

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 1

Январь 2023



# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)



# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 102, номер 1, 2023

---

---

Изменение сообществ раковинных амёб в ряду водных и наземных биотопов водно-болотных и лесных экосистем <i>О. Н. Загумённая, Д. А. Филиппов, Д. Г. Загумённый, А. А. Комаров, А. Н. Цыганов, Д. В. Тихоненков</i>	3
Холодолюбивая коловратка <i>Synchaeta lakowitziana</i> Lucks 1912 (Rotifera, Synchaetidae) в озере Плещеево (Ярославская обл., Россия) <i>С. М. Жданова</i>	22
Two New Species of <i>Eulohmannia</i> Berlese 1910 (Acari, Oribatida, Eulohmanniidae) From the Russian Far East and Kashmir <i>S. G. Ermilov, R. A. Norton</i>	27
Тундровый лебедь ( <i>Sygnus columbianus</i> , Anatidae) в восточном секторе азиатской Арктики: тренды численности и области распространения разных пролетных популяций <i>Д. В. Соловьёва, Д. А. Барыкина, Г. В. Киртаев, В. В. Данилова, С. Б. Розенфельд</i>	46
Миграционные связи водоплавающих птиц севера Западной Сибири (по данным кольцевания) <i>И. Н. Панов, С. Б. Розенфельд, С. П. Харитонов, К. Е. Литвин</i>	59
Кормовое поведение песочника-красношейки ( <i>Calidris ruficollis</i> , Scolopacidae, Charadriiformes) в период осенней миграции в различных точках тихоокеанского побережья России <i>А. А. Виноградов, А. Г. Резанов</i>	82
Плотность оседлого и нерезидентного населения мелких лесных млекопитающих <i>А. А. Калинин</i>	106

---

## Краткие сообщения

Первая находка морского гребешка <i>Aequipecten opercularis</i> (L. 1758) (Mollusca, Pectinidae) в водах России <i>Д. О. Алексеев, Н. В. Евсеева</i>	115
Обнаружение в галлах восточной каштановой орехотворки ( <i>Dryocosmus kuriphilus</i> , Hymenoptera, Curculionidae) посторонних обитателей на Северном Кавказе <i>Ю. И. Гниненко, А. Ю. Гниненко, Е. А. Чилахсаева, У. А. Чернова</i>	118

---

---

# Contents

---

---

## Volume 102, No 1, 2023

---

---

Changes in Testate Amoeba Assemblages in A Series of Different-Type Aquatic and Terrestrial Habitats of Wetland and Forest Ecosystems <i>O. N. Zagumyonnaya, D. A. Philippov, D. G. Zagumyonnyi, A. A. Komarov, A. N. Tsyganov, D. V. Tikhonenkov</i>	3
The Cold-Loving Rotifer, <i>Synchaeta lakowitziana</i> Lucks 1912 (Rotifera, Synchaetidae), in Lake Pleshcheyevo, Yaroslavl Region, Russia <i>S. M. Zhdanova</i>	22
Two New Species of <i>Eulohmannia</i> Berlese 1910 (Acari, Oribatida, Eulohmanniidae) From the Russian Far East and Kashmir <i>S. G. Ermilov, R. A. Norton</i>	27
The Tundra Swan, <i>Cygnus columbianus</i> (Anatidae), in the Eastern Asian Arctic: Trends and Ranges of Different Flyway Populations <i>D. V. Solovyeva, D. A. Barykina, G. V. Kirtaev, V. V. Danilova, S. B. Rozenfeld</i>	46
Migratory Connections in Waterfowl of Northern Western Siberia, Based on Ring-Recovery Data <i>I. N. Panov, S. P. Kharitonov, S. B. Rozenfeld, K. E. Litvin</i>	59
Foraging Behaviour of the Red-Necked Stint ( <i>Calidris ruficollis</i> , Scolopacidae, Charadriiformes) during the Autumn Migration at Various Localities of the Russian Pacific coast <i>A. A. Vinogradov, A. G. Rezanov</i>	82
Population Density of Resident and Non-Resident Forest Small Mammals <i>A. A. Kalinin</i>	106

---

## Brief Communications

The First Record of the Scallop, <i>Aequipecten opercularis</i> (L. 1758) (Mollusca, Pectinidae), in Russia's Waters <i>D. O. Alexeyev, N. V. Evseeva</i>	115
Discovery of Alien Invaders in the Galls of the <i>Dryocosmus kuriphilus</i> Haltwork (Hymenoptera, Cynipidae) in the Northern Caucasus <i>Yu. I. Gninenko, A. Yu. Gninenko, E. A. Chilakhsaeva, U. A. Chernova</i>	118

---

---

## ИЗМЕНЕНИЕ СООБЩЕСТВ РАКОВИННЫХ АМЕБ В РЯДУ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ БИОТОПОВ ВОДНО-БОЛОТНЫХ И ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2023 г. О. Н. Загумённая<sup>a, b, \*</sup>, Д. А. Филиппов<sup>a, b</sup>, Д. Г. Загумённый<sup>a, b</sup>,  
А. А. Комаров<sup>c</sup>, А. Н. Цыганов<sup>d, e</sup>, Д. В. Тихоненков<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742 Россия

<sup>b</sup>Тюменский государственный университет, Лаборатория AquaBioSafe, Тюмень, 625003 Россия

<sup>c</sup>Пензенский государственный университет, Педагогический институт имени В.Г. Белинского, Факультет физико-математических и естественных наук, Пенза, 440026 Россия

<sup>d</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет, Москва, 119234 Россия

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

\*e-mail: zagumelga@gmail.com

Поступила в редакцию 22.07.2022 г.

После доработки 26.07.2022 г.

Принята к публикации 03.08.2022 г.

Исследованы закономерности изменения видового богатства, обилия, видовой структуры и биомассы раковинных амёб в ряду разнотипных водных и наземных биотопов межозерной трансекты в Тюменской области. Найдено 112 видов и форм раковинных амёб, включая подвиды. Даны микрофотографии всех обнаруженных видов. Впервые для юга Западной Сибири обнаружен вид *Conicocassis pontiguasiformis* (Beyens et al., 1986) Nasser et Anderson 2015, описанный ранее как арктический эндемик. Видовое богатство сообществ тестаций максимально в перифитоне. Наибольшие значения численности и биомассы видов выявлены в бентосе прибрежной части болотного озера. Сообщества тестаций разнотипных биотопов вдоль трансекты разделяются на водные и наземные на основе результатов кластерного анализа и анализа главных компонент. Видовой состав сообществ раковинных амёб зависит от характера и степени обводненности субстрата, а также типа растительности. Выявлены доминанты по относительной биомассе для водных, лесных и хорошо освещённых сфагновых биотопов.

**Ключевые слова:** протисты, сфагнобионты, сфагновые мхи, биомасса, микроскопия, Западная Сибирь

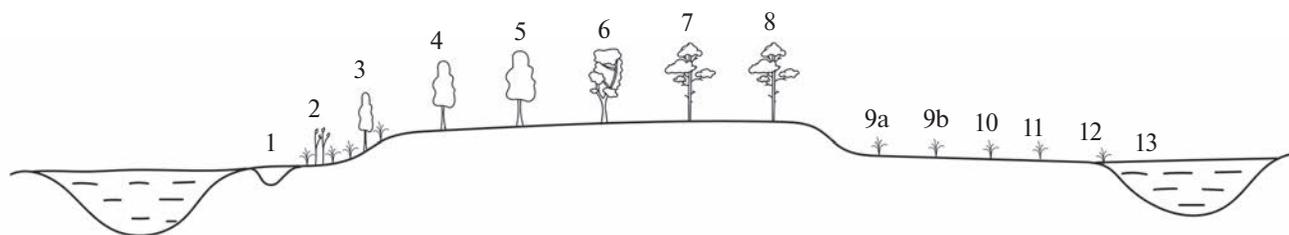
**DOI:** 10.31857/S0044513423010117, **EDN:** AZDMYN

Изучение сообществ микроорганизмов водно-болотных экосистем и связанных с ними экотон является актуальным и надёжным методом поиска индикаторов абиотических и биотических параметров разнотипных местообитаний. В настоящее время данные, полученные с использованием этого подхода, используются в целях биомониторинга, палеорекоkonструкций и ризоподного анализа (Charman, 2001; Mazei et al., 2007; Diaconu et al., 2016; Kurina, Golovatskaya, 2018; Ghosh, Filipsson, 2017; Krashevskaya et al., 2008).

На территории России болотные экосистемы вместе с прилегающими к ним заболоченными территориями являются наиболее представленными экосистемами и занимают более 1/5 территории страны (Sirin et al., 2017). Более 39% мировых запасов торфа сосредоточено на территории Западно-Сибирской равнины, которая характеризуется

сильной заболоченностью в пределах физико-географических зон лесостепи, тайги и тундры (Земцов и др., 1998).

Болотные экосистемы играют ключевую роль в регулировании круговорота воды, углерода и других веществ на местном, региональном и глобальном уровнях (Parish et al., 2008). Надёжным индикатором гидрологического режима болотных экосистем для биомониторинга и палеоэкологических реконструкций является полифилетическая группа протистов – раковинные амёбы, или тестации (Kosakyan et al., 2016). Данную группу составляют филозные тестации клад Rhizaria и Stramenopiles, входящих в супергруппу TSAR, а также лобозные тестации супергруппы Amoebozoa, входящей в домен Amorphea (Adl et al., 2019; Strasser et al., 2019). Тестации – одна из основных групп свободноживущих одноклеточных орга-



**Рис. 1.** Схематическое изображение станций отбора проб. 1 – перифитон из вторичного водоема в сплаvine (П); 2 – ивняк травяно-сфагновый: *Sphagnum fimbriatum* Wilson (Sfim); 3 – березняк вейниково-травяно-сфагновый: *Sph. squarrosus* Crome (Ssq); 4 – березняк вейниковый: лесная подстилка (ЛП) + почва (П) под *Betula pendula* Roth (БВ); 5 – (березняк орляковый: ЛП+П под *B. pendula* (БО); 6 – липняк-осинник мертвопокровный: ЛП+П под *Populus tremula* L. (ЛО); 7 – сосняк брусничный: ЛП+П под *Pinus sylvestris* L. 1753 (СБ); 8 – сосняк зимолубково-зеленомошный: ЛП+П под *P. sylvestris* (СЗ); 9а – верховое болото, кустарничково-сфагновая кочка: *Sph. divinum* Flatberg & K. Hassel (Sdiv); 9b – верховое болото, осоково-кустарничково-сфагновый ковёр: *Sph. papillosum* Lindb (Spap); 11 – верховое болото, шейхцериево-сфагновый ковёр: *Sph. angustifolium* (С.Е.О. Jensen ex Russow) С.Е.О. Jensen (Sang); 12 – заболоченный берег болотного озера, осоково-вахтово-сфагновый ковёр: *Sph. riparium* Ångstr (Srip); 13 – болотное озеро, прибрежная часть: бентос (Б).

низмов, постоянно присутствующих в водных и наземных биоценозах. Эти ползающие амёбы формируют защитные раковинки, которые сохраняются после смерти клетки. Они чувствительны к степени увлажнения и кислотности и реагируют на локальные изменения условий среды, что позволяет успешно использовать их в качестве экологических и палеоэкологических индикаторов (Charman, 2001; Charman et al., 2007; Мазей, Цыганов, 2006).

