ ANOVA выявил слабые географические различия по параметрам размеров тела (табл. 3). Вес птицы, длина крыла, длина и высота клюва слегка варьируют от колонии к колонии. Конюги с о-ва Талан были достоверно тяжелее и имели более длинные крылья по сравнению с птицами с о-ва Булдырь и мыса Уляхпен ($P < 0.0083$, ANOVA) (см. табл. 3). Кроме того, для особей с о-ва Булдырь был характерен менее высокий клюв, чем для конюг, гнездящихся на островах Талан и Св. Лаврентия и на мысе Уляхпен ($P < 0.0083$, ANOVA). По параметрам орнаментации большие конюги, гнездящиеся в разных географических точках, не различались.

Таблица 3

Описательная статистика (Среднее \pm SD) и результаты однофакторного дисперсионного анализа ANOVA (F -значение) изменчивости морфометрических параметров большой конюги

Параметры	Среднее \pm SD					F
	О-в Талан	О-в Медный	О-в Булдырь	О-в Св. Лаврентия	Мыс Уляхпен	
N	73	9	18	25	100	
Вес, г	264 \pm 21 ^a	243 \pm 16 ^{a, б}	245 \pm 15 ^б	260 \pm 19 ^{a, б}	252 \pm 18 ^б	6.3*
Длина крыла, мм	144.9 \pm 3.3 ^a	144.8 \pm 4.0 ^{a, б}	140.9 \pm 3.5 ^б	143.0 \pm 3.9 ^{a, б}	143.5 \pm 4.6 ^{a, б}	4.0*
Длина клюва, мм	12.3 \pm 0.7 ^a	11.9 \pm 0.6 ^{a, б}	11.5 \pm 0.6 ^б	12.2 \pm 0.6 ^a	12.3 \pm 0.7 ^a	6.0*
Высота клюва, мм	11.6 \pm 1.1 ^{a, б}	11.5 \pm 0.8 ^{a, б}	10.8 \pm 0.6 ^a	11.7 \pm 0.9 ^{a, б}	12.0 \pm 1.1 ^б	6.5*
Длина хохла, мм	39.6 \pm 5.4 ^a	41.7 \pm 4.1 ^a	41.5 \pm 5.0 ^a	–	–	1.3
Длина косицы, мм	26.7 \pm 4.1 ^a	26.0 \pm 3.7 ^a	29.1 \pm 3.7 ^a	–	–	3.0

Примечание. Одинаковые надстрочные индексы обозначают отсутствие достоверных ($P > 0.0083$, после учета поправки Бонферрони) различий между популяциями при попарном сравнении с помощью пост-хок Туки тест (post-hoc Tukey HSD test).

Стоит отметить, что выявленные различия были очень невелики ($F = 4.0 - 6.5$ для разных параметров). Мы предположили, что такие незначительные различия

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

морфометрических параметров могут отражать экологические особенности колоний, в частности, вариабельность кормовых условий и демографическую структуру размножающейся популяции. К примеру, вес большой конюги может зависеть от расстояния между колонией гнездования и местом кормления, а также от концентрации планктона (Н. Б. Конюхов, личное наблюдение). На длину крыла может оказывать влияние характер поверхности колонии, в зависимости от этого перья крыла могут в разной степени стираться. Кроме того, было показано, что степень выраженности орнаментации и размер риктальных пластин может увеличиваться с возрастом (Jones et al., 2000). Таким образом, морфометрические различия, выявленные в нашем исследовании, могут отражать различия между популяциями, связанные с возрастным составом популяции и экологическими факторами (а не с генетическими отличиями).

Среди других видов чистиковых существуют примеры как наличия, так и отсутствия морфометрической популяционной изменчивости. Так, популяции малой конюги, близкого большой конюге вида, очень сильно различаются по морфометрическим параметрам (Feinstein, 1959; Klenova et al., 2013). При этом различия оказались настолько велики, что перекрытие между популяциями по некоторым параметрам (весу, длине цевки) полностью отсутствует (Klenova et al., 2013). Сильные различия по морфометрическим параметрам отмечали также для двух подвидов алеутского пыжика (Wallace, 2012). Атлантический тупик (*Fratercula arctica*) также демонстрирует географическую морфометрическую изменчивость (Gaston, Jones, 1998; Moen, 1991). У белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*), конюги-крошки (*Aethia pusilla*), тупика-носорога, ипатки (*Fratercula corniculata*) и топорка (*F. cirrhata*), напротив, морфометрической изменчивости не отмечали (Gaston, Jones, 1998).

Таким образом, результаты нашего исследования позволяют предположить отсутствие изоляции между колониями большой конюги. Птицы, появившиеся на свет на разных островах, возможно, зимуют в смешанных группах. Наши данные согласуются с результатами недавнего исследования по изучению перемещений взрослых больших конюг вне периода гнездования с помощью геолокаторов. Несмотря на маленький размер выборки, данная работа впервые показала, что вне периода размножения большие конюги могут свободно перемещаться по всему ареалу при отсутствии явных миграционных путей (Robinson, Jones, 2013). Мы предполагаем, что молодые птицы могут присоединяться к стаям взрослых конюг и перемещаться вместе с ними как в пределах Берингова и Охотского морей, так и на территории ближайших вод Северной Пацифики. Весной молодые большие конюги, вероятно, могут оказаться далеко от их родной колонии. Возможно, они выбирают колонию для гнездования в возрасте 2 – 3 лет. После этого взрослые особи уже способны запоминать места гнездования и пути к выбранной колонии и возвращаться на нее из года в год. Последнее было показано для взрослых больших конюг, гнездящихся на разных островах (Зубакин, 1990; Jones et al., 2004).

В ряде работ было показано, что на формирование популяционной структуры могут оказывать влияние особенности поведения при дисперсии и питании, а также распределение птиц вне периода размножения (Burg, Croxall, 2001; Abbott,

Double, 2003; Friesen, 2007; Abbott et al., 2014). Так, например, виды альбатросов представляют собой примеры как генетически однородных панмиктических популяций (сероголовый и белошапочный альбатросы), так и четко дифференцируемых популяций (черноголовый и белоголовый альбатросы) (Burg, Croxall, 2001; Abbott, Double, 2003). Авторы исследования объясняют это различиями в поведении при кормлении и дисперсии: первые являются пелагическими видами, питающимися далеко от колоний гнездования, в то время как вторые являются неретическими видами и добывают корм в прибрежной полосе (Burg, Croxall, 2001). Ряд колоний гнездования большой конюги расположен в замерзающих водах (Gaston, Jones, 1998). Более того, в течение периода размножения большая конюга может совершать перелеты за кормом до 100 км. Они предпочитают кормиться в зонах стратификации вод, где поддерживается постоянная высокая концентрация зоопланктона (Gaston, Jones, 1998). Следовательно, большие конюги, особенно особи, гнездящиеся на северных колониях, с большой вероятностью будут активно перемещаться в течение всего года. Таким образом, отсутствие различающихся популяций у большой конюги может объясняться их поведением при расселении: это пелагический вид, который кормится вдоль фронтальных систем, поэтому молодые птицы склонны улетать далеко от родных колоний в течение первого года жизни.

Таким образом, мы не выявили межпопуляционной изменчивости у большой конюги по выбранным генетическим маркерам. Так как для взрослых особей большой конюги характерен высокий уровень гнездового консерватизма, вероятно, обмен генами между географическими популяциями происходит главным образом за счет перемещения молодых птиц, еще не выбравших места для гнездования.

Авторы выражают благодарность В. А. Зубакину, Е. В. Зубакиной, Ю. Б. Артюхину, С. П. Харитонову, Н. Б. Конюхову и А. Н. Шиенку за предоставленный материал. Также мы очень признательны В. Н. Бурканову, М. Е. Гольцману, Е. Г. Мамаеву, А. В. Кузнецовой, А. В. Андрееву и Е. Ю. Голубевой за оказание помощи при организации экспедиций на острова Медный и Талан. Кроме того, мы выражаем благодарность сотрудникам Кабинета методов молекулярной диагностики, в частности М. В. Холодовой, за помощь в освоении лабораторных методов исследования и анализе результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ (проект № МК-1781-2012.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 14-04-01138а, 12-04-00414а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюхин Ю. Б., Бурканов В. Н., Никулин В. С. Прилов морских птиц и млекопитающих на дрейфтерном промысле лососей в северо-западной части Тихого океана. М. : Скорость Света, 2010. 264 с.

Зубакин В. А. Некоторые аспекты гнездовой биологии и социального поведения большой конюги (*Aethia cristatella*) // Изучение морских колониальных птиц в СССР (информационные материалы) / под ред. А. Я. Кондратьева / Ин-т биологических проблем Севера ДВО АН СССР. Магадан, 1990. С. 9 – 13.

Зубакин В. А., Зубакина Е. В. Наблюдения за меченными чистиковыми птицами на острове Талан, Охотское море // Морские птицы Берингии. 1993. Т. 1. С. 48 – 49.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БОЛЬШОЙ КОНЮГИ

Клёнова А. В., Зубакин В. А., Зубакина Е. В., Колесникова Ю. А. Проявление признаков индивидуальности и пола в криках саморекламирования родственных видов конюг (Charadriiformes, Alcidae) : большой конюги (*Aethia cristatella*) и белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 7. С. 869 – 880.

Конюхов Н. Б. Сравнительная биология некоторых видов закрытогнездящихся чистиковых : дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 190 с.

Abbott C. L., Double M. C. Phylogeography of shy and white-capped albatrosses inferred from mitochondrial DNA sequences : implications for population history and taxonomy // Molecular Ecology. 2003. Vol. 12. P. 2747 – 2758.

Abbott C. L., Millikin R. L., Hipsner M. J., Hatch S., Ito M., Watanuki Y., Burg T. M. Genetic structure of rhinoceros auklets, *Cerorhinca monocerata*, breeding in British Columbia, Alaska and Japan // Marine Biology. 2014. Vol. 161. P. 275 – 283.

Bandelt H. J., Forster P., Rohl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16, № 1. P. 37 – 48.

Burg T. M., Croxall J. P. Global relationships amongst black-browed and grey-headed albatrosses : analysis of population structure using mitochondrial DNA and microsatellites // Molecular Ecology. 2001. Vol. 10. P. 2647 – 2660.

Dawson D. A., Hunter F. M., Pandhal J., Buckland R., Parham A., Jones I. L., Bradshaw M., Jehle R., Burke T. Assessment of 17 new whiskered auklet (*Aethia pygmaea*) microsatellite loci in 42 seabirds identifies 5 – 15 polymorphic markers for each of nine Alcinae species // Molecular Ecology Notes. 2005. Vol. 5. P. 289 – 297.

Excoffier L., Lischer H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. 2010. Vol. 1. P. 564 – 567.

Feinstein B. Geographic variation in the Whiskered Auklet // The Auk. 1959. Vol. 76, № 1. P. 60 – 67.

Friesen V. L. New roles for molecular genetics in understanding seabird evolution, ecology and conservation // Marine Ornithology. 2007. Vol. 35. P. 89 – 96.

Gaston A. J., Jones I. L. The Auks. Alcidae // Birds families of the world. Oxford : Oxford University Press, 1998. P. 242 – 252.

Hall T. A. BioEdit : a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. 1999. Vol. 41. P. 95 – 98.

Jones I. L. Crested Auklet // The Birds of North America. 1993 a. № 70. 16 p.

Jones I. L. Sexual differences in bill shape and external measurements of Crested Auklets // The Wilson Bulletin. 1993 b. Vol. 105, № 3. P. 525 – 529.

Jones I. L., Hunter F. M., Fraser G. Patterns in variation of ornaments of Crested Auklets *Aethia cristatella* // J. of Avian Biology. 2000. Vol. 31. P. 119 – 127.

Jones I. L., Hunter F. M., Robertson G. J., Fraser G. Natural variation in the sexually selected feather ornaments of crested auklets (*Aethia cristatella*) does not predict future survival // Behavioral Ecology. 2004. Vol. 15, № 2. P. 332 – 337.

Kalinowski S. T., Taper M. L., Marshall T. C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // Molecular Ecology. 2007. Vol. 16. P. 1099 – 1006.

Kidd M. G., Friesen V. L. Sequence variation in the Guillemot (Alcidae : *Cephus*) Mitochondrial control region and its nuclear homolog // Molecular Biology and Evolution. 1998. Vol. 15, № 1. P. 61 – 70.

Klenova A. V., Zubaikin V. A., Zubaikina E. V. Inter- and intra-season stability of vocal individual signatures in a social seabird, the crested auklet // Acta Ethologica. 2012. Vol. 15, iss. 1. P. 141 – 152.

Klenova A. V., Konyukhov N. B., Andreev A. V., Kharitonov S. P., Zubakin V. A., Shienok A. N. Between-population variability in body size and acoustic communication of Whiskered auklet (*A. pygmaea*) // Pacific Seabird Group 40th Annual Meeting : Abstracts. Portland, 2013. P. 37.

Moen S. M. Morphological and genetic variation among breeding colonies of the Atlantic puffin (*Fratercula arctica*) // The Auk. 1991. Vol. 108, № 4. P. 755 – 763.

Moum T., Erikstad K. E., Bjorklid E. Restriction fragment analysis of mitochondrial DNA in Common Murres, *Uria aalge*, from four Norwegian seabird colonies // Canadian J. of Zoology. 1991. Vol. 69. P. 1577 – 1584.

Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. New York : Columbia University Press, 1987. 512 p.

Pearce R. L., Wood J. J., Artukhin Y., Birt T. P. Mitochondrial DNA suggests high gene flow in ancient murrelets // The Condor. 2002. Vol. 104. P. 84 – 91.

Posada D., Crandall K. A. MODELTEST : testing the model of DNA substitution // Bioinformatics. 1998. Vol. 14, № 9. P. 817 – 818.

Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. Vol. 155. P. 945 – 959.

Rice W. R. Analyzing tables of statistical tests // Evolution. 1989. Vol. 43. P. 223 – 225.

Robinson J. L., Jones I. L. Year-round spatial and temporal distribution of a small, diving seabird, the Crested Auklet (*Aethia cristatella*), originating from a breeding site at Buldir Island, Aleutian Islands // Pacific Seabird Group 40th Annual Meeting : Abstracts. Portland, 2013. P. 61.

Tajima F. Measurement of DNA polymorphism // Mechanisms of molecular evolution. Introduction to molecular paleopopulation biology / eds. N. Takahata, A.G. Clark. Tokyo : Japan Scientific Societies Press, 1993. P. 37 – 59.

Wallace S. J. Testing the role of Baja California generating biodiversity : a test case characterizing the population genetic structure of Cassin's auklet (*Ptychoramphus aleuticus*) : M.S. thesis. Kingston, Canada. 2012. 77 p.

Wojczulanis-Jakubas K., Jakubas D., Welcker J., Harding A. M. A., Karnovsky N. J., Kidawa D., Steen H., Stempniewicz L., Camphuysen C. J. Body size variation of a high-Arctic seabird : the dovekie (*Alle alle*) // Polar Biology. 2010. Vol. 34, № 6. P. 847 – 854.

**ЭКОЛОГИЯ И СОХРАНЕНИЕ КРАСНОЗОБОЙ КАЗАРКИ
(*BRANTA RUFICOLLIS* PALLAS, 1769; ANATIDAE, AVES):
ПРИМЕНЕНИЕ НОВЫХ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ МИГРАЦИЙ**

С. Б. Розенфельд¹, Д. Ванжелов²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

² *Королевский институт естественных наук Бельгии
Бельгия, 1000, Брюссель, Вотье, 29
E-mail: rozenfeldbro@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Экология и сохранение краснозобой казарки (*Branta ruficollis* Pallas, 1769; Anatidae, Aves): применение новых методов изучения миграций. – Розенфельд С. Б., Ванжелов Д. – Для выявления ключевых мест ареала и географии миграционных путей 21 краснозобая казарка помечена на местах гнездования (Гыданский и Таймырский полуострова) GSM передатчиками фирмы «Экотон» (Польша) с ориентацией на полученные локализации были проведены учёт и исследования распределения птиц на миграционных остановках в Двубье, Северном Казахстане и Кумо-Маньчской впадине с применением малой авиации. Получены новые данные о поведении, линьке, динамике осенней и весенней миграции, миграционных путях, миграционных остановках и зимовочном ареале краснозобой казарки. Выявлены основные ключевые места в ареале вида и определен его природоохранный статус.

Ключевые слова: гусеобразные, краснозобая казарка, миграции птиц, сохранение редких видов птиц.

The ecology and conservation of Red-Breasted Goose (*Branta ruficollis* Pallas, 1769; Anatidae, Aves): the use of new methods to study migrations. – Rozenfeld S. B. and Vangeluwe D. – To reveal key places of the habitat and the migration path geography, 21 red-breasted geese were tagged on their breeding places (the Gydan and Taimir peninsulas) by GSM Ecotone (Poland) transmitters. Counts and distribution studies within the migration stopovers (Dvubie, Northern Kazakhstan, Kumo-Manytch depression) were carried out by the use of light aviation according to the data gotten from the tagged birds. New data on the behavior, molting pattern, migration routes, stopovers, and the wintering range were obtained. Key sites within the habitat were found and the conservation status of the species was estimated.

Key words: Anseriformes, Red-breasted goose, bird's migrations, conservation of rare bird species.

ВВЕДЕНИЕ

Краснозобая казарка (*Branta ruficollis*) – гнездовой эндемик России, одна из самых мелких казарок (длина тела 51 – 55 см, вес 1.1 – 1.5 кг). Гнездовой ареал включает п-ва Таймыр (85% популяции), Гыданский и Ямал, зарегистрировано гнездование в Якутии. В XIX в. краснозобая казарка зимовала преимущественно в Азербайджане, Иране и Ираке (Рогачева, 2000). В 1968 г. краснозобые казарки, после сезона негнездования резко сменили места своих зимовок с юго-западного Каспия на Черноморское побережье (Винокуров, 1987). В Румынии (в Добрудже) казарки начали зимовать с 1940 г., с начала 1970-х гг. в Болгарии (Рогачева, 2000).

Единично зимует в Западной Европе. Как гнездовая, так и зимовочная части ареала демонстрируют тенденцию к расширению (Сыроечковский, 2011). Короткоклювость (соотношение длины головы к длине клюва – 0.23) и мелкие размеры краснозобой казарки обусловили специфическую стратегию гнездования и питания этого вида. Летом краснозобая казарка специализирована на питании невозобновимыми двудольными растениями (Розенфельд, 2009), что позволяет получать корм с высоким содержанием белка (рис. 1). Число и площадь биотопов, пригод-

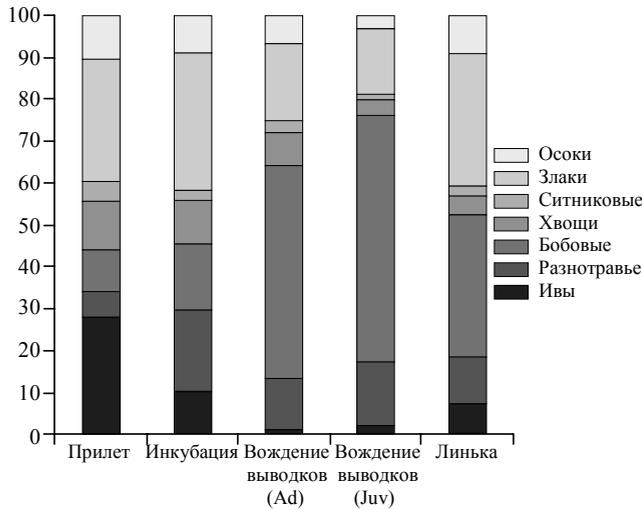


Рис. 1. Спектры питания краснозобой казарки в гнездовой период, %

ных для гнездования краснозобой казарки, невелики. Приуроченность к гнездам хищных птиц или колониям крупных чаек для защиты от наземных хищников (Alpheraky, 1905) ограничивает число и размер гнездовых колоний. Мелкие размеры не позволяют краснозобой казарке накопить достаточно жира, чтобы почти не кормиться в период инкубации, поэтому колонии должны располагаться в непосредственной близости от кормовых биотопов, удовлетворяющих ее трофической специализации (Розенфельд, 2009). Такая стратегия гнездования доступна только видам с небольшими размерами, малой численностью и дисперсным распространением (Кондратьев, 2002).

Таким образом, для краснозобой казарки характерны малая численность по сравнению с другими видами арктических гусей и казарок и ограниченный гнездовой ареал.

Значительное снижение численности краснозобой казарки (до 25 тыс. особей) зарегистрировано с начала 1960-х гг. (Сыроечковский, 2011). Вид включен в Красную книгу России и внесен в Красный список МСОП под категорией «угрожаемый» (IUCN, 2012). С 1980-х гг., благодаря предпринятым мерам охраны, численность начала расти (Кокорев, 1989; Kokorev, Quinn, 1999). Однако современная численность краснозобой казарки требует уточнения, поскольку ее оценки за последние 20 лет варьируют в пределах от 30 тыс. до более 100 тыс. особей (Species factsheet..., 2012). Данные регулярных международных зимних учетов свидетельствуют о том, что за период с 1988 по 2008 г. численность вида упала вдвое и составляет около 45 тыс. особей (Cranswick et al., 2010). В то же время данные из гнездовых районов и осенних учетов в северном Казахстане свидетельствуют о

ЭКОЛОГИЯ И СОХРАНЕНИЕ КРАСНОЗОБОЙ КАЗАРКИ

росте числа колоний и численности краснозобой казарки (таблица), которая составляет около 130 – 150 тыс. особей (Розенфельд и др., 2012; Тимошенко, Розенфельд, 2013; Rozenfeld, 2011; Timoshenko et al., 2013). Естественны ли подобные флуктуации численности для арктических видов казарок или же они являются следствием влияния антропогенных факторов, в том числе охоты и браконьерства? Пресс последнего должен быть существенным, поскольку, хотя на протяжении всего миграционного пути краснозобая казарка связана с зонами с короткотравной растительностью (Розенфельд, Бадмаев, 2008), она мигрирует совместно с охотничьими видами гусей. Также можно допустить, что наблюдаемые драматические колебания численности связаны с недостатком качества учетов.

Осенняя численность краснозобой казарки в Казахстане и доля молодых птиц

Показатель	Год			
	2010	2011	2012	2013
Численность, особей	56860	62800	150500	129700
Доля молодых птиц, %	43.4	55.5	46.5	44.8

Для определения природоохранного статуса вида необходимо, в первую очередь, устранить существующие противоречия.

Сохранение широко мигрирующих видов эффективно лишь в том случае, если меры охраны действуют на всем миграционном пути. Однако миграции краснозобой казарки до сих пор недостаточно изучены. Краснозобая казарка мигрирует с мест гнездования в тундрах Таймыра и Западной Сибири через Тюменскую область, северный Казахстан и далее на запад к местам зимовок.

До недавнего времени места массовых миграционных остановок были известны только в Двубье, Северном Казахстане и Кумо-Манычской впадине (Сыроечковский, 2011). До настоящего времени практически не было информации о путях миграции и местах остановок краснозобой казарки в Западной Сибири. Быстро выявить ее миграционные пути, места остановок и зимовки без применения телеметрии невозможно. Соответственно, оставалось невозможным развитие сети ООПТ для охраны краснозобой казарки на всем миграционном пути. В то же время необходимо учитывать, что показанные мечеными птицами ключевые территории могут не совпадать с местами наибольших концентраций краснозобой казарки. Соответственно, для точного определения ключевых мест необходимо полевое обследование мест остановок помеченных птиц и прилегающих территорий.

Главной целью работы является анализ эффективности методов выявления ключевых территорий для краснозобой казарки и динамики ее численности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

21 взрослая краснозобая казарка помечена GSM передатчиками «Экотон» (Польша) на местах гнездования: 10 на северо-восточном Гыдане в 2012 г. и 11 на юго-восточном Таймыре в 2013 г. (Розенфельд и др., 2013; Vangeluwe et al., 2012). Передатчики крепили птицам на спину лентой из тефлона. Сигналы от передатчиков поступали каждые 4 ч, передавая географические координаты, дату и время

каждой локализации. Получены и обработаны 595 локализаций в 2012 г. и 11079 локализаций в 2013 – 2014 гг. Ключевые участки определяли по максимальному числу локализаций из определенного района (Getz, Wilmers, 2004). Данные от помеченных передатчиками птиц еженедельно обновляются на сайте <http://www.naturalsciences.be/RBGRBINS/>.

Сроки и место полевых обследований миграционных остановок выбирали, ориентируясь на сигналы от помеченных передатчиками птиц. Изучение биотопического распределения и динамики миграций с использованием сверхлегкой авиации проводили в Двубоье и Кумо-Маньчской впадине в 2010 – 2014 гг. В Двубоье (ЯНАО и ХМАО-Югра) обследование проводили с гидросамолетов АН-27 и Че-22, общая длина маршрута составила 30000 км. В Кумо-Маньчской впадине (Республика Калмыкия, Ставропольский край и Ростовская область) обследование территории проводили с самолетов СП-34, общая длина маршрута составила 5800 км. Работы проводили на высоте 15 – 100 м. Учёты численности в северном Казахстане (Костанайская, Акмолинская и Актюбинская области) проводили в 2008 – 2014 гг. на автомобиле УАЗ (общая длина маршрута составила 20500 км). Маршруты прокладывали таким образом, чтобы посетить все места полученных от помеченных птиц локализаций и максимально подробно охватить прилегающую территорию. Наблюдения осуществляли с помощью бинокля Nikon 10×32 и зрительной трубы Swarovski 15×60. Встреченные стаи картировали с помощью GPS навигатора. Для работы с GPS использовалась программа OziExplorer 3.95 и MapInfo 8.5. ГИС создана с применением Landsat 7/ETM+. Для определения численности, видового состава и доли молодых особей стаи гусей и казарок фотографировали фотокамерой Canon с объективом 100 – 400 мм. В очень больших скоплениях (более пятисот птиц) делали серию фотографий из разных частей стаи, определяли процентное соотношение видов и экстраполировали эти данные на все скопление. Всего проанализировано 6894 фотографии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гнездовой период. Наблюдения за птицами, помеченными передатчиками, позволили получить интересную информацию о коллективном выращивании краснозобыми казарками птенцов, в том числе свидетельства того, что родители на некоторое время (а возможно, и насовсем) могут оставлять своих птенцов на попечение других птиц. Период линьки составил 35 дней, при этом казарки могут зализывать как вблизи колоний (в случае вождения выводков), так и на удалении до 350 км от колонии.

Осенняя миграция. Данные от помеченных передатчиками птиц показали три района осенних миграционных остановок, полностью совпавших с известными ранее. Это – Двубоье, северный Казахстан и Кумо-Маньчская впадина (рис. 2).

В Двубоье краснозобая казарка не образует больших концентраций (число птиц в стаях не превышает нескольких сотен), птицы мигрируют широким фронтом вдоль р. Оби, пойма которой изобилует биотопами с короткотравной растительностью. Места остановок помеченных передатчиками казарок частично совпали с выявленными при предыдущих обследованиях Двубоья в 2010 – 2011 гг.

(Розенфельд, Стрельников, 2012; Розенфельд, 2012, 2013). Также данные телеметрии позволили выявить 2 новые остановки.

Обширную зону тайги, разделяющую Двубоье и северный Казахстан, птицы преодолевают одним перелетом протяженностью 1229 – 2381 км (Vangeluwe et al., 2012; Endangered species tracked by GPS, 2013).

В северном Казахстане места остановок меченых птиц и места реальных скоплений не совпали. Из 14 меченых птиц ни одна не остановилась на территории тех трех озер, где концентрировалось от 12600 до 84100 птиц. На местах остановок меченых птиц мы наблюдали небольшие стаи от 3 до 277 особей (Тимошенко, Розенфельд, 2013).

Из Казахстана птицы совершают следующий миграционный бросок и достигают третьего района остановки – Кумо-Маньчской впадины. Здесь мы наблюдали полное совпадение мест остановки меченых птиц и реальных концентраций краснозобой казарки (до 43 тыс. особей).

Таким образом, стратегия осенней миграции краснозобой казарки состоит в чередовании миграционных бросков и долгого пребывания на территории трех миграционных остановок. Скорость миграционных бросков составила 68 – 86 км/ч, дистанция – 1229 – 2381 км. Места остановки помеченных передатчиками птиц частично совпали с реальными скоплениями в Двубоье, полностью не совпали в северном Казахстане и полностью совпали в Кумо-Маньчской впадине.

Зимовки. Ранее считалось, что разделенные 10 км озера Дуранкулак и Шабла (Болгария) являются основным местом зимовки краснозобой казарки (Cranswick, 2010). Соответственно данные учетов из этого региона трактовались как оценка численности значительной части мировой популяции. Однако данные телеметрии дали много информации по распределению птиц из одного гнездового региона внутри зимовочного ареала. Помеченные на Таймыре птицы распределились по семи местам зимовки, из которых три (в Краснодарском крае и в Крыму) ранее не были известны. Три птицы зимовали в Румынии, одна – в Приморско-Ахтарском районе Краснодарского края, две – на озере Сиваш (Украина), одна – в Крыму,



Рис. 2. Осенний миграционный путь краснозобой казарки и ключевые места остановок по данным телеметрии; линиями показан миграционный путь, заливкой обозначены места остановок

одна – на озере Маныч-Гудило (Республика Калмыкия) и всего лишь одна – на озере Дуранкулак в Болгарии.

Кроме того, с помощью телеметрии было доказано перераспределение краснозобых казарок внутри зимовочного ареала (Endangered species tracked by GPS, 2013) вне периода международных зимних учётов, проводящихся всего 2 дня в месяц.

Таким образом, необходим пересмотр приоритетов системы зимних международных учётов, основных угроз и охранных мер в странах зимовочного ареала.

Весенняя миграция. Начало весенней миграции с мест зимовок происходит в последних числах февраля. Весной краснозобые казарки летят тем же миграционным коридором до Северного Казахстана, где ненадолго останавливаются (рис. 3). Данные полевого обследования Двубоья весной 2013 г. показали отсутствие краснозобой казарки на пролете (Розенфельд, 2013), что позволяет предположить, что маршруты весенней и осенней миграции не совпадают и из северного Казахстана птицы напрямую летят на север к местам гнездования. Это предположение под-

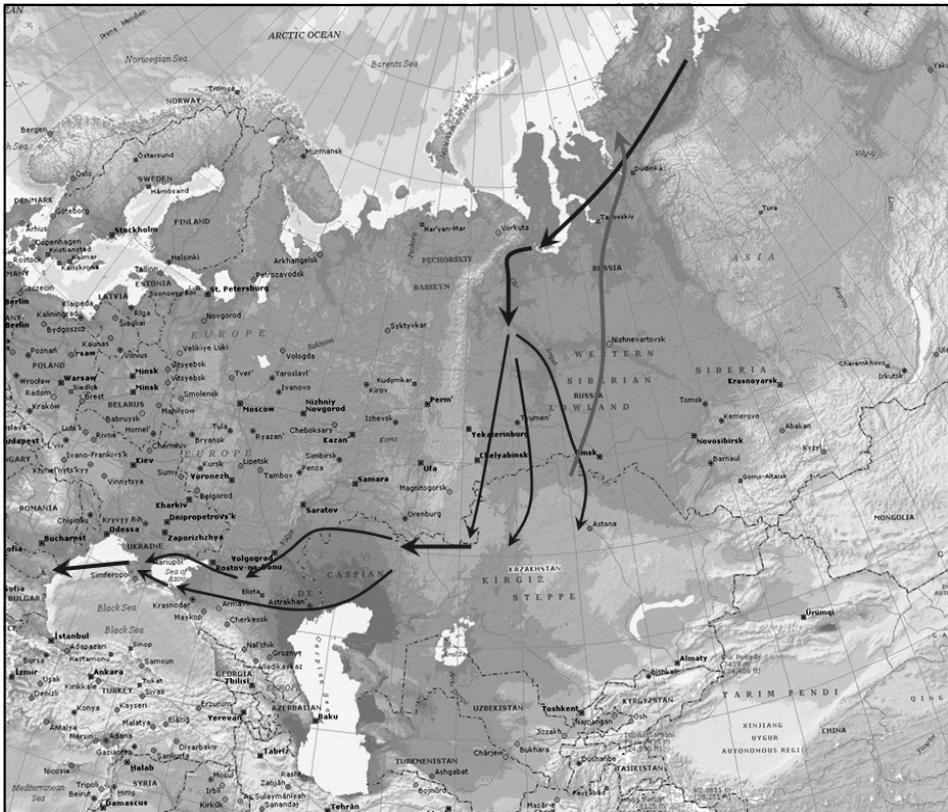


Рис. 3. Схема весенней и осенней миграции краснозобой казарки по данным телеметрии

тверждается данными от помеченных в Болгарии спутниковыми передатчиками Argos двух краснозобых казарок (Simeonov et al., 2014). Разные пути миграции краснозобой казарки весной и осенью (см. рис. 3) необходимо учитывать при планировании сезонных ООПТ в период весенней и осенней охоты на водоплавающих птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование GSM мечения для изучения экологии краснозобой казарки позволило установить, что обмен выводками может приводить к разнесению мест гнездования и линьки на несколько сотен километров. Кроме того, удалось получить новые данные о продолжительности периода линьки, сроках миграции, дистанции и скорости миграционных бросков, новых местах зимовки, сроках и условиях перемещений внутри зимовочного ареала. Применение метода полевого обслеживания территорий, определенных по данным телеметрии, позволило уточнить границы ключевых миграционных остановок.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что для выявления ключевых мест нельзя ориентироваться только на данные телеметрии, необходимо проводить полевые исследования для подтверждения и уточнения границ реальных концентраций.

Наши данные позволяют заключить, что драматического падения численности краснозобой казарки в 1990-х гг. не происходило, и такое предположение связано с низким качеством и недостаточной географией зимних учётов. Современный статус краснозобой казарки в целом благоприятен. Осенняя численность оценивается в 130 – 150 тыс. особей. Как гнездовой, так и зимовочный ареал демонстрируют тенденцию к расширению. Успех размножения на протяжении последних четырех лет высок и составил в среднем 47.6%. Уязвимость краснозобой казарки обусловлена ее трофической и гнездовой стратегией и образованием огромных концентраций (до 90% популяции) на ограниченных территориях с высоким прессом охоты (Розенфельд, Сыроечковский, 2011; Розенфельд и др., 2012).

Таким образом, одним из основных факторов, влияющих на численность краснозобой казарки, является пресс охоты (Розенфельд, Стрельников, 2012; Rozenfeld, 2012). Эффективной мерой по сохранению краснозобой казарки будет создание сети сезонных ООПТ, охватывающей все определенные данным исследованием ключевые территории.

Авторы благодарят за помощь в организации работ ФГБУ «Заповедники Таймыра», Администрацию пос. Гыда (Ямало-Ненецкий автономный округ), М. М. и Б. М. Докаевых, В. Савченко и В. Яндо, а также пилотов вертолетов компаний UTAir и Ямал. Особую благодарность выражают своим экспедиционным спутникам В. Бюльто, А. Е. Дмитриеву, Г. В. Киртаеву, С. Н. Шевчику, А. Ю. Тимошенко, И. Д. Симбаеву и всем, кто помогал нам в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Agreement on the Conservation of African-Eurasian Migratory Waterbirds, NOF-Birdlife, Fonds Leopold III, Центра кольцевания птиц Бельгии, Центра кольцевания птиц России, Рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии, Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Се-

верцова РАН и Департамента природно-ресурсного регулирования Ямало-Ненецкого автономного округа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винокуров А. А. Редкие птицы мира. М. : Агропромиздат, 1987. 205 с.
- Кондратьев А. В. Экология питания гусей в Арктике и на пути к ней // Казарка. 2002. № 8. С. 79 – 101.
- Кокорев Я. И. Динамика населения водоплавающих птиц бассейна реки Пура (Западный Таймыр) // Млекопитающие и птицы севера Средней Сибири. Новосибирск : ВАСХ-НИЛ. Сиб. отд-ние, 1989. С. 137 – 150.
- Рогачева Э. В. Находка краснозобой казарки в позднем плейстоцене Болгарии // Казарка. 2000. № 6. С. 58 – 60.
- Розенфельд С. Б. Питание казарок и гусей в российской Арктике. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2009. 236 с.
- Розенфельд С. Б. Результаты мониторинга состояния популяций охотничьих видов гусеобразных птиц Нижней Оби // Итоговый отчет по Государственному контракту № 59/12 от 29 августа 2012 г. на оказание услуг по организации и проведению мониторинга состояния популяций охотничьих видов гусеобразных птиц Нижней Оби. М., 2012. 61 с.
- Розенфельд С. Б. Результаты мониторинга состояния редких видов гусеобразных птиц Нижней Оби // Итоговый отчет по договору № 62/13 от 22 мая 2013 г. о результатах оказания услуг по организации и проведению мониторинга состояния редких видов гусеобразных птиц Нижней Оби. М., 2013. 60 с.
- Розенфельд С. Б., Бадмаев В. Б. Экологические особенности питания краснозобой казарки и белолобого гуся на миграционном пути и в Арктике // Вестн. Южного научного центра. 2008. Т. 4, № 3. С. 87 – 96.
- Розенфельд С. Б., Дмитриев А. Е., Бюльто В., Ванжелюв Д. Новости о краснозобой казарке и других гусеобразных в бассейнах рек Захаровой Рассохи и Новой (Юго-Восточный Таймыр) // Казарка. 2013. № 16 (1). С. 158 – 168.
- Розенфельд С. Б., Стрельников Е. Г. Инвентаризация и оценка состояния мест миграционных остановок пискульки на Нижней Оби // Казарка. 2012. № 15 (1). С. 182 – 185.
- Розенфельд С. Б., Сыроечковский Е. Е. Сохранение и оптимизация использования ресурсов гусеобразных птиц Кумо-Маньчской впадины (Предкавказье) // Вестн. охотоведения. 2011. Т. 8, № 1. С. 79 – 89.
- Розенфельд С. Б., Тимошенко А. Ю., Вилков В. С. Результаты осенних учетов численности гусей и казарок на территории Североказахстанской миграционной остановки в 2012 г. // Казарка. 2012. № 15 (2). С. 115 – 124.
- Сыроечковский Е. Е. Краснозобая казарка // Полевой определитель гусеобразных птиц России. М. : RedАкция, 2011. С. 84 – 87.
- Тимошенко А. Ю., Розенфельд С. Б. Осенний мониторинг гуся-пискульки (*Anser erythropus*) и других видов гусей и казарок на водоемах Костанайской области и прилегающих территорий : отчет / Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия. Астана, 2013. 24 с.
- Alpheraky S. The Geese of Europe and Asia. London : Rowland Ward, 1905. 198 p.
- Cranswick P. A., Raducescu L., Hilton G. M., Petkov N. International Single Species Action Plan for the conservation of the Red-breasted Goose *Branta ruficollis*, 2011 – 2020 / Wildfowl & Wetlands Trust/Bird-Life International. Slimbridge, 2010. 41 p.
- Endangered species tracked by GPS // Royal Belgian Institute of Natural Sciences [Electronic resource]. Brussels, 2013. URL: <http://www.naturalsciences.be/RBG-RBINS/> (дата обращения: 05.06.2014).

Getz W. M., Wilmers C. C. A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions // *Ecography*. 2004. Vol. 27. P. 489 – 505.

Kokorev Y., Quinn J. L. Geese in the Pura Basin, Таймыр : their status, trends and the effects of the lemming cycle on breeding parameters // *Casarca*. 1999. № 5. P. 272 – 295.

IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2 [Electronic resource]. Cambridge, 2012. URL: <http://www.iucnredlist.org> (дата обращения: 13.11.2012).

Rozenfeld S. The number of Red-Breasted Goose (*Branta ruficollis*) and Lesser White-fronted Goose (*Anser erythropus*) on the migration routes in 2010 // *Goose Bull*. 2011. № 12. P. 8 – 15.

Rozenfeld S. Regulation of spring and autumn hunt in the Kumo-Manych depression // *Goose Bull*. 2012. № 14. P. 42 – 62.

Simeonov P., Nagendran M., Michels E., Possardt E., Vangeluwe D. Red-breasted Goose : satellite tracking, ecology and conservation // *Dutch Birding*. 2014. Vol. 36. P. 73 – 86.

Species factsheet : *Branta ruficollis* // BirdLife International [Electronic resource]. 2012. URL: <http://www.birdlife.org> (дата обращения: 13.11.2012).

Timoshenko A., Rozenfeld S., Vilkov V. Numbers of Red-breasted Goose (*Branta ruficollis*) and Lesser White-fronted Goose (*Anser erythropus*) in Northern Kazakhstan's stopover in autumn 2012 // Abstracts of the 15th Meeting of the Goose Specialist Group. Arcachon, 2013. P. 27 – 28.

Vangeluwe D., Rozenfeld S. B., Dmitriev A. E., Bulteau V. Preliminary results from GPS remote tracking of Red-breasted Geese (*Branta ruficollis*) from Gydan Peninsula (Russia) breeding grounds // *Casarca*. 2012. № 15 (2). С. 64 – 69.

УДК [598.2:656.71](470.311+470.323)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ, ВЫЗЫВАЮЩИХ ПОВРЕЖДЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ТЕХНИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

Н. Ю. Сапункова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: snoosmoomrik@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Сравнительный анализ населения птиц, вызывающих повреждения различных технических объектов. – Сапункова Н. Ю. – В ходе проведенных эколого-орнитологических обследований окрестностей аэропортов «Шереметьево» (2003 г.), «Домодедово» (2008, 2011 гг.) и Курской АЭС (2009 г.) был выявлен видовой и численный состав, сезонная динамика распределения птиц на данных территориях, а также проведено сравнение авифауны этих объектов. На обследованных объектах выявлены факторы, влияющие на аттрактивность объектов для птиц – это наличие присад и мест для гнездования, наличие легкодоступного корма вблизи или на территории, недоступность объектов для хищных млекопитающих.

Ключевые слова: сезонная динамика численности птиц, биоповреждения, столкновения самолетов с птицами.

Comparative analysis of bird populations causing damages of various technical objects. – Sapunkova N. Yu. – In the course of our ecologo-ornithological surveys of the vicinity of the airports Sheremetievo (2003) and Domodedovo (2008, 2011), and the Kursk nuclear power station (2009), the specific and number composition, the seasonal dynamics of the avifauna distribution on these areas were revealed. The avifaunas of these objects were compared. Factors influencing the attractiveness of the objects for birds were revealed in the surveyed sites, there are the availability of nesting places, the presence of readily available food near or within, and the unavailability of the objects for carnivores.