Актуальность изучения тестаций как биоиндикаторов определяется также их доминирующим статусом среди микроорганизмов в болотных экосистемах (Mitchell et al., 2003). Они играют важную роль в круговороте элементов в наземных экосистемах и являются ключевым компонентом микробиальных трофических цепей (Mieczan, Tarkowska-Kukuryk, 2013; Tran et al., 2021).

Цель исследования – изучение видового богатства, обилия, биомассы и особенностей распределения раковинных амёб в ряду разнотипных водных и наземных биотопов, расположенных на трансекте между двумя заболочивающимися водоемами, разделенными лесным массивом.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в июле 2021 г. в Нижнетавдинском р-не Тюменской обл. в окрестностях карбонового полигона (“Биологическая станция ТюмГУ на озере Кучак”) вдоль трансекты (длина 1.64 км) между двумя первичными внутриболотными водоемами (озера Кошкаринке 57.3091°N, 66.0237°E. и Чертанкуль 57.3245°N, 66.0346°E). Озера окружены периферийными торфяными болотами лимногенного происхождения и разделены лесным массивом. Исследованные биотопы являются характерными для южной подзоны тайги на территории Западной Сибири.

Отбор проб производили на 13 станциях (рис. 1), соответствующих разным типам биотопов. Отбирали перифитон, верхние части семи видов сфагновых мхов из болот и переходной зоны “болото–лес”, пробы подстилок и почвы из лесных участков, а также бентос из прибрежной части озера. Общее описание болот и внутриболотных водоемов, а также их ботаническую характеристику проводили в соответствии с методическими рекомендациями (Филиппов и др., 2017).

Пробы отбирали в пластиковые пробирки объемом 50 мл в соответствии с ранее описанной методикой (Мазей и др., 2009). Сфагновые мхи собирали с площади 100 см<sup>2</sup>, аккуратно извлекая из дернины мха и отделяя от нижней более разложившейся части на глубине 20 см. Пробы лесных подстилок и почвы под ней отбирали до глубины 7 см, заполняя пробирки на три четверти. Полученные пробы не фиксировали, транспортировали при 4°C в лабораторию для дальнейшего изучения.

Видовую идентификацию проводили с использованием данных, приведенных в монографиях Мазей, Цыганова (2006), Todorov, Bankov (2019), и электронной базы данных “Microworld, world of amoeboid organisms” (Siemensma, 2022). Количественный учет тестаций в одном грамме абсолютно сухого вещества (а.с.в.) проводили по модифицированной методике осаждения и концентрирования (Рахлеева, Корганова, 2005), используя временные микропрепараты тестаций в глицерине. Подсчет раковинных амёб производили суммарно и отдельно по каждому виду (Mazei et al., 2009; Mazei, Embulaeva, 2009). Для наблюдений тестаций использовали инвертированный световой микроскоп Axio Observer 5 (Carl Zeiss, Jena, Germany) с фазовым контрастом (объективы 20×, 40×, 63×). Светомикроскопические изображения были получены с помощью камеры МС-12 (ЛОМО-Микросистемы, Санкт-Петербург, Россия). Для обработки

изображения использовали программу Adobe Photoshop 2020 v21.2.12.

Для интегральной характеристики сообществ использовали следующие показатели: число видов, общая численность и биомасса организмов на 1 г а.с.в., индекс видового разнообразия Шеннона (H). Биомассу тестаций рассчитывали путем пересчета объема клетки (мкм<sup>3</sup>) к массе (нг) предполагая, что удельный вес равен 1 (Fenchel, 2005). Биообъем клеток тестаций рассчитывали исходя из формул для простых геометрических фигур раковинок тестаций (сферическая, полусферическая, блюдцевидная, грушевидная, цилиндрическая и т.д.) (Levensen et al., 2000; Vaqué et al., 2002). Доминирующими считали таксоны, относительное обилие которых превышало 10% от общего числа тестаций (Malysheva et al., 2013). Классификацию сообществ осуществляли при помощи кластерного анализа на основе матрицы индексов сходства Раупа–Крика для данных по присутствию–отсутствию видов, индексов сходства Брея–Кертиса для данных по относительным обилиям видов. Статистическую значимость ( $p < 0.05$ ) различий между одномерными характеристиками сообществ оценивали при помощи теста Краскела–Уоллиса. Для выявления характера различий между сообществами проводили ординацию видов методом главных компонент. Для статистической обработки использовался пакет программ PAST 4.03 (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Сообщества раковинных амёб исследованных биотопов характеризовались высоким разнообразием. Выявлено 112 видов и форм тестаций, включая подвиды, из 40 родов (рис. 2–6; приложение 1). Среди всех выявленных таксонов доминирующими являлись 20 видов, включая подвиды (табл. 1). Относительное обилие доминантных тестаций изменялось в пределах 10–47% от общей численности. Количество доминантов в каждом биотопе составляло 2–4 вида. Наиболее часто встречающимися видами в пределах биотопов исследуемой трансекты были *Trinema lineare* (обнаружен в 92.9% биотопов) и *Euglypha laevis* (85.7%). Количество видов в разнотипных биотопах межозерной трансекты варьировало от 11 (мох *Sph. angustifolium*) до 41 (перифитон). Анализ данных показал, что наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются роды *Euglypha* (12 видов), *Centropyxis* (8 видов), *Cryptodiffugia* (8 видов), *Arcella* (7 видов), *Diffugia* (7 видов), *Galeripora* (5 видов), составляющие 45.6% всех видов. Остальные 34 рода представлены 1–4 видами.

Общая морфология и размеры обнаруженных тестаций, за исключением *Physochila tenella*, в целом соответствуют предыдущим описаниям (рис. 6F). Длина раковинок найденных образцов *P. tenella* варьировала от 50 до 62 мкм, отличаясь от ранее выявленных диапазонов в литературе (68–90 мкм).

Шейка раковинки выражена слабо и более короткая по сравнению с диагнозами Мазея и Цыганова (2006) и Тодорова (Todorov, 2009). В целом, размеры изученных видов раковинных амёб соответствовали минимальным (в большинстве случаев) и средним значениям ранее выявленных размерных диапазонов тестаций (Мазей, Цыганов, 2006; Todorov, Bankov, 2019 и др.).

Впервые для территории юга Западной Сибири в образце бентоса прибрежной части болотного оз. Чертанкуль обнаружен вид *Conicocassis pontiguasiformis* (Beyens et al., 1986) Nasser et Anderson 2015 (рис. 2I). Ранее данный вид был описан как эндемик арктического региона (Beyens et al., 1986; Nasser, Patterson, 2015; Amesbury et al., 2018; Sim et al., 2021; Beyens, Bobrov, 2016; Mazei et al., 2018; Bobrov, Wetterich, 2012).

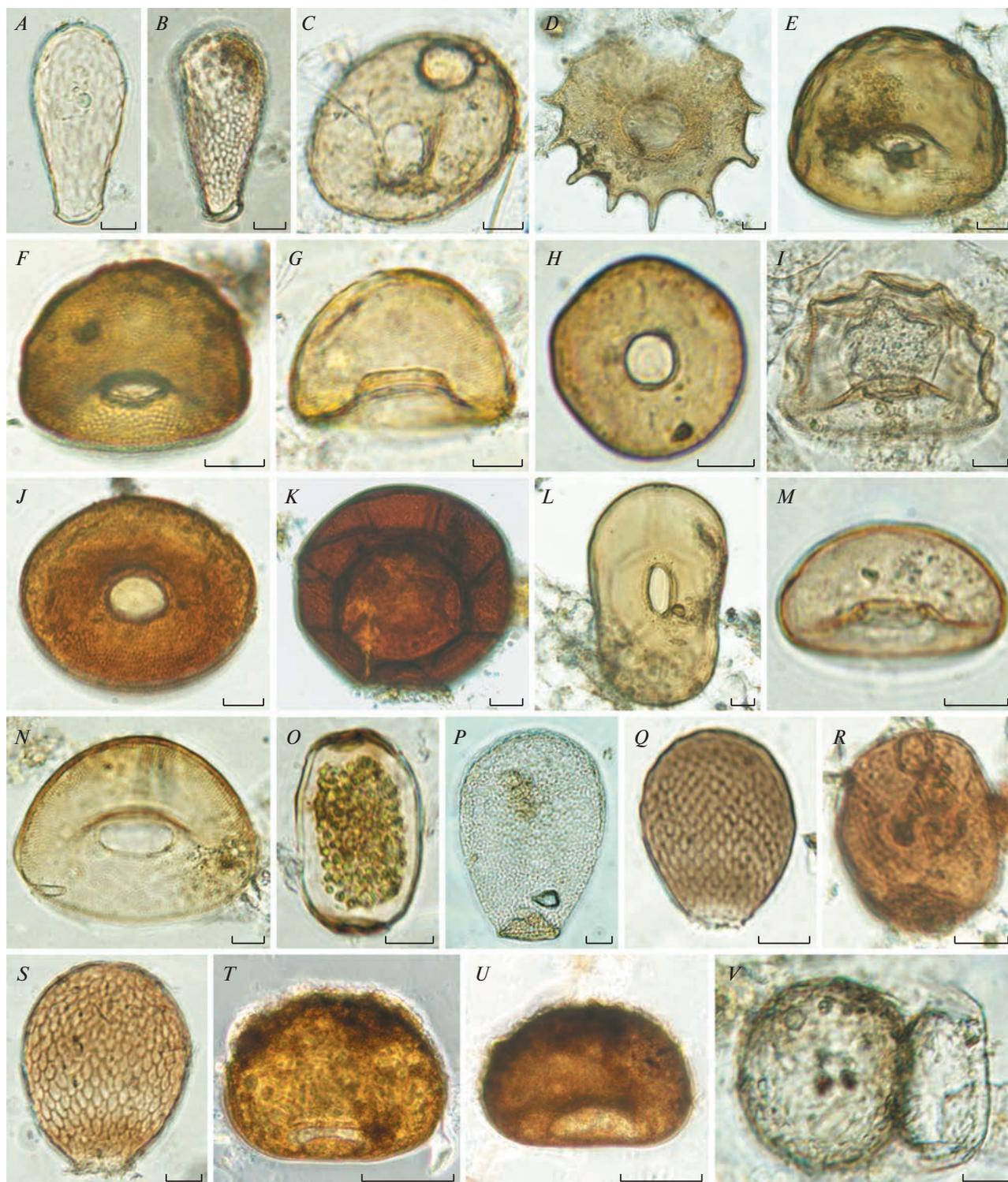
Классификация сообществ тестаций по видовому составу при помощи кластерного анализа (рис. 7A) показала четкое разделение биотопов по степени обводненности (удаленности от болота к лесу) – от водных бентосных сообществ и сообществ фитали (перифитон) к сообществам, характеризующимся более низкой увлажненностью, – сфагновым и почвенным.

Водные перифитонные (ст. 1) и бентосные сообщества (ст. 13) отличались от других сообществ в наибольшей степени и группировались отдельно от остальных ценозов. Восемь видов тестаций *Arcella gibbosa*, *A. vulgaris penardi*, *Centropyxis aerophila sphagnicola*, *Conicocassis pontiguasiformis*, *Cryptodiffugia sacculus*, *Diffugia humilis*, *Galeripora discooides scutelliformis*, *Microchlamys patella* выявлены только в бентосе. Девять видов (*Antarcella pseudarcella*, *Arcella dentata*, *Centropyxis eornis*, *Frenopyxis bipilata*, *Galeripora arenaria irregularis*, *G. naiadis*, *Gibbocarina galeata*, *Hyalosphenia platystoma*, *Lesquereusia spiralis*) найдены только в перифитоне. Все характерные виды для бентоса и перифитона являлись гидрофилами.

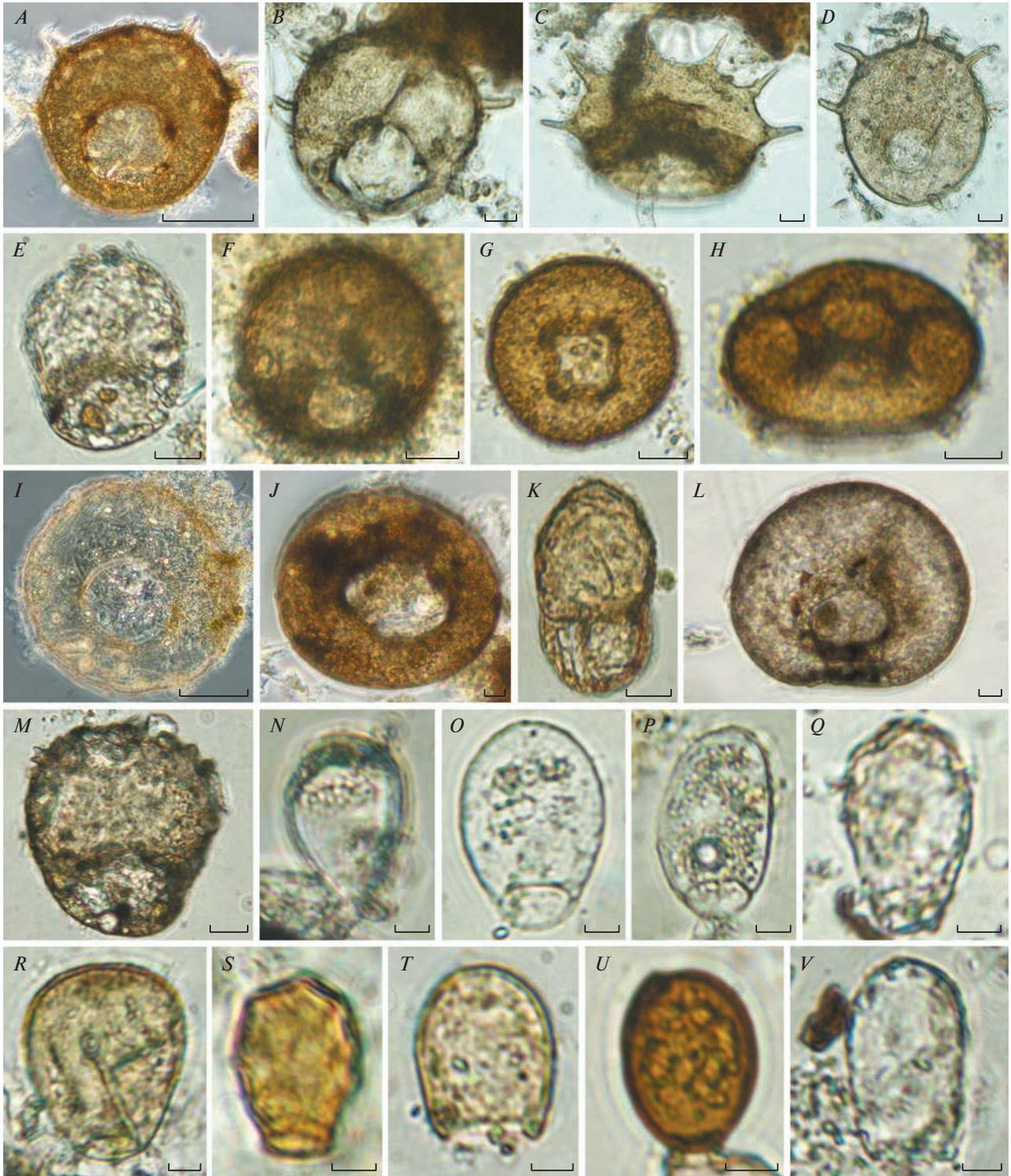
Следующими по специфичности были сообщества тестаций, населяющих переувлажненные, хорошо освещенные сфагновые мхи *Sph. riparium* и *Sph. angustifolium* из сфагнового болота близ оз. Чертанкуль (ст. 11 и 12). Для данных биотопов, в сравнении с другими, было характерно наибольшее число представителей тестаций из рода *Hyalosphenia*, таких как *H. papilio* и *H. papilio stenostoma*, содержащих симбиотические зоохлореллы, а также *H. elegans* и *H. insecta*.

Сообщества тестаций из *Sph. fuscum*, *Sph. divinum* и *Sph. papillosum* на кустарничково-сфагновых кочках верхового болота близ оз. Чертанкуль (ст. 9a, 9b, 10) были условно объединены в одну группу. Только в данных биотопах присутствовали тестация *Alabasta militaris* и серофильный вид *Trigonopyxis minuta*.

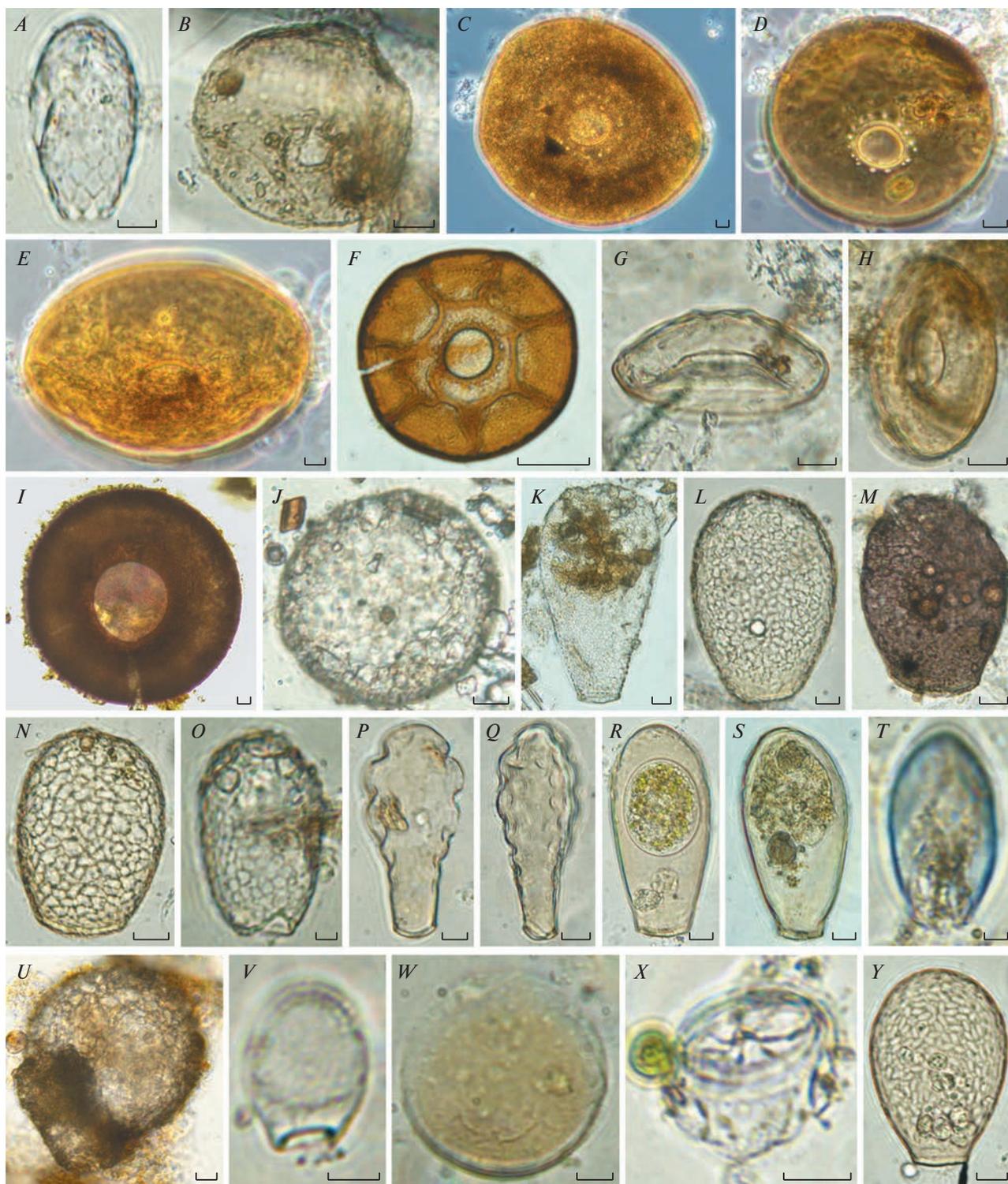
Сообщества тестаций, населяющих переходную зону “болото–лес” из вейниково-травяно-сфагнового березняка (мох *Sph. squarrosom*) и из