Key words: seasonal dynamics of bird populations, biodamage, collisions of birds with planes.

ВВЕДЕНИЕ

Повреждения, порождаемые жизнедеятельностью птиц, привлекают пристальное внимание и вызывают беспокойство еще с начала прошлого столетия (Hild, 1977). Птицы становятся источником биоповреждений в самых разных областях хозяйственной деятельности человека. В первую очередь птиц рассматривают как угрозу для авиации в связи со столкновением их с самолетами (Ильичев, 1978). Первое столкновение самолета с птицей было зарегистрировано в 1912 г. (Büttner, 1962). В России только за последние десять лет количество зарегистрированных столкновений находилось в пределах от 69 до 35 случаев в год (Ильичев и др., 2007). По данным многочисленных экспериментов по исследованию птицестойкости самолетных агрегатов, одним из наиболее уязвимых элементов является двигатель самолета. Так, для самолетов гражданской авиации примерно 40% столкнувшихся птиц попадает в двигатели, 33% – в крылья, 16% – в лобовое стекло кабины (Якоби, 1972; Рогачев, Лобанов, 1981). По данным многолетней мировой

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

статистики, получается, что около 75% случаев столкновений происходят непосредственно или над взлетно-посадочной полосой. В лучшем случае такие столкновения заканчиваются дорогостоящим ремонтом элементов самолета, в худшем – катастрофой. Поэтому проблема защиты объектов авиации от повреждений птицами очень важна.

С жизнедеятельностью птиц связаны и другие неблагоприятные последствия. Случаи гнездования были выявлены на атомных электростанциях (АЭС). Так, численность колонии, обнаруженной на площадке открытых распределительных устройств Курской АЭС, составляла в 2009 г. 270 гнезд, 80% занимал грач (*Corvus frugilegus* (Linnaeus, 1758)), 20% – галка (*Corvus monedula* (Linnaeus, 1758)) (Sarpunkova, 2009). Известно некоторое количество событий, когда отказы оборудования открытых распределительных устройств приводили к разгрузкам и даже остановкам энергоблоков АЭС (Золотарев и др., 2007).

Такие события в работе АЭС крайне нежелательны. Например, «Типовой технологический регламент безопасной эксплуатации энергоблока АЭС» (1997) допускает при работе на номинальной мощности всего 200 случаев аварийных (быстрых) остановок энергоблока за весь срок эксплуатации. Столь ограниченный ресурс по количеству остановок обязывает принять всевозможные меры по исключению такого рода воздействий.

С другой стороны, при повреждающих ситуациях опасности подвергаются не только технические конструкции, но, в большинстве случаев, происходит гибель птицы, ставшей причиной инцидента (Звонов, Кривоносов, 1981).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Численность и видовое разнообразие птиц в том или ином местообитании используется как индикатор влияния видов на экологическую безопасность объекта (Ильичев, 1984 б). Эти данные получают путем проведения эколого-орнитологических обследований (Ильичев и др., 2007). Данные о видовом составе и плотности населения птиц большинства видов из различных местообитаний были собраны в результате проведения маршрутных учётов, которые позволяют эффективно оценивать обилие птиц и выявлять видовой состав орнитокомплексов (Челинцев, 2000; Челинцев, Равкин, 2000). Чаще всего в основе работы лежал достаточно простой метод учёта, при котором регистрируются все обнаруженные птицы с одновременной экспертной оценкой расстояний от учётчика до каждой из них в момент первого обнаружения. Видовое обилие рассчитывалось на основе гармонической средней из расстояний обнаружения (Равкин, 1967; Равкин, Челинцев, 1990). Такой метод учёта и способы расчётов позволяют получать в различные сезоны года достаточно точные и сравнимые показатели плотности населения большинства видов птиц, обитающих в облесенных и открытых местообитаниях суши с разнообразным рельефом, растительным покровом и антропогенным воздействием (Равкин Е., Равкин Ю., 2005). Помимо маршрутных учётов, осуществлялись наблюдения в местах скопления птиц. На территориях аэродромов, где запрещен пеший обход, производился регулярный объезд вокруг лётного поля на автомобиле.

Обследования проводились в течение календарного года. В 15-километровой зоне вокруг аэропорта «Шереметьево» обследование проводилось в период с 1 января 2003 г. по 1 января 2004 г. Общее время, затраченное на маршрутные учёты, составило 450 ч, учётный километраж – 670 км. В 15-километровой зоне вокруг аэропорта «Домодедово» обследование проводили дважды: в период с 1 июня 2008 г. по 1 июня 2009 г. и в период с 1 декабря 2011 г. по 1 декабря 2012 г. Общее время, затраченное на маршрутные учёты, составило 962 ч, учётный километраж – 1100 км. На территории открытых распределительных устройств-330 кВ (ОРУ-330 кВ) Курской АЭС, а также в 15-километровой зоне вокруг станции обследование проводили совместно с сотрудниками Центрально-Черноземного государственного природного биосферного заповедника с 1 июля 2007 г. по 30 апреля 2008 г. Общее время, затраченное на маршрутные учёты, составило около 460 ч, учётный километраж – 550 км.

Перед проведением учётов проводили описание основных биотопов, используя стандартные геоботанические методики (Braun-Blanquet, 1964). На основании данных учётов были составлены аннотированные списки видов птиц, а для основных биоповреждающих видов – карты скоплений и перемещений. Для удобства работы с данными, в том числе сотрудников аэропортов, виды птиц были объединены в условные экологические группы, включающие виды со сходной экологией, но не обязательно принадлежащих к одной таксономической группе. Количественная характеристика приведена по шкале оценок обилия, предложенной А. П. Кузьякиным (1962). Чрезвычайно редкими, редкими и очень редкими считались виды, обилие которых составляет менее 1 особ./км², обычными – от 1 до 9, многочисленными – от 10 до 99 и весьма многочисленными – 100 и более особ./км².

На совещании в г. Одессе в 1984 г., посвященном биоповреждающей деятельности птиц и млекопитающих, был принят проект каталога видов птиц, опасных для самолетов, включающего 24 вида птиц, относящихся к 8 отрядам (Ильичев, 1984 б). Тогда же была достигнута договоренность применять термин «самолетоопасные» к этим видам. Через год в этот каталог включили ещё 8 видов (Соколов и др., 1990). В настоящее время каталог самолетоопасных птиц для Московской области включает следующие виды: серая цапля – *Ardea cinerea* (Linnaeus, 1758), крякva – *Anas platyrhynchos* (Linnaeus, 1758), чёрный коршун – *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), канюк – *Buteo buteo* (Linnaeus, 1758), зимняк – *Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763), осоед – *Pernis apivorus* (Linnaeus, 1758), полевой – *Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766), луговой – *Circus pygargus* (Linnaeus, 1758) и болотный луни – *Circus aeruginosus* (Linnaeus, 1758), обыкновенная пустельга – *Falco tinnunculus* (Linnaeus, 1758), теревятник – *Accipiter gentilis* (Linnaeus, 1758), перепелятник – *Accipiter nisus* (Linnaeus, 1758), перепел – *Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758), серая куропатка – *Perdix perdix* (Linnaeus, 1758), тетерев – *Lyrurus tetrrix* (Linnaeus, 1766), чибис – *Vanellus vanellus* (Linnaeus, 1758), озерная – *Larus ridibundus* (Linnaeus, 1766), серебристая – *Larus argentatus* (Pontoppidan, 1763), и сизая – *Larus canus* (Linnaeus, 1758) чайки, хохотунья – *Larus cachinnans* (Pallas, 1811), ушастая сова – *Asio otus* (Linnaeus, 1758), сизый голубь – *Columba livia* (Gmelin, 1789), чёрный стриж – *Apus apus* (Linnaeus, 1758), полевой жаворонок – *Alauda arvensis* (Linnaeus, 1758), дере-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

венская – *Hirundo rustica* (Linnaeus, 1758) и городская – *Delichon urbica* (Linnaeus, 1758) ласточки, обыкновенный скворец – *Sturnus vulgaris* (Linnaeus, 1758), галка – *C. monedula*, грач – *C. frugilegus*, серая ворона – *Corvus cornix* (Linnaeus, 1758), ворон – *Corvus corax* (Linnaeus, 1758), рябинник – *Turdus pilaris* (Linnaeus, 1758) (Атлас определитель видовой принадлежности..., 1995). На объектах электроэнергетики наибольшую опасность представляют птицы таких видов, как белый аист – *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758), грач, галка, серая ворона, ворон.

На всех обследованных объектах были выявлены факторы, которые можно считать положительным образом влияющими на привлекательность объектов для птиц (Сапункова, Золотарев, 2012): наличие присад и мест для гнездования на территории объекта; наличие легкодоступного корма вблизи или на территории объекта; недоступность объекта для хищных млекопитающих.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика численности и видового состава птиц окрестностей аэропорта «Шереметьево». Биотопы. В древесной группе доминировали еловые и елово-лиственные леса (60% лесных биотопов). Смешанная древесная растительность составляла около 30% и мелколиственная – 10%. Открытые пространства были представлены сельскохозяйственными полями (20%), разнотравными лугами (80%). В отдельную группу выделили селитебные местообитания, включающие населенные пункты и полигоны твердых бытовых отходов (ТБО). Из водных объектов обследованы – Клязьминское, Химкинское водохранилища, р. Клязьма, озёра Круглое, Нерское, Долгое, Киово, озёра около станции Марк Савеловской ж.д., участки канала им. Москвы.

В зимний период было отмечено 33 вида птиц, из них 12 относятся к самоле-тоопасным. Наибольшим видовым разнообразием представлен отряд Воробьинообразные (Passeriformes) – 23 вида (70% от учтенных), из них 6 самоле-тоопасных. По одному виду (3%) из отрядов Гусеобразные (Anseriformes), Соколообразные (Falconiformes), Курообразные (Galliformes), Голубеобразные (Columbiformes). Среди Дятлообразных (Piciformes) было зарегистрировано 3 вида (8%). Обилие повреждающих видов птиц в этот период распределялось следующим образом (далее в скобках указываются показатели обилия в особ./км²): многочисленными были сизый голубь (45.9 особ./км²), галка (12.1), грач (32.1), серая ворона; обычными – рябинник (7.6), серая куропатка (6.24), крякva (3), редкими – зимняк (0.71), перепелятник (0.22), ворон (0.12). Суммарное обилие биоповреждающих видов в зимний период составило 127.9 особ./км². Максимальная численность птиц зимой наблюдалась в селитебных стациях: у мест сбора мусора, полигонов ТБО, на животноводческих предприятиях. В весенний период было отмечено 93 вида птиц, 26 из них – опасные для самолетов. Представители отряда воробьинообразных составляли 53% (49 видов / 8 самоле-тоопасных). По одному виду (1%) из отрядов Голубеобразные, Кукушкообразные (Cuculiformes), Совообразные (Strigiformes), Стрижеобразные (Apodiformes), Поганкообразные (Podicipediformes), Курообразные. 11 видов / 4 (здесь и далее после косой черты указано количество видов из категории опасных для самолетов) из отряда Ржанкообразные (Charadriiformes) –

13% (от общего числа видов). 9/1 видов из отряда Гусеобразные – 11%. 8/6 – Соколообразные – 9%. 4 – Дятлообразные – 4%. По два вида (2%) из отрядов Аистообразные (Ciconiiformes) и Журавлеобразные (Gruiformes).

Многочисленными были 7 видов: озерная чайка (54.6), сизый голубь (43), полевой жаворонок (32.4), сизая чайка (25.7), грач (24.1), серая ворона (14.5), обыкновенный скворец (10.1). К обычным были отнесены: галка (9.5), кряква (8), рябинник (4.3), чибис (2.4). Редкие: обыкновенная пустельга (0.9), обыкновенный канюк (0.54), чёрный стриж (0.5), серая цапля (0.3), перепелятник (0.3), тетереvyтник (0.19), перепел (0.12), ворон (0.1), ушастая сова (0.03), полевой лунь (0.09), чёрный коршун (0.01), обыкновенный осоед (0.01). Суммарное обилие – 237.99 особ./км². Особую роль в питании птиц в этот период играл крупнейший в Московской области полигон ТБО, расположенный в окрестностях д. Перепечино. Полигон привлекал большое количество врановых и чаек (более 1000 особей ежедневно).

В летний период зарегистрировано 98 видов птиц, 28 из них – опасные для самолетов. Представители отряда Воробьинообразных составляли 58% (57 видов / 9 опасных). 14 видов / 4 (опасных для самолетов) из отряда Ржанкообразные – 13%. 10/6 – Соколообразные – 10%. 6 – Дятлообразные – 6%. 3/2 – Курообразные – 3%. По два вида (2%) из отрядов Журавлеобразные и Совообразные. По одному виду (1%) из отрядов Голубеобразные, Кукушкообразные, Стрижеобразные, Поганкообразные, Аистообразные, Гусеобразные. Из 28 самолетоопасных видов весьма многочисленным была озерная чайка (104.3), многочисленными – обыкновенный скворец (90.6), сизый голубь (62.4), сизая чайка (41.6), грач (33.4), полевой жаворонок (31.7), серая ворона (20.2), чёрный стриж (17), галка (13.4), чибис (10.14), рябинник (10). Редкие – обыкновенный канюк (0.92), обыкновенная пустельга (0.78), перепелятник (0.74), тетереvyтник (0.57), полевой лунь (0.54), ворон (0.5), серая цапля (0.5), болотный лунь (0.45), серая куропатка (0.28), ушастая сова (0.17), чёрный коршун (0.07), обыкновенный осоед (0.04), луговой лунь (0.01). Суммарное обилие биоповреждающих видов за сезон составило 463.81 особ./км². Для периода характерна очень высокая активность птиц. В связи с появлением слетков наблюдалось обострение орнитологической ситуации в зоне аэродрома. Молодые неопытные особи хуже могут экстраполировать движение приближающегося самолёта, взлетая при испугивании, чаще выбирают неверное направление полёта (Ильичев, 1982).

В осенний период было отмечено 47 видов птиц, 19 из них самолетоопасные. Наибольшим видовым разнообразием представлен отряд Воробьинообразных – 22 вида (47%), из них 6 самолетоопасных. 10 видов / 4 (опасных для самолетов) из отряда Ржанкообразные – 21%. 6/5 – Соколообразные – 13%. 4 – Дятлообразные – 9%. По одному виду (2%) представителей отрядов Поганкообразные, Аистообразные, Гусеобразные, Голубеобразные, Курообразные. Многочисленными являлись озерная чайка (96.1), сизый голубь (69.4), сизая чайка (52.2), грач (42), серая ворона (18.6), рябинник (15.7), чибис (15.3), галка (10.3), редкими – перепелятник (0.9), обыкновенная пустельга (0.71), зимняк (0.53), тетереvyтник (0.46), обыкновенный канюк (0.34), полевой жаворонок (0.3), ворон (0.23). Суммарное обилие самолето-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

опасных видов составило 350.18 особ./км². На осеннем пролете некоторые кулики (турухтан – *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), травник – *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758)) использовали летное поле в качестве места отдыха, создавая плотные опасные для самолетов, скопления. С октября по ноябрь было характерно постепенное снижение активности птиц. Это связано с завершением пролета мигрирующих птиц и откочёвкой многих видов в южные регионы. В свою очередь, появление на обследуемой территории птиц, прикочевавших с севера, создает опасность, так как прилетевшие птицы не знакомы со спецификой обитания вблизи аэропорта (Якоби, 1972). С наступлением холодов птицы стали концентрироваться вокруг крупных полигонов ТБО.

Проанализировав данные по годовому обследованию объекта «Шереметьево», можно заключить, что наименьшая вероятность авиационных происшествий наблюдается зимой. Весной опасность столкновений резко возрастает, что связано с появлением большого количества озерной и сизой чайки. Гнездовые колонии чаек находятся на системе водоёмов Химкинского водохранилища (для сизой чайки), озёрах около станции Марк Савеловской железной дороги – для озерной чайки. Кормятся члены этих колоний преимущественно на полигоне ТБО «Перепечино», по пути к полигону чайки пролетают непосредственно над летным полем аэродрома Шереметьево (Sapunkova, 2009).

Сезонная динамика численности и видового состава птиц окрестностей аэропорта «Домодедово». Биотопы. Лесная группа: смешанные леса (70%), еловые и елово-лиственные леса (15%), мелколиственные леса (15%). Из нелесной группы: поля сельскохозяйственные (60%), луга разнотравные (40%). Селитебные биотопы – населенные пункты. Водные объекты: озёра на р. Гнилуша, озеро на р. Жданка, пруд в д. Кутузово, очистные сооружения в окрестностях д. Жиروشкино.

Зимний период характеризовался присутствием 35 видов птиц. Наибольшим видовым разнообразием представлен отряд Воробьинообразных – 25 видов (73% от учтенных), из них 6 самолетоопасных. 5 видов / 5 самолетоопасных из отряда Соколообразных – 15%. По одному виду (3%) из отрядов Гусеобразные, Курообразные. Среди Дятлообразных было зарегистрировано 2 вида (6%). Из 14 видов птиц, отнесенных к опасным для самолетов, многочисленными были: грач (95.7), сизый голубь (91.4), галка (58.18), обыкновенный скворец (29.1), рябинник (13.2), серая куропатка (12.8), серая ворона (12.2). Редкими были – обыкновенный канюк (0.96), зимняк (0.34), перепелятник (0.25), тетеревиный (0.08). Суммарное обилие самолетоопасных видов за период составило 317.32 особ./км². Наибольшие скопления птиц наблюдались в непосредственной близости от территории аэропорта в окрестностях соседних деревень и, особенно, на животноводческих объектах. На территорию аэропорта неоднократно наблюдались залеты серой куропатки со стороны расположенных рядом полей.

Весной было отмечено 89 видов птиц, 28 из них – опасные для самолетов. Представители отряда Воробьинообразных составляли 56% (50 видов/7 опасных). 12 видов / 4 (опасных для самолетов) из отряда Ржанкообразных – 13%. 9/7 – Соколообразные – 10%. 5/1 видов из отряда Гусеобразные – 6%; 4/3 – Курообразные – 4%. 3 – Дятлообразные – 3%. По два вида (2%) из отрядов Сивообразные и

Журавлеобразные. По одному виду (0.8%) из отрядов Голубеобразные, Кукушкообразные, Стрижеобразные, Поганкообразные, Аистообразные.

Из 28 видов, отнесенных к самолетоопасным, многочисленными были: сизый голубь (82.8), грач (80.4), галка (55.6), обыкновенный скворец (29.1), серая ворона (18.3), серая куропатка (13.5), чибис (12.7), озерная чайка (12.21), полевой жаворонок (10.71); обычными – рябинник (9.6), кряква (3.69), серая цапля (2.8), ворон (2,8), чёрный стриж (1.66), городская ласточка (1.45), обыкновенный канюк (1.05), деревенская ласточка (1.02).

К категории редких отнесены: сизая чайка (0.82), обыкновенная пустельга (0.8), серая куропатка (0.57), перепелятник (0.34), зимняк (0.17), полевой лунь (0.17), тетеревиный (0.08), ушастая сова (0.08), луговой лунь (0.01), тетерев (0.015). Суммарное обилие за весенний период составило 343.9 особ./км². Максимальная активность птиц приходилась на конец апреля – май. Недавно прилетевшие особи маркировали выбранные территории, затем сидели на гнездах и выкармливали птенцов. Во всех случаях они проявляли наиболее территориальное поведение, чем в другое время года. Представители дневных хищных птиц постоянно держались над территорией аэродрома и использовали его в качестве места для кормодобывания.

В летний период зарегистрировано 112 видов птиц. Представители отряда Воробьинообразных составляли 54% (60 видов / 8 опасных). 12 видов / 4 (опасных для самолетов) из отряда Ржанкообразные – 11%. 11/8 – Соколообразные – 10%. 8/1 – Гусеобразные – 7%. 6 – Дятлообразные – 5 %. 4/1 – Журавлеобразные – 4%. 3/2 – Курообразные – 3%. По два вида (2%) из отрядов Аистообразные, Голубеобразные и Совеобразные. По одному виду (0.5%) из отрядов Кукушкообразные, Стрижеобразные.

Из 29 видов птиц, экология которых потенциально сопряжена с повреждением самолетов, многочисленными были: обыкновенный скворец (98.5), сизый голубь, грач (67.2), галка (40.6), серая ворона (23.3), рябинник (22.6), озерная чайка (22.1); обычными являлись: полевой жаворонок (5), серая цапля (3.7), кряква (3.3), серая куропатка (2.85), чибис (2.28), ворон (2.2), чёрный стриж (1.7), обыкновенная пустельга (1.13). Редки были: болотный лунь (0.82), сизая чайка (0.6), перепел (0.3), перепелятник (0.17), чёрный коршун (0.1), тетеревиный (0.08), ушастая сова (0.02). Суммарное обилие самолетоопасных видов составило 374.09 особ./км². Увеличение численности птиц и обострение орнитологической ситуации в этот период связано с появлением слетков. Особую опасность представляли обыкновенные скворцы, после гнездования образующие большие и плотные скопления (от нескольких сотен до тысяч особей) на открытых низкотравных пространствах летного поля аэродрома.

Осенью было зарегистрировано 49 видов птиц. Наибольшим видовым разнообразием представлен отряд Воробьинообразных – 25 видов (51%), из них 7 самолетоопасных. 8 видов / 3 (опасных для самолетов) из отряда Ржанкообразные – 16%. 6/5 – Соколообразные – 12%. 3 – Дятлообразные – 6%. По два представителя (4%) из отрядов Гусеобразные и Курообразные. По одному виду (2%) представителей отрядов Поганкообразные и Голубеобразные. Среди 20 самолетоопасных

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

видов многочисленными были: грач (798), сизый голубь (69.4), галка (49.2), серая ворона (19.6), обыкновенный скворец (11.9), озерная чайка (10.4); обычными являлись: серая куропатка (8.1), рябинник (7.1), кряква (3.8), серая цапля (3.5). К редким были отнесены: обыкновенный канюк (0.82), обыкновенная пустельга (0.71), чибис (0.6), ворон (0.42), тетерев (0.03), перепелятник (0.2). Суммарное обилие самолетоопасных видов за этот период составило 266.27 особ./км². В этот период закономерно постепенное снижение активности птиц.

По результатам обследования данного объекта можно заключить, что основное обилие во все периоды приходится на представителей семейства Врановые. Однако врановые птицы, по сравнению с другими, обладают повышенными интеллектуальными способностями, что позволяет им быстро адаптироваться к особенностям поведения на территории аэродрома (Ильичев, 1984 а). Именно поэтому столкновения данных птиц с воздушными судами происходят крайне редко и, как правило, в авиационных происшествиях принимают участие нерезидентные особи. В зимний период большую опасность в плане столкновений представляют серые куропатки, в летнее-осенний период – скопления скворцов.

Таблица 1

Сравнительное обилие разных экологических групп повреждающих видов птиц по сезонам для двух обследованных аэродромов – Шереметьево (Ш) и Домодедово (Д), особ./км²

Группа птиц	Период									
	зима		весна		лето		осень		Всего	
	Ш	Д	Ш	Д	Ш	Д	Ш	Д	Ш	Д
Чайки	0	0	82.7	13.2	150.5	22.71	155.9	10.61	389.1	46.52
Хищные	0.94	1.71	2.07	2.7	4.29	4.05	2.94	1.94	10.2	10.4
Куриные	6.24	15.2	0.12	15.57	1.68	3.15	0.14	8.4	8.18	42.32
Голуби	45.9	91.4	43	82.8	62.4	71.2	69.4	70.4	220.7	315.8
Открытых пространств (чибис, жаворонок)	0	0	34.8	23.41	41.84	7.28	15.6	0.6	92.24	31.29
Стриж, ласточки	0	0	4.4	4.13	31.3	4.4	0	0	35.7	8.53
Скворец	8.9	28.6	10.1	29.1	90.6	98.5	9.7	11.9	119.3	168.1
Врановые	55.32	167.2	48.2	157.1	67.5	133.2	71.13	149	242.1	606.5
Рябинник	7.6	13.2	4.3	9.4	10.0	22.6	15.7	7.1	37.6	52.3
Обилие за период, особ./км ²	127.9	317.3	237.9	343.9	463.8	374.1	350.1	266.2	1179	1302

Сезонная динамика численности и видового состава птиц окрестностей Курской АЭС. Биотопы. Были выделены 4 основных типа биотопов – сельскохозяйственные земли, дубравы, боры и пойменные комплексы. Перечисленные типы биотопов занимают 93% изученной территории. Среди техногенных водоёмов, сформированных на территории Курской области, особое место занимает водоём-охладитель Курской АЭС, изучению авифауны которого было уделено повышенное внимание.

Зимний период характеризовался присутствием 39 видов птиц, из них 4 опасные (все – Врановые), с точки зрения возможности биоповреждающих ситуаций. Среди повреждающих видов многочисленными были: грач (37.5); галка (30.0); серая ворона (12.2); редким был ворон (0.1). Суммарное обилие Врановых составило 79.7 особ./км². На протяжении всей зимы стая врановых птиц численностью

до 250 особей кормилась на полигоне ТБО города-спутника, располагавшемся в 300 м от границ АЭС. В конце февраля Врановые приступили к строительству гнёзд на порталах открытых распределительных устройств АЭС. По данным сотрудников АЭС, имели место случаи аварийного отключения трансформаторов из-за попадания металлической проволоки, которую птицы использовали для строительства гнёзд, на токонесущие конструкции распределительных устройств.

В весенний период отмечено 63 вида птиц. Из потенциально повреждающих видов многочисленным были: грач (99.12), галка (74.2), серая ворона (12.5); обычным являлся белый аист (2.3); ворон был редок (0.17). Суммарная плотность этих видов 188.27 особ./км². Во второй декаде апреля члены колонии приступили к насиживанию кладок. В конце марта отмечен массовый весенний прилет озерных чаек. В окрестностях АЭС было зафиксировано около 1500 особей этого вида.

Летний период характеризовался присутствием 83 видов птиц на обследуемой территории. Обилие биоповреждающих видов распределялось следующим образом: весьма многочисленные – грач (189), галка (110); многочисленные – серая ворона (14.5); обычным был белый аист (2.8); к редким относился ворон (0.2). Суммарное обилие 317 особ./км². С середины августа члены колонии Врановых, обнаруженной на порталах распределительных устройств, стали образовывать скопления в городе-спутник АЭС, откуда совершали ежедневные перелеты на полигон ТБО.

В осенний период было отмечено 68 видов птиц. Обилие представителей повреждающих видов было таково: весьма многочисленным был грач (120), многочисленными галка и серая ворона (17.5), ворон был редким (0.23). Суммарное обилие этих видов 226.73 особ./км². Основную массу птиц составляли Врановые, которые кормились на полигоне ТБО, на ночевки совершали перелеты в город-спутник. Численность стаи Врановых на полигоне составляла 500 – 700 особей.

Таблица 2

Сравнение количества повреждающих видов и их суммарного обилия по сезонам для разных объектов

Объект	Сезон			
	Зима	Весна	Лето	Осень
Шереметьево	12 / 127.9	26 / 237.9	28 / 463.8	18 / 350.2
Домодедово	14 / 317.32	28 / 343.9	29 / 374.09	20 / 266.27
Курская АЭС	4 / 79.7	5 / 188.27	5 / 317	4 / 226.73

Примечание. В числителе – количество видов, в знаменателе – обилие, особ./км².

На основании данных обследования было сделано заключение об опасности колонии Врановых для оборудования открытых распределительных устройств. Одним из основных ключевых факторов существования данной колонии является наличие легкодоступной кормовой базы в виде полигона ТБО города-спутника АЭС, технология складирования отходов производится открытым способом, что многократно усиливает привлекательность данного полигона для птиц (Сапункова, Ильичев, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа данных, полученных при проведении обследований на территории аэропортов и АЭС, выяснилось, что основные факторы, привлекающие птиц на эти объекты, сходны: минимальное беспокойство со стороны людей, так как на эти объекты доступ персонала ограничен. Возможность использования техногенных конструкций в качестве присад и мест гнездования, а также отсутствие хищных млекопитающих позволяет птицам свободно перемещаться по территориям объектов. Одним из основных факторов, способствующих концентрации птиц на территории аэропорта «Шереметьево» и Курской АЭС является наличие легкодоступной кормовой базы в виде полигонов ТБО в непосредственной близости от них. Численность биоповреждающих видов на всех объектах увеличивается в весенне-летний период.

Сравнивая данные, полученные по результатам обследований на двух авиационных объектах, можно сделать вывод, что для «Шереметьево» наибольшую опасность представляют чайки. Их высокая численность связана с наличием ряда крупных водоёмов, а также расположением полигона ТБО в непосредственной близости от территории аэродрома. Территория вокруг аэропорта «Домодедово» характеризуется большими площадями лесных биотопов, водных объектов сравнительно мало, масштабных действующих полигонов ТБО поблизости нет, но имеется несколько крупных животноводческих объектов, привлекающих голубей и врановых птиц. В целом ситуация на объекте «Домодедово» более спокойная, так как Врановые представляют для самолетов гораздо меньшую опасность по сравнению с чайками. На основании анализа данных, полученных при проведении эколого-орнитологических обследований, разработаны рекомендации по борьбе с повреждающей деятельностью птиц на территориях этих аэродромов и АЭС.

Автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории экологии и управления поведением птиц Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН за предоставление возможности работать по данной теме, а также коллективу Центрально-Черноземного заповедника за помощь в проведении полевых работ при обследовании Курской АЭС.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас-определитель видовой принадлежности птиц по их макро- и микроструктурным фрагментам. Практическое руководство. М. : Военное изд-во, 1995. 112 с.

Звонов Б. М., Кривоносов Г. А. Методические рекомендации по предотвращению гибели птиц на опорах высоковольтных линий электропередач / Астраханский гос. заповедник. Астрахань, 1980. 6 с.

Золотарёв С. С., Сапункова Н. Ю., Атаманов В. В., Кузнецов А. В. Влияние биоповреждений на устойчивость работы АЭС и проблемы защиты высоковольтного электрооборудования от птиц (на примере Курской АЭС) [Электрон. ресурс] / Лекции III межотраслевой школы-семинара «Эксплуатационная устойчивость элементов атомных электростанций». Электрон. текст, граф. (12 Mb). М. : Росэнергоатом, 2007. 1 электрон. опт. диск (CD-ROM): цв. Систем. требования : Pentium – 233 MMX; Video 8 Mb; 2x CD-ROM дисковод; мышь. Загл. с диска.

- Ильичев В. Д.* Биоповреждения – эколого-технологическая проблема // I Всесоюз. конференция по биоповреждениям : материалы / под ред. Ф. М. Иванова. М. : Наука, 1978. С. 3 – 5.
- Ильичев В. Д.* Управление поведением как экологическая проблема // Успехи современной биологии. 1982. Т. 94. С. 142 – 154.
- Ильичев В. Д.* Управление поведением птиц. М. : Наука, 1984 а. 304 с.
- Ильичев В. Д.* Защита материалов и технических устройств от птиц. М. : Наука, 1984 б. 235 с.
- Ильичев В. Д., Силаева О. Л., Золотарев С. С., Бирюков В. А., Нечваль Н. А., Якоби В. Э., Титков А. С.* Защита самолетов и других объектов от птиц. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. 320 с.
- Кузякин А. П.* Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Крупской. 1962. Т. 109, вып. 1. С. 3 – 182.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С.* Птицы равнин Северной Евразии : численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 304 с.
- Равкин Е. С., Челинцев Н. Г.* Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела. М., 1990. 36 с.
- Равкин Ю. С.* К методике учета птиц в лесных ландшафтах. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1967. 75 с.
- Рогачев А. И., Лобанов В. А.* Особенности участия различных птиц в столкновениях с самолетами : Экология и охрана птиц. Кишинев : Штиинца, 1981. 193 с.
- Сапункова Н. Ю., Ильичев В. Д.* Проблемы защиты объектов электроэнергетики от биоповреждений, вызываемых жизнедеятельностью птиц (на примере АЭС) // Энергетик. 2011. № 6. С. 44 – 45
- Сапункова Н. Ю., Золотарев С. С.* Особенности защиты открытых распределительных устройств от повреждений, вызываемых птицами (на пример АЭС) : применение комплексного репеллентного метода // Проблемы гибели птиц и орнитологическая безопасность на воздушных линиях электропередачи средней мощности : современный научный и практический опыт / под. ред. О. В. Бородина. Ульяновск : Стержень, 2012. С. 223 – 231.
- Соколов В. Е., Ильичев В. Д., Емельянова И. А.* Млекопитающие и птицы, повреждающие технику и сооружения. М. : Наука, 1990. 237 с.
- Типовой технологический регламент безопасной эксплуатации энергоблока АЭС с реактором ВВЭР-1000 (В-320). ТРВ-1000-4. М. : Росэнергоатом, 1997.
- Челинцев Н. Г.* Математические основы учета животных / Контрольно информационно-аналитический центр охотничьих животных и среды их обитания Охотдепартамента Минсельхоза России. М., 2000. 431 с.
- Челинцев Н. Г., Равкин Е. С.* Методы оценки плотности населения птиц по данным круговых учетов // Сиб. экол. журн. 2000. № 6. С. 735 – 742.
- Якоби В. Э.* Повреждение самолетов от столкновения с птицами. М. : Наука, 1972. 205 с.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Wien : Aufl, 1964. 865 p.
- Büttner W.* Observations on bird deterrents in Asia // Annales des Epiphyties. 1962. Vol. 13. P. 167 – 186.
- Hild J.* Procedure of bird strike warning – forecast and advisory // Proceedings of the 12th Meeting of Bird Strike Committee Europe. Paris : BSCE, 1977. P. 93 – 94
- Sapunkova N. Y.* Birds – as a source of biodamages of electric equipment at the atomic power-plants // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Materials of 4th Intern. Young Scientists Conference. Odesa : Pechatniy dom, 2009. P. 108 – 109.

УДК [599.742.4:591.5](470.12+470.620)

**СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ ЕВРОПЕЙСКОГО БАРСУКА
(*MELES MELES LINNAEUS*, 1758) (MUSTELIDAE, MAMMALIA)
НА ПОСЕЛЕНИЯХ В РАЗНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

Н. В. Сидорчук¹, А. Е. Волченко², В. В. Рожнов¹

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33*

² *Северо-Кавказский научно-исследовательский институт животноводства
Россия, 350055, Краснодар, пгт. Знаменский, Первомайская, 4
E-mail: barsykova_n@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Суточная активность европейского барсука (*Meles meles* Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) на поселениях в разных популяциях европейской части России. – Сидорчук Н. В., Волченко А. Е., Рожнов В. В. – Изучение суточной активности европейского барсука на поселениях проводили в двух популяциях в северо-западной и южной областях европейской части России с помощью фотоловушек. В северной популяции животные достоверно чаще выходили из поселений днем. Среди возможных причин подобных различий рассматриваются особенности климата (дневная температура), а также степень антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: *Meles meles*, суточная активность, фотоловушка, Вологодская область, Краснодарский край.

Daily activity of the European badger (*Meles meles* Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) at settlements in several populations of European Russia. – Sidorchuk N. V., Volchenko A. E., and Rozhnov V. V. – The European badger (*Meles meles*) daily activity was studied in two populations (northwestern and south regions of European Russia) with the aid of camera traps. The badgers of the northern population more often came out from their settlements in day-time. Possible causes are climate features (day temperatures) and the anthropogenic load degree.

Key words: *Meles meles*, daily activity, camera trap, Vologda region, Krasnodar region.

ВВЕДЕНИЕ

Большинство млекопитающих ведет скрытный образ жизни, поэтому наблюдения за их поведением в естественной среде обитания очень затруднительны. Особенно сложны в изучении виды с сумеречно-ночной активностью. Одним из таких сложных объектов является европейский барсук (*Meles meles* Linnaeus, 1758). Тем не менее, экология и поведение этого вида, особенно в Западной Европе, изучены достаточно полно. Интерес зарубежных исследователей к этому виду обусловлен разными причинами как общетеоретического, фундаментального характера, так и прикладного. Вследствие значительной изменчивости социальной и пространственной организации популяций этого вида в разных частях ареала, отсутствия очевидных причин формирования группового образа жизни, барсук стал

одним из модельных объектов при изучении возникновения и эволюции социальности у хищных млекопитающих (Kruuk, 1978; Stopka, Johnson, 2000; Macdonald et al., 2004). Причины прикладного характера связаны с проблемами охраны барсука в связи с низкой численностью вида в отдельных странах (Revilla et al., 2001 и др.) и его эпизоотическим значением (перенос возбудителей туберкулеза крупного рогатого скота) (Cheeseman et al., 1988 и др.).

Особенностям экологии европейского барсука посвящено значительное количество работ и в нашей стране. Однако, несмотря на значительный объем публикаций по разным сторонам биологии вида, в отечественной литературе сведения о поведении барсука в природе редки.

Характер суточной активности животных – один из основных аспектов экологии вида. В большинстве изученных популяций барсук ведет сумеречно-ночной образ жизни (Neal, 1948; Cresswell, Harris, 1988; Kowalczyk et al., 2003; Rosalino et al., 2005 и др.), однако есть и исключения (Горшков, 1997; Данилов, 2005; Соловьев, 2008; Rodríguez et al., 1996; Fedriani et al., 1999 и др.). Во многих работах активность барсука описывают на основании встреч животных или наблюдений около поселений (Горшков, 1997; Соловьев, 2008 и др.). Наиболее полно изучить суточную активность барсука и факторы, ее определяющие, позволяет использование таких методов исследований, как радиослежение, видеорегистрация животных у поселений.

Целью данной работы является изучение суточной активности европейского барсука на поселениях в разных популяциях европейской части России с помощью нового метода регистрации животных – использования фотоловушек.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в двух регионах европейской части России: северо-западном (Дарвинский заповедник) и южном (охотхозяйство Красный лес).

Дарвинский государственный биосферный заповедник расположен в Вологодской области в незатопленной части Молого-Шекснинской низменности. Он имеет форму полуострова, окруженного Рыбинским водохранилищем. Территория заповедника представляет собой плоскую слаборассеченную, низменную равнину, более 80% которой занято сфагновыми болотами и заболоченными лесами с преобладанием сосняков. Характер рельефа и почвенно-гидрологические условия заповедника неблагоприятны для обитания барсука из-за отсутствия мест, удобных для устройства им поселений. Существование этого вида в заповеднике обусловлено наличием здесь многочисленных угольных ям, в которых и селится барсук (Калецкая, 1973). Для климата заповедника характерны прохладное лето (средняя температура июля +17.4°C) и умеренно морозная зима (средняя температура января -12.2°C). Средняя продолжительность зимы 115 дней. Достаточно длинная и морозная зима определяет продолжительный сон барсука данной популяции (4.5 – 5 месяцев) (Сидорчук, Рожнов, 2010). Заповедный режим территории района исследования обеспечивает минимальное беспокойство барсука со стороны человека.

Охотничье хозяйство «Красный лес» расположено в Краснодарском крае в 70 км от г. Краснодар. Территория охотхозяйства расположена в широколиствен-

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ ЕВРОПЕЙСКОГО БАРСУКА

ном пойменном лесу р. Кубань. Рельеф здесь пересеченный, что создает благоприятные условия для устройства поселений (Волченко А. Е., Волченко Н. Н., 2005). Климат умеренно-континентальный, с мягкой зимой (средняя температура января +0.6°C) и жарким летом (средняя температура июля +24.1°C). Продолжительность зимы в среднем 45 дней, соответственно и зимний сон у барсука непродолжительный – 1.5 – 2 месяца. Территория охотхозяйства периодически посещается людьми.

Для изучения суточной активности барсука использовали фотоловушки (модели Wild view Xtreme II, Leaf River DC-2BU и Leaf River DC-3BU), которые были установлены на поселениях. Более подробно способы установки фотоловушек и их характеристики приведены нами ранее (Сидорчук и др., 2007; Сидорчук, Рожнов, 2010). Поселения обследовали один раз в 14 – 20 дней и при необходимости перемещали ловушки по поселению.

В Дарвинском заповеднике в 2006 – 2009 гг. наблюдения проводили на девяти постоянных и временных поселениях барсука в период с 20 апреля по 10 ноября. Всего отработано 2548 фотоловушко-суток, получено 748 снимков барсука.

В «Красном лесу» исследования проводили в 2006 г. с 1 по 31 декабря на одном поселении, в 2007 г. с 1 января по 4 мая на одном поселении и в 2008 г. с 22 апреля по 11 ноября на двух поселениях. Всего отработано 500 фотоловушко-суток, получено 637 снимков барсука.

За одну регистрацию принимали один фотоснимок, на котором можно было точно определить видовую принадлежность животного. В случае получения серии снимков (нескольких последовательных кадров через небольшие промежутки времени в несколько минут) при продолжительной активности барсука всю серию принимали за одну регистрацию, а время этой регистрации определяли по данным «средней» по времени фотографии. Случаи продолжительной активности барсука у входов поселения (груминг, игровые взаимодействия, чистка поселения, подготовка подстилки и др.) описывали отдельно (Сидорчук, Рожнов, 2010). По фотоматериалу, собранному в Дарвинском заповеднике, выделено 290 регистраций активности барсука. По фотоматериалу «Красного леса» – 345 регистраций.

Для дальнейшего анализа связи суточной активности барсука у входов поселений с условиями освещенности время каждой регистрации перевели с декретного на местное среднее солнечное время (Новиков, 1953).