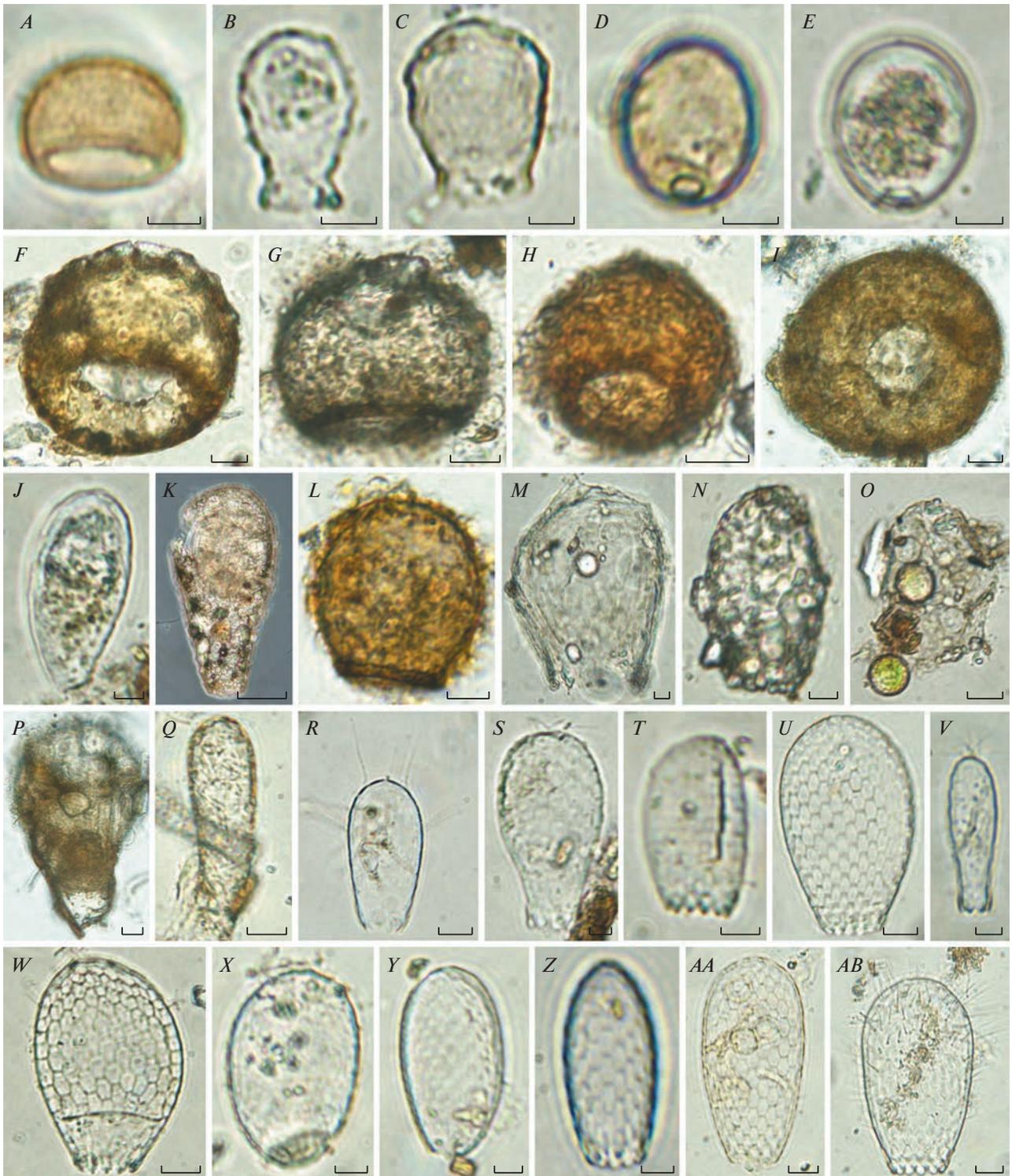
**Рис. 2.** Морфология исследованных тестацев (световая микроскопия): *A, B* – *Alabasta militaris*; *C* – *Antarcella* sp.; *D* – *Arcella dentata*; *E* – *A. gibbosa*; *F, G* – *A. hemisphaerica*; *H* – *A. hemisphaerica playfairiana*; *I* – *A. hemisphaerica undulata*; *J* – *A. hemisphaerica depressa*; *K* – *A. jurassica*; *L* – *A. ovaliformis*; *M* – *A. rotundata stenostoma*; *N* – *A. vulgaris penardi*; *O* – *Archerella flavum*; *P* – *Argynnia dentistoma*; *Q, R* – *Assulina muscorum*; *S* – *A. seminulum*; *T* – *Bullinularia gracilis*; *U* – *B. indica minor*; *V* – *Conicocassis pontigulasiformis*. Масштаб (мкм): *T, U* – 50; *A–S, V* – 10.



**Рис. 3.** Морфология исследованных тестаей (световая микроскопия). *A* – *Centropyxis aculeata*; *B*, *C* – *C. aculeata lata*; *D* – *C. aculeata minima*; *E* – *C. aerophile*; *F* – *C. aerophila sphagnicola*; *G*, *H* – *C. delicatula*; *I* – *C. discoides*; *J* – *C. ecornis*; *K* – *C. elongate*; *L* – *C. laevigata*; *M* – *C. sylvatica*; *N* – *Chlamydothrys* sp.; *O*, *P* – *Corythion dubium*; *Q* – *Cryptodiffugia angusta*; *R* – *C. compressa*; *S* – *C. crenulate*; *T* – *C. horrida*; *U* – *C. oviformis*; *V* – *C. psammophila*. Масштаб (мкм): *A*, *I* – 50; *B*–*H*, *J*–*M* – 10; *N*–*V* – 5.



**Рис. 4.** Морфология исследованных тестаций (световая микроскопия). *A* – *Euglypha tuberculata*; *B* – *Frenopyxis bipilata*; *C* – *Galeripora arenaria*; *D* – *G. arenaria irregularis*; *E* – *G. arenaria sphagnicola*; *F* – *G. catinus*; *G* – *G. discoides foveosa*; *H* – *G. discoides scutelliformis*; *I* – *G. naiadis*; *J* – *Geoplagiopyxis declivus*; *K* – *Gibbocarina galeata*; *L* – *Heleopera petricola*; *M* – *Heleopera rosea*; *N*, *O* – *H. sylvatica*; *P* – *Hyalosphenia elegans*; *Q* – *H. insecta*; *R* – *H. papilio*; *S* – *H. papilio stenostoma*; *T* – *Hyalosphenia platystoma*; *U* – *Lesquereusia spiralis*; *V* – *Meisterfeldia vanhoornei*; *W* – *Microchlamys patella*; *X* – *Microcorycia radiata*; *Y* – *Nebela bohémica*. Масштаб (мкм): *F* – 50; *A*–*E*, *G*–*N*, *P*–*S*, *U*, *W*–*Y* – 10; *O*, *T*, *V* – 5.



**Рис. 5.** Морфология исследованных тестатей (световая микроскопия). *A* – *Cryptodiffugia pusilla*; *B* – *C. sacculus*; *C* – *C. sacculus sakotschawi*; *D*, *E* – *C. vulgaris*; *F* – *Cyclopyxis cylindrica*; *G* – *C. eurystoma*; *H* – *C. eurystoma parvula*; *I* – *C. kahli*; *J* – *Cyphoderia laevis*; *K* – *Diffugia bacillifera*; *L* – *D. geosphaira*; *M* – *D. humilis*; *N* – *D. lucida*; *O* – *D. pulex*; *P* – *D. rubescens*; *Q* – *D. stoutii*; *R* – *Euglypha acanthophora*; *S* – *E. bryophila*; *T* – *E. capsiosa*; *U* – *E. ciliata glabra*; *V* – *E. cristata*; *W* – *E. compressa*; *X* – *E. cuspidata*; *Y* – *E. denticulata*; *Z* – *E. laevis*; *AA* – *E. rotunda*; *AB* – *E. strigosa*. Масштаб (мкм): *K* – 50; *F*–*I*, *L*, *O*–*R*, *U*, *W*, *AA*, *AB* – 10; *A*–*E*, *J*, *M*, *N*, *S*, *T*, *V*, *X*–*Z* – 5.



**Рис. 6.** Морфология исследованных тестаей (световая микроскопия). *A* – *Nebela guttata*; *B* – *Netzelia walesi*; *C* – *Phryganella acropodia*; *D* – *Ph. acropodia penardy*; *E* – *Ph. microps*; *F* – *Physochila tenella*; *G* – *Placocista glabra minima*; *H* – *P. jurassica*; *I, J* – *Pseudodiffugia fulva*; *K* – *P. clarae*; *L* – *P. virescens*; *M* – *Pyxidicula operculate*; *N* – *Pyxidicula patens*; *O* – *Quadrulella variabilis*; *P* – *Schwabia stoutii*; *Q* – *Tracheleuglypha acolla*; *R* – *T. dentata*; *S* – *T. elongata*; *T* – *Trachelocorythion pulchellum*; *U* – *Trigonopyxis arcula*; *V* – *T. minuta*; *W* – *Trinema chardezi*; *X, Y* – *T. complanatum*; *Z, AA* – *T. enchelys*; *AB* – *T. lineare*; *AC* – *Wailesella eboracencis*. Масштаб (мкм): *A–C, F–H, O, U, V* – 10; *D, E, I–N, P–T, W–AC* – 5.

**Таблица 1.** Относительное обилие (%) доминирующих видов тестаций от общей численности раковинных амёб

Биотоп*	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Srip	Б
<i>Archerella flavum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	21	–	–	+	20	–
<i>Assulina muscorum</i>	–	13	–	+	+	+	+	+	22	32	15	–	+	–
<i>Centropyxis aculeata minima</i>	13	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	10
<i>Centropyxis aerophila</i>	12	–	+	+	+	+	12	+	+	+	–	+	–	–
<i>Corythion dubium</i>	–	+	+	+	–	+	+	16	+	+	+	–	–	–
<i>Cryptodiffugia oviformis</i>	+	25	12	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	10	+	+	+	+	–	+	+	–	+	–
<i>Euglypha rotunda</i>	–	–	–	+	+	+	+	+	–	15	+	–	+	–
<i>Heleopera sylvatica</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	18	–	12	–
<i>Hyalosphenia elegans</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	20	–	11	–
<i>Hyalosphenia papilio</i>	–	19	–	–	–	–	–	–	+	–	–	47	11	–
<i>Hyalosphenia papilio stenostoma</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	22	+	–
<i>Microchlamys patella</i>	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	22
<i>Physochila tenella</i>	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12	–	+	–
<i>Pseudodiffugia fulva</i>	–	–	–	–	40	+	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Schwabia stoutii</i>	–	–	–	–	–	–	11	+	–	–	–	–	–	–
<i>Tracheleuglypha acolla</i>	+	–	11	12	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Trigonopyxis minuta</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	13	+	+	–	–	–
<i>Trinema enchelys</i>	–	–	–	+	–	19	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Trinema lineare</i>	+	+	15	21	13	19	17	35	+	+	+	–	+	+

\* Обозначения биотопов см. на рис. 1.

лесных подстилок и почвы вейникового березняка, кластеризовались вместе (ст. 3 и 4). Вид *Tracheleuglypha acolla* являлся здесь доминантом. Для данных биотопов было выявлено 17 общих видов, часть из которых характерна для сфагновых местообитаний (*Argynnia dentistoma*, *Euglypha bryophila*, *E. cristata*, *E. tuberculata*), для лесных почвенных биотопов (*Euglypha capsiosa*), а также для почвенных и сфагновых биотопов (*E. strigosa*).

Кластер с уровнем сходства более 90% (11 общих видов) составили сообщества тестаций (ст. 5, 6, 7, 8), населяющие сухие кочки с *Sph. fimbriatum* из травяно-сфагнового ивняка, и сообщества из лесных биотопов: орлякового березняка, мертвopoкровного липняка-осинника, брусничного сосняка и зимолюбково-зеленомошного сосняка. Большинство общих видов в данном кластере являются филозными тестациями, раковинки которых состоят из кремнеземистых идиосом (*Assulina muscorum*, *Euglypha cuspidata*, *E. laevis*, *Trachelocorythion pulchellum*, *Trinema complanatum*, *T. lineare*). Статистически значимых различий в значениях среднего видового богатства в лесных биотопах не наблюдалось ( $p > 0.7$ ).

Классификация сообществ тестаций по относительному обилию видов (рис. 7B) показала разделение биотопов в зависимости от характера субстрата. Сообщества тестаций разделялись в следующем ряду: бентос прибрежной зоны болотного

озера; перифитон; сфагновые мхи; почвы и лесные подстилки из орлякового березняка и мертвopoкровного липняка-осинника; почвы и лесные подстилки из сосняков и вейниковые березняки переходных зон “болото–лес”.

Ординация по составу доминантов показала разделение ценозов на три группы (рис. 8). Первая включает сообщество тестаций из наименее увлажненных биотопов – лесных и переходных зон “болото–лес”. Характерными видами для данных сообществ являются *Trinema lineare*, *T. enchelys*, *Tracheleuglypha acolla*, *Euglypha laevis*, *Corythion dubium*, *Pseudodiffugia fulva*, *Cryptodiffugia oviformis*, *Schwabia stoutii*. Вторая группа включает водные сообщества перифитона и бентоса из прибрежной части болотного озера с характерными видами *Centropyxis aerophila*, *C. aculeata minima*, *Microchlamys patella*. Третью группу составили сообщества тестаций, населяющих биотопы с промежуточной увлажненностью, такие как сфагновые мхи на открытой, хорошо освещенной местности (*Archerella flavum*, *Assulina muscorum*, *Heleopera sylvatica*, *Hyalosphenia elegans*, *H. papilio*, *H. papilio stenostoma*, *Euglypha rotunda*, *Physochila tenella*, *Trigonopyxis minuta*). Виды, содержащие симбиотические зоохлореллы (*Archerella flavum*, *Hyalosphenia papilio* и *H. papilio stenostoma*), были структурообразующими только в данных биотопах.

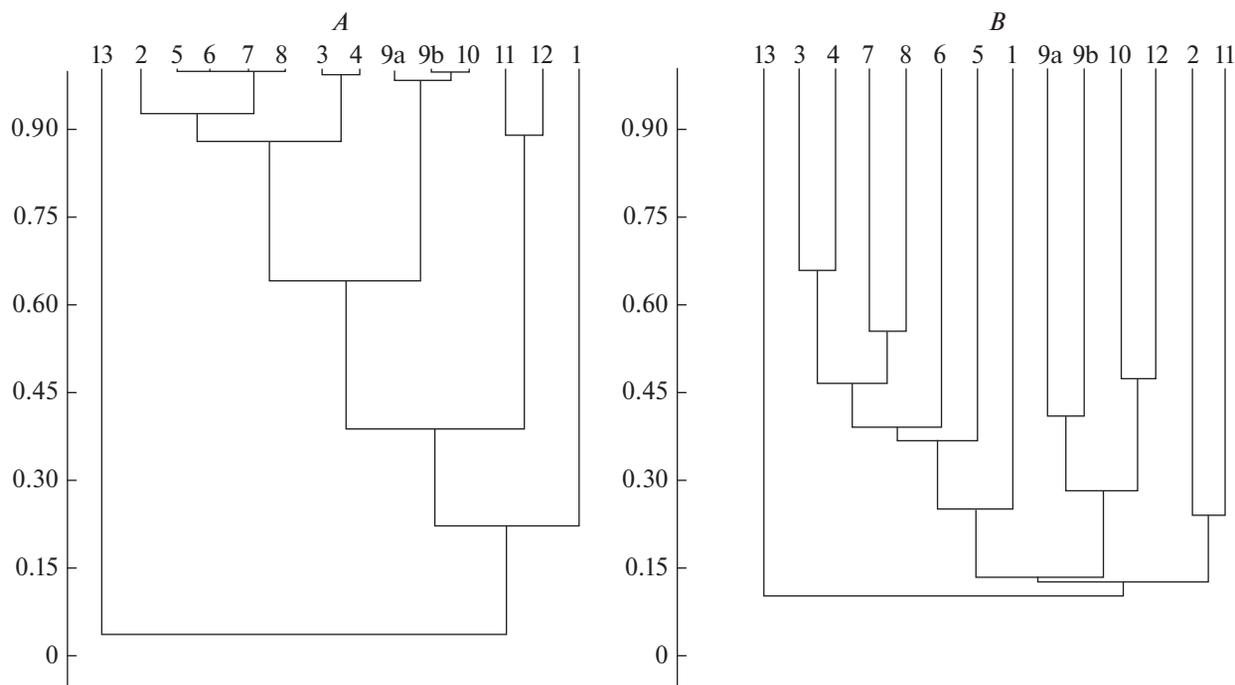


Рис. 7. Результаты классификации сообществ раковинных амёб по видовому составу на основе матрицы индексов сходства Раупа Крика (А) и по относительным обилиям на основе матрицы индексов сходства Брея-Кертиса (В). Обозначения биотопов см. на рис. 1.

Видовое богатство было максимально в сообществе тестаций перифитона (41 вид, индекс Шеннона (H) = 3.15) и минимально в сообществе *Sph. angustifolium* (11 видов, H = 1.6) (рис. 9А). Максимальное обилие раковинных амёб выявлено в сообществе бентоса (671.5 тыс. экз./г а.с.в.), минимальное обилие отмечено в сообществах, населяющих сфагновые кочки с *Sph. angustifolium* (5.2 тыс. экз./г а.с.в.) и *Sph. papillosum* (7.6 тыс. экз./г а.с.в.) (рис. 9В).

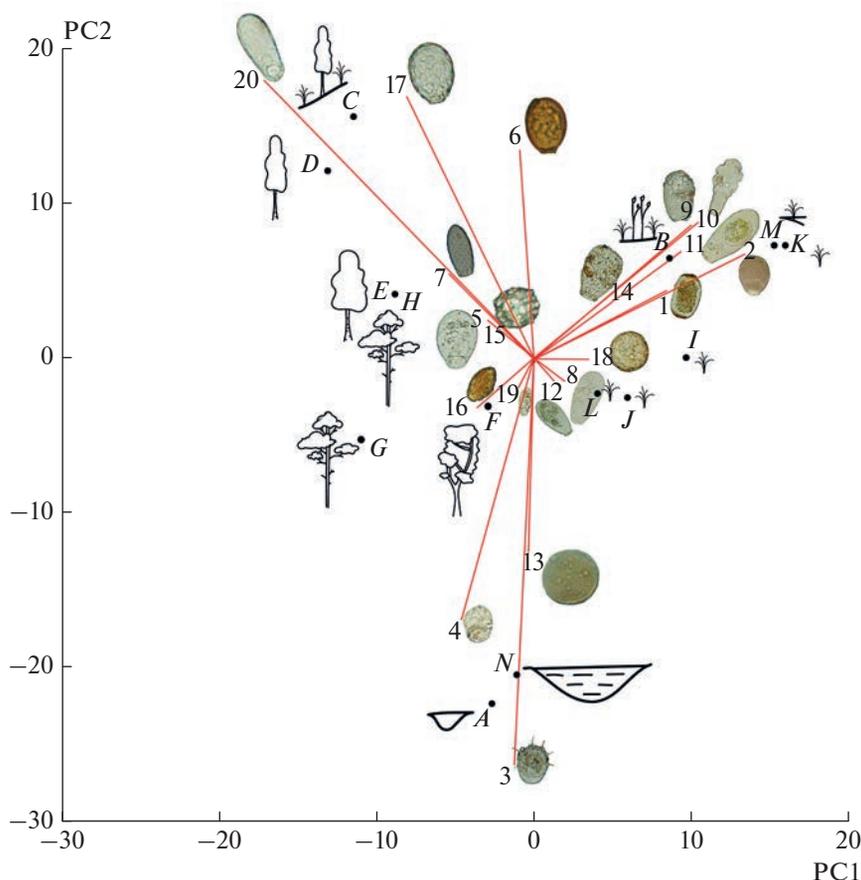
Биомасса тестаций в 1 г а.с.в. оказалась максимальной для сообщества тестаций бентоса (0.0649 г), минимальная биомасса выявлена для вейникового березняка (0.0001 г) (рис. 10). Самую высокую биомассу в 1 г а.с.в. имели гидрофильные тестации *Centropyxis discoides* (0.039 г) и *Centropyxis aculeata minima* (0.020 г), которые составили 48.5 и 25.2% от общей биомассы исследованных раковинных амёб соответственно.

Лесные, водные и сфагновые сообщества имеют разных доминантов по биомассе. Так, во всех лесных биотопах общим доминантом по биомассе был *Centropyxis aerophila*. Доля его биомассы от общей биомассы тестаций варьировала от 14.6% в мертвопокровном липняке-осиннике до 35.2% в вейниковом березняке. Во всех водных биотопах (перифитон, бентос) доминировал *Centropyxis discoides*, составляя 52.1–57.0% от общей биомассы всех тестаций. Для хорошо освещенных сфагновых биотопов доминантом по биомассе являлся вид *Hyalosphenia papilio* (51.2–79.7% от общей биомассы).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные нами биотопы вдоль межозерной трансекты отличались по пространственной удаленности от леса к озеру и обводненности, а также по качественному составу растительных сообществ. В разнотипных биотопах выявлено большое количество видов и родов (1/4 от всех существующих пресноводных родов) тестаций. Это может свидетельствовать о высокой эффективности метода изучения сообществ раковинных амёб с помощью трансект в целях обнаружения большего разнообразия видов в сравнении с исследованиями однотипных биотопов, и определения характера распределения данных протистов в пространстве. Учитывая закономерности изменения природных биоценозов во времени (зарастание болотных озер сплавиной, зарастание болот древесной растительностью и т.д.), результаты изучения сообществ тестаций с помощью трансект можно использовать для палеоэкологических реконструкций.

Видовой состав тестаций в исследованных биотопах трансекты зависел от степени обводненности субстрата: гидрофильные виды (15 видов) исчезали при переходе к наземным биотопам, а наибольшее число видов (41) и родов (20) при относительно низком обилии тестаций в 1 г а.с.в. выявлено для перифитона. Вероятно, это связано с наличием подходящих субстратов и питания для тестаций в данном биотопе. Шёнборн (Schönborn, 1967) в своем филогенетическом исследова-

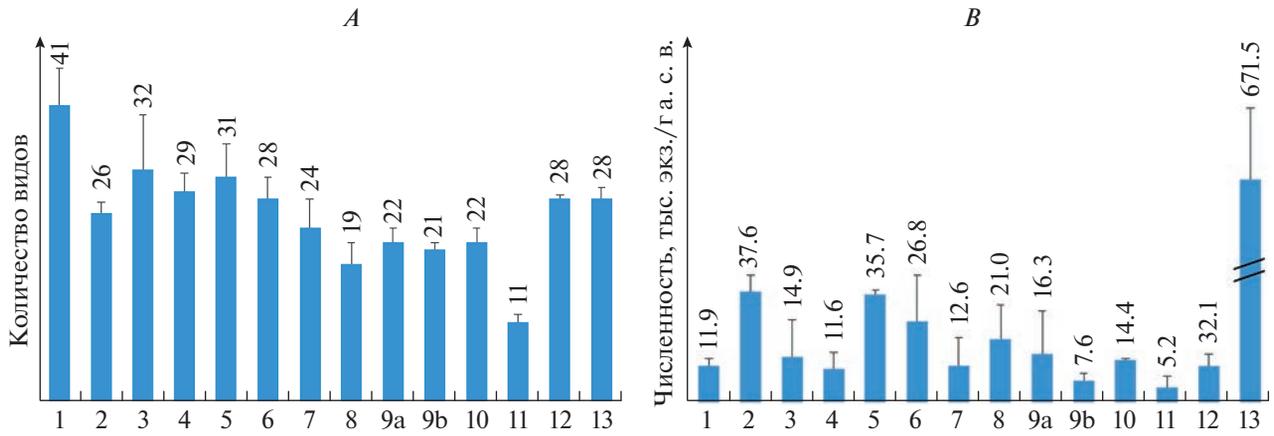


**Рис. 8.** Результаты ординации сообществ раковинных амёб методом главных компонент. Первая главная компонента (PC1) объясняет 24% общей дисперсии видовой структуры, вторая главная компонента (PC2) – 13%. *A* – перифитон из вторичного водоема в сплавине; *B* – ивняк травяно-сфагновый: *Sphagnum fimbriatum*; *C* – березняк вейниково-травяно-сфагновый: *Sph. squarrosum*; *D* – березняк вейниковый; *E* – березняк орляковый; *F* – липняк-осинник мертвopoкpoвный; *G* – сосняк брусничный; *H* – сосняк зимолюбково-зеленомошный; *I* – верховое болото, кустарничково-сфагновая кочка; *J* – верховое болото, кустарничково-сфагновая кочка: *Sph. divinum*; *K* – верховое болото, осоково-кустарничково-сфагновый ковёр: *Sph. papillosum*; *L* – верховое болото, шейхцериево-сфагновый ковёр: *Sph. angustifolium*; *M* – заболоченный берег болотного озера, осоково-вахтово-сфагновый ковёр: *Sph. riparium* Aongstr; *N* – болотное озеро, прибрежная часть: взвесь бентоса. 1 – *Archerella flavum*, 2 – *Assulina muscorum*, 3 – *Centropyxis aculeata minima*, 4 – *C. aerophila*, 5 – *Corythion dubium*, 6 – *Cryptodiffugia oviformis*, 7 – *Euglypha laevis*, 8 – *E. rotunda*, 9 – *Heleopera sylvatica*, 10 – *Hyalosphenia elegans*, 11 – *H. papilio*, 12 – *H. papilio stenostoma*, 13 – *Microchlamys patella*, 14 – *Physochila tenella*, 15 – *Pseudodiffugia fulva*, 16 – *Schwabia stoutii*, 17 – *Tracheleuglypha acolla*, 18 – *Trigonopyxis minuta*, 19 – *Trinema enchelys*, 20 – *T. lineare*.