Далее подсчитывали количество регистраций в разное время суток (утро, день, вечер и ночь). Продолжительность выделенных периодов варьирует в течение года, соответственно условия освещенности также сильно различаются на протяжении периода наших наблюдений. Для расчета продолжительности дня и ночи использовали данные о местном солнечном времени восхода и заката. Длительность утренних и вечерних сумерек рассчитывали в процентах от продолжительности дня. Так как для нашего исследования такие общепринятые понятия как гражданские и навигационные сумерки оказались неподходящими, то мы определили продолжительность сумерек как среднее значение между длительностью гражданских и навигационных сумерек. Для широты Дарвинского заповедника длительность сумерек составила 15% от продолжительности дня, для широты «Красного леса» – 10%.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дарвинский заповедник. Мы не обнаружили межгодовых различий в характере суточной активности европейского барсука на территории Дарвинского заповедника у входов поселений ($\chi^2 = 8.04, p = 0.23$), поэтому для дальнейшего анализа данные разных лет объединили. По полученным результатам можно отметить, что барсук в Дарвинском заповеднике может появляться на поверхности в любое время суток (рис. 1). Нередко животные покидают убежища днем и могут уходить на

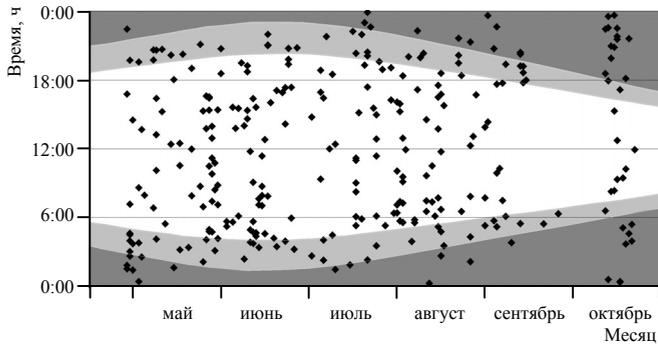


Рис. 1. Суточная активность барсука у входов поселений в Дарвинском заповеднике (темно-серым цветом отмечены ночные часы, светло-серым – сумерки)

поиски пищи. Неоднократные встречи барсуков, кормившихся днем вдали от поселений, зафиксированы сотрудниками заповедника в зоологической картотеке. Активность барсука на поселении в течение суток распределена неравномерно. Наиболее часто животных регистрировали у входов поселений с 4 до 6 ч, что, по-видимому, соответствует времени воз-вращения животных с кормежки. С 6 до 8 ч число регистраций уменьшается, минимум их отмечен в дневные часы с 8 до 14 ч. С 14 до 18 ч барсук попадает в поле зрения фотокамер чаще, число регистраций постепенно увеличивается до максимального в период с 18 до 22 ч. Вечерний пик активности барсука на поселениях менее выражен, чем утренний: по-видимому, это обусловлено тем, что время выхода животных на кормежку в заповеднике значительно варьирует. С 22 до 4 ч наблюдается второй минимум регистраций животных, что может быть обусловлено тем, что это время барсук проводит в поиске корма вдали от поселений. Наличие регистраций животных на поселениях в сумеречное и ночное время позволяет предположить, что в Дарвинском заповеднике во время поиска корма барсук может возвращаться к поселению или посещать временные убежища.

Характер активности европейского барсука у входов поселений в Дарвинском заповеднике изменяется в течение периода наблюдений ($\chi^2 = 74.9, p = 0.001$) (рис. 2). Весной животные чаще попадали в поле зрения фотокамер в утренние и дневные часы (27 и 45% регистраций), летом – днем (78% регистраций), осенью – ночью (47% регистраций).

Красный лес. В «Красном лесу» наблюдения проводили каждый год в разные сезоны, поэтому данные не проверяли на наличие межгодовых различий (так как эти различия отражали бы скорее сезонные изменения активности) и объединили.

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ ЕВРОПЕЙСКОГО БАРСУКА

Так же, как и в Дарвинском заповеднике, в «Красном лесу» активность барсука на поселениях в течение суток распределена неравномерно (рис. 3). Большинство регистраций барсука у входов поселений приходится на ночные и сумеречные часы. Наиболее часто животных регистрировали у входов поселений с 2 до 4 ч и с 17 до 19 ч, что, по-видимому, соответствует времени выхода и возвращения животных с кормежки. Днем с 8 до 17 ч барсук практически не появляется на поверхности поселения.

Активность барсука в «Красном лесу» подтверждена сезонным изменениям ($\chi^2 = 21.1, p = 0.001$). Объем материала, собранного за летний период, значительно меньше по сравнению с другими сезонами (всего 22 регистрации), поэтому он не включен в анализ. Во все сезоны года животные наиболее активны в ночное время, а количество регистраций в другое время суток различно (рис. 4). Зимой барсук редко выходит днем (6% регистраций), а также в утренние и вечерние сумерки (1 и 4% регистраций). Весной активность барсука в дневные и вечерние часы возрастает (13 и 18% регистраций). Осенью животные также чаще отмечены ночью (77% регистраций), чем днем и вечером (6 и 17% регистраций). На протяжении всего года время выхода животных из поселений в «Красном лесу» остается практически неизменным (17 – 18 ч). При увеличении светового дня барсук не сокращает период кормежки и выходит из поселений за светом.

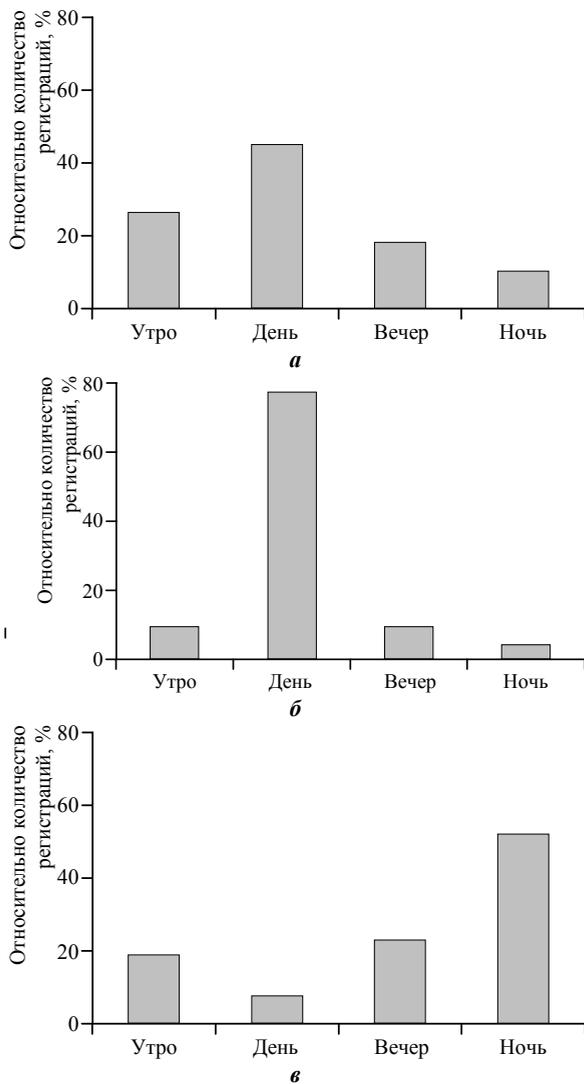


Рис. 2. Суточная активность барсука у входов поселений в Дарвинском заповеднике на протяжении разных сезонов года: а – весна, $n = 49$; б – лето, $n = 152$; в – осень, $n = 27$

ОБСУЖДЕНИЕ

Для европейского барсука на всем его ареале, как правило, характерна сумеречно-ночная активность (Neal, 1948; Cresswell, Harris, 1988; Fowler, Racey, 1988; Tuytens et al., 2001; Kowalczyk et al., 2003; Goszczyński et al., 2005; Rosalino et al., 2005; Do Linh San et al., 2007 и др.). Однако в некоторых популяциях отмечены случаи и дневных выходов на поверхность (Абеленцев, 1966; Гептнер и др., 1967;

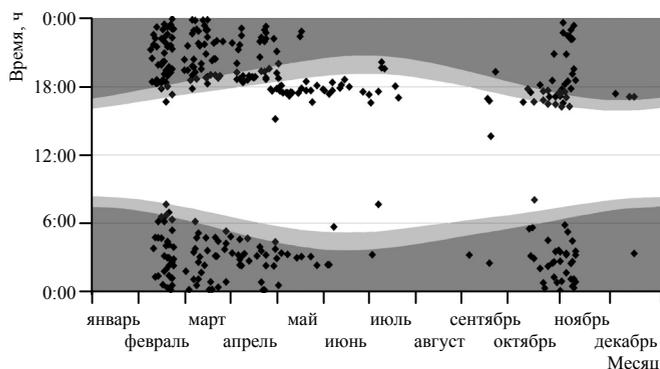


Рис. 3. Суточная активность барсука у входов поселений в «Красном лесу» (темно-серым цветом отмечены ночные часы, светло-серым – сумерки)

Горшков, 1997; Данилов, Туманов, 1976; Данилов, 2005; Соловьев, 2008; Rodrigues et al., 1996; Fedriani et al., 1999 и др.). Результаты наших исследований показали, что и в Дарвинском заповеднике, и в «Красном лесу» барсук выходит из убежищ в любое время суток, но характер суточной активности барсука на поселениях значительно различается в сравниваемых популяциях ($\chi^2 = 220.03$, $p = 0.001$). В Дарвинском заповеднике животные гораздо чаще регистрируются у входов днем (44% всех регистраций), а в «Красном лесу» – ночью (71% всех регистраций). Также в «Красном лесу» барсук редко появляется на поселении утром (2.6% всех регистраций). Количество регистраций в вечерние сумерки практически одинаково в сравниваемых популяциях (13.9% в «Красном лесу» и 12.4% в Дарвинском заповеднике). Каковы причины подобных различий?

Среди факторов, определяющих суточную активность барсука, обычно рассматривают погодные условия (Neal, 1948; Cresswell, Harris, 1988; Fowler, Racey, 1988 и др.) и воздействие на него человека и хищников (Goszczyński et al., 2005; Rosalino et al., 2005 и др.).

На большей части Европы численность волка и рыси – основных врагов барсука – невысока, а в некоторых странах эти хищники практически полностью уничтожены. Этот факт заставляет некоторых исследователей (Rosalino et al., 2005) сомневаться в зависимости характера суточной активности барсука от присутствия этих видов хищных млекопитающих.

Нами за весь период наблюдений в Дарвинском заповеднике отмечено пять случаев посещения поселений барсука рысью и четыре – волком. Редкость подобных визитов также позволяет предположить, что хищники не оказывают влияния на суточную активность барсука в заповеднике. В зоологической картотеке заповедника зафиксированы неоднократные встречи барсука в дневное время и на удалении от поселения. По-видимому, находясь на поселении и поблизости от него,

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ ЕВРОПЕЙСКОГО БАРСУКА

барсук может быстро укрыться в ближайшем входе и чувствует себя в безопасности. Для получения более обоснованных выводов о влиянии хищников на суточную активность барсука, однако, необходимы сведения об активности животных не только на поселениях, но и в пределах всего участка обитания. В «Красном лесу» за весь период наблюдений не зафиксировано ни одного посещения поселений барсука хищниками. В целом суточная активность барсука у входов поселений в этой популяции в большей степени отражает общие закономерности – обычно барсук появляется на поверхности поселения незадолго до захода солнца или сразу после него, а возвращается перед восходом.

Многие исследователи отмечают отрицательную связь продолжительности наземной активности барсука и длительности светлого времени суток, а также интенсивности лунного света (Neal, 1948; Cresswell, Harris, 1988; Fowler, Racey, 1988 и др.). Однако в «Красном лесу» при увеличении длины светового дня в мае барсук начинает выходить из убежищ засветло. Подобное поведение животных отмечено и в других популяциях, например, в национальном парке «Беловежье» (восточная Польша). Польские исследователи связывают это с летним сокращением численности дождевых червей – основного корма барсука в данной местности. В этот период барсук вынужден тратить больше времени на

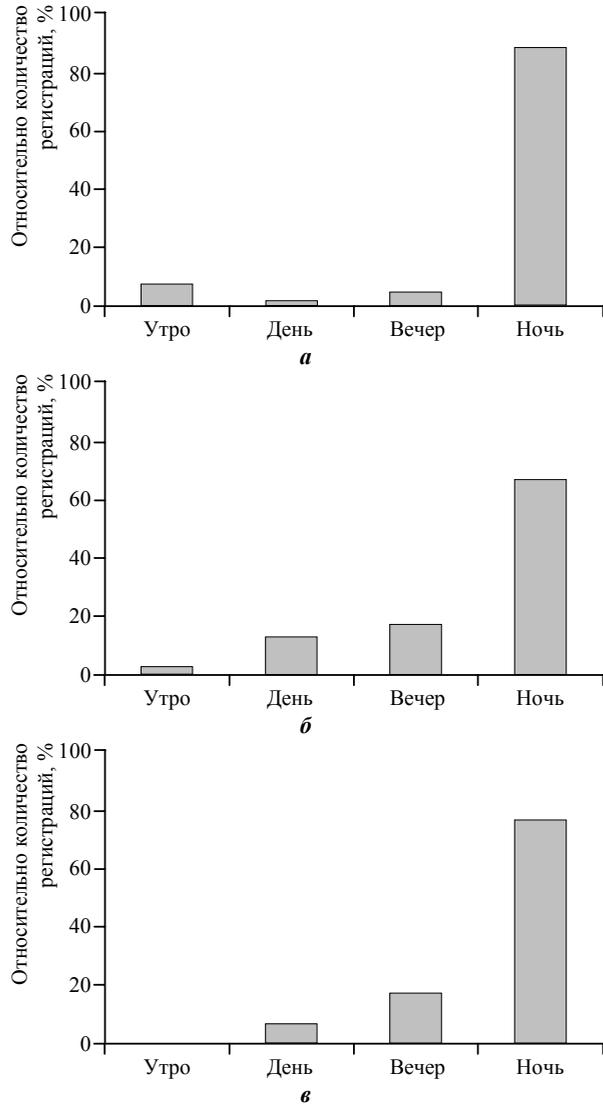


Рис. 4. Суточная активность барсука у входов поселений в «Красном лесу» на протяжении разных сезонов года: а – зима, $n = 78$; б – весна, $n = 160$; в – осень, $n = 84$

поиск других кормов и при уменьшении продолжительности ночи выходит из поселений засветло (Kowalczyk et al., 2003). Вероятно, подобные причины определяют сезонные изменения суточной активности барсука и в «Красном лесу».

Еще одна причина отличий поведения барсука в «Красном лесу» может заключаться в климатических особенностях местности. Для некоторых популяций показано, что ночная активность барсука не связана с условиями освещенности или наличием корма, а обусловлена особенностями климата. Например, в Португалии дневная температура воздуха может достигать +40°C и, соответственно, ночная активность барсука здесь – результат выбора им наиболее оптимальной температуры (Rosalino et al., 2005). Это может быть справедливо и для барсука в «Красном лесу», где летние температуры достаточно высоки – средняя температура июля +24.1°C, тогда как в Дарвинском заповеднике прохладнее (среднемесячная температура июля +17.4°C).

Следует отметить, что в «Красном лесу», несмотря на описанные сезонные изменения в суточной активности на поселениях, на протяжении всего года барсук чаще появляется на поверхности в ночные часы. В Дарвинском заповеднике подобный характер активности отмечен только в осенний период. Осенью барсук в Дарвинском заповеднике реже регистрируется на поселении днем (в отличие от весеннего и летнего периодов). Вероятно, это связано с подготовкой животных к зимнему сну, продолжительность которого здесь достигает 4 – 4.5 месяцев (Сидорчук, Рожнов, 2010). Ряд исследователей (Данилов, Туманов, 1976; Горшков, 1997 и др.) отмечают, что в это время животные активно кормятся, накапливая жировые запасы, и нередко ищут корм и днем, достаточно далеко отходя от убежищ, и, соответственно, не фиксируются фотоловушками на поселении.

Еще один важный фактор, оказывающий влияние на суточную активность барсука, – беспокойство со стороны человека. Так, при сравнении времени выхода животных из поселений в двух районах Англии Ф. Тьюттенс с соавторами (Tuutens et al., 2001) отметили, что в популяции, подвергавшейся в прошлом воздействию со стороны человека, животные появляются на поверхности позже. Е. Нил (Neal, 1948) также приводит пример подобной зависимости, отмечая, что в местности, на протяжении длительного времени редко посещаемой человеком, барсука можно встретить у входов поселения даже днем. Я. Госжински с соавторами (Goszczyński et al., 2005) считают, что ночная активность барсука в центральной Польше обусловлена именно беспокойством со стороны человека, тогда как на охраняемой территории Беловежского национального парка (восточная Польша) случаи дневной активности барсука нередки (Goszczyński et al., 2005).

Беспокойство со стороны человека (или его отсутствие) может оказывать существенное влияние на формирование суточной активности и в изучаемых нами популяциях барсука. Так, в Вологодской области в условиях заповедного режима района исследования барсук появляется на поверхности в любое время суток и чаще в дневные часы. В «Красном лесу», часто посещаемом людьми, барсук в большинстве случаев выходит из убежища в сумерках или ночью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших исследований показывают, что в двух сравниваемых популяциях европейского барсука суточная активность животных на поселениях различается. В Дарвинском заповеднике животные часто появляются на поверхности поселения днем. Суточная активность барсука у входов поселений в «Красном лесу» в большей степени отражает общие описанные закономерности – барсук появляется на поверхности поселения обычно незадолго до захода солнца или сразу после него и возвращается перед восходом.

Вероятно, подобные различия обусловлены особенностями климата районов исследования, а также разной интенсивностью антропогенной нагрузки. Таким образом, при планировании наблюдений на поселениях барсука необходимо учитывать климат местности и степень антропогенной нагрузки. В районах с умеренным климатом и/или низкой антропогенной нагрузкой необходимо проводить наблюдения и в дневные часы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абеленцев В. И.* К экологии и хозяйственному значению барсука на Украине // Экология и история позвоночных фауны Украины. Киев : Наук. думка, 1966. С. 73 – 89.
- Волченко А. Е., Волченко Н. Н.* Экологические аспекты использования поселений европейским барсуком на Северном Кавказе // Млекопитающие горных территорий : материалы Междунар. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 43 – 48.
- Гептнер В. Г., Наумов Н. П., Юргенсон П. Б., Слудский А. А., Чиркова А. Ф., Банников А. Г.* Млекопитающие Советского Союза / под ред. В. Г. Гептнера, Н. П. Наумова. М.: Высш. шк., 1967. Т. 2, ч. 1. 1004 с.
- Горшков П. К.* Барсук в биосеннозах Республики Татарстан. Казань : Табигать, 1997. 176 с.
- Данилов П. И.* Охотничьи звери Карелии : экология, ресурсы, управление, охрана. М. : Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П. И., Туманов И. Л.* Куны Северо-Запада СССР. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1976. 256 с.
- Калецкая М. Л.* Некоторые особенности экологии млекопитающих, обусловленные заповедным режимом // Тр. Дарвин. гос. заповедника. Вологда, 1973. Вып. 11. С. 5 – 12.
- Новиков Г. А.* Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М. : Сов. наука, 1953. 520 с.
- Сидорчук Н. В., Волченко А. Е., Рожнов В. В.* Опыт использования фотоловушек при изучении поведенческой экологии барсука *Meles meles* // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы VIII съезда Териол. о-ва. М., 2007. С. 455.
- Сидорчук Н. В., Рожнов В. В.* Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 122 с.
- Соловьев В. А.* Биология и хозяйственное значение барсуков Вятско-Камского междуречья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Балашиха, 2008. 23 с.
- Do Linh San E., Ferrari N., Weber J.-M.* Spatio-temporal ecology and density of badgers *Meles meles* in the Swiss Jura Mountains // Europ. J. of Wildlife Research. 2007. Vol. 53, № 4. P. 265 – 275.

- Cheeseman C. L., Wilesmith J. W., Stuart F. A., Mallinson P. J.* The dynamics of tuberculosis in a naturally infected badger population // *Mammal Rev.* 1988. Vol. 18, № 1. P. 61 – 72.
- Cresswell W. J., Harris S.* The effect of weather conditions on the movements and activity of badgers (*Meles meles*) in a suburban environment // *J. Zoology.* 1988. Vol. 216, № 1. P. 187 – 194.
- Fedriani J. M., Palomares F., Delibes M.* Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores // *Oecologia.* 1999. Vol. 121, № 1. P. 138 – 148.
- Fowler P. A., Racey P. A.* Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57° N // *J. Zoology.* 1988. Vol. 214, № 4. P. 635 – 651.
- Goszczyński J., Juszek S., Pacia A., Skoczyńska J.* Activity of badgers (*Meles meles*) in Central Poland // *Mammalian Biology.* 2005. Vol. 70, № 1. P. 1 – 11.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A.* Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Białowieża Primal Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations // *J. Biogeography.* 2003. Vol. 30, № 3. P. 463 – 472.
- Kruuk H.* Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles* // *J. Zoology.* 1978. Vol. 184, № 1. P. 1 – 19.
- Macdonald D. W., Newman C., Dean J., Buesching C. D., Johnson P. J.* The distribution of Eurasian badger, *Meles meles*, setts in a highdensity area: field observations contradict the sett dispersion hypothesis // *Oikos.* 2004. Vol. 106, № 2. P. 295 – 307.
- Neal E.* The Badger. London : Collins, 1948. 155 p.
- Revilla E., Palomares F., Delibes M.* Edge-core effects and the effectiveness of traditional reserves in conservation: Eurasian badgers in Doñana National Park // *Conservation Biology.* 2001. Vol. 15, № 1. P. 148 – 158.
- Rodrigues A., Martín R., Delibes M.* Space use and activity in a Mediterranean population of badgers *Meles meles* // *Acta Theriologica.* 1996. Vol. 41, № 1. P. 59 – 72.
- Rosalino L. M., Macdonald D. W., Santos-Reis M.* Activity rhythms, movements and patterns of sett use by badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean woodland // *Mammalia.* 2005. Vol. 69, № 3 – 4. P. 395 – 408.
- Stopka P., Johnson D. D. P.* Badger (*Meles meles*) as a model species for the development of ecological and behavioural research // *Lynx.* 2000. Vol. 31, № 2. P. 125 – 131.
- Tuytens F. A. M., Stapley N., Steward P. D., Macdonald D. W.* Vigilance in badgers *Meles meles* : the effects of group size and human persecution // *Acta Theriologica.* 2001. Vol. 46, № 1. P. 79 – 86.

УДК 574.589(597)

**ВЗАИМОСВЯЗЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
СПОНГИОБИОНТНОГО СООБЩЕСТВА И РАЗМЕРА ХОЗЯИНА
НА ПРИМЕРЕ СИМБИОТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ГУБКИ
HALICLONA FASCIGERA (DEMOSPONGIAE: HAPLOSCLERIDA)**

А. М. Соколова, И. Н. Марин

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: enfado@ya.ru*

Поступила в редакцию 04.06.14 г.

Взаимосвязь биоразнообразия спонгиобионтного сообщества и размера хозяина на примере симбиотического комплекса губки *Haliclona fascigera* (Demospongiae: Haplosclerida). – Соколова А. М., Марин И. Н. – На тропических сублиторальных губках *Haliclona fascigera* в заливе Нячанг (Вьетнам) обнаружено 28 видов животных, из которых минимум 10 являются облигатными спонгиобионтами. Показано, что видовое богатство симбиотического сообщества возрастает с увеличением объёма губки, в то время как для индекса разнообразия и выравнинности сообщества чёткой корреляции не обнаружено, что даёт основания считать сообщество на небольших губках полностью сформированными за счёт вклада специфичных спонгиобионтов.

Ключевые слова: Porifera, *Haliclona fascigera*, симбиоз, симбионты губок, спонгиобионты, Вьетнам.

The relationship between biodiversity of symbiotic community and host's size in the case of the sponge *Haliclona fascigera* (Demospongiae: Haplosclerida) and its inhabitants. – Sokolova A. M. and Marin I. N. – The community of macroscopic animals associated with *Haliclona fascigera* in the Nhatrang Bay (Vietnam) is represented by at least 28 species, 10 of which are obligate sponge-dwellers. The number of such species positively correlates with the volume of the host while Shannon's index does not. It can be supposed that inhabitants of small sponges form complete community as well as large-hosts dwellers because of specific sponge symbionts contribution.

Key words: Porifera, *Haliclona fascigera*, symbiosis, sponge-associated animals, Vietnam.

ВВЕДЕНИЕ

Заселяя все глубины Мирового океана от литорали до ультраабиссали, морские губки (Porifera) предоставляют условия для обитания многочисленных животных различных таксонов. Благодаря сложной трёхмерной структуре морские губки являются богатейшим бентическим биотопом после коралловых рифов (Vasescu, 1971). Во внутренних полостях губок симбиотические животные способны укрываться от хищников (Henkel, Pawlik, 2005; Huang et al., 2008), а их ткани могут служить источником пищи для симбионтов (Đuriš et al., 2011).

В заливе Нячанг Южно-Китайского моря более 30 лет проводится комплексное исследование биологического разнообразия морских экосистем (Benthic fauna..., 2007, 2012), в том числе симбиотического населения различных морских беспозвоночных (например, Marin, 2007, 2008, 2009), однако роль губок как центральных членов консорция изучена недостаточно. Подходящим объектом для ис-

следования спонгиобионтных сообществ послужил комплекс животных, ассоциированный с крупной сублиторальной губкой *Haliclona fascigera* (Hentschel, 1912) (Demospongiae: Haplosclerida). В данной работе представлены основные данные об ассоциации – видовой состав и связь характеристик симбиотического сообщества с объёмом (в данном случае принятого за размер) хозяина.

Стоит оговориться, что под симбиотическим сообществом в этой работе подразумевается ассоциация сосуществующих на губке видов без рассмотрения связей между ними.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в заливе Нячанг (южный Вьетнам) во время водолазных погружений в трёх точках: вблизи островов Дун (12°17'6"N, 109°21'54"E), Мун (12°10'10"N, 109°18'54"E) и Нок (12°11'22"N, 109°20'34"E) в 2009, 2012 и 2013 гг. Для измерения внутреннего объема губку оборачивали полиэтиленовой плёнкой так, чтобы она плотно прилегала к поверхности, затем помещали в сосуд с водой и замечали количество вытесненной жидкости (в мл). Материал представлен смывами с 46 губок объёмом от 100 до 3000 мл (17, 10 и 19 губок собраны у островов Дун, Мун и Нок соответственно).

Статистическая обработка проведена при помощи стандартного пакета программ Windows Excel, Past, Statistica. При количественной обработке не учитывались копеподы *Asterocheres* sp. (Copepoda: Siphonostomatidae), полихеты *Polydorella dawydoffi* Radashevsky, 1996 (Polychaeta: Spionidae), трудно поддающиеся подсчёту, и брюхоногие моллюски семейства Triphoridae. Всего обработано 1552 животных. Губку также населяют несколько неидентифицированных видов мелких полихет, амфипод и копепод, не принятых в расчёт при количественной и качественной обработке.

В качестве меры разнообразия сообщества использованы широко употребляемые индекс Шеннона ($H' = -\sum n_i \ln n_i$, где n_i – доля особей i -го вида) и показатель выравненности ($J' = H' / \ln S$, где S – количество видов), характеризующий однородность видового комплекса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состав сообщества. Симбиотическое сообщество, населяющее *H. fascigera*, включает в себя минимум 28 видов животных, большинство из которых представлено в таблице. Помимо них на губке, как и на других субстратах, встречается ряд неидентифицированных видов офиур и морских пауков, голотурий, голожаберных моллюсков, раков-отшельников и мелких свободноживущих крабов.

Сведения об основных обитателях *H. fascigera*

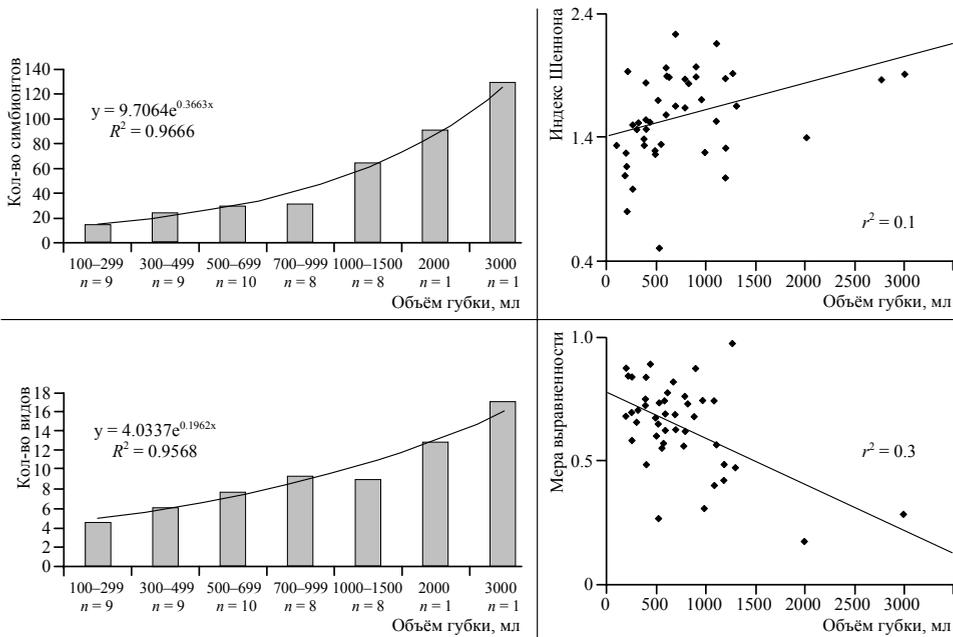
Название вида	Таксономическая принадлежность
1	2
<i>Polydorella dawydoffi</i> Radashevsky, 1996	Polychaeta: Spionidae
<i>Costatophora serrana</i> (Fischer, 1927)	Caenogastropoda: Triphoridae
<i>Costatophora iniqua</i> (Jousseaume, 1898)	Caenogastropoda: Triphoridae

ВЗАИМОСВЯЗЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ СПОНГИОБИОНТНОГО СООБЩЕСТВА

Окончание таблицы

1	2
Gen. sp. 1	Caenogastropoda: Triphoridae
Gen. sp. 2	Caenogastropoda: Triphoridae
<i>Asterocheres</i> sp.	Copepoda: Siphonostomatoida
<i>Thaumastocaris streptopus</i> Kemp, 1922	Decapoda: Caridea: Palaemonidae
<i>Periclimenes incertus</i> Borradaile, 1915	Decapoda: Caridea: Palaemonidae
<i>Pilumnus</i> sp.	Decapoda: Brachyura: Pilumnidae
<i>Lauriea</i> sp.	Decapoda: Anomura: Galatheidae
<i>Galathea</i> sp.	Decapoda: Anomura: Galatheidae
<i>Lissoporcellana</i> sp.	Decapoda: Anomura: Galatheidae
<i>Ophiothrix exigua</i> Lyman, 1874	Ophiuroidea: Ophiotrichidae
<i>Macrophiothrix nereidina</i> Lamarck, 1816	Ophiuroidea: Ophiotrichidae
<i>Ophiactis savignyi</i> Muller & Troschel, 1842	Ophiuroidea: Ophiactidae
<i>Pleuroiscya</i> sp.	Osteichthys: Gobiidae

Зависимость характеристик сообщества от объёма хозяина. Общее число видов и количество симбионтов положительно коррелирует с размером хозяина, тогда как индексы биоразнообразия и выравненности сообщества (J') не имеют чёткой связи с объёмом губки. На рисунке показана зависимость между объёмом хозяина и параметрами симбиотического комплекса – количеством видов и особей симбионтов.



Связь параметров симбиотического сообщества с объёмом губки (H' – индекс Шеннона, J' – мера выравненности)

ОБСУЖДЕНИЕ

На основе литературных и оригинальных данных из общего числа симбионтов, обнаруженных на губке, выделен ряд животных, являющихся облигатными спонгиобионтами (см. таблицу). Так, креветки *T. streptopus* и *P. incertus* известны как облигатные симбионты губок (Chase, Bruce, 1993). Крабы, по всей видимости, являются представителями неопisanного вида рода *Pilumnus*, однако частота их встречаемости (100%) не оставляет сомнений в облигатной природе симбиоза этих крабов с *H. fascigera*. Другие ассоциированные с *H. fascigera* животные, чей образ жизни, согласно литературным данным, связан с губками – это полихеты *Polydorella dawydoffi*, брюхоногие моллюски семейства Triphoridae (Marshall, 1983), копеподы рода *Asterocheres* (не исключительно спонгиобионтный род, однако богатый ассоциированными с губками видами) (Mariani, Uriz, 2001), галатеиды рода *Lauriea* (сборы других видов этого пока немногочисленного рода производились преимущественно с губок) (Macpherson, Robainas-Barcia, 2013). Симбиотический образ жизни известен для галатеид рода *Lissoporcellana* (симбионты губок, кораллов, гидроидов) (Haig, 1978), *Galathea* (симбионты кораллов и морских лилий) (Baeza, 2011) и рыб-бычков рода *Pleurosicya* (являются поликсенными симбионтами по данным интернет-базы FishBase). По-видимому, последних перечисленных животных стоит рассматривать как факультативных симбионтов *H. fascigera*, так как *Lissoporcellana* sp. встречена в единственном экземпляре, *Galathea* sp., вероятнее всего, является симбионтом соседних с губкой кораллов, а бычки способны менять хозяина.

Офиуры *Macrophiothrix nereidina*, *Ophiothrix exigua*, *Ophiactis savignyi*, обнаруженные на *H. fascigera*, не являются облигатными симбионтами (так как часто встречаются на неживых субстратах (например, Price, Rowe, 1996)), но имеют тенденцию к сожительству с крупными прикрепленными организмами, т. е. могут считаться факультативными симбионтами. Остальные участники ассоциации рассмотрены как случайные симбионты, так как были замечены на других субстратах (Марин И. Н., личн. сообщ.) и имели, в отличие от офиур, очень низкую экстенсивность заселения *H. fascigera*.

Таким образом, по предварительным данным, из 28 обнаруженных видов 10 видов специфичны для губок, 6 видов являются факультативными спонгиобионтами, а 12 видов – случайными обитателями губок. На других губках видовое богатство ассоциированного сообщества может быть выше, а доля облигатных симбионтов, особенно спонгиобионтов, – значительно ниже вплоть до полного отсутствия (Long, 1968; Frith, 1976; Peattie, Hoare, 1979; Wendt et al., 1985; Voultziadou-Koukoura et al., 1987; Villamizar, Laughlin, 1991; Duarte, Nalesso, 1996; Çinar et al., 2002). Во многом показатели специфичности спонгиобионтного сообщества зависят от широты обитания губки, увеличиваясь в тропических водах и снижаясь в умеренной зоне (Klitgaard, 1995).

На основании полученных данных можно утверждать, что **число видов (видовое богатство)** и **количество симбионтов** явно коррелируют с объемом хозяина – губки *H. fascigera*. Эти выводы соответствуют данным других исследователей (Uebelacker, 1977; Westingia, Hoetjes, 1981; Koukouras et al., 1992, 1996; Gherardi et

al., 2001; Riberio et al., 2003; Abdo, 2007; Palpandi et al., 2007). Позитивную корреляцию можно интерпретировать как увеличение ёмкости среды для ассоциированных животных с возрастанием размера полости *H. fascigera*. Связь количества симбионтов с объёмом хозяина означает полноценное использование жилого пространства внутри губки. Кроме того, подобная взаимосвязь позволяет судить об объёме губки как о более сильном факторе, оказывающем влияние на симбионтов, чем другие (гидродинамические условия внешней среды, конкуренция в сообществе спонгиобионтов, морфология губки, субстрат и др.). Авторы ряда работ сталкивались с обратной ситуацией, не обнаружив связи между объёмом изученных губок и количеством или числом видов спонгиобионтов (Long, 1968; Pansini, 1970; Firth, 1976; Koukouras et al., 1985; Voultziadou-Koukoura et al., 1987; Klitgaard, 1995; Duarte, Nalesso, 1996; Çinar et al., 2002; Huang et al., 2008; Padua et al., 2013). При этом **разнообразие сообщества** не имеет выраженной корреляции с объёмом хозяина, а показатели **выравненности сообщества** показывают только тенденцию к снижению с увеличением размера губки. На основании этих данных можно считать, что даже на некрупных хозяевах симбиотическое сообщество уже сформировано, что связано с его высокой специфичностью: на губках большого размера видовое богатство ассоциации велико за счёт животных, не являющихся спонгиобионтами.

Авторы благодарны дирекции Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН и Российско-Вьетнамского тропического центра, а также лично доктору биологических наук Т. А. Бритаеву за предоставленную возможность проведения работ во Вьетнаме.

Работа выполнена на базе Совместного Российско-Вьетнамского научно-исследовательского и технологического тропического центра при частичной финансовой поддержке Гранта Президента РФ (проект № МК-4481.2014.4) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-00540-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abdo D. A.* Endofauna differences between two temperate marine sponges (Demospongiae : Haplosclerida : Chalinidae) from southwest Australia // *Mar. Biol.* 2007. Vol. 152. P. 845 – 854.
- Vacescu M.* Les spongiaires : un des plus interessants biotopes benthiques marins // *Rapports de la Commission International de la Mer Merditerranere.* 1971. Vol. 20. P. 239 – 241.
- Baeza J. A.* 8. Squat lobsters as symbionts and in chemo-autotrophic environments // *The Biology of Squat Lobsters* / ed. G. C. B. Poore. Melbourne : CSIRO Publ., 2011. P. 249 – 270.
- Benthic fauna of the Bay of Nhatrang, Southern Vietnam. Moscow : KMK Scientific Press, 2007. Vol. 2. 258 p.
- Benthic fauna of the Bay of Nhatrang, Southern Vietnam / eds. T. A. Britayev, D. S. Pavlov. Moscow : KMK Scientific Press, 2012. Vol. 2. 492 p.
- Chace F. A., Bruce A. J.* The Caridean Shrimps (Crustacea : Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition 1907 – 1910, Part 6 : Superfamily Palaemonoidea // *Smithsonian Contributions to Zoology.* 1993. Vol. 543. P. 1 – 152.
- Çinar M. E., Katagan T., Ergen Z., Sergin M.* Zoobenthos-inhabiting *Sarcotragus muscarum* (Porifera : Demospongiae) from the Aegean Sea // *Hydrobiologia.* 2002. Vol. 482. P. 107 – 117.
- Duarte L. F. L., Nalesso R. C.* The Sponge *Zygomyscale parishii* (Bowerbank) and its Endobiotic Fauna // *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 1996. Vol. 42, № 2. P. 139 – 151.

Đuriš Z., Horká I., Juračka P. J., Petrusek A., Sandford F. These squatters are not innocent : the evidence of parasitism in sponge-inhabiting shrimps // PloS one. 2011. Vol. 6, №. 7. P. 21987.

Frith D. W. Animals associated with sponges at North Hayling, Hampshire // Zoological J. of the Linnean Society. 1976. Vol. 58. P. 353 – 362.

Gherardi M., Giangrande A., Corriero G. Epibiontic and endobiontic polychaetes of *Geodia cydonium* (Porifera, Demospongiae) from the Mediterranean Sea // Hydrobiologia. 2001. Vol. 443. P. 87 – 101.

Haig J. Contribution toward a revision of the porcellanid genus *Porcellana* (Crustacea : Decapoda : Anomura) // Proceedings of the Biological Society of Washington. 1978. Vol. 91, № 3. P. 706 – 714.

Henkel T. P., Pawlik J. R. Habitat use by sponge-dwelling brittlestars // Marine Biology. 2005. Vol. 146. P. 301 – 313.

Huang J. P., McClintock J. B., Amsler C. D., Huang Y. M. Mesofauna associated with the marine sponge *Amphimedon viridis*. Do its physical or chemical attributes provide a prospective refuge from fish predation? // J. Experimental Marine Biology and Ecology. 2008. Vol. 362, № 2. P. 95 – 100.

Klitgaard A. B. The fauna associated with outer shelf and upper slope sponges (Porifera, Demospongiae) at the Faroe Islands, Northeastern Atlantic // Sarsia. 1995. Vol. 80. P. 1 – 22.

Koukouras A., Russo A., Voultziadou-Koukoura E., Dounas C., Chintiroglou C. Relationship of sponge macrofauna with the morphology of their hosts in the North Aegean Sea // Intern. Review Hydrobiology. 1992. Vol. 77, № 4. P. 609 – 619.

Koukouras A., Russo A., Voultziadou-Koukoura E., Arvanitidis C. Macrofauna associated with sponge species of different morphology // Marine Ecology. 1996. Vol. 17, № 4. P. 569 – 582.

Koukouras A., Voultziadou-Koukoura E., Chintiroglou H., Dounas C. A comparison of the macrobenthic animal assemblages associated with seven sponge species // Cahiers de Biologie Marine. 1985. Vol. 26, № 3. P. 301 – 319.

Long E. R. The Associates of Four Species of Marine Sponges of Oregon and Washington // Pacific Science. 1968. Vol. 22. P. 347 – 351.

Macpherson E., Robainas-Barcia A. A new genus and some new species of the genus *Lauriea* Baba, 1971 (Crustacea, Decapoda, Galatheididae) from the Pacific and Indian Oceans, using molecular and morphological characters // Zootaxa. 2013. Vol. 2. P. 136 – 160.

Mariani S., Uriz M.-J. Copepods of the genus *Asterocheres* (Copepoda : Siphonostomatoida) feeding on sponges: behavioral and ecological traits // Invertebrate Biology. 2001. Vol. 120, № 3. P. 269 – 277.

Marin I. N. Pontiine shrimps (Caridea: Palaemonidae, Pontiinae) inhabiting boring sponges (Demospongia : Porifera) in Vietnam with description of three new species // Zoologische Mededelingen. 2007. Vol. 81. P. 217 – 240.

Marin I. N. Description of two new species from genera *Palaemonella* Dana, 1852 and *Vir* Holthuis, 1952 (Caridea : Palaemonidae : Pontiinae) // Zoologische Mededelingen. 2008. Vol. 82. P. 375 – 390.

Marin I. N. A review of pontiine shrimp genus *Rapipontonia* Marin, 2007 (Decapoda : Caridea : Palaemonidae), with the description of a new species from the Indo-West Pacific // Zootaxa. 2009. Vol. 2289. P. 1 – 17.

Marshall B. A. A revision of the Recent Triphoridae of southern Australia (Mollusca : Gastropoda) // Records of the Australian Museum. 1983. Vol. 2. Suppl. P. 1 – 119.

Padua A., Lanna E., Klautau M. Macrofauna inhabiting the sponge *Paraleucilla magna* (Porifera : Calcarea) in Rio de Janeiro, Brazil // J. of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2013. Vol. 93, № 4. P. 889 – 898.

ВЗАИМОСВЯЗЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ СПОНГИОБИОНТНОГО СООБЩЕСТВА

Palpandi C., Ananthan G., Shanmugam A. Cryptofaunal associates of *Spirastrella inconstans* (Dendy) and *S. inconstans* var. *digitata* (Dendy), the coral reef sponges of Palk Bay // J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 2007. Vol. 2, № 1. P. 71 – 76.

Peattie M. E., Hoare R. The sublittoral ecology of the Menai Strait. I. Temporal and spatial variation in the fauna and flora along transect // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1979. Vol. 9. P. 663 – 675.

Price A., Rowe W. Indian Ocean echinoderms collected during the Sindbad Voyage (1980 – 81) : 3. Ophiuroidea and Echinoidea // Bull. of the Natural History Museum. Zoology Ser. 1996. Vol. 62, № 2. P. 71 – 82.

Riberio S. M., Omena E. P., Muricy G. Macrofauna associated to *Mycale microsigmatosa* (Porifera, Demospongiae) in Rio de Janeiro State, SE Brazil // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2003. Vol. 57. P. 951 – 959.

Uebelacker J. M. Cryptofaunal species/area relationship in the coral reef sponge *Gelliodes digitalis* // Third Intern. Coral Reef Symp. 1977. Vol. 1. P. 69 – 73.

Villamizar E., Laughlin R. A. Fauna Associated with the Sponges *Aplysina archeri* and *Aplysina lacunosa* in a Coral Reef of the Archipelago de Los Roques, National Park, Venezuela // Fossil and Recent Sponges / eds. J. Reitner, H. Keupp. Berlin : Springer, 1991. P. 522 – 542.

Voultsiadou-Koukoura H. E., Koukouras A., Eleftheriou A. Macrofauna associated with the sponge *Verongia aerophoba* in the North Aegan Sea // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1987. Vol. 24. P. 265 – 278.

Wendt P.H., van Dolah R., O'Rourke C. B. A comparative study of the invertebrate macrofauna associated with seven sponge and coral species collected from the south atlantic bight // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1985. Vol. 101, № 3. P. 187 – 203.

Westinga E., Hoetjes P. C. The intrasponge fauna of *Spheciospongia vesparia* (Porifera, Demospongiae) at Curacao and Bonaire // Marine Biology. 1981. Vol. 62. P. 139 – 150.

УДК 574.589

**КОМПЛЕКСЫ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ,
АССОЦИИРОВАННЫЕ С ПРЕСНОВОДНЫМИ ГУБКАМИ
(DEMOSPONGIAE: SPONGILLIDAE)
НЕКОТОРЫХ ВОДОЁМОВ ПАЛЕАРКТИКИ**

А. М. Соколова¹, Д. М. Палатов²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: enfado@ya.ru*

² *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1*

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Комплексы макробеспозвоночных, ассоциированные с пресноводными губками (Demospongiae: Spongillidae) некоторых водоёмов Палеарктики. – Соколова А. М., Палатов Д. М. – Установлен видовой состав крупных беспозвоночных, ассоциированных с пресноводными губками (113 видов). На основе показателя интенсивности метаболизма популяций выявлено несколько вариантов комплексов макробеспозвоночных, ассоциированных с пресноводными губками; обсуждаются факторы, влияющие на их облик и структуру. Доминирующие виды ассоциаций имеют трофическую связь с губкой различной степени выраженности.

Ключевые слова: бентосные сообщества, пресноводные губки, ассоциированная фауна.

Macroinvertebrate associations of sponges (Demospongiae: Spongillidae) from some fresh waters in the Palaearctic. – Sokolova A. M. and Palatov D. M. – The specific composition of macroscopic invertebrates associated with freshwater sponges was identified (113 species). Several types of species complexes associated with freshwater sponges were revealed on the basis of the population metabolic intensity. Factors influencing their appearance and structure are discussed. The predominant assemblage species have a trophic relation to the sponge of a varying degree of expression.

Keywords: benthic assemblages, freshwater sponges, associated fauna.

ВВЕДЕНИЕ

Экологическая роль губок (Spongia, Porifera) велика вне зависимости от типа водоёма, в котором они обитают. Будучи активными перифитонными фильтраторами, губки связывают пищевые сети пелагиали и бентали (Skelton, Strand, 2013), а их сложная трёхмерная организация создаёт условия для существования комплексов множества различных организмов. Такие сообщества особенно богаты в морях, и многие из них, в отличие от пресноводных, исследованы достаточно подробно (Pansini, 1970; Çinar et al., 2002; Palpandi et al., 2007; Padua et al., 2013 и др.). Губки семейства Spongillidae распространены в реках и озёрах всесветно (Manconi, Pronzato, 2002), однако их роль в качестве центральных членов консорций на сегодняшний день изучена слабо – сведения в основном ограничены немногими списками видового состава ассоциированных сообществ (Харченко и др., 1989; Копо-

КОМПЛЕКСЫ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ

packa, Sicinski, 1985; Gugel, 2001; Gaino et al., 2004; Boltruszko, Ejsmont-Karabin, 2013), а также описанием экологии отдельных видов (Дурнова и др., 2011; Steffan, 1967; Corallini, Gaino, 2001 и др.).

В данной работе представлены новые данные о комплексах (устойчивых ассоциациях видов) макробеспозвоночных, развивающихся на наиболее массовых пресноводных губках Палеарктики; предварительно выявлено влияние скорости течения на таксономический состав и структуру симбиотического населения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основной материал собран в верхнем и среднем течении р. Оки на территории Калужской, Тульской и Московской областей (Центр Европейской России, Каспийский бассейн), а также в р. Великой и её озёрных системах в пределах Псковской области (Балтийский бассейн). Несколько проб отобраны в небольших реках и озёрах островов Сахалин (оз. Крестоножка и вытекающий из него ручей) и Кунашир (озёра Глухое, Песчаное, Лагунное, а также р. Песчаная).

Для изучения ассоциированной фауны губок отделяли от субстрата, помещали в пластиковые пакеты и затем с помощью пинцета собирали животных с поверхности и из ткани. Таким образом собрано 69 проб, содержащих колонии губок и ассоциированное с ними симбиотическое население. Отобранные губки относятся к четырем, наиболее массовым палеарктическим видам: *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1759), *Eunapius fragilis* (Leidy, 1851), *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759), *Ephydatia muelleri* (Lieberkuhn, 1855).

Описание симбиотических комплексов проведено на основании совместной встречаемости наиболее массовых видов. В качестве основного показателя обилия видов использована интенсивность метаболизма, описываемая формулой $D = k \times N^{0.25} \times B^{0.75}$ (где N – численность вида, B – биомасса, г; k – специфический для каждой группы коэффициент) и выражаемая в мл O_2/m^2 ч. Для выяснения роли организмов в сообществе этот показатель представляется более адекватным, чем численность и биомасса, поскольку прямо связан с энергетическими потребностями животных (Виленина, Виленин, 1969; Кучерук, Савилова, 1985). Значения k для пресноводных беспозвоночных взяты из работы А. Ф. Алимova (Алимов, 1979).

Статистическая обработка данных произведена в программе Past путём построения кластерных диаграмм. При объединении кластеров использован метод Варда (Ward, 1963), сходство между пробами определено косинусным коэффициентом (Ochiai, 1957).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Среди макробеспозвоночных, обнаруженных на изученных губках, идентифицировано 113 видов. За невозможностью публикации полного видового списка приводим таблицу, содержащую информацию о наиболее часто (более 7 раз) встречающихся животных. Высокое таксономическое разнообразие выявлено среди личинок амфибиотических насекомых (81 вид), преимущественно двукрылых (44 вида) и ручейников (21 вид). Кроме того, обнаружено 8 видов олигохет, 2 вида пиявок, 8 видов моллюсков, 5 видов ракообразных, 7 мшанок, 1 вид клещей. По-

мимо обсуждаемых в данной работе видов, на губках также встречены многочисленные представители мейобентосных групп Nematoda, Rotifera, Harpacticoida (Crustacea: Copepoda), Ostracoda (Crustacea) (данные о них будут опубликованы отдельно).

Массовые виды пресноводных макробеспозвоночных, формирующие состав комплексов симбионтов, ассоциированных с пресноводными губками

Виды	Субстрат (вид губки)	Распространение
1	2	3
NEMATODES	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Oligochaeta Enchytraeidae <i>Marionina riparia</i> Bretscher, 1899*	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великая
Naididae <i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen, 1828)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
<i>Nais barbata</i> Muller, 1774	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Кунашир и Сахалин
<i>Nais behningi</i> Michaelsen, 1923	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
<i>Nais elinguis</i> Muller, 1774	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
MOLLUSCA Bivalvia Dreissenidae <i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Ока и Великая
Crustacea Corophiidae <i>Corophium curvispinum</i> Sars, 1895	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
<i>Corophium sowinskyi</i> Martynov, 1924	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Ephemeroptera Caenidae <i>Caenis macrura</i> Stephens 1835	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Ока и Великая
Neuroptera Sisyridae <i>Sisyra fuscata</i> (Fabricius, 1793)**	<i>Ephydatia muelleri</i> (Lieberkuhn, 1855); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Великая и озёра европейской части России
<i>Sisyra nikkoana</i> (Navás, [1910])**	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851)	Водоёмы острова Кунашир

КОМПЛЕКСЫ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Продолжение таблицы

1	2	3
<i>Sisyra terminalis</i> Curtis, 1854**	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Polycentropodidae <i>Neureclipsis bimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Великая
<i>Cyrnus flavidus</i> McLachlan, 1864	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой
<i>Cyrnus trimaculatus</i> (Curtis, 1834)	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой
Hydropsychidae <i>Hydropsyche contubernalis</i> McLachlan, 1865	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Brachycentridae <i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Великая
Leptoceridae <i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens, 1836)	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Великая
<i>Ceraclea alboguttata</i> (Hagen, 1860)*	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Водоёмы острова Кунашир
<i>Ceraclea dissimilis</i> (Stephens, 1836)*	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Великая
<i>Ceraclea fulva</i> (Rambur, 1842)**	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой
<i>Ceraclea nigronervosa</i> (Retzius, 1783)*	<i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
<i>Ceraclea senilis</i> (Burmeister, 1839)**	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
Hydroptilidae <i>Hydroptila</i> spp.	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока, озёра бассейна р. Великой
Diptera Chironomidae Chironomini <i>Demeijerea rufipes</i> (Linnaeus, 1761)**	<i>Ephydatia muelleri</i> (Lieberkuhn, 1855); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой и сама река
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> (Kieffer, 1913)	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой
<i>Glyptotendipes paripes</i> (Edwards, 1929)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Водоёмы островов Сахалин и Кунашир
<i>Parachironomus</i> gr. <i>arcuatus</i>	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
<i>Parachironomus</i> gr. <i>gracilior</i>	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Озёра бассейна р. Великой и сама река
<i>Parachironomus vitiosus</i> (Goetghebuer, 1921)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851)	Река Ока
<i>Polypedilum</i> cf. <i>scalaenum</i> (Schrank, 1803)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир

Окончание таблицы

1	2	3
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
<i>Stenochironomus</i> sp.	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки и озёра водоёмов Европы
<i>Xenochironomus xenolabis</i> (Kieffer, 1916)**	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Orthoclaadiinae <i>Cricotopus</i> spp.	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Реки Великая и Ока
<i>Nanocladius</i> (<i>Nanocladius</i>) sp.	<i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водотоки острова Сахалин
<i>Rheocricotopus</i> (<i>Psilocricotopus</i>) gr. <i>robacki</i>	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Tanypodinae <i>Zavelimyia</i> sp.	<i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Великая
<i>Thienemannimyia</i> sp.	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Athericidae <i>Atherix ibis</i> (Fabricus, 1798)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока
Arachnida Unionicolidae <i>Unionicola</i> (<i>Unionicola</i>) <i>crassipes</i> (O. F. Muller, 1776)**	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Bryozoa Fredericellidae <i>Fredericella sultana</i> (Blumenbach, 1779)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Plumatellidae <i>Plumatella repens</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Повсеместно. Реки Ока, Великая, водоёмы островов Сахалин и Кунашир
Paludicellidae <i>Paludicella articulata</i> (Ehrenberg, 1831)	<i>Eunapius fragilis</i> (Leidy, 1851); <i>Ephydatia fluviatilis</i> (Linnaeus, 1759); <i>Spongilla lacustris</i> (Linnaeus, 1759)	Река Ока, водоёмы островов Сахалин и Кунашир

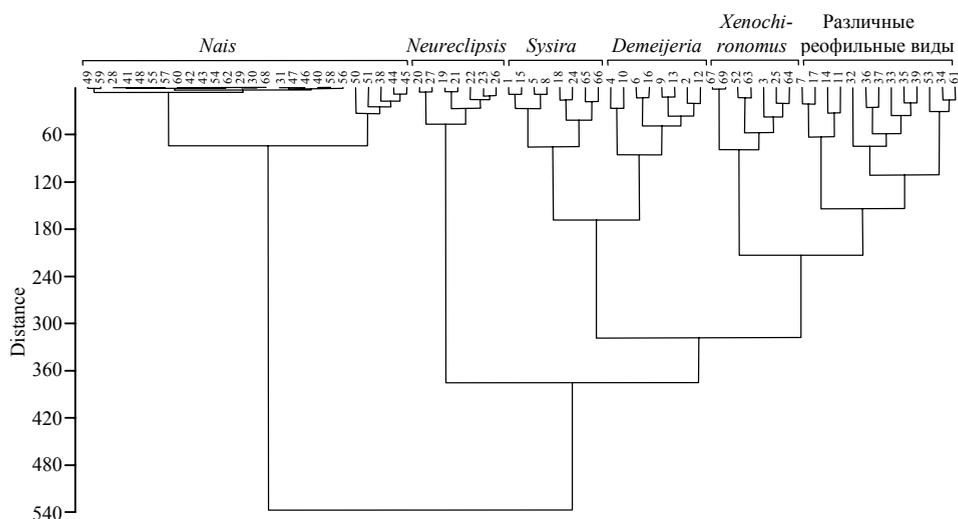
Примечание. * – факультативные спонгиобионты, ** – облигатные.

Четыре рассмотренных вида пресноводных губок расходятся по экологическим предпочтениям. Так, *Ephydaia fluviatilis* и *Eunapius fragilis* были встречены при умеренном (0.1 – 0.3 м/с) и быстром (0.3 – 0.6 м/с) течении, *Ephydatia muelleri* – в стоячей воде или на очень слабом течении (0.01 м/с), *Spongilla lacustris* обитала как в стоячих водоёмах, так и в водотоках. При этом *S. lacustris* в проточной воде имела форму корок, изредка развивающих короткие толстые выросты, а в

КОМПЛЕКСЫ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ

слабо движущейся – обладала сильно разветвленной структурой. Всего выделено 5 вариантов комплексов макробеспозвоночных, ассоциированных с колониями пресноводных губок, 3 из них развиваются в водотоках, два – в стоячих водоёмах. Поскольку облик ассоциированных комплексов беспозвоночных определяется набором доминирующих видов, названия даны в соответствии с наиболее значимыми (массовыми) из них.

I. В изученных местообитаниях при сравнительно высокой скорости течения (0.1 – 0.4 м/с) на губках *Ephydatia fluviatilis*, *Eunapius fragilis* и *Spongilla lacustris* обнаружены три варианта ассоциированных комплексов макробеспозвоночных (рисунок). При этом видовая принадлежность губок не играла существенной роли в их формировании.



Кластерная диаграмма, иллюстрирующая набор сообществ, развивающихся на пресноводных губках

Комплекс *Nais* spp. Описан по 25 пробам. Развивается на колониях *S. lacustris*, *E. fragilis* и *Eph. fluviatilis*. Составлен скоплениями близкородственных видов олигохет сем. Naididae: *Nais barbata* (Müller, 1773), *Nais behningi* Michaelsen, 1923, *Nais elinguis* Müller, 1774, *Nais simplex* Piguët, 1906, *Chaetogaster diaphanus* (Gruithuisen, 1828), *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767) и другими. Их совместная доля в сообществе превышает 70%, на колониях небольшого размера достигает 100%. В качестве сопутствующих видов, не играющих заметной роли в сообществе, чаще всего выступают разнообразные хирономиды, такие как *Parachironomus* spp., *Glyptotendipes* spp., а также нимфы клещей *Unionicola crassipes* (O. F. Müller, 1776).

Известно, что олигохеты *Nais* могут питаться губками (Трылис, 1997), по-видимому, совмещая спонгиофагию с фильтрацией (Тимм, 1987).

Данный комплекс известен из крупных водотоков (в данном случае – р. Ока) со значительной насыщенностью воды растворенной органикой. Сходные сообщества были описаны ранее из канала Днепр – Донбасс (Харченко и др., 1989). При увеличении выборки по крупным рекам за пределами Европейской России, вероятно, стоит ожидать широкую распространенность данного комплекса.

Комплекс *Xenochironomus xenolabis*. Описан по 17 пробам. Развивается на *S. lacustris*, *E. fragilis* и *Eph. fluviatilis*. Характерны спонгиобионтные личинки хириномида *Xenochironomus xenolabis* (Kieffer, 1916), их массовая доля в сообществе колеблется от 25 до 80%. В качестве субдоминантов чаще всего выступают личинки ручейников *Ceraclea senilis* (Burmeister, 1839), сетчатокрылых *Sisyra terminalis* Curtis, 1854, а также комплекс речных хириномид-эврифагов и минёров (*Glyptotendipes* spp., *Rheotanytarsus* sp., на древесных объектах – *Stenochironomus* sp.).

Интересно, что данный комплекс сохраняет свою структуру на уровне родов как в Европейской России, так и в водотоках Курильских островов, где видовой состав пресноводных беспозвоночных преимущественно иной.

Комплекс *Neureclipsis bimaculata*. Описан по 7 пробам. Развивается на колониях *S. lacustris*. Характерны массивные личинки ручейников *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1758) (48 – 92% от общего обилия комплекса), для которых отмечена факультативная спонгиофагия (Arndt, 1928). Им сопутствуют спонгиофаги *Ceraclea senilis* (Burmeister, 1839), достигающие 11% от суммарного обилия. Роль других видов здесь исчезающе мала (до 1%), их состав изменчив.

Важно отметить, что данный комплекс описан только из р. Великой, характеризующейся обилием проточных озёр на всем протяжении. После каждого озера вытекающая река свободна от крупнодисперсных песчано-илистых взвесей (оседающих на дно стоячего водоёма), но имеет каменистое дно и обогащенную растворенной органикой и отмершим планктоном воду, что значительно увеличивает долю фильтраторов (и губок, и ручейников *Neureclipsis*) в донных сообществах (Барышев, Кухарев, 2011; Чертопруд, 2014). Локализация и скопления губок и богатых комплексов на них приурочена к первым километрам реки после выхода из озера. Далее, по мере того, как возрастает глубина и возрастает доля мягких грунтов, этот комплекс постепенно исчезает.

II. В местообитаниях с низкой скоростью течения (около 0,01 м/с) и в стоячих водоёмах (оз. Глухое на острове Кунашир и озёра системы р. Великой) отмечены следующие варианты сообществ.

Комплекс *Sisyra* spp. Описан по 9 пробам. Формируется в озёрах различных размерных классов на колониях *S. lacustris*. Характерны различные виды специфических спонгиобионтных личинок сетчатокрылых – в Европе *Sisyra nigra* (Retzius, 1783), в озёрах о-ва Кунашир – *Sisyra nikkoana* (Navás, 1910), обитающая также на Японских островах (Makarkin, 1990). Доля этих видов в общем обилии сообщества колеблется от 26 до 91%. Комплекс сопутствующих видов составляют разнообразные минирующие хириномиды, такие как *Glyptotendipes* spp., виды которых специфичны в каждом регионе или широко распространенная *Demeijerea rufipes*, реже – личинки лимнофильных ручейников *Cyrrnus trimaculatus* (Curtis 1834), для которых ранее отмечена факультативная спонгиофагия (Arndt, 1928).

Личинки сетчатокрылых рода *Sisyra*, отличающиеся весьма строгой спонгиофагией (хотя, помимо губок, могут обитать и на колониях мшанок (Arndt, 1928)), обнаруживаются на губках и в проточных водоёмах (например, *Sisyra terminalis* Curtis, 1854 в р. Оке на *E. fragilis* и *Eph. fluviatilis*), но регулярная массовая встречаемость, дополненная характерным сопутствующим комплексом, наблюдалась только в озёрах на *S. lacustris*. Возможно, это связано с увеличением поверхности этих губок (за счет разветвлённости колоний) при переходе к обитанию на слабом течении.

Комплекс *Demejerea rufipes*. Описан по 8 пробам из озёр бассейна р. Великая. Развивается в стоячих водоёмах на колониях *S. lacustris* и *E. muelleri*. Доминируют массивные личинки хирономид *Demejerea rufipes* (Linnaeus, 1761) – облигатные спонгиобионты. Их можно обнаружить как снаружи колонии, так и в прогрызенных ходах внутри. Массовая доля данного вида в сообществе колеблется от 25 до 100% (на *E. muelleri*). В качестве субдоминантов выступают неспецифичные минеры *Glyptotendipes* spp., а также личинки сетчатокрылых *Sisyra fuscata* (Fabricius, 1793).

Стоит отметить, что на губке *Ephydatia muelleri* встречено очень небольшое количество животных, что, по всей видимости, связано с её высокой биохимической активностью. Однако эти данные за недостаточностью выборки нуждаются в уточнении.

Ещё 13 проб не вошли ни в один из перечисленных комплексов и, по-видимому, иллюстрируют редкие варианты ассоциированных с губками комплексов макробеспозвоночных. Их подробное описание требует привлечения дополнительного материала.

Использованный метод кластеризации позволил выявить несколько четко очерченных комплексов видов, ассоциированных с губками. В них вошла небольшая часть всех обнаруженных животных, по-видимому, все они поглощают ткани колоний в той или иной степени. При этом гидродинамические условия являются одной из наиболее важных характеристик биотопа, действующих при формировании этих комплексов: фактор течения делит всю совокупность проб на 2 крупных, слабо пересекающихся по массовым видам группы.

Согласно полученным данным, население губки в среднем составлено 9 видами беспозвоночных. В реках с явным течением это значение увеличивается до 12, в озёрах снижается до 5. Сходство между лимнофильными и реофильными комплексами спонгиобионтов на уровне видов также относительно невелико.

ВЫВОДЫ

На изученных пресноводных губках возможно формирование различных по качественному составу комплексов видов макробеспозвоночных. Определяющими факторами, влияющими на организацию сообществ, ассоциированных с губками, оказываются разнообразные абиотические факторы, важнейшим из которых, возможно, следует признать гидродинамические условия.

Природа самой губки играет существенную роль, по-видимому, только в случае *Ephydatia muelleri*, обладающей существенной биохимической активностью,

подавляющей развитие ассоциированных комплексов беспозвоночных. Однако эти данные нуждаются в уточнении.

Доминантами ассоциированных сообществ являются виды, имеющие с губками прямую трофическую связь. По предварительным сведениям, некоторые сообщества консервативны настолько, что сохраняют свою структуру на уровне родов при смене видового состава в географически удалённых водоёмах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. С. 5 – 20.

Барышев И. А., Кухарев В. И. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением // Учен. зап. Петрозавод. гос. ун-та. 2011. № 6. С. 16 – 19.

Виленикина М. Н., Виленикин Б. Я. О возможности функционального подхода к количественной оценке степени дифференциации и интеграции организма // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 2. С. 132 – 139.

Дурнова Н. А., Воронин М. Ю., Сухова Е. И. Биотопическая приуроченность перифитонных хирономид в водоёмах Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2011. № 3. С. 304 – 313.

Кучерук Н. В., Савилова Т. А. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района североперуанского апвеллинга // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1985. Т. 89, вып. 4. С. 59 – 70.

Тимм Т. Э. Малоцетинковые черви (Oligochaeta) водоёмов Северо-Запада СССР. Таллин : Валгус, 1987. 300 с.

Трылис В. В. Сообщества, ассоциированные с пресноводной губкой, как фактор повышения биоразнообразия перифитона // Збереження біорізноманітності в Україні : матеріали конф. Київ, 1997. С. 53.

Чертопруд М. В. Сообщества макробентоса верхнего течения реки Великой (Псковская область): концепция речного континуума и озерные эффекты // Экосистемы малых рек : биоразнообразие, экология, охрана : материалы докл. II Всерос. шк.-конф. : в 2 т. Ярославль : Филигрань, 2014. Т. 2. С. 401 – 404.

Харченко Т. А., Ляшенко А. В., Давыдов О. А. Консорция пресноводной губки в канале Днепр – Донбасс // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 1. С. 31 – 35.

Arndt W. Lebensdauer, Altern und Tod der Schwamme // Sitzungsber Ges Naturforsch Freunde. 1928. S. 23 – 44.

Boltruszko J. S., Ejsmont-Karabin J. Epizoic communities of Rotifera inhabiting sponges in freshwaters of North-Eastern Poland // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2013. Vol. 42, № 1. P. 46 – 50.

Çinar M. E., Katagan T., Ergen Z., Sergin M. Zoobenthos-inhabiting *Sarcotragus muscarum* (Porifera : Demospongiae) from the Aegean Sea // Hydrobiologia. 2002. Vol. 482. P. 107 – 117.

Corallini C., Gaino E. Peculiar digestion patterns of sponge-associated zoochlorellae in the caddisfly *Ceraclea fulva* // Tissue and Cell. 2001. Vol. 33, № 4. P. 402 – 407.

Gaino E., Lancioni T., La Porta G., Todini B. The consortium of the sponge *Ephydatia fluviatilis* (L.) living on the common reed *Phragmites australis* in Lake Piediluco (central Italy) // Hydrobiologia. 2004. Vol. 520. P. 165 – 178.

Gugel J. Life cycles and ecological interactions of freshwater sponges (Porifera, Spongillidae) in the River Rhine in Germany // Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters. 2001. Vol. 31, № 3. P. 185 – 198.

КОМПЛЕКСЫ МАКРОБЕСПЮЗВОНОЧНЫХ

Konopacka A., Sicinski J. Macrofauna inhabiting the colonies of the sponge *Spongilla lacustris* (L.) in the River Gac // *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1985. Vol. 22. P. 2968 – 2973.

Makarkin V. N. A check-list of the Neuroptera-Planipennia of the USSR Far East, with some taxonomic remarks // *Acta Zoologica Hungarica*. 1990. Vol. 36. P. 37 – 46.

Manconi R., Pronzato R. Suborder Spongillina subord. nov.: freshwater sponges // *Systema Porifera* / eds. J. N. A. Hooper, R. W. M. Van Soest. New York ; Boston ; Dordrecht ; London : Kluwer Academic ; Plenum Publishers, 2002. P. 921 – 1019.

Ochiai A. Zoogeographical studies on the soleoid fishes found Japan and its neighboring regions. II // *Bull. of the Japanese Society of Fish Sciences*. 1957. Vol. 22, № 9. P. 526 – 530.

Padua A., Lanna E., Klautau M. Macrofauna inhabiting the sponge *Paraleucilla magna* (Porifera : Calcarea) in Rio de Janeiro, Brazil // *J. of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2013. Vol. 93. № 4. P. 889 – 898.

Palpandi C., Ananthan G., Shanmugam A. Cryptofaunal associates of *Spirastrella inconstans* (Dendy) and *S. inconstans* var. *digitata* (Dendy), the coral reef sponges of Palk Bay // *J. of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2007. Vol. 2, № 1. P. 71 – 76.

Pansini M. Inquilinismo in *Spongia officinalis*, *Ircinia fasciculata*, e *Petrosia ficiformis* della Riviera Ligure di Levante // *Bolletino Musei dell'Istituto di Biologia dell'Universita' de Genova*. 1970. Vol. 38. P. 5 – 17.

Skelton J., Strand M. Trophic ecology of a freshwater sponge (*Spongilla lacustris*) revealed by stable isotope analysis // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 709, № 1. P. 227 – 235.

Steffan A. W. Ectosymbiosis in aquatic insects // *Symbiosis*. 1967. Vol. 2. P. 245 – 289.

Ward J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function // *J. of the American Statistical Association*. 1963. Vol. 58, № 301. P. 236 – 244.

УДК [631.4:56](479.25)

**ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ
СТОЯНОК ПЕРВОБЫТНОГО ЧЕЛОВЕКА
В ДОЛИНЕ р. ДЗОРАГЕТ (АРМЕНИЯ)**

Е. М. Столпникова¹, Н. О. Ковалева²

¹ *Институт экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: opallada@yandex.ru*

² *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12
E-mail: natalia_kovaleva@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Характеристика палеопочв и педоседиментов стоянок первобытного человека в долине р. Дзорагет (Армения). – Столпникова Е. М., Ковалева Н. О. – Плейстоценовые палеопочвы и педоседименты палеолитических стоянок Лорийского плато Армянского нагорья формировались при непосредственном влиянии вулканизма и являются тephро-почвенными сериями. Содержание неорганических форм фосфора и магнитная восприимчивость отложений хорошо маркируют этапы активизации и стихания вулканической деятельности. Изотопный состав органического углерода показал иные условия накопления органического вещества в раннем плейстоцене по сравнению с современными условиями.

Ключевые слова: палеопочвы, педоседименты, изотопный состав углерода, плейстоцен, палеолит.

Characteristics of paleosoils and pedosediments of prehistoric man sites in the Dzoraget river basin (Armenia). – Stolpnikova E. M. and Kovaleva N. O. – The Pleistocene paleosoils and pedosediments of Paleolithic sites on the Lori plateau (Armenian upland) were formed by direct volcanism impact, being the tephra-soil series. The content of inorganic phosphorus and the magnetic susceptibility well mark volcanic activity stages (activation and decay). The isotopic composition of organic carbon has shown other conditions of organic matter accumulation in the early Pleistocene as compared to modern conditions.

Key words: paleosol, pedosediment, carbon isotope composition, Pleistocene, Paleolithic.

ВВЕДЕНИЕ

Плейстоценовые палеопочвы часто представлены образованиями, называемыми педоседиментами. Погребённые педоседименты – геологические отложения, содержащие признаки почвообразования, такие как наличие органического вещества, карбонатных и железисто-марганцевых новообразований и др. Из-за неяркой выраженности почвенных признаков, а именно низкого содержания гумуса, отсутствия дифференциации на горизонты эти отложения сложно назвать почвой. Такие образования появляются в результате наложения процессов седиментации и почвообразования. Их наличие свидетельствует о неблагоприятных для формирования полноценной почвы условиях, когда процессы почвообразования не успевают в течение длительного времени проработывать накапливающуюся минеральную массу. При этом в условиях тёплого благоприятного климата формирование педоседиментов свидетельствует о высоких скоростях седиментогенеза, например, вслед-

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ СТОЯНОК

ствие вулканической или селевой деятельности в горах или деятельности временных водных потоков в оврагах и балках равнинных территорий. В условиях аридного или холодного климата появление педоседиментов связано с замедленностью почвообразовательных процессов и иногда активным седиментогенезом (например, накопление покровных лёссовидных суглинков), связанным с процессами физического выветривания.

Изучение педоседиментов наравне с погребёнными почвами позволяет более детально восстановить былую климатическую обстановку, выделить наиболее устойчивые почвенные свойства, а также проводить палеопочвенные исследования отложений, не имеющих явных признаков почвообразования, какими часто представлены раскопы палеолитических археологических стоянок.

Целью нашего исследования являлось восстановление условий формирования погребённых почв и педоседиментов разновозрастных палеолитических стоянок – Карахач, Мурадово, Куртан (Армянское нагорье, Малый Кавказ). Задачами исследования было: изучение свойств плейстоценовых почв (общих химических свойств, выявление специфических признаков); стратиграфия педолитокомплексов палеолитических стоянок методами палеопочвоведения; получение изотопных кривых для изучаемого региона и их корреляция с известными изотопными стадиями; реконструкция палеоэкологической обстановки стоянок древнего человека по свойствам почв.

В настоящее время большая часть палеопочвенных исследований плейстоценовой толщи проведена для равнинных территорий, в горных же регионах подобные работы единичны: на территории Малого Кавказа в Армении, в Мексике (Седов, Хохлова, 2011), на Тянь-Шане (Степанов, Абдуназаров, 1977; Ковалева, 2009). Для территории Армении, кроме работ по археологическим стоянкам, ставшими объектами нашего изучения (Седов и др., 2011; Трифионов и др., 2014; Presnyakov et al., 2012), известны статьи палеоботаников (Ollivier et al., 2010).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования расположены на территории Лорийского плато Армянского нагорья (Северная Армения) и изучены в ходе комплексной международной армяно-российской археологической экспедиции совместно с Институтом истории материальной культуры РАН (Асланян и др., 2007). Лорийское плато (рис. 1) окаймляется с востока, севера и юга Джавахетским, Сомхетским и Базумским хребтами и относится к горной системе Малого Кавказа. Плато представляет собой полого-холмистую равнину, на которой преобладают в основном горные чернозёмы, сформированные под степной растительностью. Средняя высота – около 1500 – 2000 м (Эдилян и др., 1976). В районе исследований Лорийское плато дренируется р. Дзорагет (Трифионов и др., 2014).

Исследуемые объекты располагаются в степной биоклиматической зоне, которая занимает всю северную, центральную и частично юго-восточную среднегорную территорию (1200 – 2400 м над уровнем моря) и большими массивами встречается в том числе и в Лорийском физико-географическом районе. Спокой-

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ СТОЯНОК

Таблица 1

Некоторые химические свойства исследуемых тейфро-почвенных серий

Наименование стоянки	Горизонт, глубина, см	КС	pH _{H₂O}	pH _{KCl}	Сорг, %	Гумус, %	N, %	CaCO ₃ , %
Мурадово-09/10	A 0–10	1	5.5	4.7	4.3	7.5	–	Некарб.
	A 10–20	2	5.7	4.4	2.7	4.7	–	То же
	A 20–30	2	–	–	1.1	1.9	–	«
	AB 30–40	2	–	–	0.7	1.2	–	«
	AB 40–50	2	7.5	6.7	0.8	1.3	0.08	«
	AB 50–60	3	7.5	6.7	0.3	0.6	0.04	19.7
	AB 60–70	3	–	–	0.2	0.4	0.03	7.5
	AB 70–80	3	–	–	0.4	0.7	0.04	7.6
	Bb1ca, g 80–90	3	–	–	0.3	0.5	0.03	2.3
	Bb1ca, g 90–100	3	–	–	0.3	0.5	0.04	2.0
	Bb1ca, g 100–110	3	–	–	0.3	0.5	0.04	27.3
	Bb1ca, g 110–120	3	–	–	0.3	0.5	0.03	1.9
	Bb1ca 120–140	4	–	–	0.3	0.5	0.04	5.5
	Bb1ca 140–160	4	–	–	0.2	0.4	0.03	11.2
	Bb2ca 160–196	4	7.6	6.8	0.2	0.4	0.04	2.9
	Bb3ca 196–280	5	7.7	6.6	0.1	0.1	0.00	Некарб.
Bb3_fe 280–290	Линза	7.6	6.5	0.1	0.2	0.00	То же	
Bb4 290–430	6	7.6	6.5	0.1	0.1	0.00	«	
Bb5 430–530	7	7.4	6.4	0.1	0.2	0.00	«	
Карахач-10	AB 15–150		6.2	4.1	2.8	4.8	0.27	«
	AB 150–170	Осыпь	5.7	4.3	4.1	7.1	0.40	«
	B1 170–200		5.9	4.5	0.5	0.9	0.06	«
	B2 200–220		6.2	4.6	0.5	0.8	0.05	«
	B2 200–220		6.1	4.8	0.2	0.4	0.02	«
	C1 220–420	Туф	5.7	4.9	0.1	0.2	0.00	«
	C2 420–620	То же	5.6	5.1	0.1	0.1	0.00	«
	C3 620–622	Пемза	6.0	4.9	0.2	0.3	0.02	«
	Bb3 622–642	1	6.2	4.6	0.2	0.3	0.05	«
	Bb4 642–702	2	6.3	4.6	0.2	0.3	0.03	«
	Bb5 702–742	3	6.2	4.8	0.2	0.4	0.03	«
	Bb6 742–792	4	6.2	4.9	0.2	0.3	0.00	«
Bb7 792–812-..	4	6.2	4.9	0.2	0.3	0.00	«	
Курган-1/10	ABca 40–160	2	7.7	–	0.2	0.3	0.05	1.6
	Bb1ca 160–195	3	7.8	–	0.2	0.3	0.04	40.3
	Bb2ca 195–285	4	7.7	–	0.2	0.3	0.04	4.3
	Bb3ca 285–315	4	7.7	–	0.2	0.3	0.03	3.0
	C1ca 315–355	Пемза, песок	7.9	–	0.2	0.3	0.02	0.6
	C2ca 355–385	То же	8.1	–	0.2	0.4	0.02	0.3
Даштадем-1/09	Ad 0–10		–	–	8.0	13.9	–	Некарб.
	A 10–20		–	–	7.6	13.0	–	То же
	A 20–30		–	–	6.2	10.6	–	«
	A 30–40		–	–	4.9	8.4	–	«
	A 40–50		–	–	3.7	6.3	–	«
	A 50–60		–	–	3.4	5.8	–	«
	Ab 60–70		–	–	3.6	6.3	–	«
	AB 70–80		–	–	3.0	5.1	–	«
	AB 80–90		–	–	2.9	5.0	–	«
AB 90–100		–	–	3.5	6.0	–	«	

В этой ситуации наиболее информативными методами оказались измерения группового состава фосфора, магнитной восприимчивости отложений и изотопного состава углерода органического вещества.

Содержание оксида фосфора было определено аскорбиновым методом восстановления молибдена фосфорномолибденовой кислоты аскорбиновой кислотой. Соединения фосфора, связанные с неорганической частью почвы, экстрагировались 1н H₂SO₄. Для выделения общего фосфора навеска почвы предварительно прокаливалась 2 ч при 500°C для удаления органического вещества, затем соединения фосфора экстрагировались 1н H₂SO₄ (Макаров, 2009). Содержание выделенного оксида фосфора измерялось на спектрофотометре. Содержание «органического» фосфора (фосфора, связанного с органическим веществом почвы) вычисляется по разности результатов двух анализов: содержания общего фосфора и содержания «неорганического» фосфора.

Данный анализ условно делит фосфоросодержащие вещества на неорганическую составляющую, которая переходит при контакте с кислотой в растворимое состояние и органическую составляющую, которая имеет более сильные связи с веществом и переходит, наряду с неорганическими соединениями фосфора, в растворённое состояние после удаления органического вещества прокаливанием. Исследуемые почвы и педоседименты характеризуются высоким содержанием фосфора, причём вулканические отложения часто содержат высокое количество неорганических форм фосфора, а верхние органогенные горизонты богаты органическими формами фосфора. Отметим что для голоценовых культурных слоёв также характерно высокое содержание «органического» фосфора. Обычно в археологических исследованиях используется определение общего фосфора. В нашем случае при таком измерении мы могли бы сделать неправильный вывод и связать повышенное содержание фосфора с деятельностью человека, а не с абиотическими факторами его накопления (такими как вулканизм). Отметим, что слои, сформировавшиеся под действием вулканического седиментогенеза, не всегда возможно выделить макроскопически, и поэтому данные по содержанию фосфора и измерения магнитной восприимчивости способствуют более точной их диагностике.

Измерение объёмной магнитной восприимчивости образцов выполнялось капаметром (КТ-5) в трёх повторностях. Удельную магнитную восприимчивость образцов χ_0 рассчитывали с использованием эталона (соль Мора, $\chi_э = 32.5 \times 10^{-6}$ СГСМ): $\chi_0 = \chi_э \times (кэ/ко) \times (mэ/m_0)$, где ко и кэ – показания КТ-5; m₀, m_э – массы для образца и эталона в бюксе с фиксированным объемом соответственно. Магнитная восприимчивость почв – свойство почвы, связанное с количеством магнитных минералов (магнетита, маггемита). Обычные оксиды железа (гематит и др.) имеют слабомагнитные свойства. На накопление магнитных минералов положительно влияют два фактора: накопление гумуса и вулканическая деятельность. Известно, что более гумусированные отложения выделяются по значениям магнитной восприимчивости (Бабанин и др., 1995), часто маркируя, таким образом, погребённые почвы. В результате накопления вулканических осадков величина магнитной восприимчивости возрастает в десятки – сотни раз. Также почвы, сформированные на вулканических осадках, имеют повышенные величины магнитной восприимчивости по сравнению с почвами, формируемыми вне вулканического воздействия.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ СТОЯНОК

Фактором, понижающим величину магнитной восприимчивости, является переувлажнение, создающее анаэробную восстановительную обстановку, в которой магнитные минералы разлагаются.

Изотопный состав углерода был измерен на масс-спектрометре «Thermo-Finnigan Delta V Plus IRMS» и элементном анализаторе «Thermo Flash1112» (Институт проблем эволюции и экологии РАН). Очистка почвы от карбонатов была проведена по методике D. Hargis с соавторами (2001) путём разложения карбонатов парами концентрированной соляной кислоты – фумигирования почвы.

Изотопные отношения, определяемые масс-спектрометрическими измерениями, выражают величиной δ , представляющей собой отклонение изотопного состава (обычно в промилле ‰) образца (Rобр) от изотопного состава некоторого вещества, принятого в качестве стандарта (Rст): $\delta = [(R_{обр}-R_{ст})/R_{ст}] \times 10^3$, где для углерода $R = C^{13}/C^{12}$. В качестве стандарта для определения $\delta^{13}C$ принят углерод образца кальцита (карбоната кальция) окаменелости *Belemnite americana* формации Пи-Ди (Южная Каролина, США) мелового периода – PDB (Pee-Dee Belemnite), в котором отношение концентрации ^{13}C и ^{12}C составляет 11.23×10^{-5} (Бедник, 2009). Измерение соотношения стабильных изотопов углерода позволяет делать выводы о том, при каком климатическом сценарии формировалась погребённая почва (Ковалева и др., 2013), а также позволяет определить тип фотосинтеза растений, под покровом которых она формировалась. В процессе фотосинтеза происходит фракционирование изотопов таким образом, что органическая масса растения обедняется тяжёлым изотопом ^{13}C . Степень этого обеднения зависит от типа фотосинтеза. Для растений С3-типа характерны величины $\delta^{13}C = -22 - -32\%$, в среднем -27% , растения С4-типа имеют иной диапазон вариаций, от -10 до -18% , со средним значением -13% . Изотопный состав углерода САМ-растений колеблется в широких пределах от -10 до -28% (Моргун и др., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые объекты представляют собой раскопы стратифицированных археологических стоянок Мурадово, Карахач и расположенных в нескольких километрах друг от друга стоянок Курган-1 и Даштадем-3.