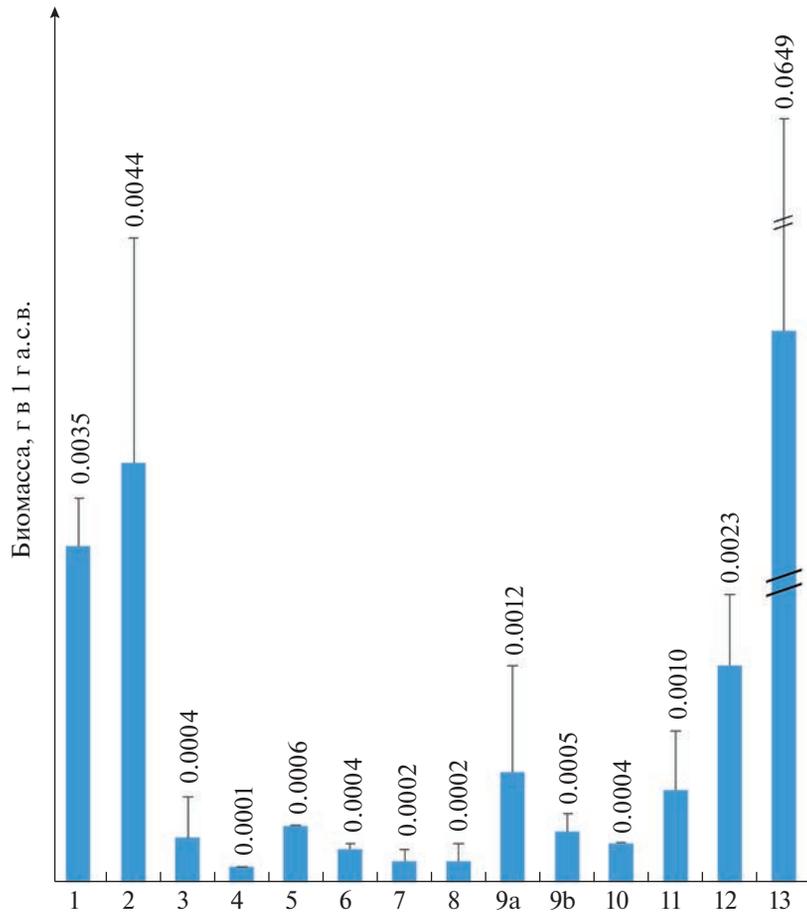
нии определял перифитонные биотопы как “исходные структуры”, а сфагновые, почвенные и бентосные – как “иммиграционные”. Большое число родов в перифитоне и отсутствие части обнаруженных здесь видов в наземных биотопах являются подтверждением тому, что перифитон может быть источником начального расселения видов тестацей (Schönborn, 1967). С другой стороны, высокое разнообразие тестацей в перифитоне может объясняться большей гетерогенностью среды обитания и наличием в данном биотопе большего количества потенциальных экологических ниш для протистов (Tikhonenkov, 2007/2008).

Наиболее часто встречающимися видами в пределах исследуемой трансекты были *Trinema lineare* и *Euglypha laevis*, что подтверждает эврибионтность

данных видов (Булатова, 2010; Чернышов, Мазей, 2010; Mazei, Chernyshov, 2011; Bobrov, Krasilnikov, 2011 и др.). Обнаруженный нами *Conicocassis pontiguasiformis* ранее описан как вид с ограниченным географическим распространением для арктических зон Канады, Гренландии, Северной Швеции, Шпицбергена и арктических зон России. Для территории юга Западной Сибири данный вид отмечается впервые в нашем исследовании. Бейенс и Бобров (Beyens, Bobrov, 2016) относят данный вид (как *Centropyxis pontiguasiformis* Beyens, Chardez et De Bock 1986) к арктическим эндемиком и предполагают, что он пережил последнее оледенение в арктических рефугиумах. Выявление *C. pontiguasiformis* в нашем исследовании на территории юга Западной Сибири расширяет ареал



**Рис. 9.** Изменение видового богатства в 1 г а.с.в. (А) и обилия (тыс. клеток/г а.с.в.) (В) раковинных амёб межозерной трансекты в разнотипных водных и наземных биотопах. Обозначения биотопов см. на рис. 1. Планки погрешностей – ошибка средней. Столбец диаграммы для биотопа 13 уменьшен (символ //) в 3.5 раза для лучшей визуализации.



**Рис. 10.** Общая биомасса тестаций (в 1 г а.с.в.) сообществ разнотипных биотопов. Обозначения биотопов см. на рис. 1. Планки погрешностей – ошибка среднего. Столбец 13 уменьшен (символ //) в 11.8 раз для лучшей визуализации.

обитания данного вида. Также, по неопубликованным данным Сименса (<https://arcella.nl/conicocassis-pontigulasiformis>), *C. pontigulasiformis* обнаружен

в торфяных болотах Нидерландов, Германии и Австрии. Таким образом, распространение данного вида не ограничивается арктическими био-

Приложение 1. Видовой состав и относительные обилия (%) тестаций межозерной трансекты

Биотоп	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Strip	Б
<i>Alabasta militaris</i> (Penard 1890) Duckert, Blandenier, Kosakyan et Singer 2018	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	7	0	0	0
<i>Antarcella</i> sp. Deflandre 1928	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella gibbosa</i> Penard 1890	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella dentata</i> Ehrenberg 1830	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella hemisphaerica</i> Perty 1852	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1
<i>Arcella hemisphaerica undulata</i> (Deflandre 1928) Tsyganov et Mazei 2006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Arcella hemisphaerica playfairiana</i> Deflandre 1928	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arcella jurassica</i> Olivier 1944	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella ovaliformis</i> (Chardez et Beyens 1987)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arcella rotundata stenostoma</i> Deflandre 1928	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Arcella vulgaris penardi</i> Deflandre 1928	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Archerella flavum</i> (Archer 1877) Loeblich et Tappan 1961	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	1	20	0
<i>Argynnia dentistoma</i> (Penard 1890)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Assulina muscorum</i> Greeff 1888	0	13	0	3	1	4	5	6	22	32	15	0	5	0
<i>Assulina seminulum</i> (Ehrenberg 1848)	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	2	0	0	0
<i>Bullinularia gracilis</i> Thomas 1959	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Bullinularia indica minor</i> (Penard 1907) Deflandr 1953	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis aculeata lata</i> Deflandre 1929	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Centropyxis aculeata minima</i> van Oye (Ehrenberg 1838)	13	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	10
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre 1929	12	0	8	9	5	6	12	6	5	1	0	1	0	0
<i>Centropyxis aerophila sphagnicola</i> Deflandre 1929	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Centropyxis delicatula</i> Penard 1902	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis discoides</i> Penard 1902	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Centropyxis ecomis</i> (Ehrenberg 1841)	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis elongata</i> (Penard 1890) Thomas 1959	5	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centropyxis laevigata</i> Penard 1890	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehrenberg 1838) Stein 1857	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Приложение 1. Продолжение

Биотоп	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Strip	Б
<i>Centropxyx sylvatica</i> (Deflandre 1929 var.) Bonnet et Thomas 1955	2	1	1	1	5	2	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chlamydothrys</i> sp. Cienkowski 1876	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coniocassis pontigulasiformis</i> (Beyens et al. 1986) Nasser et Anderson 2015	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Corythion dubium</i> Taranek 1871	0	4	3	3	0	5	4	16	3	2	1	0	0	0
<i>Cryptodiffugia angusta</i> (Schönborn 1965) Page 1966	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia compressa</i> Penard 1902	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia crenulata</i> Playfair 1917	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6
<i>Cryptodiffugia horrida</i> Page 1966	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia oviformis</i> Penard 1902	3	25	12	0	0	5	6	5	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia psammophila</i> (Golemansky 1970) Bobrov et Mazzei 2017	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cryptodiffugia pusilla</i> Playfair 1917	0	3	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Cryptodiffugia sacculus</i> Penard 1902	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Cryptodiffugia sacculus sakotschawi</i> Tarnogradsky 1959	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7
<i>Cyclopyxis cylindrica</i> Kufferath 1932	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre 1929	1	0	2	0	0	0	3	0	0	2	0	6	1	0
<i>Cyclopyxis eurystoma parvula</i> Bonnet et Thomas 1960	0	0	1	0	1	4	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cyclopyxis kahli</i> (Deflandre 1929)	3	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cyphoderia laevis</i> Penard 1902	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Diffugia bacillifera</i> Penard 1890	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Diffugia geosphaira</i> Ogden 1991	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Diffugia humilis</i> Chardez 1991	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Diffugia lucida</i> Penard 1890	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diffugia stoutii</i> Ogden 1983	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diffugia pulex</i> Penard 1890	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diffugia rubescens</i> Penard 1891	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euglypha acanthophora</i> (Ehrenberg 1841)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Euglypha bryophila</i> Brown 1911	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Euglypha capsiosa</i> Coûteaux 1978	0	0	3	3	1	2	3	1	0	0	2	0	0	0

Приложение 1. Продолжение

Биотоп	П	Sfim	Ssq	БВ	БО	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spap	Sang	Strip	Б
<i>Euglypha compressa</i> Carter 1864	0	0	0	0	0	1	0	0	0	9	3	0	3	0
<i>Euglypha ciliata glabra</i> Wailes 1915	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Euglypha cristata</i> Leidy 1874	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Euglypha cuspidata</i> Bonnet 1959	0	1	0	0	2	1	4	6	6	0	0	0	0	0
<i>Euglypha denticulata</i> Brown 1912	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euglypha laevis</i> (Ehrenberg 1845)	2	1	8	10	6	9	7	4	0	2	1	0	3	0
<i>Euglypha rotunda</i> (Ehrenberg 1845) Wailes 1915	0	0	0	4	2	2	1	3	0	15	4	0	3	0
<i>Euglypha strigosa</i> (Ehrenberg 1848) Leidy 1878	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Euglypha tuberculata</i> Dujardin 1841	5	1	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Frenopyxis bipilata</i> (Baković et al. 2019)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora arenaria</i> (Greeff 1866) González-Miguéns et al. 2021	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora arenaria irregularis</i> Greeff 1866	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora arenaria sphagnicola</i> (Deflandre 1928) González-Miguéns et al. 2021	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galeripora catinus</i> (Penard 1890) González-Miguéns et al. 2021	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Galeripora discoides foveosa</i> Playfair 1918	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0
<i>Galeripora discoides scutelliformis</i> Playfair 1918	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Galeripora naiadis</i> González-Miguéns et al. 2021	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geoplagiopyxis declivus</i> Chardez 1960	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gibbocarina galeata</i> (Penard 1890) Kosakyan et al. 2016	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heleopera petricola</i> Leidy 1879	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Heleopera rosea</i> Penard 1890	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heleopera sylvatica</i> Penard 1890	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	18	0	12	0
<i>Hyalosphenia elegans</i> Leidy 1874	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	11	0
<i>Hyalosphenia insecta</i> Harmisch 1938	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
<i>Hyalosphenia papilio</i> Leidy 1874	0	19	0	0	0	0	0	0	3	0	0	47	11	0
<i>Hyalosphenia papilio stenostoma</i> Deflandre 1931	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	1	0
<i>Hyalosphenia platystoma</i> West 1903	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lesquereusia spiralis</i> (Ehrenberg 1840)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

## Приложение 1. Окончание

Биотоп	П	Sfim	Ssq	BB	BO	ЛО	СБ	СЗ	Sfus	Sdiv	Spar	Sang	Srip	Б
<i>Meisterfeldia vanhoornei</i> (Beuens et Chardez 1986) Bobrov 2016	0	0	0	0	0	0	0	0	7	5	3	0	0	9
<i>Microchlamys patella</i> (Claparède et Lachmann 1859) Cockerell 1911	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22
<i>Microcorycia radiata</i> (Brown 1912) Hopkinson 1919	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nebela bohémica</i> (Archer 1867) Leidy 1897	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Nebela guttata</i> Kosakyan et Lara 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0
<i>Nezelia waillesi</i> (Ogden 1980) Meisterfeld 1984	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phryganella acropodia</i> (Hertwig et Lesser 1874) Hopkinson 1909	0	0	0	5	3	2	3	2	0	0	1	6	2	4
<i>Phryganella acropodia penardi</i> Decloitre 1955	0	0	0	0	1	0	3	1	0	0	0	0	0	0
<i>Phryganella microps</i> Valkanov 1963	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>Physochila tenella</i> Penard 1893	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	9	0
<i>Placocista glabra minima</i> Penard 1905	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Placocista jurassica</i> Penard 1905	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Pseudodiffugia fulva</i> Archer 1870	0	0	0	0	40	6	6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudodiffugia klarae</i> Kiss et Török 2009	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudodiffugia virescens</i> Penard 1904	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Pyxidicula operculata</i> (Agardh 1827) Ehrenberg 1838	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Pyxidicula patens</i> Claparède et Lachman 1858	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Quadrullella variabilis</i> Kosakyan et al. 2016	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schwabia stoutii</i> (Ogden 1983)	0	0	0	0	0	0	11	4	0	0	0	0	0	0
<i>Tracheleuglypha acolla</i> Bonnet et Thomas 1955	2	0	11	12	2	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tracheleuglypha dentata</i> (Vejdovsky 1882) Deflandre 1928	6	2	6	6	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trachelocorythion pulchellum</i> (Penard 1890)	1	2	4	4	2	4	0	1	3	0	0	0	1	0
<i>Trigonopyxis arcuata</i> Penard 1912	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Trigonopyxis minuta</i> Schönborn et Peschke 1988	0	0	0	0	0	0	0	0	13	7	1	0	0	0
<i>Trinema chardezi</i> Decloitre 1981	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trinema complanatum</i> Penard 1890	1	1	0	2	6	3	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Trinema enchelys</i> (Ehrenberg 1838)	0	0	0	3	0	19	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trinema lineare</i> Penard 1890	4	4	15	21	13	19	17	35	1	7	5	0	2	8
<i>Walesella eboracensis</i> (Wailles et Penard 1911)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<b>Обилие (экз./г а.с.в.)</b>	<b>11886</b>	<b>37636</b>	<b>14903</b>	<b>11635</b>	<b>35732</b>	<b>26805</b>	<b>12570</b>	<b>20987</b>	<b>16282</b>	<b>7635</b>	<b>14434</b>	<b>5171</b>	<b>32139</b>	<b>671500</b>
<b>Число таксонов</b>	<b>41</b>	<b>26</b>	<b>32</b>	<b>29</b>	<b>31</b>	<b>28</b>	<b>24</b>	<b>19</b>	<b>22</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>11</b>	<b>28</b>	<b>28</b>
<b>Shannon_H</b>	<b>3.271</b>	<b>2.515</b>	<b>2.908</b>	<b>2.753</b>	<b>2.369</b>	<b>2.755</b>	<b>2.794</b>	<b>2.267</b>	<b>2.413</b>	<b>2.37</b>	<b>2.439</b>	<b>1.572</b>	<b>2.605</b>	<b>2.789</b>

топами, что не позволяет считать его арктическим эндемиком.

Наибольшие значения плотности видов и, соответственно, биомассы в 1 г а.с.в. тестацией выявлены в бентосе прибрежной части болотного озера, и связаны, по всей видимости, с накопительным эффектом в данном биотопе, где происходит аккумуляция питательных веществ и микроорганизмов. Следует отметить, что приведенные нами значения биомассы относились как к мертвым, так и к живым, трофически-активным тестациям. Для бентоса, перифитона, почв, растительных подстилок сроки разложения раковинок тестацией составляют от одной-двух недель (в течение этого срока в экспериментальных условиях разрушается 40–90% раковинок (Lousier, Parkinson, 1981)), до трех месяцев (Schönborn, 1975). Разложение раковинок тестацией в данных средах зависит также от вида: быстрее всего разлагаются раковинки, содержащие прикрепленные минеральные элементы, характерные для бентосных раковинных амёб. Кроме того, более высокая влажность стимулирует разрушение большего количества раковинок (Lousier, Parkinson, 1981). Возраст раковинок бентосных сообществ на момент сбора проб (начало июля) вероятно варьировал от 1 недели до двух-трех месяцев.

В целом, видовая структура сообществ раковинных амёб существенно зависит от типа биотопа. Встречаемость и обилие раковинных амёб определялись характером субстрата и составом растительности в точке отбора (перифитон, сфагновые мхи, лесная подстилка (березняки, сосняки), донные осадки). По видовому составу все типы сообществ тестацией объединяются в две группы, из водных и из наземных биотопов. При переходе в наземные условия исчезает большинство гидрофильных видов: *Antarcella pseudarcella*, *Arcella gibbosa*, *A. dentata*, *Centropyxis discoides*, *C. ecorinis*, *Euglypha acanthophora*, *Galeripora arenaria irregularis*, *G. naiadis*, *Gibbocarina galeata*, *Lesquereusia spiralis*, *Hyalosphenia platystoma*, *Microchlamys patella*, *Pyxidicula patens*, *Cyphoderia laevis*, *Conicocassis pontigulasiformis*.

Исследованный липняк-осинник мертвопокровный имел характерные признаки произошедшего ранее пожара. Количество видов и обилие тестацией в 1 г а.с.в. в данном биотопе характеризовались средними значениями среди всех биотопов трансекты, не тронутых пожаром, что может указывать на низкую интенсивность и непродолжительность пожара. При этом из всех лесных биотопов здесь обнаружено наибольшее число видов тестацией рода *Trinema* (4 вида). Также для данного биотопа были характерны наибольшие значения среднего обилия эврибионтных видов: *Euglypha laevis* (2370 экз./г а.с.в.) среди всех исследованных биотопов, *Trinema enchelys* (4970 экз./г а.с.в.) среди всех наземных биотопов трансекты и наибольшее среднее обилие *Heleopera sylvatica* (535 экз./г а.с.в.) среди всех лесных место-

обитаний. Все вышеперечисленное может указывать на интенсивные восстановительные процессы в сообществе раковинных амёб после пожара (Marcisz et al., 2019). Полученные данные совпадают с результатами исследований тестацией в местообитаниях, затронутых действием пожаров (Wanner, Xylander, 2003; Курьина, Климова, 2016; Marcisz et al., 2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованных разнотипных биотопах межозерной трансекты обнаружено высокое разнообразие раковинных амёб на уровне рода, составляющее более четверти описанных на настоящий момент пресноводных родов тестацией. Арктический вид *Conicocassis pontigulasiformis* впервые зафиксирован для юга Западной Сибири. Половина найденных родов из разнотипных биотопов и наибольшее число видов выявлены в перифитоне, что может свидетельствовать о высокой гетерогенности среды и наличии большего количества экологических ниш для тестацией. Состав сообществ раковинных амёб в разнотипных биотопах зависел от степени обводненности, характера субстрата и растительности. Закономерности сукцессионных изменений заболоченных экосистем и особенности распределения видов в разнотипных биотопах свидетельствуют о том, что сообщества тестацией являются удобными индикаторными объектами для палеоэкологических реконструкций.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Ю.А. Мазею (МГУ, ИПЭЭ РАН) за помощь в планировании исследований и подготовке рукописи. Благодарим А.С. Бороздину (ИБВВ РАН) за помощь в полевых работах.

Работа выполнена при поддержке Правительства Тюменской области в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2), проекта РНФ № 19-14-00102П (валидация таксономической идентификации и интегральных характеристик сообществ) и в рамках государственных заданий (№ 0122121051100102-2 и 121051100099-5).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булатова У.А., 2010. Фауна и экология раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) сосновых лесов Томской и Кемеровской областей // Вестник Томского государственного университета. Биология. Т. 2. Вып. 10. С. 58–67.
- Земцов А.А., Мезенцев А.В., Инишева Л.И., 1998. Болота Западной Сибири: их роль в биосфере. Томск: Издательство Томского ЦНТИ. 52 с.
- Курьина И.В., Климова Н.В., 2016. Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири) // Вестник