Стоянка Мурадово расположена в 1.4 км к западу от с. Благодарное. Морфология педоседиментов представляет собой многослойную толщу четвертичных отложений с признаками почвообразования, стратифицированными археологическими находками, прослоями каменного галечного и щебнистого материала. Верхние культурные слои (КС) 1 и 2 представляют собой верхнюю часть профиля горного чернозёма выщелоченного голоценового возраста с высоким содержанием гумуса (до 7.5%). Они имеют слабокислую реакцию среды и не содержат карбоната кальция (см. табл. 1). Карбонатные новообразования встречаются ниже, с глубины 40 – 50 см и до 196 см в КС 3 и 4, маркируя погребённую почву. В то же время низкогумусированные КС-3 (0.5 – 0.6% гумуса) и нижележащие горизонты содержат признаки переувлажнения, которые видны как морфологически (пятна оглеения, ожелезнения), так и по относительно пониженным значениям магнитной восприимчивости (рис. 2).

Оглеение может быть как древним, так и современным – вследствие воздействия грунтового подпора подземными водами (о чём говорит наличие рядом с раскопом небольшого ручья). В пользу того, что значения магнитной восприимчивости

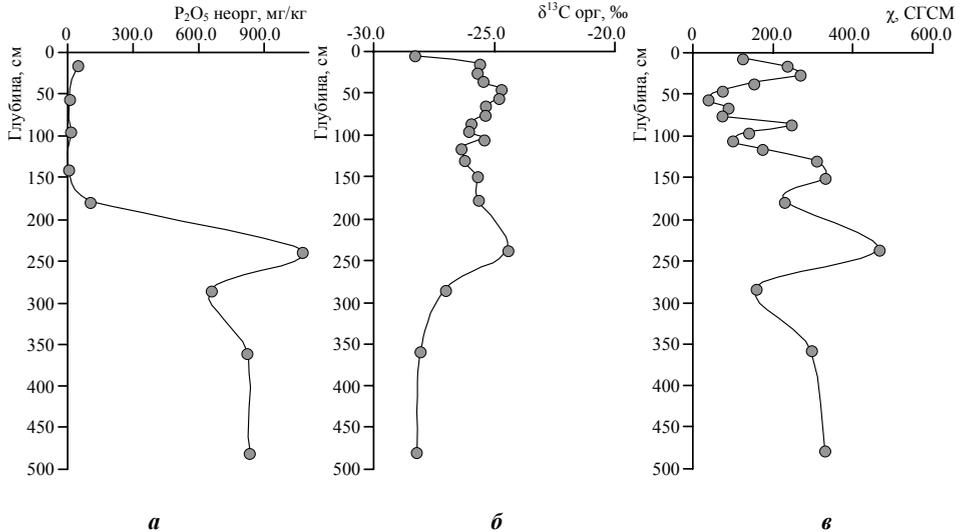


Рис. 2. Физико-химические характеристики отложений стоянки Мурадово: *а* – содержание неорганических форм фосфора; *б* – изотопный состав органического углерода; *в* – величины магнитной восприимчивости

сти понижены вследствие гидроморфизма (а не стихания вулканической активности), говорит низкое содержание неорганических форм фосфора в слое 3 (вплоть до полного их отсутствия) (см. рис. 2), которое обычно высоко в изученных нами отложениях вулканического происхождения на данной территории (рис. 3). Вместе с тем погребённая почва слоя 3 карбонатна и имеет два максимума содержания карбоната кальция (на глубинах 50 – 60 см и 100 – 110 см) (см. табл. 1). Каменный материал слоя 3 покрыт известковым налётом и имеет признаки продолжительного выветривания. С появлением карбонатов между вторым и третьим культурными слоями в верхней части погребённой почвы утяжеляется изотопный состав органического углерода (см. рис. 2) до -24.8%, что свидетельствует об аридизации климата. В пределах всего слоя 3 изотопный состав углерода неравномерно меняется вниз по профилю в сторону облегчения до -26.5%. Изотопный состав органического углерода слоя 3 иллюстрирует изменение со временем климатических условий от более гумидных к менее гумидным, с сухими периодами, когда могли образовываться карбонатные новообразования. Колебания аридизации прослеживаются по трём максимумам содержания карбоната кальция в культурных слоях 3 и 4 (КС-3, КС-4). Также не исключается вариант изначального формирования почвы слоя 3 в гумидных условиях, а затем под воздействием поэтапной аридизации. Отметим, что в раскопе Мурадово 2009 г. чётко видны вытянутые журавчикоподобные карбонатные новообразования в КС-3, имеющие форму пространственно

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ СТОЯНОК

выраженного горизонта. Такие формы карбонатов, по О. С. Хохловой, могут формироваться в гидроморфных условиях, при застое влаги (Седов и др., 2012).

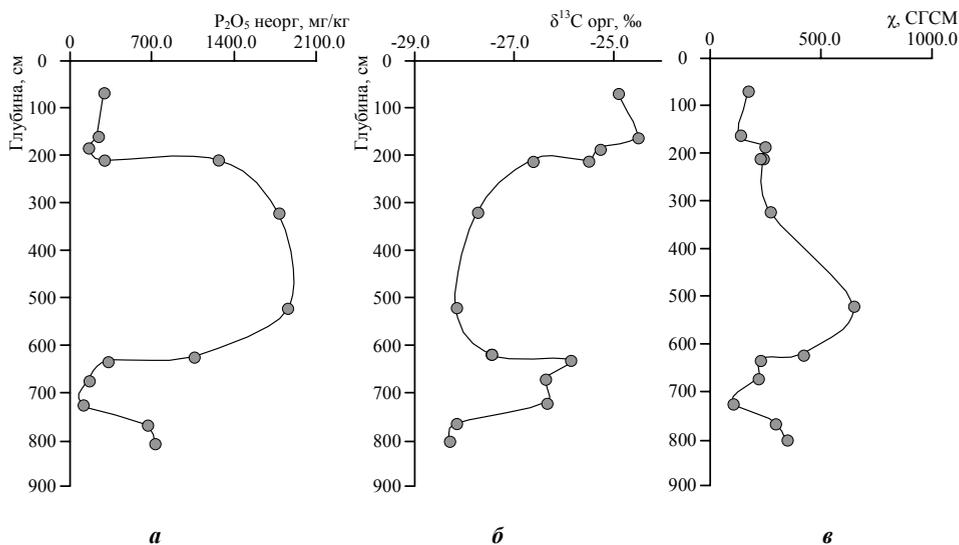


Рис. 3. Физико-химические характеристики отложений стоянки Карахач: *а* – содержание неорганических форм фосфора; *б* – изотопный состав органического углерода; *в* – величины магнитной восприимчивости

Культурный слой 4 является педоседелментом и содержит ещё меньше гумуса (0.4 – 0.5%), карбонатен, но в отличие от слоя 3 выделяется повышенными значениями магнитной восприимчивости и повышением содержания неорганических форм фосфора (см. рис. 2). Последние два фактора диагностируют влияние вулканической деятельности. Каменный материал слоя также покрыт известковым налётом. Изотопный состав органического углерода (см. рис. 2) колеблется в пределах -26.3 – -25.8‰, свидетельствуя о достаточно гумидных условиях почвообразования, в которых было возможно и переувлажнение.

Следующий по глубине слой 5 щебнистый, не содержит карбонатов, имеет самое высокое значение магнитной восприимчивости и содержания неорганических форм фосфора (см. рис. 2) и тем самым фиксирует максимум вулканической активности. При этом значение изотопного соотношения $\delta^{13}C$ (см. рис. 2) несколько тяжелее, чем в выше- и нижележащих горизонтах, и составляет -24.5‰, характеризую достаточно засушливые условия.

Педоседелмент слоя 6 представлен песком с включениями крупной гальки, слабогумусирован (0.1% гумуса) (см. табл. 1). Величины магнитной восприимчивости и содержание неорганических форм фосфора повышены (см. рис. 2). Изотопный состав органического углерода облегчается до -28.1‰, свидетельствуя о гумидных условиях почвообразования и тёплом климате и, возможно, о большой доле парниковых газов в атмосфере.

Педоседимент слоя 7 супесчаного гранулометрического состава имеет такие же высокие значения магнитной восприимчивости и содержания неорганических форм фосфора (табл. 2). Фиксируются признаки оглеения, такие как Fe-Mn ортштейны, неоднородная рыжеватая окраска. Изотопный состав также указывает на гумидный тёплый климат ($\delta^{13}\text{C} = -28.3\%$).

Таблица 2

Состав органического вещества палеопочв и педоседиментов

Наименование стоянки	Горизонт, глубина, см	КС	Сорг, %	P ₂ O ₅ орг, мг/кг	$\delta^{13}\text{C}_{\text{Сорг}}$, ‰
1	2	3	4	5	6
Мурадово-09/10	A 0–10	1	4.3	734.0	-28.39
	A 10–20	2	2.7	258.1	-25.69
	A 20–30	2	1.1	–	-25.83
	AB 30–40	2	0.7	–	-25.61
	AB 40–50	2	0.8	82.8	-24.80
	AB 50–60	3	0.3	43.8	-24.92
	AB 60–70	3	0.2	–	-25.48
	AB 70–80	3	0.4	–	-25.48
	Bb1ca, g 80–90	3	0.3	–	-26.04
	Bb1ca, g 90–100	3	0.3	–	-26.18
	Bb1ca, g 100–110	3	0.3	–	-25.53
	Bb1ca, g 110–120	3	0.3	–	-26.45
	Bb1ca 120–140	4	0.3	–	-26.31
	Bb1ca 140–160	4	0.2	–	-25.83
	Bb2ca 160–196	4	0.2	36.5	-25.76
	Bb3ca 196–280	5	0.1	0.0	-24.54
	Bb3,fe 280–290	Линза	0.1	0.0	-27.07
Bb4 290–430	6	0.1	0.0	-28.11	
Bb5 430–530	7	0.1	11.0	-28.28	
Карахач-10	AB 15–150		2.8	1001.4	-24.92
	AB 150–170	Осыпь	4.1	1262.4	-24.55
	B1 170–200		0.5	272.9	-25.31
	B2 200–220		0.5	359.9	-25.51
	B2 200–220		0.2	0.0	-26.63
	C1 220–420	Туф	0.1	21.3	-27.74
	C2 420–620	То же	0.1	7.1	-28.16
	C3 620–622	Пемза	0.2	11.3	-27.45
	Bb3 622–642	1	0.2	36.9	-25.90
	Bb4 642–702	2	0.2	26.4	-26.38
	Bb5 702–742	3	0.2	26.4	-26.36
	Bb6 742–792	4	0.2	56.6	-28.17
	Bb7 792–812-...	4	0.2	0.0	-28.30
Курган-1/10	ABca 40–160	2	0.2	42.7	-25.43
	Bb1ca 160–195	3	0.2	90.4	-25.71
	Bb2ca 195–285	4	0.2	296.3	-25.88
	Bb3ca 285–315	4	0.2	0.0	-25.42
	C1ca 315–355	Пемза, песок	0.2	0.0	-26.45
	C2ca 355–385	То же	0.2	0.0	-28.12

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ СТОЯНОК

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6
Даштадем-1/09	Ad 0–10		8.0	1474.4	-24.92
	A 10–20		7.6	1528.4	-24.55
	A 20–30		6.2	1378.1	-25.31
	A 30–40		4.9	1159.5	-25.51
	A 40–50		3.7	1046.6	-26.63
	A 50–60		3.4	959.8	-27.74
	Ab 60–70		3.6	1006.7	-28.16
	AB 70–80		3.0	873.9	-27.45
	AB 80–90		2.9	937.5	-25.90
	AB 90–100		3.5	960.5	-26.38

Таким образом, по максимумам магнитной восприимчивости, содержания неорганических форм фосфора и изотопному составу углерода выделяются вулканические слои (КС-4-7).

Раскоп стоянки Карахач находится в 6.5 км к северо-востоку от с. Арташек на высоте около 1800 м и представляет собой карьер с заложением в основании шурфом. Карьером вскрыт мощный слой туфа с датировкой 1.7 – 1.9 млн л. н. (Presnyakov et al., 2012), в котором содержатся археологические артефакты – древние орудия. Над ним залегают бескарбонатные отложения, на которых сформирован голоценовый чернозём выщелоченный. Для всех отложений карьера характерна слабокислая и кислая реакция среды, низкое содержание гумуса, за исключением верхних горизонтов чернозёма, где содержание гумуса достигает до 7% (см. табл. 1). Слои туфа характеризуются минимальным количеством гумуса (0.1 – 0.2%), максимальным содержанием неорганических форм фосфора и повышенными значениями магнитной восприимчивости, фиксируя период наиболее активного седиментогенеза (см. рис. 3). С глубины 622 см залегают четыре культурных слоя. КС-1 совпадает с однородным тяжелосуглинистым горизонтом с существенно меньшим содержанием неорганических форм фосфора, меньшими значениями магнитной восприимчивости (см. рис. 3), относительно повышенным количеством азота (см. табл. 1), характеризующих стабильный этап почвообразования. Слои 2 – 4 представляют собой каменистые педоседименты, похожие на педоседименты культурных слоёв 4 – 7 Мурадово и представляющие собой, по-видимому, аллювий русловой фации горной реки, некогда протекавшей по данной территории и изменившей русло. Однако значения магнитной восприимчивости по профилю карьера выше, чем в слоях Мурадово, указывая на более автоморфные позиции карьера в ландшафте (стоянка Карахач расположена выше стоянки Мурадово). Слой 2 насыщен крупной галькой (d – до 20 см). Значения магнитной восприимчивости здесь высокие, но ниже, чем в вулканических отложениях, содержание неорганических форм фосфора меньше, чем в слое 1 (см. рис. 3). Слой 3 также насыщен каменистым материалом, но более мелким – в диаметре до нескольких сантиметров. Данный горизонт имеет самую низкую магнитную восприимчивость по профилю карьера (см. рис. 3). Здесь также фиксируется небольшое превышение содержания органического углерода (по сравнению с выше- и нижележащими го-

ризонтами, см. табл. 1). Всё это говорит о том, что педоседименты слоёв 1 – 3 формировались в период стихания вулканической активности, хотя и при активном осадконакоплении.

Слой 4 визуально разделён нами на две части. Верхняя его часть, более тяжёлая по гранулометрическому составу, ближе к супеси, а нижняя – имеет песчаный состав. Оба горизонта характеризуются наличием морфологических признаков переувлажнения (Fe-Mn примазки, пятна ожелезнения), они насыщены щебнем и дресвой, внизу встречается галька. Несмотря на оглеенность, горизонты сохраняют высокие значения магнитной восприимчивости. Также в них резко повышено содержание неорганических форм фосфора, уменьшается количество органического углерода, отсутствует азот, а в нижней части слоя отсутствует и органический фосфор (см. табл. 1, рис. 3). Все эти признаки говорят об ещё одном более раннем этапе вулканизма. Изотопный состав органического углерода (см. рис.3) показывает наиболее тяжёлые величины (-24.5 – -25.5‰) для поствулканического времени в отложениях выше пепла. Во время активизации вулканической деятельности он облегчается до -28‰ и в перерывах принимает средние значения, характерные для гумидного климата (-26‰). Таким образом, изотопный состав иллюстрирует постепенную аридизацию климата в поствулканическое время, что также подтверждается наличием карбонатных новообразований в других раскопах. В периоды активизации вулканической деятельности в атмосферу поступало большее количество парниковых газов, что влияло на климат и величину $\delta^{13}\text{C}$ в частности.

Стоянка Куртан приурочена к борту глинисто-песчаного карьера, расположенного в 1.8 км к западу от с. Куртан, на правом берегу р. Гергер, у подножия горы Сурб-Саркис (1568.2 м) (Седов и др., 2011). В раскопе стоянки Куртан-1 хорошо представлены поствулканические отложения, насыщенные различными формами карбонатных новообразований и залегающие на вулканических осадках. В раскопе вулканические осадки представлены пемзовым песком, залегающим на базальтах, в других стенках карьера между пемзовым песком и погребёнными карбонатными горизонтами фиксируются прослой пепла и других вулканических отложений, насыщенных обломочными породами.

Слои раскопа имеют слабощелочную реакцию среды ($\text{pH} = 7.7 - 8.1$), содержат мало гумуса (0.1 – 0.2%) (см. табл. 1). Максимальное содержание карбонатов фиксируется для КС-3. Слои 2 – 3 и верхняя часть слоя 4 пронизаны карбонатным мицелием, имеют глыбистую структуру и тяжёлый гранулометрический состав (тяжёлый суглинок). В КС-2 видны элементы столбчатости в структуре, наталкивающие на предположение о процессе осолонцевания. Нижняя часть КС-4 так же, как и верхние слои содержит журавчикоподобные формы карбонатов, но не имеет карбонатного мицелия. Этот горизонт отличают более лёгкий гранулометрический состав (средний суглинок) и комковатая структура без элементов глыбистости. Его подстилают бесструктурные слои пемзового песка: рыжий слой ожелезнённого песка неоднородной пятнистой окраски и горизонт бежево-белого песка с прослойками ожелезнения. Ожелезнение здесь является, скорее всего, индикатором гидроморфных условий. Оба горизонта не содержат археологических находок.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ СТОЯНОК

Магнитная восприимчивость слоёв раскопа имеет также высокие значения и повышается с глубиной (рис. 4). Максимальные значения её фиксируются в нижней части слоя 4 и нижнем горизонте песка. Для этих же горизонтов характерны небольшие превышения по содержанию органического углерода. Содержание азота постепенно падает вниз по профилю раскопа (см. табл. 1). Максимальное содержание органического фосфора фиксируется в верхней части КС-4, при полном его отсутствии в нижней части и нижележащих горизонтах песка (см. табл. 2).

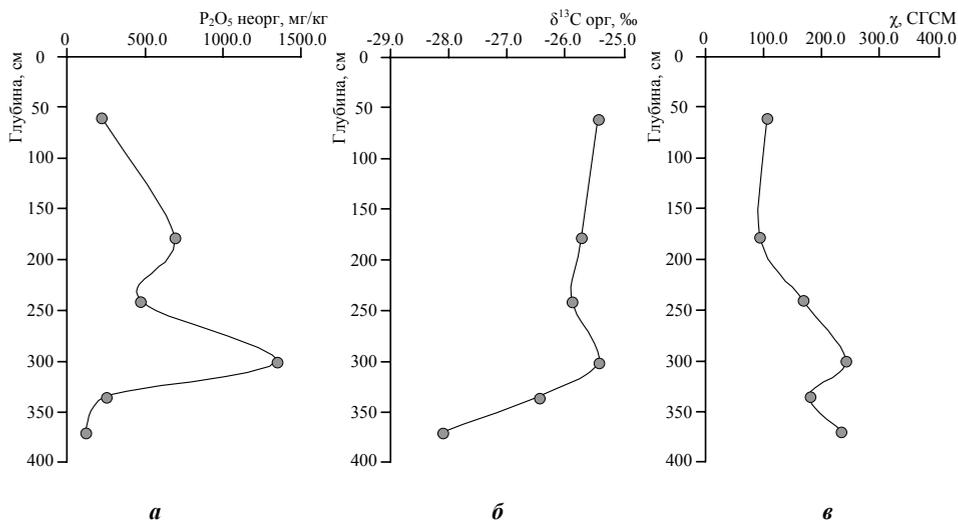


Рис. 4. Физико-химические характеристики отложений стоянки Куртан: *а* – содержание неорганических форм фосфора; *б* – изотопный состав органического углерода; *в* – величины магнитной восприимчивости

Самое высокое содержание неорганических форм фосфора, близкое по величине к вулканическому пеплу карьера Карахач, – в нижней части КС-4. В песчаных слоях, наоборот, содержание неорганических форм фосфора понижается, возможно, из-за облегчения гранулометрического состава (см. табл. 2).

Наиболее лёгкий изотопный состав органического углерода отмечается в нижнем слое пемзового песка, и сравним с таковыми значениями для пепла в карьере Карахач (см. табл. 2). Таким образом, объединяя данные магнитной восприимчивости, содержания неорганических форм фосфора и изотопного состава органического углерода, можно сделать вывод о влиянии вулканизма на формирование нижней части слоя 4 и подстилающих его пемзовых отложений. В свою очередь, вышележащие карбонатные слои представляют собой палеопочвы, формировавшиеся в условиях затухающей или уже закончившейся вулканической деятельности. Исходя из данных изотопного состава органического углерода, условия формирования этих почв были достаточно увлажнёнными. Это входит в видимое противоречие с наличием таких количеств карбоната кальция, свидетельствующих о

возможной аридизации климата. Об общности данного процесса карбонатизации для исследуемой территории говорят и находки карбонатных горизонтов и в других карьерах и обнажениях. По О. С. Хохловой, образование такого мощного карбонатного мицелия и журавчиков не связано с подтягиванием их из грунтовых вод, так как при подстилании твёрдыми породами господствует явление провальной фильтрации (Седов и др., 2011).

Стоянка Даштадем-3 находится в 6.3 км к западу от с. Даштадем (Илмазлу) на высоте 1902 м. Профиль раскопа стоянки представляет собой толщу, проработанную современным почвообразованием, но содержащую археологические находки более древнего позднеашельского времени (Асланян и др., 2007).

Современная толща представлена гумусированной лугово-чернозёмной почвой с высоким содержанием гумуса (13 – 14% в верхнем горизонте) (см. табл. 1), органического фосфора (до 1500 мг/кг P_2O_5), постепенно снижающегося вниз по профилю (см. табл. 2). Отметим, что во всех горизонтах почвы (0 – 100 см) содержание органического фосфора высоко. Магнитная восприимчивость также принимает высокие значения, увеличиваясь вниз по профилю раскопа. Интересно, что здесь магнитная восприимчивость намного выше, чем в вулканических отложениях карьеров Карахач, Куртан, отложениях стоянки Мурадово. Это может быть вызвано не только повышенным количеством гумуса, но и изначально бóльшим количеством магнитных минералов в почвообразующей породе. Содержание же неорганических форм фосфора относительно невелико и достаточно равномерно распределено по профилю. Изотопный состав органического углерода колеблется в небольших пределах от -25.9 до -24.9‰, характеризую гумидные условия накопления гумуса (см. табл. 2).

Можно предположить, что некогда сформированные в эпоху вулканизма отложения проработаны последующими стадиями голоценового почвообразования, привнёсшими органическое вещество более тяжёлого изотопного состава. При этом высокие величины магнитной восприимчивости остались, а часть неорганических форм фосфора была проработана почвообразованием, войдя в состав органического вещества почвы. Древность отложений подтверждают и археологические находки, датируемые средним плейстоценом (Асланян и др., 2007).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, показатели магнитной восприимчивости и содержания неорганических форм фосфора диагностировали этапы активизации вулканизма. По изотопным соотношениям для углерода органического вещества и наличию в верхних горизонтах карбонатных новообразований диагностируется постепенное иссушение климата от нижнего плейстоцена к верхнему, характерное в этот период для многих регионов Евразии. Также эти данные говорят о низком содержании в растительном покрове раннего плейстоцена растений с С-4 типом фотосинтеза, характерных для степей и саванн и присутствии древесной растительности, а также о возможном влиянии парниковых газов на величину $\delta^{13}C$, так как наиболее лёгкие значения совпадают со слоями, подвергавшимися вулканическому воздействию.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОПОЧВ И ПЕДОСЕДИМЕНТОВ СТОЯНОК

Авторы выражают глубокую благодарность А. В. Тиуну (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН) за помощь и проведение изотопного анализа почв, В. П. Любину и Е. В. Беляевой (Институт истории материальной культуры РАН) за предоставление возможности изучать археологические объекты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асланян С. А., Беляева Е. В., Колтаков Е. М., Любин В. П., Саркисян Г. М., Суворов А. М. Армяно-российская археологическая экспедиция 2003 – 2006 гг. // Зап. Ин-та истории материальной культуры РАН. 2007. № 2. С. 142 – 154.

Бабанин В. Ф., Трухин В. И., Карпачевский Л. О., Иванов А. В., Морозов В. В. Магнетизм почв. М. ; Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 1995. 223 с.

Бедник Д. Ю. Изменчивость изотопного соотношения углерода и азота в онтогенезе и при различных функциональных состояниях у представителей высших и низших позвоночных : автореф. дис... канд. биол. наук. М., 2009. 25 с.

Ковалёва Н. О. Горные почвы Евразии как палеоклиматический архив позднеледниковья и голоцена : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 52 с.

Ковалева Н. О., Добровольский Г. В., Столпникова Е. М. Изотопный состав углерода почв в диагностике изменений климата : состояние проблемы и вероятные сценарии // Докл. по экологическому почвоведению. 2013. Вып. 19, № 2. С. 64 – 81.

Макаров М. И. Фосфор органического вещества почв. М. : ГЕОС, 2009. 395 с.

Моргун Е. Г., Ковда И. В., Рысков Я. Г., Олейник С. А. Возможности и проблемы использования методов геохимии стабильных изотопов углерода в почвенных исследованиях (обзор литературы) // Почвоведение. 2008. № 1. С. 299 – 310.

Седов С. Н., Хохлова О. С., Кузнецова А. М. Полигенез вулканических палеопочв Армении и Мексики: микроморфологические летописи четвертичных изменений климата // Почвоведение. 2011. № 7. С. 832 – 847.

Степанов И. Н., Абдуназаров У. К. Погребённые почвы в лёссах Средней Азии и их палеогеографическое значение. М. : Недра, 1977. 120 с.

Трифонов В. Г., Любин В. П., Беляева Е. В., Трихунков Я. И., Симакова А. Н., Тесаков А. С., Веселовский Р. В., Пресняков С. Л., Бачманов Д. М., Иванова Т. П., Ожерельев Д. В. Геодинамические и палеогеографические условия расселения древнейшего человека в Евразии (Аравийско-Кавказский регион) // Тектоника складчатых поясов Евразии : сходство, различие, характерные черты новейшего горообразования, региональные обобщения : материалы XLVI Тектонического совещ. / под ред. К. Е. Дегтярёва, Н. Б. Кузнецова. М. : ГЕОС, 2014. Т. 2. С. 240 – 246.

Эдилян Р. А., Петросян Г. П., Розов Н. Н. Почвы Армянской ССР (краткая характеристика). Ереван : Айстан, 1976. С. 17 – 52.

Harris D., Horwath W. R., Kessel C. Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or carbon-13 isotopic analysis // Soil Science Society of America J. 2001. Vol. 65. P. 1853 – 1856.

Ollivier V., Nahapetyan S., Roiron P., Gabrielyan I., Gasparyan B., Chataigner C., Joannin S., Corne J.-J., Gullou H., Scaillet S., Munch P., Krijgsman W. Quarternary volcano-lacustrine patterns and paleobotanical data in southern Armenia // Quarternary International. 2010. Vol. 223 – 224. P. 312 – 326.

Presnyakov S. I., Belyaeva E. V., Lyubin V. P., Rodionov N. V., Antonov A. V., Saltykova A. K., Berezhnaya N. G., Sergeev S. A. Age of the earliest Paleolithic sites in the northern part of the Armenian Highland by SHRIMP-II U–Pb // Gondwana Research. 2012. Vol. 21, № 4. P. 928 – 938.

УДК [599.323.42:591.5](470.67)

**ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ
И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ
ПРИ СНИЖЕНИИ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ У ХОМЯКА РАДДЕ –
MESOCRICETUS RADDEI (CRICETIDAE, MAMMALIA)**

**М. М. Чунков¹, М. В. Ушакова², К. З. Омаров¹,
П. Фритцше³, А. В. Сузов²**

¹ Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского НЦ РАН
Россия, 367025, Махачкала, М. Гаджиева, 45
E-mail: chunkov@mail.ru; omarovkz@mail.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: allocricetulus@gmail.com

³ Институт биологии/зоологии Университета Мартина-Лютера
Германия, D-06108, Халле, Домплац, 4
E-mail: peter.fritzsche@zoologie.uni-halle.de

Поступила в редакцию 09.06.14 г.

Изменение стереотипа поведения и использования территории при снижении плотности популяции у хомяка Радде – *Mesocricetus raddei* (Cricetidae, Mammalia). – Чунков М. М., Ушакова М. В., Омаров К. З., Фритцше П., Сузов А. В. – На примере хомяка Радде показано влияние снижения плотности популяции на характер использования территории и пространственно-этологическую структуру. При низкой плотности хомяки практически не охраняют свою территорию и не имеют индивидуальных участков, а система нор используется совместно несколькими особями. В то же время снижение территориальности привело к существенному увеличению территории, используемой хомяками, и снижению уровня агрессивности при социальных взаимодействиях.

Ключевые слова: плотность, пространственно-этологическая структура, хомяк Радде, агроландшафты.

Behavioral and area-usage changes of *Mesocricetus raddei* (Cricetidae, Mammalia) while reducing its population density. – Chunkov M. M., Ushakova M. V., Omarov K. Z., Fritzsche P., and Surov A. V. – On the example of the CisCaucasian hamster *Mesocricetus raddei* the influence of a decreased population density on the character of territory usage and the spatial-ethological structure is shown. At a low population density, hamsters scarcely defend their home ranges, a system of burrows being used by several individuals simultaneously. However, a decrease in territorialism leads to significant expansion of the used territory and a decreased aggressiveness in social interactions.

Key words: density, spatial-ethological structure, CisCaucasian hamster, agrolandscapes.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших характеристик внутривидовой организации мелких млекопитающих является пространственно-этологическая структура, которая служит функциональной основой поддержания популяционного гомеостаза (Ши-

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

лов, 1977, 2002; Громов, 2000, 2008). Конкретные формы пространственно-этологической структуры популяций зависят от биологической специфики вида и предопределены многими факторами, среди которых важнейшую роль играет плотность популяций (Шилов, 1991). В этой связи значительный интерес представляет изучение экологии видов, численность которых подвержена существенным колебаниям.

Объектом данного исследования выбран типичный обитатель террасных агроландшафтов горного Дагестана – хомяк Радде (*Mesocricetus raddei avaricus* Ognev et Hertner, 1927). Приуроченность этого подвида к полям зерновых культур объясняется тем, что хомякам необходимо в сжатые сроки накопить достаточное количество жира и запастись высококалорийными кормами до залегания в спячку (Омаров, 1995; Магомедов и др., 2001). Во время спячки животные не питаются, запасы им необходимы весной, когда на полях еще нет достаточного количества калорийных кормов (Магомедов, Омаров, 1994, 1995).

Предпосылкой для проведения данного исследования явилось то, что за последние 15 – 20 лет агроландшафты Дагестана претерпели существенные изменения: в связи с кризисом сельского хозяйства общая площадь посевов сократилась в 3 раза, изменилась и структура земледелия. Площади, занятые зерновыми и бобовыми, сменились посевами картофеля и моркови, что более рентабельно для местного населения, но менее благоприятно для хомяков, которые используют для запаса преимущественно зерновые и бобовые культуры. Эти изменения не могли не отразиться на популяции хомяка Радде, ареал которого стал фрагментированным, а численность существенно сократилась (Ушакова и др., 2010; Омаров и др., 2011).

Цель данной работы – установить возможные изменения в поведении и характере использования территории хомяком Радде в условиях резкого снижения численности в 2009 – 2013 гг., сопоставив с данными, полученными в 1990-х гг. при высокой плотности популяции (Омаров, 1995, 1997).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для уточнения современного состояния подвида хомяка Радде в пределах его ареала использовали как опросные сведения, собранные в тех пунктах, где ранее хомяки были многочисленны, так и собственные исследования, проведенные в летне-весенние сезоны 2009 – 2013 гг. В результате обследования было выяснено, что более или менее пригодное для работы поселение хомяка Радде сохранилось в агроландшафтах с. Мочох Хунзахского района (42°40'30" N, 46°37'55" E, высота 1670 м н.у.м.). Агроландшафты здесь представляют собой сельскохозяйственные поля, размежеванные террасами с естественной высокой и густой разнотравной растительностью. Полевые исследования проводили с 12 по 26 июня 2009 г.; с 19 мая по 2 июня 2010 г.; с 25 июня по 10 июля 2011 г.; с 25 мая по 25 августа 2012 г. и с 15 июня по 8 сентября 2013 г. На двух выбранных площадках мечения, размером 2.8 га каждая, были найдены и зарисованы все норы хомяка Радде. Отловленных животных метили отрезанием пальцев по определенной схеме и возвращали в природу.

Для изучения пространственно-этологической структуры поселения хомяка Радде в 1991 – 1993 гг. использовали прямые визуальные наблюдения и радиотелеметрию (Мещерский и др., 1992; Магомедов, Омаров, 1995, 2000; Омаров, 2005). Под наблюдением в эти годы находились 17 зверьков обоих полов с общей продолжительностью регистрации данных для отдельных особей от 9 до 15 суток.

В 2012 – 2013 гг. для изучения пространственно-этологической структуры хомяков параллельно с визуальными наблюдениями была использована система полевой идентификации животных «FAIS» (Ушакова и др., 2012, 2014; Чунков и др., 2013; Fritzsche, 2008). Для этого на площадках мечения отлавливали с помощью живоловушек всех хомяков и метили с помощью электронных подкожных микрочипов с индивидуальным кодом. Электронные кольца (диаметром 60 мм и высотой 40 мм) для считывания данных устанавливали во входное отверстие норы. Два фотоэлектрических барьера позволяли фиксировать направление движения животного – в нору или из норы. При прохождении особей через кольцо автоматически фиксируется номер чипа, время и направление прохода. Данные, записанные регистрирующим устройством, ежедневно переносили на ноутбук. Таким образом, система позволяла одновременно и дистанционно наблюдать за перемещением, вненоровой активностью и социальными взаимодействиями всех меченых чипами особей в поселении. В том случае, если в нору заходила/выходила немеченая чипом особь, датчики регистрировали просто факт прохождения через кольцо. Следует отметить, что недостатком этой методики является то, что продолжительность вненоровой активности зверьков могла быть завышена, поскольку часть времени они могли проводить в другой (не оснащенной кольцом) норе.

Всего за 2012 – 2013 гг. методом FAIS отработано 3360 часов наблюдений при постоянной работе 5 – 7 колец. Прямые визуальные наблюдения в общей сложности составили 312 часов.

Для определения размеров участков обитания хомяков в условиях высокой плотности населения в 1990-х гг. помимо визуальных наблюдений на территории резидентов выпускали особей-чужаков. Путем поэтапного изменения расстояния от места выпуска до норы регистрировали реакцию хозяина и определяли реальные размеры индивидуальных охраняемых участков. В настоящее время в условиях низкой численности, когда хомяки практически не охраняли территорию, за площадку участка обитания особи принимали выпуклый многоугольник, в углах которого расположены норы, хотя бы однократно использованные данной особью. Площадь индивидуального участка, определенная таким образом, могла быть существенно занижена.

За период исследований 2009 – 2013 гг. проследили за суточной и сезонной активностью 21 особи (9 самцов и 12 самок).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали визуальные учеты, проведенные в 2009 – 2013 гг., норы хомяка Радде распределены неравномерно. Наиболее плотно они располагались на межвых склонах террас (14 – 17 нор на 1 га), откуда зверькам удобнее было выходить на смежные со склонами поля (3 – 5 нор на 1 га). В естественных ландшафтах но-

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

ры единичны. Встречи зверьков на естественных лугах были редки и в 1990-е гг. в условиях высокой плотности популяции, не более двух-трех нор на гектар (Омаров, 1995, 1997). По ряду причин (затопляемость нор, худшие защитные условия, регулярная вспашка и др.) сельскохозяйственные поля являются менее предпочитаемыми станциями в системе террасного агроландшафта, чем межевые склоны. В 1990-х гг. плотность хомяков, рассчитанная методом абсолютных учетов, на межевых склонах могла достигать 46.8 ± 2.96 особ./га (Омаров, 1995, 1997). Высокая плотность популяции обуславливала имевшую место в эти годы индивидуализацию территории, и хомяки практически в течение всего активного периода не удалялись от собственной норы, а случаи заходов в чужие норы были очень редки и приурочены, как правило, к периоду гона (май – середина июня) (Магомедов, Омаров, 2000; Омаров, 2005).

В 2000-е гг. характер распределения нор в целом сохранился – на межевых склонах наблюдалась более высокая плотность особей по сравнению с полями или естественными лугами. Однако плотность существенно снизилась – на межевых склонах она не превышала 5.3 особ./га, а на полях – 1.1 особ./га. То есть даже в оптимальных станциях плотность популяции в поселении сократилась в 12 – 13 раз. Результаты прямых наблюдений (2009 – 2011 гг.) и исследований с использованием системы FAIS (2012 – 2013 гг.) показали, что большинство нор с мая до середины августа используется несколькими особями, и практически все норы в этот период выполняют транзитную функцию, т.е. животные не задерживаются подолгу в одной норе, используя норы других особей.

Снижение территориальности привело к существен-

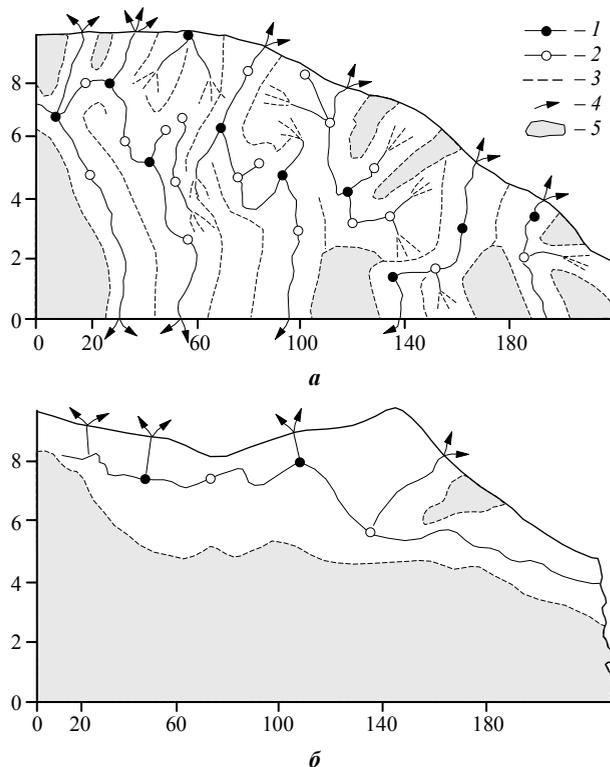
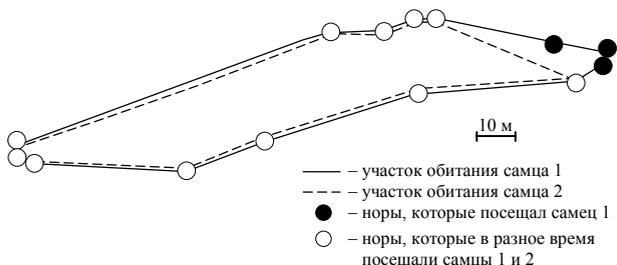
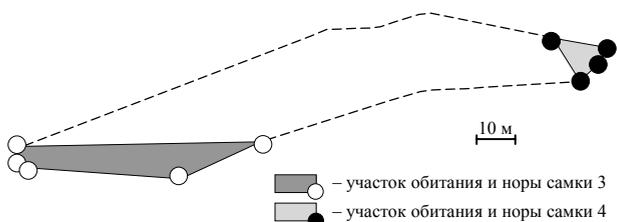


Рис. 1. Использование территории группировкой хомяка Радде на межевых склонах террас: *а* – в 1988 – 1993 гг. (высокая плотность) (Омаров, 1995); *б* – в 2009 – 2013 гг. (низкая плотность); 1 – жилая нора с тропой, 2 – временная нора (временка) с тропой, 3 – границы охраняемых участков, 4 – место выхода тропы со склона на сельскохозяйственное поле, 5 – неиспользуемые участки; по осям абсцисс и ординат – метры

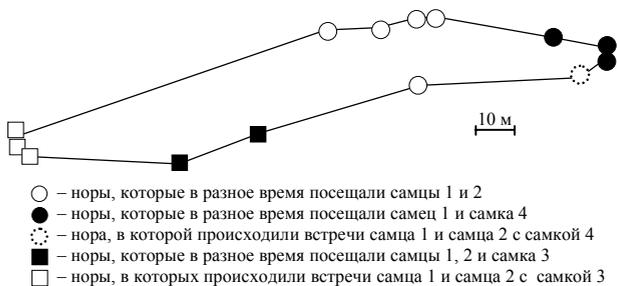
ному увеличению площади участков обитания хомяков по сравнению с 1990-ми гг. (рис. 1). Наблюдения в 2012 – 2013 гг. за 8 особями с использованием системы FAIS показали, что у самцов площадь участков обитания за три летних месяца составляла 2200 – 3000 м², а у самок – 400 – 500 м² (рис. 2, а, б). С мая по август самцы совершают значительные перемещения по территории и могут отдаляться от гнездовой норы на 100 – 200 м, при этом индивидуальные участки самцов почти полностью перекрываются (рис. 2, а). Самки более привязаны к своей норе и не были отмечены далее 80 м от нее. При этом индивидуальные участки самок полностью изолированы друг от друга (рис 2, б). Интересно, что в 1990-е гг. в условиях хорошей обеспеченности кормами и высокой плотности населения хомяки отдалялись от нор не более,



а



б



в

Рис. 2. Участки обитания и норы самцов (а) и самок (б) хомяка Радде и совместное их использование (в) на площадке мечения

чем на 15 – 20 м (Омаров, 1995, 1999). В 1990-е гг. взрослые особи охраняли территорию как вокруг норы, так и непосредственно примыкающую к системе троп и местам кормежки. Площади индивидуальных участков составляли 167 ± 6.85 м². Причем, на сельскохозяйственных полях, куда выселялся популяционный резерв (в основном сеголетки и 3-летние особи), плотность осенью была еще выше, а размер индивидуального участка сокращался до 40 – 45 м². На зерновых полях хомяки даже при минимальных размерах индивидуальных участков были обеспечены высококалорийными кормами. При этом границы участков практически не перекрывались (Магомедов, Омаров, 2000; Омаров, Магомедов, 2006).

Такое изменение пространственно-этологической структуры, возможно, объясняется необходимостью

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

поддержания коммуникативных контактов в условиях значительного разрежения популяции, а также поиском и запасанием диких (из-за недостатка культурных) злаков. Наблюдения, проведенные в конце августа перед залеганием хомяков в спячку, показали, что в это время каждая особь связана только с одной гнездовой норой, в которую и делает запасы корма.

Миграционную активность хомяков оценить довольно сложно, но ее факт неоспорим. Так, летом часть меченых взрослых особей исчезала с участков наблюдения, а в августе появлялись новые немеченые взрослые особи, которые заселяли их норы. В летний период наблюдали и совместное «коммунальное» использование нор (рис. 2, в). Как видно из диаграммы (рис. 3), каждую нору, оборудованную электронным кольцом, за сутки могут посещать до трех особей. Более того, нами впервые получены данные и об одновременном использовании нор двумя особями (рис. 4). Чаще всего это были разнополые особи, причем длительность пребывания в одной норе варьировала от 1 до 38 мин. Следует отметить, что основные социальные взаимодействия между взрослыми особями происходят в течение двух недель до рождения детенышей (см. рис. 4). Таким образом, совместное пребывание в одной норе регистрировали и в течение нескольких дней, в том числе и в то время, когда самка была уже беременна. Пребывание двух самцов в одной норе также зафиксировано, но было кратковременным. Начиная с июля (период выкармливания потомства), совместное пребывание взрослых особей в одной норе не отмечалось (см. рис. 4).

Первые наблюдения за поведением хомяков в разреженной популяции в 2009 г., по мнению зоологов, работавших с хомяками в 1990-х гг. (М.-Р. Д. Магомедов, К. З. Омаров), показали, что хомяки стали значительно ме-

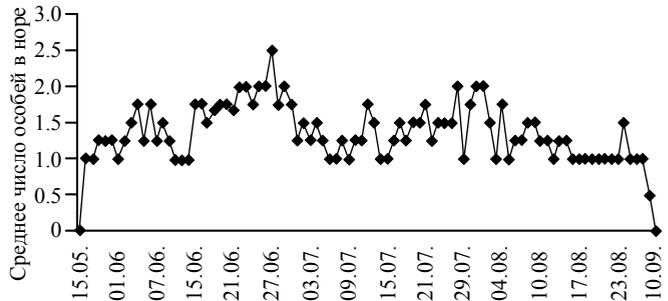


Рис. 3. Среднесуточная посещаемость нор в летний период

Следует отметить, что основные социальные взаимодействия между взрослыми особями происходят в течение двух недель до рождения детенышей (см. рис. 4). Таким образом, совместное пребывание в одной норе регистрировали и в течение нескольких дней, в том числе и в то время, когда самка была уже беременна. Пребывание двух самцов в одной норе также зафиксировано, но было кратковременным. Начиная с июля (период выкармливания потомства), совместное пребывание взрослых особей в одной норе не отмечалось (см. рис. 4).

Первые наблюдения за поведением хомяков в разреженной популяции в 2009 г., по мнению зоологов, работавших с хомяками в 1990-х гг. (М.-Р. Д. Магомедов, К. З. Омаров), показали, что хомяки стали значительно ме-

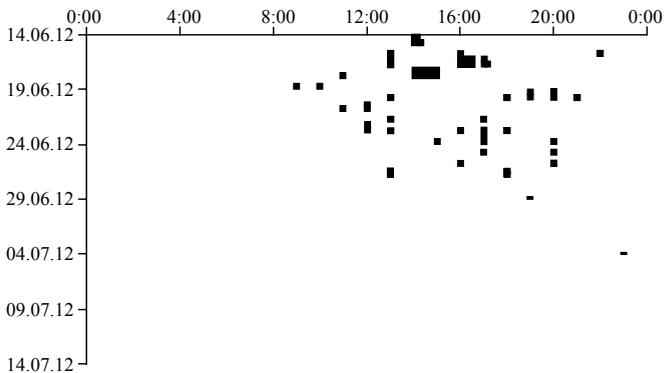


Рис. 4. Суточная и сезонная динамика совместного пребывания самцов и самок в одной норе, рассчитанная по данным, снятым системой FAIS. На диаграмме черными квадратами отмечен факт совместного пребывания животных (2012 г.)

нее агрессивными и более осторожными. Если наблюдатель находился на расстоянии менее 20 м от норы, зверьки могли по несколько суток не выходить из нее.

Данные 2012 – 2013 гг., полученные с электронных колец, свидетельствуют о том, что зверьки в настоящее время совместно используют одни и те же норы, причем запасы делают сразу в несколько нор. Такое поведение, с одной стороны, может рассматриваться как снижающее приспособленность отдельной особи. Однако оно повышает вероятность выживания других особей (особенно молодых), которые, заселившись на новую территорию, получают готовые запасы корма. Таким образом, для популяции в целом это – благоприятный фактор.

Снижение агрессивности к особям своего вида, связанное со снижением плотности поселения, свойственно не только млекопитающим. Ранее такой феномен был отмечен, например, у колониальных птиц (Ушакова, 2008).

Таким образом, изменение структуры земледелия в горном Дагестане, приведшее к резкому сокращению численности хомяка Радде, вероятно, послужило причиной изменения поведенческого стереотипа в поселениях хомяков и отразилось на характере использования территории. В настоящее время хомяки практически не охраняют индивидуальные участки, а система нор и подземных коммуникаций используется совместно несколькими особями-соседями и выполняет транзитную функцию при дальних перемещениях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов В. С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (*Mammalia, Rodentia*) / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 2000. 392 с.

Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. № 4. С. 39 – 45.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 3. С. 123 – 133.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 1. Использование пространства в летний период // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 12. С. 1457 – 1464.

Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З., Гасанова С. М. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 2. Регуляция зимней смертности // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 1. С. 90 – 96.

Мещерский И. Г., Омаров К. З., Феоктистова Н. Ю. Концентрация мочи и особенности питания хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 11. С. 102 – 107.

Омаров К. З. Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 23 с.

Омаров К. З. Плотность населения и механизмы устойчивости популяции хомяка Радде в условиях антропогенной динамики горных экосистем Дагестана // Экология млекопитающих горных территорий (популяционные аспекты) : материалы Всерос. совещ. Нальчик : Изд. центр «Эль-Фа», 1997. С. 162 – 163.

ИЗМЕНЕНИЕ СТЕРЕОТИПА ПОВЕДЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

Омаров К. З. Особенности использования территории хомяком Радде (*Mesocricetus raddei*) в агроландшафтах внутреннегорного Дагестана // Материалы VI съезда Териол. о-ва РАН / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1999. С. 183.

Омаров К. З. Специфика формирования пространственно-этологической структуры предкавказского хомяка (*Mesocricetus raddei*) в условиях террасного земледелия на Восточном Кавказе // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы Междунар. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 156 – 158.

Омаров К. З., Магомедов М.-П. Д. Принципы функционирования популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Популяции // Вестн. Дагестанского науч. центра РАН. 2006. № 26. С. 30 – 35.

Ушакова М. В., Суоров А. В., Ушакова М. В., Чунков М. М., Рюриков Г. Б. Состояние популяций и характер использования территории хомяками рода *Mesocricetus* в условиях сокращения посевов зерновых в горном Дагестане // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа : материалы Междунар. науч. конф. Ереван : АСОГИК, 2011. С. 220 – 223.

Ушакова М. В. Наблюдения за активностью тупика-носорога (*Cerorhinca monocerata*) на Южных Курилах в период размножения // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 6. С. 710 – 721.

Ушакова М. В., Омаров К. З., Суоров А. В., Фритцие П., Чунков М. М.-П. Влияние характера землепользования на состояние популяций хомяка Радде (*Mesocricetus raddei* avaricus Ognev et Neptner, 1927) в Дагестане // Вестн. Дагестанского науч. центра. 2010. № 38. С. 31 – 38.

Ушакова М. В., Суоров А. В., Чунков М. М., Омаров К. З., Фритцие П. Феномен низкой вненоровой активности хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в условиях сокращения численности // V Всерос. конф. по поведению животных : сб. тез. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 186.

Ушакова М. В., Чунков М. М., Омаров К. З., Суоров А. В., Минаев А. Н., Фритцие П. Методы и подходы к изучению активности и пространственной средних хомяков на примере хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих : материалы III науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. С. 129.

Чунков М. М., Ушакова М. В., Омаров К. З., Суоров А. В., Минаев А. Н., Фритцие П. Методы и подходы к изучению активности и пространственной структуры хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) // Вестн. Дагестанского науч. центра РАН. 2013. № 51. С. 73 – 79.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Шилов И. А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций // Структура популяций у млекопитающих. М. : Наука, 1991. С. 65 – 85.

Шилов И. А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1029 – 1047.

Fritzsche P. Wild golden hamsters in Turkish fields – distribution and activity // Abhandlungen der Sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 2008. Bd. 64, heft 5. Cricetinae : Internationales Ehrensymposium im Gedenken an Rolf Gattermann / hrsg. von E. Peschke, G. Moritz. S. 38 – 43.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК [598.288.5:591.5](470.44)

СТРУКТУРА СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ У ВАРАКУШКИ (*LUSCINIA SVECICA*; TURDIDAE, AVES) В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

О. Н. Батова¹, Л. А. Немченко²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: batova_olga@mail.ru*

² *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Россия, 119234, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Структура социальных связей у варакушки (*Luscinia svecica*; Turdidae, Aves) в Саратовском Заволжье. – Батова О. Н., Немченко Л. А. – На основе многолетних наблюдений за индивидуально мечеными птицами изучено разнообразие и количественное соотношение разных вариантов брачных отношений у варакушки. Показано, что помимо социальной моногамии в популяции ежегодно присутствуют два других варианта репродуктивных связей – последовательная и параллельная полигамии. Выяснено, что структура социальных связей зависит от плотности населения и пространственного распределения участков обитания в гнездовых поселениях.

Ключевые слова: *Luscinia svecica*, социальные связи, моногамия, полигамия, пространственное распределение.

Mating systems of the bluethroat (*Luscinia svecica*; Turdidae, Aves) in the Saratov Trans-Volga region. – Batova O. N. and Nemchenko L. A. – As a result of our 4-year observation of individually marked birds, various mating systems in the bluethroat were studied. In addition to social monogamy there are two another mating systems, presented annually in the population: sequential and simultaneous polygamy. The ratio of these mating systems depends on the spatial distribution of a nesting population. The results are discussed in terms of reproductive strategies.

Key words: *Luscinia svecica*, mating system, population density, reproductive strategy.

Различные типы репродуктивных отношений у птиц традиционно привлекают внимание исследователей. Однако прежде чем классифицировать варианты брачных отношений, нужно определиться с некоторыми изначальными установками. Одной из важнейших среди них является уровень рассмотрения проблемы. Можно изучать социальные и репродуктивные связи за весь период жизни особи. Однако такой подход применим, пожалуй, лишь к тем видам, которые всю свою жизнь проводят на одном участке, или к крупным видам, демонстрирующим высокий уровень гнездового консерватизма. Большинство мелких птиц, особенно перелетных, при таком подходе окажутся выключенными из анализа, поскольку у значительной части особей не удастся проследить более одного сезона.

Другой крайний вариант – рассматривать репродуктивные связи во временном срезе, учитывая количество репродуктивных партнеров в конкретный момент времени. Однако такой анализ не годится для изучения итогового репродуктивного вклада отдельных особей. Промежуточный вариант предполагает рассмотрение тактики размножения, используемой особью в течение сезона. В этом случае повышение конечного репродуктивного успеха может достигаться с помощью использования разных вариантов распределения репродуктивных усилий во времени. Такой подход положен в основу настоящего исследования. В его рамках мы будем называть моногамией такой вариант социальных связей, когда пара образуется на весь сезон размножения, совершая совместно более одной гнездовой попытки. Последовательной полигамией мы считаем смену партнера между двумя гнездовыми попытками, а параллельной полигамией – участие особи в цикле размножения одновременно с двумя или более особями противоположного пола.

Необходимо понимать, что очень небольшое число видов можно однозначно отнести к моногамным или полигамным, поскольку варианты брачных связей широко варьируют внутри вида в зависимости от внешних условий и структуры популяции (Ford, 1983).

Варакушка (*Luscinia svecica* Linnaeus, 1758) – широкоареальный вид, занимающий в целом по ареалу разнообразные полуоткрытые кустарниковые местообитания. В европейских популяциях основным вариантом репродуктивных отношений считается моногамия с одной (северные популяции) или двумя кладками за сезон. При этом оба родителя принимают участие в выкармливании гнездовых птенцов с момента вылупления, а также слетков. Случаи полигинии отмечены как разовые явления, никаких попыток количественно оценить это явление не предпринималось (Geslin et al., 2004; Fossoy et al., 2008). В районе проведения работ для варакушки характерно два выводка за сезон, что позволяет пронаблюдать все варианты репродуктивных отношений. В задачи работы входило оценить разнообразие и соотношение различных вариантов социальных репродуктивных связей у варакушки в Саратовском Заволжье.

Исследование проводили в подзоне сухих степей Заволжья на территории Дьяковского леса и его окрестностей (Саратовская область, Краснокутский район, с. Дьяковка, 50°31' с.ш., 46°47' в.д.). Дьяковский лес представляет собой самый крупный южный островной лесной массив Европейской России. Он расположен на крайнем юге Саратовской области, в среднем течении р. Еруслан. Исследования проведены в течение 4 гнездовых сезонов (2010 – 2013 гг.) с апреля по июль. Выделены 3 основных типа местообитаний, заселяемых варакушкой, заложены модельные площадки.

1. **Степной** тип местообитаний представляет собой залежи разного возраста, где в травянистом ярусе преобладают полыни (*Artemisia* sp.), ковыли (*Stipa* sp.), типчак (*Festuca valesiaca* Gaud.) и др. Присутствуют заросли кустарниковой формы полыни высокой (*Artemisia abrotanum* L.), отдельные группы других кустарников (в основном терн *Prunus spinosa* L.) высотой не более 1.5 м. Имеются локальные понижения, балки, весной заливаемые водой. Размер пробной площади 31 га.

2. **Приречный** тип местообитаний вытянут узкой полосой (до 50 м) вдоль р. Еруслан. Состоит из тростниковых зарослей, высокотравья и кустарников (ивы *Salix*

сп., лох *Elaeagnus angustifolia* L., терн), высотой до 2 – 4 м. Присутствуют отдельные группы деревьев (клён ясенелистный *Acer negundo* L., тополь белый *Populus alba* L. и др.), как правило, высотой до 6 – 7 м. Размер пробной площади 23 га.

3. **Лесной** тип местообитаний расположен внутри массива Дьяковского леса. Состоит из лесных колков площадью от 0.1 до 10 га с разнообразным составом древостоя. Во многих колках имеются значительные понижения, заросшие ивами, осоками, реже тростником, весной заливаются водой, иногда вода стоит в течение всего сезона. По краям колков и в местах частичных рубок образуются участки кустарниковой степи, основные кустарники – спирея (*Spiraea hypericifolia* L.), терн и боярышник (*Grataegus curvicipala* Lindm.). Колки чередуются с фрагментами псаммофитно-злаковой степи. Размер пробной площади 57.5 га.

На постоянных модельных площадках ежегодно проводили площадочные учеты с картированием гнездовых территорий. Также производился отлов с помощью паутинок и мечение птиц цветными и алюминиевыми кольцами. В дальнейшем в течение всего сезона наблюдали за индивидуально распознаваемыми особями. Всего помечено 426 взрослых особей. Одновременно с этим проводили поиск и регулярную проверку гнезд, фиксируя фазу гнездового цикла, размер кладки или количество птенцов, результат гнездования, индивидуальные метки родителей. Прослежена судьба 211 гнезд.

Для описания особенностей распределения гнездовых территорий на пробных площадках использован метод «ближайшего соседа». Коэффициент (R), получаемый при использовании этого метода, показывает, насколько тестируемое распределение отличается от случайного. При $R = 1$ (или недостоверно отличающемся от 1) распределение считается случайным, при $R > 1$ – равномерным, при $R < 1$ – групповым (Харитонов, 2005). В качестве меры расстояния использовано расстояние от гнезда до ближайшего жилого гнезда на момент расчета. Для каждого гнезда такой расчет проведен на день начала насиживания. Расстояния рассчитаны по результатам GPS-картирования с использованием программы OziExplorer 3.95.4s.

По результатам площадочных учетов была рассчитана плотность населения варакушки в основных местообитаниях. Самый высокий показатель плотности в приречном комплексе местообитаний (22.7 пар/10 га), значительно ниже – на степном (8.1) и особенно лесном (2.1) участках. Такие различия связаны с неравномерной пригодностью выделенных типов местообитаний. Приречный тип местообитания характерен для вида в целом и расположен узкой полосой вдоль русла реки, что приводит к повышению плотности, обычному для ленточных местообитаний. Степной тип местообитаний состоит из фрагментов территории с кустарниками и без. Микроместообитания, где полностью отсутствует кустарниковая растительность, используются лишь для кормежки. Лесной тип местообитаний мозаичен, состоит из фрагментов с резко различными условиями. Варакушка гнездится на участках кустарниковой степи по краям колков внутри лесного массива или в заросших кустарниками влажных понижениях. Метод «ближайшего соседа» выявил различия в распределении гнездовых участков особей в трёх местообитаниях. В приречном местообитании во все годы наблюдается равномерное распределение ($R = 1.29 \pm 0.026$, $p < 0.001$), что в совокупности с высокой плотностью определяет образование сплошных поселений и говорит о равномерной пригодности место-

СТРУКТУРА СОЦИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ У ВАРАКУШКИ

обитания. В степном типе местообитаний распределение участков агрегированное ($R = 0.65 \pm 0.028$, $p < 0.001$), что создает в пределах агрегаций высокую локальную плотность, а часть территории остается незанятой. На лесном участке распределение гнездовых территорий не отличается от случайного ($R = 0.91 \pm 0.095$, $p > 0.1$); как правило, территории соседних пар не соприкасаются друг с другом.

Наблюдения за мечеными птицами показали, что кроме типичной моногамии с двумя кладками за сезон в популяции варакушки постоянно присутствуют две других системы социальных связей: последовательная полигамия (смена социального партнера между циклами размножения) и параллельная полигиния, когда два цикла размножения одного самца с разными самками перекрываются по срокам. Эти варианты социальных отношений присутствуют ежегодно в тех местообитаниях, где плотность населения (общая либо локальная в пределах агрегаций) высока, – в степном и приречном. В лесном местообитании варакушки не образуют сплошных поселений или агрегаций, гнездятся отдельными парами на обособленных гнездовых участках, вторые и повторные кладки редки, и лишь однажды за 4 года был зарегистрирован случай последовательной полигинии, причем первая кладка погибла на ранней стадии насиживания. Рассматривая встречаемость разных типов брачных связей, необходимо включить в анализ лишь тех особей, для которых удалось проследить более одной гнездовой попытки, поскольку всегда остается вероятность, что для птиц, у которых известна лишь одна кладка, остальные гнездовые попытки предпринимались, но не были обнаружены. В случае самцов таких особей в среднем ежегодно оказывается около половины от всех, постоянно державшихся на площадке в течение гнездового сезона. Среди них доля самцов, меняющих самку на второй цикл гнездования, на степной и приречной модельных площадках варьирует от 36 до 55% (в среднем 46.5%). Доля самцов, демонстрирующих параллельную полигинию, составляет 18 – 28% (в среднем 23%). Моногамов, совершающих две и более гнездовых попытки за сезон с одной и той же самкой, оказывается лишь около трети – в среднем за 4 года 30.5%.

Доля самок, меняющих партнера между гнездовыми попытками, не поддается количественной оценке, поскольку известно, что самки в отличие от самцов нередко меняют гнездовой участок как после удачных, так и после неудачных первых гнездовых попыток, перемещаясь на значительные расстояния (1 км и более). В среднем лишь для 20.5% (18.5 – 28%) самок удается пронаблюдать две и более гнездовых попытки за сезон. Однако можно сказать, что моногамия и смена партнера между гнездовыми попытками присутствуют ежегодно. При этом наблюдали лишь один случай, когда птенцов в гнезде вместе с самкой выкармливали два самца, но мы склонны рассматривать такую ситуацию скорее как пример помошничества.

По результатам данного исследования можно констатировать, что разные особи неодинаково распределяют репродуктивные усилия в течение сезона. Повидимому, лишь небольшой части самцов в период весенней острой конкуренции за самок удается привлечь больше одной партнерши. В то же время такие самцы вынуждены очень концентрированно вкладывать репродуктивные усилия: разница в сроках параллельных гнездовых циклов одного самца может составлять 5 – 8 дней, и такой самец в определенный момент одновременно выкармливает птенцов в двух гнездах, а затем – птенцов в более позднем гнезде и слетков из первого

гнезда. Вероятно, возможность такого поведения зависит и от физических кондиций особи, и от качества гнездовой территории. В то же время показано (Батова, Рыженкова, 2012), что поздние кладки выживают гораздо реже ранних, видимо, в первую очередь из-за раннего усыхания растительности и ухудшения защитных условий в гнездовых местообитаниях. Поэтому такой вариант распределения гнездовых усилий имеет определенные преимущества. Смену партнера в течение гнездового сезона можно рассматривать и как инициированную самкой, и как попытку самца разнообразить генетический вклад в размножение. Типичная моногамия с двумя кладками за сезон также присутствует ежегодно, однако такой вариант социальных связей, как минимум, нельзя считать основным для варакушки в южной части Саратовского Заволжья.

Таким образом, на юге Саратовского Заволжья варакушка занимает разнообразные по структуре и степени мозаичности местообитания, и плотность населения в совокупности с особенностями пространственного распределения особей в отдельных местообитаниях влияет на структуру репродуктивных связей. В мозаичных местообитаниях, где лишь небольшая часть микростаций оказывается пригодной для гнездования, варакушки гнездятся отдельными парами, как правило, совершают одну гнездовую попытку за сезон, образуя моногамные связи. В плотных равномерных или агрегированных поселениях значительное число птиц проходит два гнездовых цикла за сезон, при этом кроме моногамных пар регулярно встречается смена партнера между гнездовыми попытками и параллельная полигиния. Можно предполагать, что на фоне высокой степени гнездового консерватизма такая структура репродуктивных отношений поддерживает устойчивую численность и генетическое разнообразие популяции. Разнообразие репродуктивных тактик в популяции обеспечивает приспособленность к меняющимся от года к году условиям среды.

Авторы искренне признательны Е. Н. Рыженковой, И. Л. Гершензону и М. А. Сухой за многолетнюю помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 11-04-01614-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батова О. Н., Рыженкова Е. Н. Структура населения птиц островного лесного массива в зоне сухих степей (Саратовское Заволжье) // Степи Северной Евразии : материалы VI Международ. симп. Оренбург : ИПК «Газпромпечатъ», 2012. С. 100 – 103.

Харитонов С. П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии // Вест. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. 2005. Вып. 1 (9). С. 213 – 221.

Ford N. L. Variation in mate fidelity in monogamous birds // Current Ornithology. 1983. Vol. 1. P. 329 – 356.

Fosroy F., Johnsen, A., Liffeld J. T. Multiple genetic benefits of female promiscuity in a socially monogamous passerine // Evolution. 2008. Vol. 62, № 1. P. 145 – 156.

Geslin T., Questiau S., Eybert M. C. Age-related improvement of reproductive success in Bluethroats *Luscinia svecica* : Capsule Young birds are less likely to have high reproductive success compared with older ones because of a lack of several skills influencing breeding performance // Bird Study. 2004. Vol. 51, № 2. P. 178 – 184.

**ОЦЕНКА РЕПРОДУКТИВНОГО СТАТУСА САМОК АМУРСКОГО ТИГРА
(*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*; FELIDAE, MAMMALIA)
В ПРИРОДЕ НЕИНВАЗИВНЫМИ МЕТОДАМИ**

**Е. А. Иванов, П. А. Сорокин, Х. А. Эрнандес-Бланко,
В. С. Лукаревский, В. В. Рожнов, С. В. Найдено**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: evgivanov@ya.ru*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Оценка репродуктивного статуса самок амурского тигра (*Panthera tigris altaica*; Felidae, Mammalia) в природе неинвазивными методами. – Иванов Е. А., Сорокин П. А., Эрнандес-Бланко Х. А., Лукаревский В. С., Рожнов В. В., Найдено С. В. – Феномен ложной беременности затрудняет определение беременности на основании уровня прогестерона у самок кошачьих, особенно в природе. Тем не менее, уровень прогестерона можно использовать для изучения репродуктивной активности диких кошачьих. Благодаря тому, что для большинства кошачьих характерен индуцированный тип овуляции и длительный период ложной беременности, высокий уровень прогестерона можно использовать как показатель того, что самка недавно спаривалась. Использование неинвазивных методов оценки гормонального статуса и неинвазивной индивидуальной идентификации животных позволит изучать репродуктивную активность, оценивая количество спаривавшихся самок в популяции. В рамках данной работы мы валидировали использование набора для ИФА («Имунофа-ПГ», Иммунотех, Россия) для неинвазивной оценки уровня прогестерона, сравнив иммунореактивность в экстрактах из экскрементов одной самки амурского тигра, собранных во время беременности и после родов. Также образцы экскрементов амурского тигра были собраны на Дальнем Востоке в феврале 2011 г. Для каждого из образцов ($n = 28$) был определен пол животного и произведена индивидуальная идентификация особи, оставившей образец. В экскрементах самок оценивалась концентрация метаболитов прогестерона. У 3 из 11 самок уровень прогестерона был повышен, что свидетельствует о том, что они спаривались в течение месяца, предшествовавшего сбору образцов.

Ключевые слова: амурский тигр, репродуктивная активность, ложная беременность.

Noninvasive assessment of the female reproductive status in the wild Amur tiger (*Panthera tigris altaica*; Felidae, Mammalia). – Ivanov E. A., Sorokin P. A., Hernandez-Blanco J. A., Lukarevskii V. S., Rozhnov V. V., and Naidenko S. V. – Pseudopregnancy complicates pregnancy diagnostics depended on progesterone levels in female felids, especially in the wild. However, progesterone level still can be a useful tool to assess reproductive activity in wild felids populations. Due to long-term pseudopregnancy and induced ovulation, which are predominant in Felidae, high progesterone levels can be used to distinguish copulated females. Noninvasive hormonal assessment coupled with noninvasive genetical identification allows us exploring reproduction activity by assessing copulated females numbers with a high accuracy. We validated a progesterone EIA kit («Immunofa-PG», Immunotech, Russian Federation) for noninvasive hormonal analysis by comparing immunoreactivity associated with antibodies in feces of one female of Amur tiger collected during pregnancy and after accouchement. We also run a preliminary study in the wild. Amur tiger feces were collected in the Russian Far East in February, 2011. For each sample ($n = 28$) the sex and individuality were identified. Samples from females were assessed for fecal progesteragens. Our analysis revealed 3 (of 11) females having high progesterone and thus copulated within one month before our sample collection.

Key words: Amur tiger, reproduction activity, pseudopregnancy.

Амурский тигр (*Panthera tigris altaica* Temminck, 1844) – самый северный подвид тигра. В отличие от других подвидов, он обитает в условиях сильного годового перепада температур, с глубоким снежным покровом в зимний период. Несмотря на относительно стабильную численность в последние годы, амурский тигр испытывает сильную антропогенную нагрузку и продолжает оставаться уязвимым видом. Для успешного сохранения амурского тигра необходимы методы, позволяющие достоверно оценивать состояние природной популяции. Одним из важнейших параметров может стать оценка репродуктивной активности животных.

Для самок большинства млекопитающих оценка уровня прогестерона в плазме либо в сыворотке крови или его метаболитов в экскретах (моче, экскрементах) может предоставлять достоверную информацию о беременности. Для кошачьих определение беременности сильно затруднено из-за феномена ложной беременности, когда после спаривания уровень прогестерона также достигает высоких значений и остаётся высоким на протяжении длительного времени, обычно от трети до половины продолжительности настоящей беременности (Seal et al., 1985; Brown, 2011; Kinoshita et al., 2011) за счет высокой гормональной активности желтых тел после овуляции. Для большинства представителей семейства характерен индуцированный тип овуляции, при котором овуляция и соответственно резкое и значительное повышение уровня прогестерона происходит только после спаривания (Moreira et al., 2001; Brown, 2011). Несмотря на сложность распознавания истинной беременности у кошачьих, повышенный уровень прогестерона у самок позволяет констатировать факт спаривания и косвенно оценить наличие в популяции репродуктивно активных самцов, что может играть большую роль для малочисленных популяций редких видов. Поскольку уровень прогестерона остаётся повышенным значительное время (для *P. tigris* – 108 (в течение истинной беременности) либо 35 дней после спаривания (ложная беременность) (Brown, 2011)), даже единичная оценка уровня прогестерона может быть информативной. При работе в природе наиболее целесообразными представляются методы неинвазивной оценки гормонального статуса по концентрации гормонов и их метаболитов в экскрементах животных (Герлинская и др., 1993; Sheriff et al., 2011).

Неинвазивная оценка уровня прогестерона в сочетании с методами неинвазивной молекулярно-генетической индивидуальной идентификации животных позволяют собирать достаточное количество данных для того, чтобы судить о репродуктивном состоянии группировок кошачьих в природе без отлова животных.

Целью настоящего исследования было оценить возможность применения методики неинвазивной оценки уровня прогестерона у самок амурского тигра для использования её в природе.

Образцы экскрементов амурского тигра ($n = 28$) в природе были собраны в феврале 2011 г. в ходе ежегодных полевых работ по изучению амурского тигра на Дальнем Востоке (Miquelle et al., 2011) на 5 учётных площадках на территории Приморского и Хабаровского краёв. Тропления проводили на 5 – 10-й день после снегопада. Все образцы экскрементов при сборе разделяли на две части: для молекулярно-генетической идентификации и оценки уровня гормонов. Затем образцы замораживали и в замороженном виде доставляли в Институт проблем экологии и

ОЦЕНКА РЕПРОДУКТИВНОГО СТАТУСА САМОК АМУРСКОГО ТИГРА

эволюции им. А. Н. Северцова РАН, где хранили при температуре -18°C до проведения анализа.

Выделение ДНК из экскрементов проводили с использованием набора QIAamp DNA Stool Mini Kit («Qiagen», США). Для индивидуальной идентификации и определения пола использовали полимеразную цепную реакцию (ПЦР) с 9 микросателлитными и 1 половым праймерами. Длины 9 микросателлитных и 1 полового фрагментов определяли на автоматическом генетическом анализаторе ABI 3130 с добавлением стандарта Liz 500 и программы GeneMapper v 4.0 («Applied Biosystems», США). Для уменьшения вероятности ошибки получаемых данных ПЦР с образцами ДНК из экскрементов проводили минимум 4 раза (Рожнов и др., 2009).

Экстракцию образцов для оценки уровня гормонов проводили встряхиванием навески образца в 90%-ном метаноле в течение 30 мин. с последующим центрифугированием (Павлова, Найденко, 2008; Jewgenow et al., 2006). Кроме того, рассчитывали влажность каждого образца и пересчитывали концентрацию метаболитов прогестерона на 1 г сухих экскрементов. Концентрацию метаболитов прогестерона в экскрементах измеряли методом гетерогенного иммуноферментного анализа с использованием наборов «Иммунофа-ПГ» (Иммунотех, Россия).

Для биологической валидации методики неинвазивной оценки уровня прогестерона у амурского тигра сравнивали концентрацию веществ иммунореактивных к используемым антителам в экскрементах, собранных у одной самки амурского тигра из Новосибирского зоопарка в период беременности и в период покоя репродуктивной системы.

Концентрация метаболитов прогестерона в экскрементах самки амурского тигра в Новосибирском зоопарке в период беременности составляла 34.3 ± 2.9 мкг/г; в период покоя репродуктивной системы – 2.5 ± 0.5 мкг/г (рис. 1). Значения для разных периодов достоверно различались (критерий Манна – Уитни: $Z = 5.28$; $n_1 = 16$; $n_2 = 33$; $p = 0.000$). Это позволяет говорить о том, что использованная нами методика позволяет определять произошедшую у самки овуляцию.

Тест на параллелизм не выявил достоверных различий в угле наклона кривых связывания кортизола в серии разведений стандартного раствора гормона и экстракта из экскрементов, что говорит о том, что применяемые антитела обладают специфичностью, позволяющей определять уровень метаболитов прогестерона/нативного гормона в экскрементах животного (рис. 2).

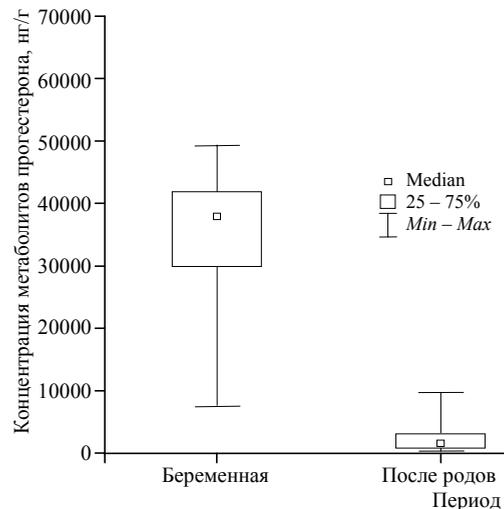


Рис. 1. Концентрация метаболитов прогестерона у самки амурского тигра в период беременности и в период покоя репродуктивной системы

В качестве верхней границы базального уровня прогестерона мы использовали значение $M+2SD$, оно составило 7.2 мкг/г.

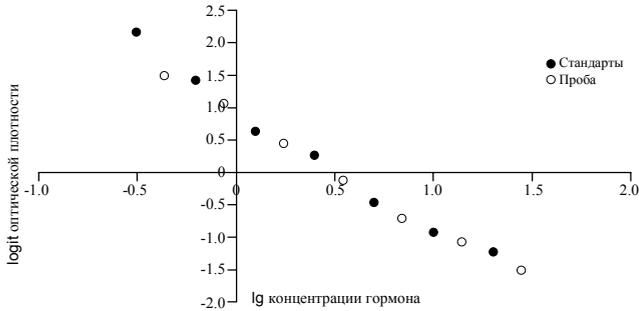


Рис. 2. Кривые связывания гормона в стандартных растворах и разведенной пробе. $\text{LogitOP} = \ln P - \ln(1 - P)$, где P – отношение оптической плотности пробы / стандарта к оптической плотности нулевого стандарта

По собранным в природе образцам ($n = 28$) были идентифицированы 11 самок амурского тигра. Повышенный уровень прогестерона был зафиксирован у трёх из них (17.2, 76.6 и 16.1 мкг/г соответственно) (рис. 3). Таким образом, в природе удалось выделить недавно спаривавшихся самок, доля которых составила 27%. По данным, полученным Л. Кёрли с соавторами (Kerley et al., 2003) в Сихотэ-Алинском заповеднике, амурские тигры могут спариваться на протяжении всего года, однако чаще всего спаривания происходят с марта по май. Эти данные согласуются с небольшим количеством спаривавшихся самок в нашей выборке, где образцы были собраны в зимний период. В то же время все три самки, у которых был обнаружен повышенный уровень прогестерона, обитают на юге Хабаровского края – значительно севернее Сихотэ-Алинского заповедника. Однако для того чтобы говорить о возможном влиянии климатических условий на репродуктивную активность у амурского тигра, необходимы дальнейшие исследования.

Количество репродуктивно-активных самок в популяции является важным параметром для оценки её состояния. Неблагоприятные условия могут вести к снижению репродуктивной активности животных, в некоторых случаях они могут перестать размножаться (Wingfield, Sapolsky, 2003). Регулярный мониторинг уровня прогестерона у самок тигров в природных популяциях позволит проследить изменения в репродуктивной активности самок тигра в природе.

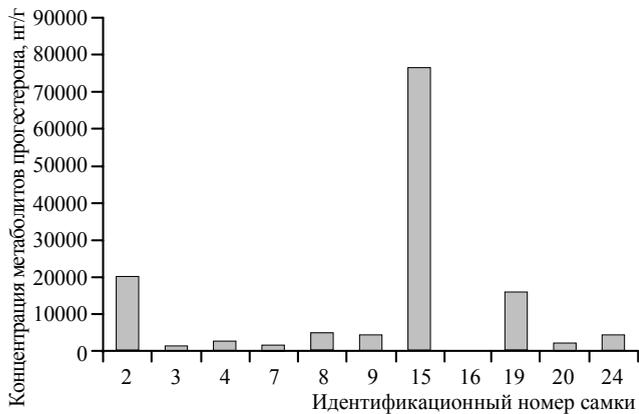


Рис. 3. Концентрация метаболитов прогестерона у самок амурского тигра в природе в феврале и марте 2011 г.

Использование данной методики представляется перспективным

Использование данной методики представляется перспективным

ОЦЕНКА РЕПРОДУКТИВНОГО СТАТУСА САМОК АМУРСКОГО ТИГРА

для оценки доли репродуктивно активных самок в популяциях амурского тигра при ежегодном мониторинге состояния его популяции, осуществляемом на Дальнем Востоке России уже более 15 лет.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-32022) и Русского географического общества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герлинская Л. А., Мошкин М. П., Евсиков В. И. Методические подходы к оценке стрессированности диких млекопитающих // Экология. 1993. № 6. С. 97 – 100.

Павлова Е. В., Найдено С. В. Неинвазивный мониторинг глюкокортикоидов в экскрементах дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euptilura*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 11. С. 1375 – 1381.

Рожнов В. В., Сорокин П. А., Найдено С. В., Лукаревский В. С., Эрнандес Бланко Х. А., Литвинов М. Н., Котляр А. К., Юдин В. Г. Неинвазивная индивидуальная идентификация амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) молекулярно-генетическими методами // Докл. РАН. 2009. Т. 429, № 2. С. 278 – 282.

Brown J. L. Female reproductive cycles of wild female felids // Animal Reproduction Science. 2011. Vol. 124, № 3 – 4. P. 155 – 162.

Jewgenow K., Naidenko S. V., Goeritz F., Vargas A., Dehnhard M. Monitoring testicular activity of male Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian (*Lynx pardinus*) lynx by fecal testosterone metabolite measurement // General and Comparative Endocrinology. 2006. Vol. 149, № 2. P. 151 – 158.

Kerley L. L., Goodrich J. M., Miquelle D. G., Smirnov E. N., Quigley H. B., Hornocker M. G. Reproductive Parameters of Wild Female Amur (Siberian) Tigers (*Panthera tigris altaica*) // J. Mammal. 2003. Vol. 84, № 1. P. 288 – 298.

Kinoshita K., Inada S., Seki K., Sasaki A., Hama N., Kusunoki H. Long-term monitoring of fecal steroid hormones in female snow leopards (*Panthera uncia*) during pregnancy or pseudopregnancy // PLoS ONE. 2011. Vol. 6, № 5. P. e19314.

Miquelle D. G., Dunishenko Y. M. A., Zvyagintsev D. A., Darensky A. A., Golyb A. M., Dolinin V. V., Shvets V. G., Kostomarov S. V., Aramilev V. V., Fomenko P. V., Litvinov M. N., Nikolaev I. G., Pikunov D. G., Salkina G. P., Zaumyslova O. Y., Kozhichev R. P., Nikolaeva E. I. A monitoring program for the Amur tiger : thirteenth-year report : 1998 – 2010 / Wildlife Conservation Society. Vladivostok, 2011. 25 p.

Moreira N., Monteiro-Filho E. L., Moraes W., Swanson W. F., Graham L. H., Pasquali O. L., Gomes M. L., Moraes R. N., Wildt D. E., Brown J. L. Reproductive steroid hormones and ovarian activity in felids of the *Leopardus* genus // Zoo Biol. 2001. Vol. 20, № 2. P. 103 – 116.

Seal U. S., Plotka E. D., Smith J. D., Wright F. H., Reindl N. J., Taylor R. S., Seal M. F. Immunoreactive luteinizing hormone, estradiol, progesterone, testosterone, and androstenedione levels during the breeding season and anestrus in Siberian tigers // Biology of Reproduction. 1985. Vol. 32, № 2. P. 361 – 368.

Sheriff M. J., Dantzer B., Delehanty B., Palme R., Boonstra R. Measuring stress in wildlife : techniques for quantifying glucocorticoids // Oecologia. 2011. Vol. 166, № 4. P. 869 – 887.

Wingfield J. C., Sapolsky R. M. Reproduction and resistance to stress : when and how // J. of Neuroendocrinology. 2003. Vol. 15, № 8. P. 711 – 724.

УДК 598.112.13(470.47)

**НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ
УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ
(*PHRYNOCRPHALUS MYSTACEUS*; REPTILIA: AGAMIDAE)
НА ТЕРРИТОРИИ КАЛМЫКИИ**

Л. А. Неймарк

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: Leonid.neymark@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Новые данные по распространению ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*; Reptilia: Agamidae) на территории Калмыкии. – Неймарк Л. А. – Представлены данные о современном распространении ушастой круглоголовки на территории Калмыкии, а также плотности её популяции. Обсуждается динамика плотности популяции в разных частях исследуемой области.

Ключевые слова: *Phrynocephalus mystaceus*, распространение, численность.

New data on the distribution of the secret toadhead agama (*Phrynocephalus mystaceus*; Reptilia: Agamidae) on the territory of Kalmykia. – Neymark L. A. – Data on the modern distribution of the secret toadhead agama and its population density in Kalmykia are presented. The density dynamics in several parts of the surveys area is discussed.

Key words: *Phrynocephalus mystaceus*, distribution, abundance.

В последние десятилетия происходит снижение численности многих видов рептилий. Это может быть связано со многими факторами, такими как разрушение природных биотопов, инвазии чужеродных видов животных и растений, разрушение природных местообитаний и многими другими (Gibbon et al., 2000). При проведении исследований в конкретных регионах часто бывает сложно установить, чем обусловлено наблюдаемое уменьшение плотности популяций рептилий – деятельностью человека или естественными колебаниями численности. Очевидно, что для решения этого вопроса необходимы многолетние исследования динамики распространения и образа жизни рассматриваемых популяций.

Популяция ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus mystaceus* Pallas, 1776), обитающая на территории Калмыкии, является удобным объектом для изучения закономерностей изменений области распространения и динамики численности по двум основным причинам.

Во-первых, она находится на периферии ареала вида. Подобные популяции представляют особый интерес, так как для них факторы окружающей среды в значительной степени являются экстремальными и взаимодействия с ними превалируют над внутривидовыми взаимодействиями (Ивантер, 2012).

Во-вторых, в последние десятилетия экологические условия в Калмыкии существенно менялись в связи с деятельностью человека. Начиная с середины XX в., происходило опустынивание значительных территорий в результате перевыпаса

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ

скота, прекратившееся в конце 1980-х гг. Затем началось уменьшение площади открытых песков, связанное с уменьшением антропогенного пресса и искусственным закреплением посадками джугзгуна безлистного (*Calligonum aphyllum* Pallas) и колосняка (*Leymus racemosus* Lam) (Чемидов, 2010). Это не могло не сказаться на распространении рептилий в этом регионе. Ушастая круглоголовка особенно чувствительна к этим процессам, поскольку обитает только на незакреплённых и слабозакреплённых песках (Clemann et al., 2008). Задачей настоящего исследования было выявить изменения области распространения ушастой круглоголовки, а также оценить плотность её популяции в ряде районов Калмыкии.

В ходе наблюдений отмечались точные места находок ящериц (с использованием JPS), а также проводился расчёт плотности популяций ушастой круглоголовки. Для определения плотности популяций ушастой круглоголовки проводились маршрутные учёты с неограниченной шириной учётной полосы, так как в разных типах песков эффективная ширина учётной полосы существенно отличалась. Ранее было показано, что этот метод в наибольшей степени подходит для учёта степных и пустынных рептилий (Бондаренко, Челинцев, 1996). Был обследован Юстинский, Яшкульский и Черноземельский районы республики. Суммарная протяжённость учётных маршрутов составляет 13.9 км. Для расчёта плотности использовалась формула

$$D = \frac{n}{2LB},$$

где D – число особей на единицу площади, n – количество встреченных особей, L – длина маршрута, B – эффективная ширина учётной полосы, которая рассчитывалась по формуле

$$B = 1.57\bar{y}$$

где \bar{y} – среднее арифметическое перпендикулярных расстояний обнаружения. Относительная статистическая ошибка рассчитывалась по формуле

$$e(D) = \frac{1.25}{\sqrt{n}}$$

(Челинцев, 1996). Сбор материала происходил в апреле, июне, июле и сентябре 2013 г. и мае 2014 г.

В ходе исследования удалось обнаружить ушастую круглоголовку только в Юстинском и Яшкульском районах. По всей видимости, в Черноземельском районе она исчезла, так как другими исследователями она также не обнаруживалась там в течение последних 15 лет. Самые южные находки удалось сделать около посёлка Хулхута (рис. 1, точка 2). По полученным нами данным, в настоящий момент южная граница ареала ушастой круглоголовки в Калмыкии протекает по автомобильной трассе Элиста – Астрахань. Самое северное место обитания этого вида было обнаружено к северо-востоку от пос. Харба, на границе с Астраханской областью (см. рис. 1, точка 8). В этой группе песчаных барханов был найден участок слабо закреплённых песков, населённый преимущественно неполовозрелыми особями круглоголовки. Можно предположить, что ушастая круглоголовка заселила его недавно, год или два года назад. В том же районе удалось установить, что максимальное расстояние, на которое она отходит от песков, в данном регионе

превышает 4 км. Обычно при этом круглоголовки перемещаются вдоль обочин дорог, где они неоднократно отмечались. Вероятно, это говорит об активном расселении ушастой круглоголовки в данной местности. По сообщениям местных жителей, площадь неза-

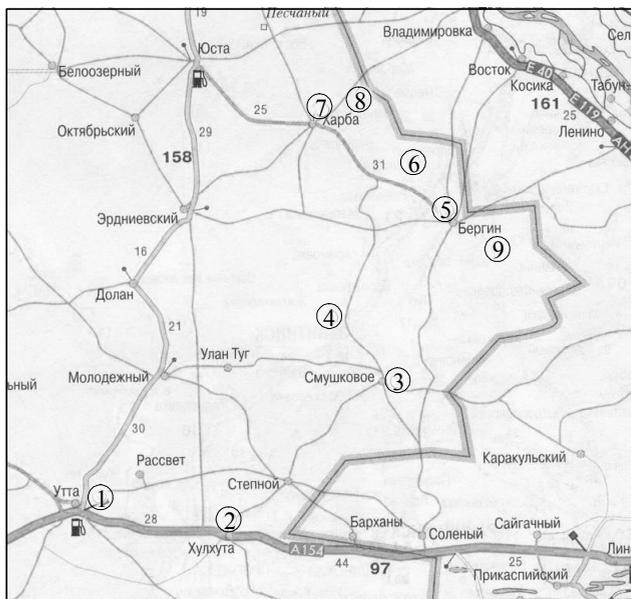


Рис. 1. Места находок ушастой круглоголовки: 1 – пос. Утта (N 46°22'20''; E 46°00'11''), 2 – пос. Хулхута (N 46°20'13''; E 46°34'38''), 3 – ферма Смущковое (N 46°34'33''; E 46°45'32''), 4 – (N 46°42'39''; E 46°38'45''), 5 – пос. Бергин (N 46°51'04''; E 46°55'11''), 6 – (N 46°54'49''; E 46°51'25''), 7 – пос. Харба (N 47°01'40''; E 46°35'55''), 8 – (N 47°04'43''; E 46°44'48''), 9 – (N 46°46'08''; E 47°01'05'')

крепленных песков в окрестностях посёлков Бергин и Харба в последние годы увеличивается, в основном за счёт разбивания почвы копытами выпасаемого скота. Это подтверждается и структурой песков. Давно существующие массивы песков имеют вид крупных барханов, в то время как недавно образовавшиеся песчаные пастбища остаются плоскими. Вероятно, увеличение площади незакрепленных песков способствует расселению ушастой круглоголовки на северо-восток. В южной части области распространения, напротив, пески искусственно засаживаются джунгуном безлистным. Возможно, именно сокращение площади пригодных к обитанию участков привело к увеличению концентрации на них ушастой круглоголовки, что может объяснить высокую плотность в окрестностях посёлков Утта и Хулхута, где она достигает 11 особей на гектар (таблица).

Плотность популяции ушастой круглоголовки

Часть популяции	Количество особей, <i>n</i>	Длина маршрутов, км	Плотность, особ./га	Относительная статистическая ошибка (<i>e(D)</i>), %
Южная (рис. 1, 1, 2)	28	2.7	11.4	23
Центральная (рис. 1, 3 – 6, 9)	45	6.7	5.1	18
Северная (рис. 1, 7, 8)	24	4.5	4.8	25

С востока область распространения ушастой круглоголовки выходит за пределы Калмыкии и заходит в Астраханскую область. Самая восточная находка была

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ УШАСТОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ

сделана в 10 км к юго-востоку от пос. Бергин (см. рис. 1, точка 9). На запад ушастая круглоголовка доходит до пос. Утта (см. рис. 1, точка 1). Однако севернее пос. Утта она так далеко на запад не заходит.

В большей части исследуемых участков средняя плотность практически не изменялась при продвижении с юга на север и составляла около 5 особей на гектар, что близко к её обычной плотности в других частях ареала (Полынова, Лобачёв, 1981; Богданов, 1986).

Таким образом, ареал ушастой круглоголовки в Калмыкии вытянут с севера на юг вдоль восточной границы республики. Подобное распространение выглядит довольно странно, поскольку пригодные для её обитания песчаные пустыни простираются гораздо дальше на юго-запад, вплоть до границы с Дагестаном. В. А. Киреев предполагал, что такое распространение связано с трансгрессиями Каспийского моря, которые оттеснили ушастую круглоголовку к северо-востоку (Киреев, 1983). Однако наши исследования показывают отсутствие расширения области распространения к югу. Наоборот, наблюдается некоторое смещение популяции на северо-восток по сравнению с данными начала 2000-х гг. (см. рис. 1, рис. 2.). Вблизи пос. Харба и к востоку от него, где в 2003 г. этот вид был отмечен как редкий или единично встречающийся, нами ушастая круглоголовка была обнаружена на всех пригодных для её обитания участках. При этом плотность её популяции не отличалась от окрестностей населенных пунктов Полюного и Смушково (см. таблицу), где этот вид был и остаётся обычным, по крайней мере, с 1970-х гг. (Киреев, 1983; Ждокова и др., 2002). Учитывая, что последняя достаточно крупная трансгрессия Каспийского моря произошла более 10 тыс. лет назад (Шлямин, 1954), и остальные псаммофильные виды рептилий успели заселить пустыни вплоть до его современного побережья, можно предположить существо-

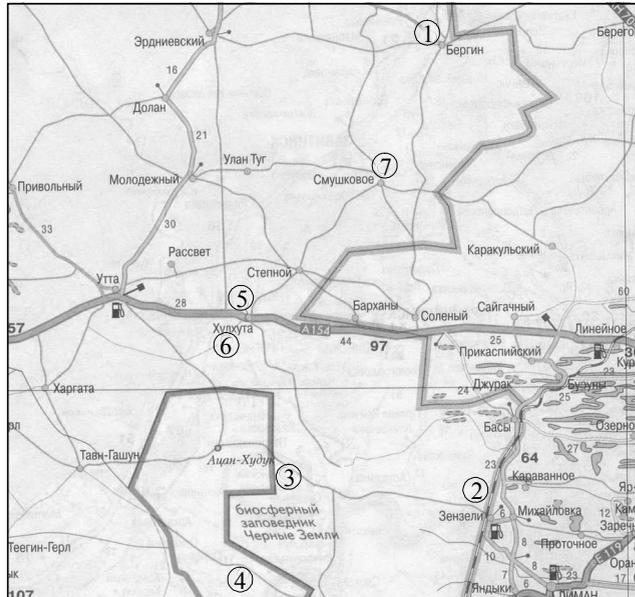


Рис. 2. Кадастр коллекционных материалов по распространению ушастой круглоголовки (Ждокова, 2003): 1 – пос. Бергин (Киреев, 1982); 2 – урочище Пески Сары-Кум (Киреев, 1982); 3 – урочище Пески Боз-Кум (Киреев, 1982), 4 – урочище Пески Большие Нарынские (Киреев 1982); 5 – пос. Хулхута (Ждокова, 2003); 6 – урочище Пески Давсун Худук (Ждокова, 2003); 7 – ферма Смушковое (Ждокова, 2003)

вание экологических факторов, ограничивающих распространение ушастой круглоголовки на юг Калмыкии. Их выявление является задачей наших дальнейших исследований.

Автор выражает благодарность директору биосферного заповедника «Чёрные земли» В. С. Бадмаеву, а также его сотрудникам за оказанную помощь в проведении экспедиции; А. В. Куваеву и К. А. Комарову за помощь в сборе материала; кандидату биологических наук Д. В. Семёнову и доктору биологических наук Ю. Ю. Дгебуадзе за консультацию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов О. П.* Ящерицы средней Азии. Ташкент : Укитувчи, 1986. 80 с.
- Бондаренко Д. А., Челинцев Н. Г.* Сравнительная оценка различных способов маршрутного учёта пустынных пресмыкающихся // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1996 . Т. 101, вып. 3. С. 26 – 35.
- Ждокова М. К., Шляхтин Г. В., Завьялов Е. В.* Герпетофауна Калмыкии : видовой состав, относительная численность, внутривидовая динамика распространения // Поволж. экол. журн. 2002. № 2. С. 158 – 162.
- Ждокова М. К.* Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии : дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 262 с.
- Ивантер Э. В.* Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 72 – 76.
- Киреев В. А.* Земноводные и пресмыкающиеся Калмыкии : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982. 20 с.
- Киреев В. А.* Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста : Калм. кн. изд-во, 1983. 112 с.
- Польнова Г. В., Лобачёв В. С.* Территориальные отношения у ушастой круглоголовки // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 11. С. 1649 – 1658.
- Челинцев Н. Г.* Математические основы маршрутного учёта пресмыкающихся // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1996. Т. 101, вып. 2. С. 38 – 48.
- Челинцев Н. Г.* Математические основы учёта животных / Контрольно информационно-аналитический центр охотничьих животных и среды их обитания Охотдепартамента Минсельхоза России. М., 2000. 431 с.
- Чемидов М. М.* Динамика естественного самовосстановления травяной растительности на черных землях республики Калмыкия : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 2010. 21 с.
- Шлямин Б. А.* Каспийское море. М. : Гос. изд-во геогр. лит., 1954. 128 с.
- Clemann N., Melville J., Ananjeva N. B., Scroggie M. P., Milto K., Kreuzberg E.* Microhabitat occupation and functional morphology of four species of sympatric agamid lizards in the Kyzylkum Desert, central Uzbekistan // Animal Biodiversity and Conservation. 2008. Vol. 31, № 2. P. 51 – 62.
- Gibbon J. W., Scott D. E., Ryan T. J., Buhlmann K. A., Tuberville T. D., Metts B. S., Greene J. L., Mills T., Leiden Y., Poppy S.* The global decline of reptiles déjà vu amphibians // BioScience. 2000. Vol. 50, iss. 8. P. 653 – 666.

УДК [599.363:576.316.353.7](470+571)

**ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ
У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *Sorex araneus*
(EULIPOTYPHIA, MAMMALIA) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ**

С. В. Павлова, Р. С. Наджафова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: swpavlova@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Хромосомные гибридные зоны у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) на территории России. – Павлова С. В., Наджафова Р. С. – Без применения генетических методов в современных исследованиях теряется существенная информация по внутривидовой географической, экологической и таксономической структуре видов. Среди млекопитающих отечественной фауны обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) характеризуется исключительным уровнем кариотипической изменчивости, а также меж- и внутривидового полиморфизма; ареал этого вида подразделен на множество внутривидовых парапатричных хромосомных рас. В настоящей работе впервые обобщен материал собственных исследований и литературных данных по изучению разнообразия хромосомных рас, границ их ареалов, а также зон контакта и гибридизации. Составлен список всех известных к данному моменту вариантов гибридных кариотипов между 13 расами (из 25 известных) из 14 хромосомных гибридных зон, локализованных на территории России.

Ключевые слова: кариотип, естественная гибридизация, парапатричные расы, внутривидовая изменчивость.

Chromosomal hybrid zones of the common shrew *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) in Russia. – Pavlova S. V. and Nadjafova R. S. – With no use of genetic techniques in modern studies, essential information on the intraspecific geographical, ecological and taxonomic structure of species may well be lost. Of the mammals of the domestic fauna, the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) is characterized by an incredible level of its karyotype variability and inter- and intrapopulation chromosome polymorphism, so the species range is subdivided into many intraspecific parapatric chromosomal races. This paper summarizes our and literature data on the diversity, range boundaries and contact zones of these chromosomal races in Russia. A list of hybrid karyotypes between 13 (from 25 known) chromosomal races occurred in 14 hybrid zones in Russia has been compiled.

Key words: karyotype, natural hybridization, parapatric races, intraspecific variability.

Внутривидовые хромосомные формы или расы нередки среди видов млекопитающих различных систематических групп и с наибольшим разнообразием представлены у обыкновенной бурозубки, *S. araneus* (Soricidae, Eulipotyphla). В целом по ареалу вида в Евразии известно более 70 парапатричных хромосомных рас (White et al., 2010), из которых 25 распространены на территории России (Щипанов и др., 2009; Vulatova et al., 2000; Pavlova, 2010). Хромосомные расы диагностируют на уровне дифференциальной окраски хромосом, по вариантам Робертсоновских слияний в разнообразных попарных сочетаниях 10 хромосомных плеч – исходных акроцентриков (*g, h, i, k, m, n, o, p, q, r*). По сравнению с морфологическими или молекулярными характеристиками лишь хромосомные признаки надежно

позволяют идентифицировать расовую принадлежность каждой особи *S. araneus* и определять межрасовых гибридов (Searle, Wojcik, 1998).

Гибриды – сложные хромосомные гетерозиготы – образуются в зонах контакта ареалов различных рас, при этом каждая раса может гибридизировать с любой из соседних рас. Первая гибридная зона в российской части ареала вида была описана 25 лет назад в Западной Сибири, между расами *Новосибирск* и *Томск* (Анискин, Лукьянова, 1989), сейчас в Сибири идентифицировано 6 рас и 3 гибридные зоны: *Новосибирск – Томск*, *Новосибирск – Серов* и *Томск – Стрелка* (таблица). На Европейской территории России хромосомные расы стали изучать позже, однако за последнее десятилетие их описано уже 19 и стало возможным выявление множественных зон контакта и межрасовой гибридизации (см. таблицу). Разнообразие хромосомных рас выше в северной части ареала вида, и, соответственно, на европейском Севере России выявлено большее число межрасовых гибридных зон, чем в южных областях (Павлова и др., 2006; Nadjafova, 2013; Shchipanov, Pavlova 2013). Среди известных зон наиболее сложными по хромосомным вариациям являются лишь две – между сибирскими расами *Новосибирск* и *Томск* (Polyakov et al., 2011) и европейскими расами *Москва* и *Селдгер* (Bulatova et al., 2007, 2011). Эти гибридные зоны расположены в российской части ареала вида и наиболее детально изучены относительно пространственной и генетической структуры, а также различных факторов (популяционных и экологических), влияющих на тип и локализацию гибридных зон.

Каждая гибридная зона отличается уникальным набором характеристик (различия в кариотипах родительских рас, сложность производимых гибридов, различия в биотопах, особенности пространственного распределения и дисперсии особей и т.п.), что позволяет изучать как генетические, так и экологические аспекты подразделенности вида. Особый интерес вызывают гибридные зоны, локализованные на границах экотонных, а также вблизи физико-географических барьеров, таких как крупные реки (например, зоны *Печора – Кириллов*, *Москва – Нерусса*).

В таблице приведены обобщенные данные по всем известным к настоящему моменту вариантам естественной гибридизации внутривидовых хромосомных рас *S. araneus* на территории России. Названия контактирующих рас перечислены в алфавитном порядке, кариотипические формулы родительских рас и гибридов даны согласно стандартной номенклатуре хромосом этого вида (Searle et al., 1991, 2010), с указанием набора диагностических хромосом. Библиография охватывает 45 публикаций на русском и английском языках с оригинальным описанием или обзором данных по гибридам с участием 13 из 25 российских хромосомных рас *S. araneus* в 14 выявленных к 2013 г. гибридных зонах.

Разнообразие гибридных зон у хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), обнаруженных на территории России

Раса	Кариотип	Гибриды	Источник
1	2	3	4
Кириллов (север Европейской России)	<i>gm, hi, kq, no, pr</i>	Мантурово <i>gm/mn/no/go, hi, kq, pr</i> (RIV)	Orlov et al., 2007; Shchipanov, Pavlova, 2013
		Печора <i>gm/gi/hi/hn/no/mo, kq, pr</i> (RVI)	Шчипанов и др., 2008; Shchipanov, Pavlova, 2013; Pavlova, Shchipanov, 2014

ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Продолжение таблицы

1	2	3	4
Мантурово (север Европейской России)	<i>go, hi, kq, mn, pr</i>	Кириллов <i>gm/mn/no/go, hi, kq, pr</i> (RIV)	Orlov et al., 2007; Shchipanov, Pavlova, 2013
		Печора <i>gi/hi/hn/mn/mo/go, kq, pr</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Сок <i>go, kq, hi/ip/pr/mr/mn/hn</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
Москва (центр Европейской России)	<i>gm, hi, kr, no, pq</i>	Нерусса <i>gm/go/no/mn, hi, kr, pq</i> (RIV)	Matveevsky et al., 2012; Pavlova, 2013
		Селигер <i>g/gm/mq/pq/pr/kr/ik/hi/hn/no/o</i> (CXI)	Булатова, Павлова, 2007; Павлова и др., 2007; Щипанов, Павлова, 2007; Борисов и др., 2008; Щипанов и др., 2008 б, 2009; Орлов и др., 2010, 2013 б; Павлова, Булатова, 2010; Bulatova et al., 2007, 2011; Pavlova et al., 2008; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Западная Двина <i>gm, hi/ip/pq/qr/kr/hk, no</i> (RVI)	Борисов и др., 2008, Щипанов и др., 2009; Орлов и др., 2010, 2013 а, б; Григорьева и др., 2011 а, б; Orlov, Borisov, 2007
Нерусса (центр, запад и юг Европейской России)	<i>go, hi, kr, mn, pq</i>	Москва <i>gm/go/no/mn, hi, kr, pq</i> (RIV)	Matveevsky et al., 2012; Pavlova, 2013
Новосибирск (центр Западной Сибири)	<i>go, hn, ik, mp, qr</i>	Томск <i>o/go/gk/ik/hi/hn/mn/mp/p, qr</i> (CIX)	Анискин, Лукьянова, 1989; Поляков, 2008; Polyakov et al., 1996, 2002, 2003, 2009, 2011; Karamysheva et al., 2007; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Серов <i>go, hn, ik/ip/mp/km, qr</i> (RIV)	Поляков и др., 2001; Polyakov et al., 2000 б
Печора (северо-восток Европейской России)	<i>gi, hn, kq, mo, pr</i>	Кириллов <i>gi/hi/hn/no/mo/gm, kq, pr</i> (RVI)	Щипанов и др., 2008 а; Shchipanov, Pavlova, 2013; Pavlova, Shchipanov, 2014
		Серов <i>gi/go/mo/km/kq/qr/pr/ip, hn</i> (RVIII)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Сок <i>gi/go/mo/mr/pr/ip, hn, kq</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
Селигер (центр Европейской России в верховьях Волги)	<i>g, hn, ik, mq, o, pr</i>	Москва <i>g/gm/mq/pq/pr/kr/ik/hi/hn/no/o</i> (CXI)	Банникова и др., 2006; Павлова и др., 2007; Щипанов, Павлова, 2007; Борисов и др., 2008; Щипанов и др., 2008 б, 2009; Орлов и др., 2010, 2013 а; Павлова, Булатова, 2010; Bulatova et al., 2007, 2011; Pavlova et al., 2008; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Западная Двина <i>g/gm/mq/qr/pr/ip/ik/hk/hn/no/o</i> (CXI)	Борисов и др., 2009; Орлов и др., 2013 б

Окончание таблицы

1	2	3	4
Серов (север Европейской России и азиатские территории, прилегающие к Уралу)	<i>go, hn, ip, km, qr</i>	Новосибирск <i>go, hn, ik/ip/mp/km, qr</i> (RIV)	Поляков и др., 2001; Polyakov et al., 2000 <i>b</i>
		Печора <i>gi/go/mo/km/kq/qr/pr/ip, hn</i> (RVIII)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Сок <i>go, hn, ip, km/mr/qr/kq</i> (RIV)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Юрюзань <i>go, hn, ip, km/mq/qr/kr</i> (RIV)	Щипанов и др., 2009; Shchipanov, Pavlova, 2013
Сок (восток Европейской России)	<i>go, hn, ip, kq, mr</i>	Мантурово <i>go, kq, hi/ip/pr/mr/mn/hn</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Печора <i>gi/go/mo/mr/pr/ip, hn, kq</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Серов <i>go, hn, ip, km/mr/qr/kq</i> (RIV)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Томск <i>k/gk/go/o, hi, q/r, m, n, p</i> (CIV)	Polyakov et al., 2000 <i>a</i>
Томск (восток Западной Сибири)	<i>gk, hi, mn, o, p, qr</i>	Новосибирск <i>o/go/gk/ik/hi/hn/mn/mp/p, qr</i> (CIX)	Анискин, Лукьянова, 1989; Поляков, 2008; Polyakov et al., 1996, 2002, 2003, 2009, 2011; Karamysheva et al., 2007; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Стрелка <i>k/gk/go/o, hi, q/r, m, n, p</i> (CIV)	Polyakov et al., 2000 <i>a</i>
		Москва <i>gm, hi/ip/pq/qr/kr/hk, no</i> (RVI)	Борисов и др., 2008; Щипанов и др., 2009; Орлов и др., 2010, 2012, 2013 <i>a, б</i>
Западная Двина (запад Европейской России)	<i>gm, hk, ip, no, qr</i>	Селигер <i>g/gm/mq/qr/pr/ip/ik/hk/hn/no/o</i> (CXI)	Борисов и др., 2009; Орлов и др., 2013 <i>б</i>
		Серов <i>go, hn, ip, km/mq/qr/kr</i> (RIV)	Щипанов и др., 2009; Shchipanov, Pavlova, 2013
Юрюзань (юго-восток Европейской России)	<i>go, hn, ip, kr, mq</i>	Серов <i>go, hn, ip, km/mq/qr/kr</i> (RIV)	Щипанов и др., 2009; Shchipanov, Pavlova, 2013

Примечание. Для гибридов приведена кариотипическая формула и тип мейотической конфигурации (в скобках), где буквой обозначены кольцо (R) или цепь (C), а цифрой – количество хромосом, включенных в фигуру (IV – XI), например: RIV – кольцо из четырех элементов (ring-of-four), а CIX – цепь из девяти элементов (chain-of-nine) и т.п.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-00751).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анискин В. М., Лукьянова И. В. Новая хромосомная раса и анализ зоны гибридизации двух кариоформ *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Докл. РАН СССР. 1989. Т. 309, № 5. С. 1260 – 1262.

Банникова А. А., Булатова Н. Ш., Крамеров Д. А. Молекулярная изменчивость обыкновенной буроzubки *Sorex araneus* L. Европейской России и Сибири по данным о полиморфизме длин участков ДНК, фланкируемых короткими диспергированными повторами

ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

(Inter-SINE-PCR), и взаимоотношения хромосомных рас «Москва» и «Селигер» // Генетика. 2006. Т. 42, № 6. С. 737 – 747.

Борисов Ю. М., Ковалева А. А., Ирхин С. Ю., Орлов В. Н. Зоны контакта и совместного обитания трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) на юге Валдайской возвышенности // Докл. РАН. 2009. Т. 428, № 2. С. 275 – 277.

Борисов Ю. М., Козловский А. И., Балакирев А. Е., Демидова Т. Б., Ирхин С. Ю., Малыгин В. М., Окулова Н. М., Потапов С. Г., Щипанов А. В., Орлов В. Н. Контакты хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora) на краевых образованиях Вепсовской стадии Валдайского ледника // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. С. 763 – 771.

Булатова Н. Ш., Павлова С. В. Хромосомная раса в эпицентре гибридных зон // Вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. С. 432 – 435.

Григорьева О. О., Шестак А. Г., Потапов С. Г., Борисов Ю. М., Ирхин С. Ю., Коралев Н. П., Орлов В. Н. Полиморфизм микросателлитных локусов и поток генов в зоне контакта четырех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) // Изв. РАН. Сер. биол. 2011 а. № 5. С. 501 – 510.

Григорьева О. О., Шестак А. Г., Сычева В. Б., Потапов С. Г., Борисов Ю. М., Орлов В. Н. Изолирующий эффект узких гибридных зон хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Докл. РАН. 2011 б. Т. 436, № 6. С. 830 – 833.

Орлов В. Н., Борисов Ю. М., Ирхин С. Ю., Ковалева А. А. Особенности зоны контакта трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) как показатель конкуренции популяций // Экология. 2010. № 6. С. 459 – 463.

Орлов В. Н., Борисов Ю. М., Черепанова Е. В., Григорьева О. О., Шестак А. Г., Сычева В. Б. Узкая гибридная зона хромосомных рас Москва и Западная Двина и особенности изоляции популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Генетика. 2012. Т. 48, № 1. С. 80 – 88.

Орлов В. Н., Сычева В. Б., Черепанова Е. В., Борисов Ю. М. Краниометрические различия контактирующих хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) как следствие их ограниченной гибридизации // Генетика. 2013 а. Т. 49, № 4. С. 479 – 490.

Орлов В. Н., Борисов Ю. М., Черепанова Е. В., Милюшиников А. Н. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах хромосомной расы Западная Двина обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Докл. РАН. 2013 б. Т. 451, № 1. С. 110 – 113.

Павлова С. В., Булатова Н. Ш. Идентификация новой WART-подобной хромосомной перестройки у комплексных гетерозигот в межрасовой гибридной зоне обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Генетика. 2010. Т. 46, № 9. С. 1269 – 1271.

Павлова С. В., Булатова Н. Ш., Щипанов Н. А. Цитогенетический контроль гибридной зоны двух хромосомных рас *Sorex araneus* перед сезоном размножения // Генетика. 2007. Т. 43, № 12. С. 1619 – 1626.

Павлова С. В., Быстракова Н. В., Булатова Н. Ш., Наджафова Р. С., Поляков А. В. Материалы к кадастру хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (в пределах России) // Биогеография. 2006. № 13. С. 42 – 59.

Поляков А. В. Гибридные зоны хромосомных рас обыкновенной бурозубки Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15, № 5. С. 773 – 777.

Поляков А. В., Панов В. В., Ладыгина Т. Ю., Бочкарев М. Н., Родионова М. И., Бородин П. М. Хромосомная эволюция обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в послеледниковое время на юге Урала и Сибири // Генетика. 2001. Т. 37, № 4. С. 448 – 455.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Демидова Т. Б., Бобрецов А. В. Хромосомные расы обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на европейском северо-востоке России : ограничивают ли физические преграды их распространение? // Докл. РАН. 2008 а. Т. 422, № 5. С. 714 – 717.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В. Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации : может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. 2008 б. Т. 44, № 6. С. 734 – 745.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В., Щипанов А. Н. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. 2009. Т. 88, вып. 8. С. 975 – 989.

Щипанов Н. А., Павлова С. В. Гибридизация хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. Москва и Селигер : вероятность скрещивания и выживание гибридов // Докл. РАН. 2007. Т. 417, № 6. С. 847 – 849.

Bulatova N. Sh., Jones R. M., White T. A., Shchipanov N. A., Pavlova S. V., Searle J. B. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha) : hybrid zone in European Russia // J. Evol. Biol. 2011. Vol. 24. P. 573 – 586.

Bulatova N., Shchipanov N., Searle J. B. The Seliger – Moscow hybrid zone between chromosomal races of common shrews – an initial description // Rus. J. Theriol. 2007. Vol. 6. P. 111 – 116.

Bulatova N., Searle J. B., Bystrakova N., Nadjafova R., Shchipanov N., Orlov V. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriol. 2000. Vol. 45. P. 33 – 46.

Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P. M., Bulatova N. S., Jadwiszczak K., Jones R. M., Polyakov A. V., Ratkiewicz M., Searle J. B., Shchipanov N. A., Zima J., Hausser J. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Evolution. 2012. Vol. 66. P. 882 – 889.

Karamysheva T. V., Belonogova N. M., Rodionova M. I., Rubtsov N. B., Polyakov A. V., Searle J. B., Borodin P. M. Temporal and spatial distribution of Rad51 protein in spermatocytes of the common shrew *Sorex araneus* L. (Soricidae, Eulipotyphla) // Rus. J. Theriol. 2007. Vol. 6. P. 15 – 19.

Matveevsky S. N., Pavlova S. V., Acaeva M. M., Kolomiets O. L. Synaptonemal complex analysis of interracial hybrids between the Moscow and Neroosa chromosomal races of the common shrew *Sorex araneus* showing regular formation of a complex meiotic configuration (ring-of-four) // Comp. Cytogen. 2012. Vol. 6. P. 301 – 314.

Nadjafova R. S. Bibliography of studies on hybrid zones of the common shrew chromosome races distributed in Russia // Comp. Cytogen. 2013. Vol. 7. P. 293 – 303.

Orlov V. N., Borisov Y. M. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia : Insectivora) from the south part of Valdai Heights (Russia) // Comp. Cytogen. 2007. Vol. 1. P. 101 – 106.

Orlov V. N., Kozlovsky A. I., Okulova N. M., Balakirev A. E. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // Rus. J. Theriol. 2007. Vol. 6. P. 97 – 104.

Pavlova S. V. Cytogenetic analysis of a hybrid zone between the Moscow and Neroosa chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*) differing by a single WART-like chromosome rearrangement // Tsitologiya. 2013. Vol. 55. P. 271 – 274.

Pavlova S. V., Kolomiets O. L., Bulatova N. Sh., Searle J. B. Demonstration of a WART in a hybrid zone of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) // Comp. Cytogen. 2008. Vol. 2. P. 115 – 120.

Pavlova S. V., Shchipanov N. A. A hybrid zone between the Kirillov and Petchora chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in northeastern European Russia : a preliminary description // Acta Theriol. 2014. Vol. 59. P. 415 – 426.

Polly P. D., Polyakov A. V., Ilyashenko V. B., Onischenko S. S., White T. A., Shchipanov N. A., Bulatova N. S., Pavlova S. V., Borodin P. M., Searle J. B. Phenotypic variation across chromoso-

ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

mal hybrid zones of the common shrew (*Sorex araneus*) indicates reduced gene flow // PLoS One. 2013. Vol. 8. P. e67455.

Polyakov A. V., Volobouev V. T., Borodin P. M., Searle J. B. Karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) with exceptionally large ranges : the Novosibirsk and Tomsk races of Siberia // Hereditas. 1996. Vol. 125. P. 109 – 115.

Polyakov A. V., Zima J., Banaszek A., Searle J. B., Borodin P. M. New chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* from Eastern Siberia // Acta Theriol. 2000 a. Vol. 45, Suppl. 1. P. 11 – 17.

Polyakov A. V., Zima J., Searle J. B., Borodin P. M., Ladygina T. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in the Ural Mts: a link between Siberia and Scandinavia // Acta Theriol. 2000 b. Vol. 45, Suppl. 1. P. 19 – 26.

Polyakov A. V., Onischenko S. S., Iliashenko V. B., Searle J. B., Borodin P. M. Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in a zone of parapatry // Acta Theriol. 2002. Vol. 47. P. 381 – 387.

Polyakov A. V., Volobouev V. T., Aniskin V. M., Zima J., Searle J. B., Borodin P. M. Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in West Siberia // Mammalia. 2003. Vol. 67. P. 201 – 207.

Polyakov A. V., Ilyashenko V. B., Onischenko S. S., Panov V., Borodin P. AFLP diversity between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Comp. Cytogen. 2009. Vol. 3. P. 85 – 89.

Polyakov A. V., Borodin P. M., White T. A., Jones R. M., Searle J. B. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha) : hybrid zone in Siberia // J. Evol. Biol. 2011. Vol. 24. P. 1393 – 1402.

Searle J. B., Wójcik J. M. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus* // Evolution of shrews // eds. J. M. Wójcik, M. Wolsan / Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. Białowieża, 1998. P. 219 – 268.

Searle J. B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. T. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Mém. Soc. Vaud. Sci. Nat. 1991. Vol. 19. P. 13 – 22.

Searle J. B., Hausser J., Zima J., Fredga K., Wójcik J., Volobouev V. T., Bulatova N. S., Nadjafova R. S. The ISACC heritage // Rus. J. Theriol. 2007. Vol. 6. P. 123 – 167.

Searle J., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. T. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Comparative Cytogenetics. 2010. Vol. 4, № 1. P. 87 – 96.

Shchipanov N. A., Pavlova S. V. Contact zones and ranges of chromosomal races of the common shrew, *Sorex araneus*, in northeastern European Russia // Folia Zool. 2013. Vol. 62. P. 24 – 35.

White T. A., Bordewich M., Searle J. B. A network approach to study karyotypic evolution : The chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*) and house mouse (*Mus musculus*) as model systems // Systematic Biology. 2010. Vol. 59. P. 262 – 276.

УДК 595.13(470.311)

К ВОПРОСУ О ФАУНЕ ХИЩНЫХ И ПОЛИФАГОВЫХ НЕМАТОД МОСКВЫ И МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С. Б. Таболин

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: stabolin@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

К вопросу о фауне хищных и полифаговых нематод Москвы и Московской области. – Таболин С. Б. – В течение 2011 – 2013 гг. осуществляли отбор почвенных образцов из различных мест г. Москвы и Московской области. Наиболее распространёнными видами хищных нематод в отобранных образцах были *Clarkus papillatus*, *Coomansus parvus*, *Mylonchulus brachyuris*, *M. sigmaturus*, *M. sexcristatus*, *Prionchulus punctatus*, *Tigronchoides ginglymodontus* и *Anatonchus tridentatus*. Хищная нематода *Tigronchoides ginglymodontus* была зарегистрирована в РФ впервые. Нематоды-полифаги были в основном представлены видами *Ecumenicus monohystera*, *Eudorylaimus acuticauda*, *E. brevis*, *E. carteri* и *Enchodelus macrodorus*. Миксотрофный вид *Aporcelaimellus medius* зарегистрирован на территории РФ впервые. Впервые обобщена и систематизирована информация о фаунистическом многообразии нематод двух данных групп на территории региона.

Ключевые слова: нематоды, фауна, хищники, полифаги.

On the predatory and omnivorous nematodes in Moscow and the Moscow region. – Tabolin S. B. – Soil samples were collected from several locations in Moscow and the Moscow region during 2011 – 2013. The most widespread predatory nematodes in the collected samples were *Clarkus papillatus*, *Coomansus parvus*, *Mylonchulus brachyuris*, *M. sigmaturus*, *M. sexcristatus*, *Prionchulus punctatus*, *Tigronchoides ginglymodontus*, and *Anatonchus tridentatus*. The predatory nematode *Tigronchoides ginglymodontus* was found in Russia for the first time. Omnivorous nematodes were mainly represented by *Ecumenicus monohystera*, *Eudorylaimus acuticauda*, *E. brevis*, *E. carteri*, and *Enchodelus macrodorus*. The mixotrophic species *Aporcelaimellus medius* was recorded in Russia for the first time. A comprehensive list of predatory and omnivorous nematode species observed in the region was compiled for the first time.

Key words: nematodes, fauna, predators, omnivores.

Нематоды, или круглые черви, это самые распространённые по количеству особей многоклеточные животные на нашей планете. Согласно трофической классификации (Yeates et al., 1993), почвенных нематод принято подразделять на 1) фитопаразитов, 2) микогельминтов, 3) бактериофагов, 4) сапрофагов, 5) хищников, 6) питающихся одноклеточными эукариотами, 7) представляющих инвазионные стадии паразитов животных и 8) полифагов. Полифаговые и хищные нематоды – две широко распространённые, зачастую доминирующие среди почвенных беспозвоночных, группы.

По нашим данным, облигатные хищные нематоды, наиболее часто встречающиеся в Московском регионе, это представители отряда Mononchida. Мононхиды, как правило, питаются нематодами, коловратками, простейшими, олигохетами и другими беспозвоночными. Питание полифаговых нематод более разнообразно и

зависит от условий окружающей среды, доступности того или иного вида пищи. Они могут питаться как хищники, но при отсутствии потенциальной жертвы питание может осуществляться на простейших или бактериях.

Первая работа, затрагивающая фауну некоторых хищных и полифаговых нематод на территории Москвы, опубликована в 1885 г. голландским исследователем де Маном (de Man, 1885 – 1887). Почвенные образцы для его исследования были отобраны в Кунцево, Измайлово и в районе нынешней Минской улицы. В начале XX в. работы по фауне нематод на территории Москвы проводила доктор Эббе Шнейдер (цит. по: Парамонов, 1925) и А. А. Парамонов, который изучал свободноживущих нематод Москва-реки и прибрежной зоны (Парамонов, 1925, 1937). Пик публикаций тем или иным образом затрагивающих фауну почвенных нематод на территории Московского региона пришёлся на 1960 – 1970 гг. В эти годы изучалась, главным образом, общая фауна нематод сельскохозяйственных культур. Начиная с 1980-х гг. работы, связанные с двумя обозначенными выше группами на территории Московского региона, были фактически прекращены.

Цель работы – изучение фауны хищных и полифаговых нематод на территории Москвы и Московской области.

Задачи: 1) Сбор и идентификация материала из различных типов экосистем Москвы и Московской области; 2) обобщение и систематизация имеющихся литературных данных о фауне нематод двух данных трофических групп на обозначенной выше территории.

В течение 2011 – 2013 гг. произведён отбор 220 почвенных образцов из природных (Нескучного сада, заказника Воробьёвы горы, парка Покровское-Стрешнево) и агроценозов (с территории Тимирязевской сельскохозяйственной академии, сельхозугодий Талдомского и Дмитровского районов). Выделение нематод проводили двумя методами: вороночным методом (Ваерманн, 1917) и методом декантации (Flegg, 1967). Приготовление постоянных препаратов нематод осуществляли по спиртоглицериновой методике (Seinhorst, 1959). Идентификацию видов проводили по морфометрическим признакам под световым микроскопом. Собственные и литературные данные о фаунистическом многообразии систематизировали согласно Андраши (Andrássy, 2007, 2009).

В отобранных почвенных образцах идентифицированы все представители облигатных хищников из отрядов Mononchida и Enoplida. Определение части видового состава нематод-полифагов, главным образом представителей семейства Qudsiatematidae и Aporcelaimidae отряда Dorylaimida, исключительно по морфометрическим характеристикам представляется весьма затруднительным по причине широкой вариации последних. Видовая идентификация найденных нами представителей облигатных хищников рода *Aporcelaimus* (семейство Aporcelaimidae) затруднительна по причине отсутствия в выделенном материале самцов.

Несмотря на различия в типах обследованных экосистем, видовой состав выявленных в них хищных и полифаговых нематод во многом схож. Нами обнаружены нематоды из 4 семейств, состоящих из облигатных хищников. Это Tripylidae (отряд Enoplida), Mononchidae, Mylonchulidae и Anatonchidae (отряд Mononchida). Согласно нашим исследованиям, наиболее распространены по территории Мос-

ковского региона следующие виды облигатных хищников: *Anatonchus tridentatus*, *Mononchus aquaticus*, *M. truncatus*, *Clarkus papillatus*, *Coomansus parvus*, *Mylonchulus brachyuris*, *M. sigmaturus*, *M. sexcristatus*, *Prionchulus punctatus*, *Tigronchoides ginglymodontus*, *Discolaimus major*, *Tripyla affinis*, виды *Mylonchulus parabrachyuris* и *Prionchulus muscorum* встречаются реже. При этом *Tigronchoides ginglymodontus* и *Mylonchulus parabrachyuris* были впервые зарегистрированы на территории нашей страны, а *Mylonchulus sexcristatus* – на территории Центрального региона РФ. Отсутствие информации о распространении данных видов на территории региона можно связать с тем, что исследователи, проводившие здесь работы ранее, осуществляли выделение нематод преимущественно вороночным методом, который не обеспечивает репрезентативность при работе с нематодами данных групп. Среди хищников, способных питаться как полифаги, нами повсеместно были выявлены следующие виды: *Aporcelaimellus obtusicaudatus*, *A. krygeri*, *A. medius* и *Paraxonchium laetificans*, *Metaporcelaimus simplex* встречался реже. При этом вид *Aporcelaimellus medius* был впервые отмечен на территории нашей страны, а *Paraxonchium laetificans* – на территории Центрального региона РФ.

Среди полифагов на территории Московского региона нами обнаружены представители семейств: Dorylaimidae (*Mesodorylaimus bastiani*, *Mesodorylaimus centrocercus*, *Mesodorylaimus hofmaenneri*), Qudsianematidae (*Ecumenicus monohystera*, *Eudorylaimus acuticauda*, *E. brevis*, *E. carteri*, *Microdorylaimus miser*, *M. parvus*, др.), Nordiidae (*Enchodelus macrodorus*, *Pungentus maorium*) и Leptonchidae (*Funaria thornei*).

В процессе исследования установлено, что различные виды доминируют в различных типах экосистем. Так, облигатные хищники рода *Mononchus* и представители полифагов из семейства Dorylaimidae предпочитают увлажнённые почвы. Виды родов *Anatonchus* и *Tigronchoides* чувствительны к воздействию внешней среды, их сложно встретить в местах, подверженных сильному антропогенному воздействию.

Суммируя собственные и литературные (de Man, 1885 – 1887; Парамонов, 1925, 1937; Жадин, 1940; Барановская, 1960, 1989; Харичкова, 1960; Курченко, 1961; Крылов, 1962; Суменкова, 1964; Глущенко, 1967; Хак, 1967; Бессарабова, 1968; Даманская, 1970; Матвеева, 1970; Скарбилович, Шестепёров, 1970; Кань Доан, 1971; Новикова, 1971; Протопопов, 1971; Шубина, 1971; Балахнина, 1972; Губина, 1972; Даманская, 1972; Павлюк, 1972, 1973; Гагарин, 1973, 1978; Шестепёров, 1973, 1980; Васильева, 1975; Павлюк, Ульянова, 1978; Идех, 1980; Идех, Крылов, 1980; Павлюк, Шамина, 1980, 1982) данные, общий таксономический перечень видов хищных и полифаговых нематод, зарегистрированных на территории региона, может быть представлен следующим образом (знаком * обозначены обнаруженные нами виды, знаком ** обозначены виды, нахождение которых требует уточнения).

Отряд Mononchida Jairajpuri, 1969

Семейство Mononchidae Filipjev, 1934

3 вида рода *Prionchulus*: *P. muscorum* (Dujardin, 1845) Cobb, 1916*, *P. punctatus* Cobb, 1917*, *P. spectabilis* (Ditlevsen, 1913) Cobb, 1916,

2 вида рода *Mononchus*: *M. aquaticus* Coetzee, 1968*, *M. truncatus* Bastian, 1865*,

1 вид рода *Clarkus*: *C. papillatus* (Bastian, 1865) Jairajpuri, 1970*,

4 вида рода *Coomansus*: *Coomansus composticola* (Clark, 1960) Jairajpuri & Khan, 1977**, *C. parvus* (de Man, 1880) Jairajpuri & Khan, 1977*, *C. simmenensis* (Kreis, 1924) Loof & Winiszewska-Slipinska, 1993, *C. zschokkei* (Menzel, 1913) Loof & Winiszewska-Slipinska, 1993.

Семейство Mylonchulidae Jairajpuri, 1969

5 видов рода *Mylonchulus*: *M. brachyuris* (Bütschli, 1873) Cobb, 1917*, *M. curvicaudatus* Mulvey & Jensen, 1967, *M. parabrachyuris* (Thorne, 1924) Schneider, 1939*, *M. sexcristatus* (Merzheevskaya, 1951) Loof, 1993*, *M. sigmaturus* Cobb, 1917*.

Семейство Anatonchidae Jairajpuri, 1969

1 вид рода *Anatonchus*: *A. tridentatus* (de Man, 1876) Cobb, 1916*,

1 вид рода *Tigronchoides*: *T. ginglymodontus* (Mulvey, 1961) Andrassy, 1993*,

1 вид рода *Miconchus*: *M. studeri* (Steiner, 1914) Andrassy, 1958.

Отряд Aphelenchida Siddiqi, 1980

Семейство Seinuridae Husain & Khan, 1967

11 видов рода *Seinura*: *S. christiei* J. Goodey, 1960**, *S. demani* (T. Goodey, 1928) J. Goodey, 1960, *S. diversa* (Paesler, 1957) J. Goodey, 1960, *S. filicaudata* (Christie, 1939) J. Goodey, 1960**, *S. linfordi* (Christie, 1939) J. Goodey, 1960, *S. oxura* (Paesler, 1957) Goodey, 1960, *S. paratenuicaudata* Geraert, 1962**, *S. steineri* Hechler & Taylor, 1965, *S. tenuicaudata* (de Man, 1895) J. Goodey, 1960, *S. variobulbosa* Haque, 1966, *S. winchesi* (T. Goodey, 1927) J. Goodey, 1960.

Отряд Dorylaimida Pearse, 1942

Семейство Actinolaimidae Thorne, 1939

1 вид рода *Paractinolaimus*: *P. macrolaimus* (de Man, 1880) Andrassy, 1964,

1 вид рода *Neoactinolaimus*: *N. duplicidentatus* (Andrassy, 1968) Andrassy, 1970.

Семейство Aporcelaimidae Heyns, 1965

11 видов рода *Aporcelaimellus*: *A. amylovorus* (Thorne & Swanger, 1936) Heyns, 1965, *A. krygeri* (Ditlevsen, 1928) Heyns, 1965*, *A. medius* Andrassy, 2002*, *A. obtusicaudatus* (Bastian, 1865) Altherr, 1968*, *A. papillatus* (Bastian, 1865) Baqri & Khera, 1975, *A. paraobtusicaudatus* (Micoletzky, 1922) Andrassy, 1986, *A. propinquus* (Thorne & Swanger, 1936) Tjepkema, Ferris & Ferris, 1971, *A. pycnus* (Thorne, 1939) Baqri & Khera, 1975, *A. stilus* (Kirjanova, 1951) Andrassy, 1986, *A. tritici* (Bastian, 1865) Andrassy, 1986, *A. vitrinus* (Thorne & Swanger, 1936) Baqri & Khera, 1975,

3 вида рода *Metaporcelaimus*: *M. efficiens* (Cobb in Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 2001**, *M. labiatus* (de Man, 1880) Andrassy, 2001, *M. simplex* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 2001*.

Семейство Thorniidae De Coninck, 1965

1 вид рода *Thornia*: *T. steatopyga* (Thorne & Swanger, 1936) Meyl, 1954.

Семейство Dorylaimidae de Man, 1876

1 вид рода *Amphidorylaimus*: *A. infecundus* (Cobb in Thorne & Swanger, 1936) Andrásy, 1960,

2 вид рода *Chrysodorus*: *C. filiformis* (Bastian, 1865) Andrásy, 1988, *C. attenuatus* (de Man, 1880) Andrásy, 1988,

2 вида рода *Crocodylaimus*: *C. dadayi* (Thorne & Swanger, 1936) Andrásy, 1988, *C. flavomaculatus* (Linstow, 1876) Andrásy, 1988,

6 видов рода *Dorylaimus*: *D. alaeus* Thorne, 1939**, *D. crassus* de Man, 1884, *D. helveticus* Steiner, 1919, *D. montanus* Stefanski, 1923, *D. stagnalis* Dujardin, 1845, *D. zograffi* de Man, 1885 (inq.),

1 вид рода *Idiodorylaimus*: *I. novaezealandiae* (Cobb, 1904) Andrásy, 1969**,

1 вид рода *Laimydorus*: *L. vixamictus* (Andrásy, 1962) Siddiqi, 1969,

12 видов рода *Mesodorylaimus*: *M. bastiani* (Bütschli, 1873) Andrásy, 1959*, *M. biroi* (Daday, 1899) Andrásy, 1959, *M. centrocercus* (de Man, 1880) Andrásy, 1959*, *M. conurus* (Thorne, 1939) Goodey, 1963, *M. hofmaeneri* (Menzel, 1914) Goodey, 1963*, *M. japonicus* (Cobb in Thorne & Swanger, 1936) Andrásy, 1987, *M. mesonyctius* (Kreis, 1930) Andrásy, 1959, *M. parabastiani* (Paetzold, 1958) Andrásy, 1988, *M. pseudobastiani* Loof, 1969, *M. subtilis* (Thorne & Swanger, 1936) Andrásy, 1959, *M. subtiloides* (Paetzold, 1958) Andrásy, 1959, *M. tenuicaudatus* (Bastian, 1865) Goodey, 1963 (inq.),

1 вид рода *Drepanodorylaimus*: *D. renwicki* (Van der Linde, 1938) Andrásy, 1969,

2 вида рода *Prodorylaimus*: *P. filiarum* Andrásy, 1964*, *P. longicaudatus* (Bütschli, 1874) Andrásy, 1959 (inq.)

1 вид рода *Prodorylaimium*: *P. brigdammense* (de Man, 1876) Andrásy, 1969,

1 вид рода *Afrodorylaimus*: *A. geniculatus* (Andrásy, 1961) Andrásy, 1964.

Семейство Thornenematidae Siddiqi, 1969

1 вид рода *Willinema*: *W. opisthodelphus* (Thorne & Swanger, 1936) Andrásy, 1959.

Семейство Nygolaimidae Thorne 1935

1 вид рода *Laevides*: *L. laevis* (Thorne, 1939) Heyns, 1968,

1 вид рода *Nygolaimus*: *N. brachyuris* (de Man, 1880) Thorne, 1930,

3 вида рода *Aquatides*: *A. aquaticus* (Thorne, 1930) Heyns, 1968, *A. intermedius* (de Man, 1880) Heyns, 1968, *A. shadini* (Filipjev, 1928) Heyns, 1968,

1 вид рода *Paravulvus*: *P. teres* (Thorne, 1930) Heyns, 1968.

Семейство Qudsianematidae Jairajpuri, 1965

2 вида рода *Allodorylaimus*: *A. digiturus* (Thorne, 1939) Andrásy, 1986, *A. granuliferus* (Cobb, 1893) Andrásy, 1986,

5 видов рода *Crassolabium*: *C. ettersbergense* (de Man, 1885) Peña-Santiago & Ciobanu, 2008, *C. kaszabi* (Andrásy, 1959) Peña-Santiago & Ciobanu, 2008, *C. lautum* (Andrásy, 1959) Peña-Santiago & Ciobanu, 2008, *C. nothus* (Thorne et Swanger, 1936) Peña-Santiago & Ciobanu, 2008, *C. rhopalocercum* (de Man, 1876) Peña-Santiago & Ciobanu, 2008,

2 вида рода *Epidorylaimus*: *E. agilis* (de Man, 1880) Andrásy, 1986, *E. conso-brinus* (de Man, 1918) Andrásy, 1986,

1 вид рода *Ecumenicus*: *E. monohystera* (de Man, 1880) Thorne, 1974*,

16 видов рода *Eudorylaimus*: *E. acuticauda* (de Man, 1880) Andrassy, 1959*, *E. arcus* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1959, *E. asymmetricus* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1959, *E. brevis* (Altherr, 1952) Andrassy, 1959*, *E. carteri* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959*, *E. condamni* (Vanha, 1893) Andrassy, 1959 (inq.), *E. confusus* Thorne, 1974, *E. iners* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959, *E. leuckarti* (Bütschli, 1873) Andrassy, 1959, *E. maritus* Andrassy, 1959, *E. minutus* (Bütschli, 1873) Andrassy, 1959, *E. nodus* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1959, *E. opisthystera* (Altherr, 1953) Andrassy, 1959, *E. silvaticus* Brzeski, 1960, *E. productus* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1959, *E. similis* (de Man, 1876) Andrassy, 1959,

2 вида *Dorydorella*: *D. pratensis* (de Man, 1880) Andrassy, 1987, *D. bryophila* (de Man, 1880) Andrassy, 1987,

4 вида рода *Microdorylaimus*: *M. diminutivus* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1986, *M. miser* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1986*, *M. modestus* (Altherr, 1952) Andrassy, 1986, *M. parvus* (de Man, 1880) Andrassy, 1986*,

2 вида рода *Discolaimus*: *D. major* Thorne, 1939*, *D. texanus* Cobb, 1913,

1 вид рода *Discolaimium*: *D. cylindricum* Thorne, 1939,

1 вид *Labronemella*: *L. paesleri* (Paetzold, 1955) Andrassy, 1985.

Семейство Nordiidae Jairajpuri & Siddiqi, 1964

1 вид рода *Enchodelus*: *E. macrodorus* (de Man, 1880) Thorne, 1939*,

4 вида рода *Pungentus*: *P. longidens* (Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1986, *P. maorium* Clark, 1963*, *P. mariatani* Altherr, 1950, *P. silvestris* (de Man, 1912) Coomans & Geraert, 1962*,

1 вид рода *Lenonchium*: *L. denticaudatum* (Imamura, 1931) Siddiqi, 1969.

Семейство Paraxonchiidae Dhanachand & Jairajpuri, 1981

1 вид рода *Paraxonchium*: *P. laetificans* (Andrassy, 1956) Altherr & Loof, 1969*.

Семейство Crateronematidae Siddiqi, 1969

1 вид рода *Chrysonema*: *C. holsaticum* (Schneider, 1925) Andrassy, 1990.

Семейство Leptonchidae Thorne, 1935

1 вид рода *Funaria*: *F. thornei* Van der Linde, 1938*.

Семейство Swangeriidae Jairajpuri, 1964

3 вида рода *Oxydirus*: *O. denticulatus* (Imamura, 1931) Andrassy, 1960 (inq.), *O. leptus* (Cobb in Thorne & Swanger, 1936) Andrassy, 1960 (inq.), *O. oxycephaloides* (de Man, 1921) Thorne, 1939.

Семейство Mydonomidae Thorne, 1964

2 вида рода *Dorylaimoides*: *D. micoletzkyi* (de Man, 1921) Thorne & Swanger, 1936, *D. elegans* (de Man, 1880) Thorne & Swanger, 1936.

Отряд Enoplida Filipjev, 1929

Семейство Tripylidae De Man, 1876

3 вида рода *Tripyla*: *T. affinis* de Man, 1880*, *T. glomerans* Bastian, 1865*, *T. setifera* Bütschli, 1873,

1 вид рода *Tripylina*: *T. arenicola* (de Man, 1880) Brzeski, 1963.

Семейство Tobrilidae De Coninck, 1965

3 вида рода *Tobrilus*: *T. abberans* (W. Schneider, 1925) Andrassy, 1959, *T. gracilis* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959, *T. helveticus* (Hofmänner, 1914) Andrassy, 1959,

1 вид рода *Neotobrilus*: *N. longus* (Leidy, 1852) Tsalolikhin, 1981,

1 вид рода *Epitobrilus*: *E. stefanskii* (Micoletzky, 1925) Andrásy, 2007,

2 вида рода *Semitobrilus*: *S. closlongicaudatus* (Gagarin, 1971) Tsalolikhin, 2000, *S. pellucidus* (Bastian, 1865) Tsalolikhin, 1981.

Исходя из собственных и литературных данных можно заключить, что из облигатных хищников отряда Mononchida на территории региона отмечены 18 видов из трёх семейств. Среди хищных сейнурид из отряда Aphelenchida на территории региона зарегистрировано 11 видов. Из отряда Dorylaimida, состоящего главным образом из полифагов, с территории региона известны 104 вида из 13 семейств. Также на территории региона к настоящему времени зарегистрированы 11 видов семейств Tobrilidae и Tripylidae (Enoplida), являющихся облигатными хищниками.

Сообщения об обнаружении *Coomansus composticola*, *Seinura paratenuicaudata*, *S. filicaudata*, *S. christiei*, *Metaporcelaimus efficiens*, *Dorylaimus alaeus* и *Idiodorylaimus novaezealandiae* (Глущенко, 1967; Хак, 1967; Даманская, 1970, 1972; Новикова, 1971; Павлюк, Шамина, 1980, 1982) требуют уточнения, поскольку данные виды на территории географической Европы более нигде не зарегистрированы. 6 видов включены в список как требующие уточнения таксономического статуса (*species inquirendae*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балахнина В. П. Сезонная динамика фауны нематод озимой пшеницы, поражённой снежной плесенью : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 17 с.

Барановская И. А. Динамика фауны нематод злаковых культур и её анализ : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1960. 19 с.

Барановская И. А. Анализ фитонематод озимой ржи в зависимости от поражения её мучнистой росой. Проблемы фитогельминтологии // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. М. : Наука, 1989. Т. 37. С. 5 – 10.

Бессарабова Л. М. Сравнительно-экологический анализ фауны нематод гороха и бобов Московской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 24 с.

Васильева И. Н. Фауна нематод суходольного луга // Проблемы почвенной зоологии : материалы V Всесоюз. совещ. / Ин-т зоологии и паразитологии. Вильнюс, 1975. С. 95 – 97.

Гагарин В. Г. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Учинского водохранилища (фауна, экология, систематика, вопросы эволюции) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 24 с.

Гагарин В. Г. Некоторые данные о пресноводных нематодах Московской и Калужской областей // Информ.бюл. : Биология внутр. вод. 1978. № 39. С. 31 – 36.

Глущенко Г. А. Нематоды некоторых растений луга (предварительное сообщение) // Проблемы эволюции, морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений. М. : Наука, 1967. С. 11 – 15.

Губина В. Г. Фауна нематод семян хвойных пород : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 25 с.

Даманская Л. Ю. Некоторые данные экологофаунистического анализа фитонематод травянистых растений лесных фитоценозов главного ботанического сада АН СССР // Тр. Ин-та гельминтологии им. К. И. Скрябина. 1970. Т. XVI. С. 73 – 82.

Даманская Л. Ю. Эколого-фаунистическая характеристика фитонематод травянистых растений лесных биоценозов главного ботанического сада АН СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 22 с.

К ВОПРОСУ О ФАУНЕ ХИЩНЫХ И ПОЛИФАГОВЫХ НЕМАТОД

Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ (проблема перестройки фауны рек СССР в связи с строительством гидротехнических сооружений) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 5, вып. 3 – 4. С. 520 – 991.

Идех С. Б. Эколого-фаунистический анализ нематод некоторых дикорастущих и культивируемых растений : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 21 с.

Идех С. Б., Крылов П. С. Нематодофауна некоторых лекарственных растений Московской области // Бюл. Всесоюз. Ин-та гельминтологии им. К. И. Скрябина. 1980. Вып. 26. С. 31 – 35.

Новикова С. И. Фауна нематод лесной подстилки // Учён. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина. 1971. Вып. 456. С. 124 – 134.

Кань Доан. Влияние севооборота и удобрений на фауну нематод льна и клевера : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 22 с.

Курченко Е. И. К познанию фауны фитонематод эфемероидных растений Московской области // Вопросы фитогельминтологии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. С. 118 – 128.

Крылов П. С. Экологический анализ фауны нематод картофеля : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1962. 16 с.

Матвеева М. А. Нематоды садовой земляники : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 24 с.

Павлюк Л. В. Анализ фауны нематод валерианы лекарственной, культивируемой в Московской области // Вестн. зоологии. 1972. № 6. С. 30 – 34.

Павлюк Л. В. Эколого-фаунистический анализ фитонематод некоторых лекарственных растений, культивируемых в Московской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 21 с.

Павлюк Л. В., Ульянова В. А. Влияние минеральных удобрений на численность и видовой состав фитонематод озимой пшеницы и ячменя // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. М. : Наука, 1978. Т. 28. С. 79 – 87.

Павлюк Л. В., Шамина И. Г. Эколого-фаунистическое изучение нематод берёзового леса в Московской области. Гельминты водных и наземных биоценозов // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. М. : Наука, 1980. Т. 30. С. 60 – 68.

Павлюк Л. В., Шамина И. Г. Нематодофауна елового леса Малинского лесничества Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области. М. : Наука, 1982. С. 46 – 55.

Парамонов А. А. Материалы к познанию свободных нематод Москвы реки // Рус. гидробиол. журн. 1925. Т. IV. С. 129 – 138.

Парамонов А. А. Общий обзор фауны свободных нематод реки Клязьмы // Зап. Большой биологической станции. 1937. Вып. 10. С. 87 – 96.

Протопопов Г. А. Нематоды картофеля и их влияние на растения, поражённые фитоторой, ризоктонией, паршой : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 20 с.

Скарбилович Т. С., Шестепёров А. А. Паразитические нематоды красного клевера в Московской области // Тр. Всесоюз. ин-та гельминтологии им. К. И. Скрябина. 1970. Т. 16. С. 241 – 245.

Суменкова Н. И. Фауна нематод культивируемых шампиньонов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 18 с.

Хак М. М. Влияние севооборота и удобрений на динамику популяции и видовой состав фитонематод на некоторых полевых культурах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 13 с.

Харичкова М. В. Изучение фауны нематод кукурузы в Московской области // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. 1960. Т. X. С. 150 – 180.

- Шестенёров А. А.* Нематоды красного клевера Московской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 24 с.
- Шестенёров А. А.* Распределение нематод в органах и ризосфере красного клевера // Бюл. ВИГИС. 1980. Вып. 26. С. 106 – 112.
- Шубина Л. В.* Роль минеральных удобрений в регулировании численности нематод моркови // Тр. Гельминтологической лаборатории АН СССР. 1971. Т. 21. С. 223 – 228.
- Andrássy I.* Free-living Nematodes of Hungary (3 vols). Budapest : Hungarian Natural History Museum, 2007. Vol. 2. 496 p.
- Andrássy I.* Free-living Nematodes of Hungary (3 vols). Budapest : Hungarian Natural History Museum, 2009. Vol. 3. 608 p.
- Baermann G.* Eine einfache Methode zur Auffindung von Ankylostomum (Nematoden) Larven in Erdproben // Geneesk Tijdschr Ned-Indie. 1917. Vol. 57. S. 131 – 137.
- de Man J. G.* Helminthologische Beiträge. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. Leiden : E. J. Brill, 1885. 2 de serie, deel 1. Bl. 1 – 26.
- Flegg J. J. M.* Extraction of *Xiphinema* and *Longidorus* species from soil by a modification of Cobb's decanting sieving technique // Ann. Biol. 1967. Vol. 60. P. 429 – 437.
- Seinhorst J. W.* A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // Nematologica. 1959. Vol. 4. P. 57 – 69.
- Yeates G. W., Bongers T., de Goede R. G. M., Freckman D. W., Georgieva S. S.* Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists // J. of Nematology. 1993. Vol. 25, № 3. P. 315 – 331.

УДК [599.735.5:591.526](470.391+470.333)

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОБЪЕДИНЕНИЕ СТАД ЗУБРА – *BISON BONASUS* (BOVIDAE, MAMMALIA) ПРИ РЕИНТРОДУКЦИИ

Е. А. Чикурова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: chikurovaea@gmail.com*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Дифференциация и объединение стад зубра – *Bison bonasus* (Bovidae, Mammalia) при реинтродукции. – Чикурова Е. А. – Реинтродукция зубра в природу – одна из важнейших проблем, связанных с сохранением вида. Адаптация животных к новому месту требует времени, и первые годы после выпуска в природу зубры, выпущенные из питомников и зоопарков, ведут себя не так, как будут вести в дальнейшем. Мы составили модель поведения и формирования стад зубров в период адаптации после выпуска в природу. При выпуске зубров в неудачном случае группа разделяется в ближайшее время – животные могут уходить из группы и находиться в одиночестве, что может стать причиной их гибели из-за неприспособленности к местным условиям, от волков или браконьеров. Также одиночные животные могут приходиться в населенные пункты или присоединятся к стадам коров. Хорошо сформированная группа, напротив, держится компактно и вновь выпущенные животные присоединяются к ней. Взрослая, активная, но не старая самка – потенциальный вожак. В течение первых лет после выпуска группа будет расти как за счет размножения, так и за счет присоединения к ней вновь впущенных животных. Появление самцов-одиночек происходит через 5 – 15 лет после выпуска. Вероятно, это случается, когда подрастают и входят в силу первые самцы, рожденные на воле. Примерно в это же время происходит разделение большой группы на некрупные материнские и холостяковые стада. Группы склонны к объединению и скоплению на ограниченных ресурсах. Через 15 – 25 лет появляются самцы-мигранты – животные, уходящие от материнского стада на много километров. Через несколько лет к самцам-мигрантам присоединяются самки. Таким образом, процесс адаптации и дифференциации стад зубров начинается через 5 – 15 лет после выпуска и продолжается до 25 – 30 лет после выпуска.

Ключевые слова: зубр, бычьи, копытные, реинтродукция, этология, редкие виды.

Differentiation and joining of herds of the released European bison – *Bison bonasus* (Bovidae, Mammalia) at reintroduction. – Chikurova E. A. – Reintroduction of the European bison into its natural habitats is an important problem in the context of the species' conservation. Animals' accommodation to a new place takes significant time, and the European bison released from zoos and breeding centers show different behavior from aboriginal European bison, or the animals after adaptation. We have developed a model of the behavior and schooling of bison herds during accommodation after release. Newly released bison groups divide shortly after release (an unsuccessful case): single animals can separate from the group and remain alone, which may well result in their death due to poor adaptation to the local environment, wolves, and poaching. They may also come to settlements and join domestic cow herds. On the contrary, the animals in a well harmonious group keep together, and newly released bison join them. A mature active female is a potential leader-should present in well harmonized group. During several years after release such a group will grow by both reproduction and joining newly released bison. Single males appear in 5 – 15 years after release. It is likely to happen when first wild-born offspring males have grown. Approx. at the same time or one-two years earlier a big group divides into smaller maternal herds and bachelor groups. These herds are likely to re-aggregate in the case of limited

resources. Migrant males (animals going many kilometers away from their maternal herd) appear 15 – 25 years later. Females associate with these migrant males several years later. Therefore, the adaptation, division and schooling process of released herds starts 5 – 15 years after their release and lasts up to 25 – 30 years after release.

Key words: European bison, Bovidae, hoofed animals, reintroduction, ethology, endangered species.

Европейский зубр (*Bison bonasus* Linnaeus, 1758) – редкий вид. За последние 20 лет одна из важных проблем, связанных с сохранением этого вида, – восстановление зубра в природе, реинтродукция в ООПТ России. Процесс адаптации животных к новому месту требует времени, и первые годы после выпуска в природу зубры, выпущенные из питомников и зоопарков, ведут себя не так, как будут вести в дальнейшем. Важно понимать ключевые моменты процесса адаптации, которые, возможно, будут служить признаками того, что освоение нового местообитания зубрами идет успешно, а также временные рамки этого процесса, когда животных можно считать успешно адаптировавшимися к жизни в природе.

Зубры из давно сформированных популяций в природе живут в небольших стадах, создаваемых из нескольких самок и их детенышей, холостяковых групп и одиноцов (Заблоцкий, 1957), также встречаются смешанные стада (Чикурова, Мизин, 2007). Ранее было показано, что вожаком стада является самка (Заблоцкий, 1957), однако позже отмечено, что вожаком стада может быть и самец (Чикурова, Мизин, 2007). Для вожака в стаде зубров в природе не отмечено никаких действий, которыми бы он объединял стадо: нет затабунивания, как это свойственно лошадиным, принуждения к движению или остановке, как у буйволов и некоторых других копытных (Walther, 1984). Элементы принуждения к движению, препятствие к движению или остановке наблюдаются у самцов по отношению к самке в эструсе, во время ухаживания (Перерва, Киселева, 1991).

На кормовых площадках, ограниченных пастбищах и солончаках группы зубров и одиноцы могут объединяться в скопления от нескольких десятков до сотни животных, однако даже в этих скоплениях заметны отдельные группы. Состав отдельных групп зубров в давно существующих популяциях непостоянен. При смешении двух стад на зимнем скоплении отмечено, что отдельные особи переходят из группы в группу (Krasinska et al., 1987). Зимнюю подкормку копытных, в частности зубров, производили в Беловежской пушке уже несколько веков назад (Карцов, 1903). Поэтому такое поведение можно считать характерным для зубра и ожидать, что со временем оно сформируется и в новых популяциях зубра.

Уход некоторых животных из недавно выпущенной группы происходит довольно часто. Отбившиеся от стада молодые животные могут становиться жертвами волков, как это было в «Орловском Полесье» (Сипко, 2004), и браконьеров (Буневич, Кочко, 1988). Зубры из недавно выпущенной группы могут гибнуть из-за особенностей ландшафта, погодных аномалий, возможности отравления ядовитыми растениями (Раутиан и др., 2003), заражения гельминтами (Требоганова, 2003). Понятно, что одиночные животные в незнакомой обстановке более уязвимы.

Процесс дифференциации выпущенных групп описан для зубров из Беловежской пушки и Кавказского заповедника.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОБЪЕДИНЕНИЕ СТАД ЗУБРА

Выпуск зубров в Белорусской части Беловежской пуши начался в 1953 г., кратковременное отделение самца наблюдали с 1957 г. В 1958 г. стадо достигло численности 24 особи, после чего разделилось на два стада самок, склонных к периодическим объединениям, с непостоянным составом, и на бесснежный период из стада ушли самцы. С 1960 г. зарегистрированы первые стада, состоящие из самцов. С 1968 г. в Пуше отмечаются самцы-мигранты, уходящие от основного участка обитания на 70 – 100 км (Буневич, Кочко, 1988). В 1990 г. отмечена миграция трех самок на отдаленный участок, ранее занятый самцами (Буневич, 2003).

В Кавказском заповеднике процесс дифференциации стад начался через 15 лет после выпуска, когда поголовье стада достигло 60 особей, а зубры-мигранты появились еще спустя десять лет (Немцев, 2003).

Мы предполагаем дать подробное описание процессов адаптации во вновь выпущенных стадах зубра на примере наших наблюдений и составить модель поведения и формирования стад зубров в период адаптации после выпуска в природу.

За стадами выпущенных зубров наблюдали с 2000 по 2006 год. Четыре группы зубров были выпущены в природу в период с 1996 по 2001 г. в национальном парке «Орловское Полесье» и заповеднике «Брянский лес». В заповедник «Калужские засеки» зубры перешли самостоятельно из «Орловского Полесья». Основные наблюдения проводили в национальном парке «Орловское Полесье», наблюдали за 2 группами зубров (численность от 19 до 25 – Алехинская и от 40 до 47 особей – Авдеевская). Некоторые данные получены для Красниковской группы, в «Орловском Полесье» и заповеднике «Калужские засеки» (2004 г.). Также были проведены наблюдения за небольшой группой в заповеднике «Брянский лес» (2000 г.). Использовались данные архива парка и заповедников, опроса сотрудников.

Уход животных из выпущенных групп мы наблюдали в «Орловском Полесье» и «Брянском лесу» первые годы после выпуска. Зубры, отбившиеся от стада, выходили в деревни, присоединялись к стадам коров, становились жертвами браконьеров.

Одиночная зубрица, прибывшая к стаду коров в «Орловском Полесье», оказалась слепой. Другие одиночные зубры, приходившие в деревни в этом же парке, обычно были в очень плохой физической форме.

В заповеднике «Брянский лес» две зубрицы, внешне в хорошей форме, покинули группу зубров и присоединились к стаду коров в деревне Красная слобода, возле которой находились несколько месяцев. Затем одна зубрица вернулась к стаду зубров, а к другой присоединился ушедший от зубриного стада самец. Благодаря этим переходам, мы можем понять, что отделение зубра от стада может быть временным, и отделившийся зубр может вернуться в первоначальную группу.

По нашим наблюдениям в «Орловском Полесье», первые годы после выпуска, когда многочисленные группы (около 20 и 40 животных) переходят из одного места с обильным кормом в другое, некоторые животные могут отставать от нее. Отстающие находятся на расстоянии от нескольких сотен метров до 1 – 2 км, но двигаются в том же направлении, что и все остальное стадо. Через некоторое время эти животные вновь обнаруживаются в группе. Если вспугнуть этих животных, то они бегут в направлении местонахождения группы.

Предполагается, что такие недолгие и кратковременные отделения зубров от общей группы – начало дифференциации стада (таблица). Отличие этих животных от тех, которые уходят из стада, в том, что они находятся вне стада небольшое время и на знакомой территории, т. е. на территории уже освоенной группой.

Стадии адаптации зубров в природе и формирование структуры популяции
(указано количество лет, прошедших после выпуска)

Стадии адаптации	Кавказский заповедник	Беловежская пуца	Авдеевская группа	Алехинская группа
Кратковременное отделение самцов	–	4–5	7	1
Уход взрослых самцов из стада	15	5–7	8–9	9–10
Разделение стада	15	5	7–8	10
Появление самцов-мигрантов	25	15	–	–
Появление самок-мигрантов	27	37	–	–

За многолетнюю историю реинтродукции отмечены случаи ухода вновь выпущенных групп зубров с выбранных для их поселения территорий (Прозоров, Гусаров, 1996; Немцев и др., 2003). Такое наблюдали и мы, когда группа зубров, выпущенная в «Орловском Полесье», самостоятельно перешла на территорию соседнего заповедника «Калужские засеки», где и обитает поныне. Однако в отличие от одиночных животных, отбившихся от недавно выпущенной группы, группы зубров обычно выживают.

В «Орловском Полесье» мы наблюдали дифференциацию с разделением стада одной из трех выпущенных групп, когда ее численность достигла 47 особей (Авдеевская). Во второй группе процесс дифференциации начался, когда ее численность достигла 23 особей (Алехинская). В Беловежской пуце дифференциация стада началась, когда группа достигла 24 особей (Буневич, 2003), а в Кавказском заповеднике – около 60 (Немцев, 2003).

Позже к Алехинской группе присоединились зубры, выпущенные в соседнем с парком лесном хозяйстве (В. И. Перерва, 2007, личное сообщ.), и ее численность возросла. В «Брянском лесу» зубрица от первого выпуска присоединилась к группе зубров второго выпуска. Кроме уходов животных из группы, возможно и присоединение к группе животных из новых выпусков или из предыдущих.

При разделении Авдеевской группы образовалось 4 группы. Одна группа состояла из самок с телятами, во второй кроме самок с телятами постоянно находился самец, еще две группы имели нестабильный состав и состояли из молодых самцов и самок без телят. Иногда от группы самок отделилась одна зубрица с теленком, которая в течение некоторого времени (около суток) находилась отдельно от стада, затем могла присоединяться к нему или к одной из молодежных групп. От молодежных групп могли отделяться одиночные животные, для которых отмечены были длинные переходы (до 30 км от места нахождения стада) и переходы за несколько километров за пределы участка обитания с последующим быстрым (в течение нескольких суток) возвращением к участку обитания стада или к стаду. Группы самок с телятами не были отмечены за пределами основного участка обитания. Группы объединяются зимой на подкормочной площадке, при этом самки с

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОБЪЕДИНЕНИЕ СТАД ЗУБРА

телятами занимают доминирующее положение у кормушек, а молодые животные находятся по краям подкормочной.

Разделение Аলেখинской группы началось с кратковременных уходов одного самца из стада, позже от группы стали отделяться еще 4 самца.

В процессе разделения общего стада малые группы и одиночные животные продолжают жить на территории, освоенной большой группой, с постепенным освоением новых участков (молодыми особями), прилегающих к первоначально освоенной территории. Малые группы могут вновь объединяться в большую, например, на зимних подкормочных площадках.

Взрослые, сильные самцы начинают покидать группу через 1 – 7 лет после выпуска. Поначалу они уходят на расстояние 1 – 2 км и через некоторое время возвращаются к группе. Появление самцов-одинцов происходит через 5 – 7 лет (Беловежская пуца), 8 – 10 лет (Национальный парк «Орловское Полесье») или даже 15 лет (Кавказский заповедник). Вероятно, это происходит тогда, когда подрастают и входят в силу первые самцы, рожденные на воле. В отличие от животных, отделившихся от новой группы сразу, одиноцы, появившиеся через несколько лет после выпуска, знают территорию и ведут себя осторожнее. Они уже недоступны для хищника, однако могут становиться жертвами браконьеров, как это отмечалось в «Орловском Полесье».

Примерно в это же время или позже происходит разделение большой группы на некрупные материнские и холостяковые стада. Группы склонны к объединению и скоплению на ограниченных ресурсах. Через 15 – 25 лет (второе-третье поколение зубров, рожденных на воле) появляются самцы-мигранты – животные, уходящие от материнского стада на много километров. Через несколько лет к самцам-мигрантам присоединяются самки. Разделение способствует расширению освоенной территории и выбору особью или группой зубров подходящих участков. Однако мигранты в процессе освоения новых территорий могут выходить за пределы ООПТ и становиться жертвами браконьеров.

Особи, ушедшие из зубриных стад и присоединившиеся к коровьим стадам, могут позже возвращаться в стадо зубров. Уходящие из стада животные могут быть в плохой физической форме.

В течение первых лет после выпуска группа зубров будет расти как за счет размножения, так и за счет присоединения к ней вновь впущенных или сохранившихся от прежних выпусков животных.

Дифференциация группы отличается от ухода из новой группы отдельных животных. Дифференциация стада у зубров происходит тогда, когда выпущенная группа освоила определенную территорию, придерживается при движении знакомых маршрутов, и в группе сложились социальные связи. Мы предположили, что непредсказуемость ситуации и неизвестность территории, с которыми сталкиваются реинтродуцированные зубры на месте выпуска, пугает их, как это показано для многих других млекопитающих. Для копытных показано, что при испуге они предпочитают переходить ближе к своим сородичам и находиться возле них (Баскин, 1976). На основании этого мы предполагаем, что как только территория и события на ней становятся для зубров знакомыми, известными, у животных исчезает

неофобия, и общая группа разделяется так, что структура этой популяции становится такой же, как структура давно созданных популяций зубра: стада самок, стада молодежи и одиноцы, с возможным временным скоплением всех этих животных на ограниченных ресурсах.

Дифференциация стада начинается, когда в группе одновременно находится от 23 до 60 животных.

Сопоставление данных по поведению разных групп зубра, выпущенных в природу, показывает, что адаптация зубров в природе происходит в несколько этапов.

1. Кратковременное отделение животных – отход одного или нескольких животных от основного стада на небольшие расстояния 1–2 км, с последующим присоединением к стаду. Животные остаются на знакомой территории и склонны следовать в направлении стада.

2. Уход взрослых самцов из стада – большинство взрослых самцов покидают основное стадо, чтобы вести одиночный образ жизни или объединяться в небольшие группы, оставаясь на участке обитания стада или неподалеку (1 – 2 км) от его границ.

3. Разделение большого стада на некрупные стада, склонные к объединению и перемешиванию – маточные стада, состоящие из нескольких взрослых самок с телятами и смешанные подростковые стада.

4. Появление самцов-мигрантов – уходящих от основного участка обитания на десятки (от 70 до 100) километров и осваивающих новые места обитания.

5. Появление самок-мигрантов, которые через несколько лет появляются в местах, где отмечены самцы-мигранты.

Животные-мигранты обеспечивают расселение зубра, снижение плотности популяции и расширения участка обитания популяции. Однако эти животные, как и самцы-одиноцы, в современных условиях потенциально более уязвимы.

Процесс адаптации и дифференциации стад зубров начинается через 5 – 15 лет после выпуска и продолжается до 25 – 30 лет после выпуска.

Автор выражает благодарность за помощь в работе Л. М. Баскину, И. А. Мизину, В. И. Перерве, А. В. Перерве, М. Н. Абадоновой, Е. С. Абрамову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баскин Л. М.* Поведение копытных животных. М. : Наука, 1976. 296 с.
- Буневич А. Н.* Динамика и структура ареала популяции зубра в Беловежской пуще // Беловежская пуща. Исследования. Брест : Изд-во «С. Лаврова», 2003. Вып. 11. С. 160 – 178.
- Буневич А. Н., Кочко Ф. П.* Динамика численности и структура популяции зубров Беловежской пущи // Популяционные исследования животных в заповедниках. М. : Наука, 1988. С. 96 – 114.
- Заблоцкий М. А.* Некоторые биологические особенности зубров и их изменения в условиях загонного содержания // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедника. М., 1957. Т. 1. С. 5 – 65.
- Карцов Г. П.* Беловежская Пуща. СПб. : Изд. Маркса, 1903. 419 с.
- Немцев А. С.* Социальная организация и важнейшие особенности образа жизни // Зубр на Кавказе. М. ; Майкоп : Качество, 2003. С. 213 – 234.
- Перерва В. И., Киселева Е. Г.* Деформация репродуктивных циклов при разведении зубра (*Bison bonasus* L.) в неволе // Дичефермы и зоопитомники / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1991. С. 165 – 179.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ОБЪЕДИНЕНИЕ СТАД ЗУБРА

Прозоров А. А., Гусаров И. В. Акклиматизация зубров в Вологодской области // Животноводство на Европейском Севере: фундаментальные проблемы и перспективы развития : тез. докл. Междунар. науч. конф. Петрозаводск : Изд-во. Петрозавод. гос. ун-та, 1996. С. 11 – 113.

Раутиан Г. С., Сипко Т. П., Немцев А. С. Происхождение современных популяций зубров Кавказа // Зубр на Кавказе. М. ; Майкоп : Качество, 2003. С. 32 – 51.

Сипко Т. П. Современные проблемы восстановления зубра // Проблемы сохранения и восстановления зубра / Приокско-Тerrasный государственный природный биосферный заповедник. Данки, 2004. С. 12 – 18.

Требоганова Н. В. Профилактика гельминтозов в хозяйствах (Зубры) // Проблемы сохранения и восстановления диких копытных животных в центральном регионе России. Орел : Изд-во Орлов. регион. академии гос. службы, 2003. Т. 1. С. 118 – 121.

Чукурова Е. А., Мизин И. А. Динамика участков обитания зубровых стад в антропогенно преобразованных ландшафтах на западе европейской России // Биогеография. 2007. Вып. 14. С. 54 – 60.

Krasinska M., Cabon-Raszynska K., Krasinski Z. A. Strategy of habitat utilization by European bison in Bialowieza Forest // Acta Theriol. 1987. Vol. 32, № 11. P. 147 – 202.

Walther F. R. Communication and expression in hoofed mammals. Bloomington : Indiana Univ. Press, 1984. 423 p.