- Томского государственного университета. Биология. Вып. 3. № 3.35. С. 161–181.
- Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Чернышов В.А., 2009. Структура сообщества раковинных амёб (Testacealobosea; Testaceafilosea; Amphitremidae) в Чибирлейском моховом болоте (среднее Поволжье) // Известия Самарского научного центра РАН. ol Т. 11. № 1. С. 72–77.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., 2006. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 300 с.
- Рахлеева А.А., Корганова А.А., 2005. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоологический журнал. Т. 84. № 12. С. 1427–1436.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А., 2017. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та. 207 с.
- Чернышов В.А., Мазей Ю.А., 2010. Сообщества почвообитающих раковинных амёб в биогеоценозах подтаежной зоны Западной Сибири и их изменения вдоль ландшафтных катен // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. № 21. С. 66–73.
- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukeš J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki F., et al., 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. V. 66. № 1. P. 4–119.
- Amesbury M.J., Booth R.K., Roland T.P., Bunbury J., Clifford M.J., Charman D.J., et al., 2018. Towards a Holarctic synthesis of peatland testate amoeba ecology: Development of a new continental-scale palaeohydrological transfer function for North America and comparison to European data // Quaternary Science Reviews. V. 201. P. 483–500.
- Beyens L., Bobrov A., 2016. Evidence supporting the concept of a regionalized distribution of testate amoebae in the Arctic // Acta Protozoologica. V. 55. № 4. P. 197–209.
- Beyens L., Chardez D., De Landsheer R., De Baere D., 1986. Testate amoebae communities from aquatic habitats in the Arctic // Polar Biology. V. 6. № 4. P. 197–205.
- Bobrov A., Wetterich S., 2012. Testate amoebae of arctic tundra landscapes // Protistology. V. 7. № 1. P. 51–58.
- Bobrov A.A., Krasilnikov P.A., 2011. Testate amoebas of pine forests in Mexico // Biology Bulletin. V. 38. № 4. P. 400–405.
- Charman D.J., 2001. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae // Quaternary Science Reviews. V. 20. № 16. P. 1753–1764.
- Charman D.J., Blundell A., ACCROTELM members, 2007. A new European testate amoebae transfer function for palaeohydrological reconstruction on ombrotrophic peatlands // Journal of Quaternary Science. V. 22. № 3. P. 209–221.
- Diaconu A.C., Grindean R., Panait A., Tanțău I., 2016. Late Holocene palaeohydrological changes in a Sphagnum peat bog from NW Romania based on testate amoebae // Studia UBB Geologia. V. 60. № 1. P. 21–28.
- Fenchel T., 2005. Respiration in aquatic protists // Respiration in aquatic ecosystems. del Giorgio P.A., William P. (Eds). Oxford, UK: Oxford University Press P. 47–56.
- Ghosh A., Filipsson H.L., 2017. Applications of Foraminifera, Testate Amoebae and Tintinnids in Estuarine Palaeoecology // Applications of Palaeoenvironmental Techniques in Estuarine Studies. Dordrecht: Springer. P. 313–337.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia electronica. V. 4. № 1. P. 9.
- Kosakyan A., Goma F., Lara E., Lahr D.J.G., 2016. Current and future perspectives on the systematics, taxonomy and nomenclature of testate amoebae // European Journal of Protistology V. 55. P. 105–117.
- Krashevskaya V., Bonkowski M., Maraun M., Ruess L., Kandler E., Scheu S., 2008. Microorganisms as driving factors for the community structure of testate amoebae along an altitudinal transect in tropical mountain rain forests // Soil Biology and Biochemistry. V. 40. № 9. P. 2427–2433.
- Kurina I.V., Golovatskaya E.A., 2018. Testate Amoebae Assemblages (Rhizopoda and Testacea) in the Peat Deposits of the Floodplain Terrace Swamp (the South of Forested Zone of Western Siberia) // Biology Bulletin. V. 45. № 1. P. 91–99.
- Levinson H., Turner J.T., Nielsen T.G., Hansen B.W., 2000. On the trophic coupling between protists and copepods in arctic marine ecosystems // Marine Ecology Progress Series. V. 204. P. 65–77.
- Lousier J. D., Parkinson D., 1981. Evaluation of a membrane filter technique to count soil and litter testacea // Soil Biology and Biochemistry. V. 13. № 3. P. 209–213.
- Malysheva E.A., Mazei Yu.A., Yermokhin M.V., 2013. Testate amoebae community pattern in different types of boundary structures at the water-land contact zone // Biology Bulletin. V. 40. № 10. P. 823–831.
- Marcisz K., Lamentowicz M., Gałka M., Colombaroli D., Adolf C., Tinner W., 2019. Responses of vegetation and testate amoeba trait composition to fire disturbances in and around a bog in central European lowlands (northern Poland) // Quaternary science reviews. V. 208. P. 129–139.
- Mazei Yu.A., Chernyshov V.A., 2011. Testate amoebae communities in the southern tundra and forest-tundra of Western Siberia // Biology Bulletin. V. 38. № 8. P. 789–796.
- Mazei Yu.A., Embulaeva E.A., 2009. Change in soil testate amoebae communities along the forest-steppe gradient in the Middle Volga // Arid ecosystems. V. 15. № 37. P. 13–23.
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A., 2007. Structure of a community of testate amoebae in a Sphagnum dominated bog in upper Sura Flow (Middle Volga Territory) // Biology Bulletin. V. 34. № 4. P. 382–394.
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A., 2009. Community structure of testate amoebae in waterlogged biotopes in the southern taiga of European Russia // Uspekhi sovremennoy biologii. V. 129. № 2. P. 212–222.
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Chernyshov V.A., Ivanovsky A.A., Payne R.J., 2018. First records of testate amoebae from the Novaya Zemlya archipelago (Russian Arctic) // Polar Biology. V. 41. № 6. P. 1133–1142.
- Mieczan T., Tarkowska-Kukuryk M., 2013. Diurnal dynamics of the microbial loop in peatlands: structure, function and relationship to environmental parameters // Hydrobiologia. V. 717. № 1. P. 189–201.
- Mitchell E.A.D., Gilbert D., Buttler A., Amblard C., Grosvernier P., Gobat J.M., 2003. Structure of microbial communities in Sphagnum peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment // Microbial Ecology. V. 46. № 2. P. 187–199.
- Nasser N.A., Patterson R.T., 2015. Conicocassis, a new genus of Arcellinina (testate lobose amoebae) // Palaeontologia Electronica. V. 18. № 46A. P. 1–11.

- Parish F., Sirin A., Charman D., Joosten H., Minaeva T., Silvius M., 2008. Assessment of peatlands, biodiversity and climate change: Main Report. Global Environment Centre, Kuala Lumpur, Malaysia, and Wetlands International, Wageningen. The Netherlands.
- Schönborn W., 1967. Taxozönitok der beschalteten süßwasser-rhizopoden: eine raumstrukturanalytische untersuchung über lebensraumerweiterung und evolution bei der mikrofauna // *Limnologia*. V. 5. № 2. P. 159–207.
- Schönborn W., 1975. Ermittlung der Jahresproduktion von Boden-Protozoen. I. Euglyphidae (Rhizopoda, Testacea) // *Pedobiologia*. V. 15. P. 415–424.
- Siemensma F.J., 2022. Microworld, world of amoeboid organisms. World-wide electronic publication, Kortenhoef, the Netherlands [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://arcella.nl/> Дата обновления: 31.05.2022.
- Sim T.G., Swindles G.T., Morris P.J., Baird A.J., Charman D.J., Amesbury M.J., et al., 2021. Ecology of peatland testate amoebae in Svalbard and the development of transfer functions for reconstructing past water-table depth and pH // *Ecological Indicators*. V. 131. P. 108122.
- Sirin A., Minayeva T., Yurkovskaya T., Kuznetsov O., Smagin V., Fedotov Yu., 2017. Russian Federation (European Part) // Mires and peatlands of Europe: Status, distribution and conservation. Joosten H., Tanneberger F., Moen A. (eds). Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers. P. 589–616.
- Strassert J.F.H., Jamy M., Mylnikov A.P., Tikhonenkov D.V., Burki F., 2019. New phylogenomic analysis of the enigmatic phylum Telonemia further resolves the eukaryote tree of life // *Molecular Biology and Evolution*. V. 36. P. 757–765.
- Tikhonenkov D.V., 2007/8. Species diversity of heterotrophic flagellates in Rdeisky reserve wetlands // *Protistology*. V. 5. № 2/3. P. 213–230.
- Todorov M., 2009. Morphology and Biometry of *Nebela tenella* Penard, 1893 (Amoebozoa: Arcellinida) // *Acta Protozoologica*. V. 48. № 2. P. 143–151.
- Todorov M., Bankov N., 2019. An atlas of sphagnum-dwelling testate amoebae in Bulgaria. Sofia: Pensoft Publishers. 286 p.
- Tran H.Q., Tran V.T.H., Tikhonenkov D.V., 2021. Freshwater testate amoebae from waterbodies of North Vietnam with the finding of indicator species // *Limnology*. V. 22. № 1. P. 151–160.
- Vaqué D., Guixa-Boixereu N., Gasol J.M., Pedrós-Alió C., 2002. Distribution of microbial biomass and importance of protists in regulating prokaryotic assemblages in three areas close to the Antarctic Peninsula in spring and summer 1995/96 // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. V. 49. № 4–5. P. 847–867.
- Wanner M., Xylander W.E.R., 2003. Transient fires useful for habitat-management do not affect soil microfauna (testate amoebae) – a study on an active military training area in eastern Germany // *Ecological Engineering*. V. 20. № 2. P. 113–119.

## CHANGES IN TESTATE AMOEBA ASSEMBLAGES IN A SERIES OF DIFFERENT-TYPE AQUATIC AND TERRESTRIAL HABITATS OF WETLAND AND FOREST ECOSYSTEMS

O. N. Zagumyonnaya<sup>1, 2, \*</sup>, D. A. Philippov<sup>1, 2</sup>, D. G. Zagumyonnyi<sup>1, 2</sup>,  
A. A. Komarov<sup>3</sup>, A. N. Tsyganov<sup>4, 5</sup>, D. V. Tikhonenkov<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>Papanin Institute for the Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia

<sup>2</sup>University of Tyumen, AquaBioSafe Laboratory, Tyumen, 625003 Russia

<sup>3</sup>Penza State University, V.G. Belinsky Institute of Teachers' Education, Faculty of Physics, Mathematics and Natural Sciences, Penza, 440026 Russia

<sup>4</sup>Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, 119234 Russia

<sup>5</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Laboratory of Soil Zoology and General Entomology, Moscow, 119071 Russia

\*e-mail: zagumelga@gmail.com

Patterns of changes in the species richness, abundance, community structure, and biomass of testate amoebae were studied in a series of different-type aquatic and terrestrial habitats along an interlake transect in the Tyumen Region. Altogether, 112 species and forms of testate amoebae, including subspecies, were identified. Micrographs of all species detected are given. The species *Conicocassis pontiguasiformis* (Beyens et al., 1986) Nasser and Anderson, 2015, previously described as an arctic endemic, was found in the south of Western Siberia for the first time. The species richness of testate amoeba assemblages is maximal in the periphyton. The highest values of species numbers and biomass were detected in the bottom detritus of the coastal part of a swamp lake. Testate amoeba assemblages in various habitats along the transect are divided into aquatic and terrestrial, according to the results of cluster and principal component analyses. The species composition of testate amoeba assemblages depended on substrate wetness, as well as the type of vegetation. The dominants in relative biomass were identified for aquatic, forest, and well-lit *Sphagnum* habitats.

**Keywords:** protists, sphagnobionts, sphagnum mosses, biomass, microscopy, Western Siberia

УДК 595.18(285.2)

## ХОЛОДОЛЮБИВАЯ КОЛОВРАТКА *SYNCHAETA LAKOWITZIANA* LUCKS 1912 (ROTIFERA, SYNCHAETIDAE) В ОЗЕРЕ ПЛЕЩЕЕВО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ., РОССИЯ)

© 2023 г. С. М. Жданова\*

Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН,  
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, 152742 Россия

\*e-mail: zhdanova@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.05.2022 г.

После доработки 12.07.2022 г.

Принята к публикации 14.07.2022 г.

В глубоководном стратифицированном оз. Плещеево впервые обнаружен холодолюбивый вид коловраток *Synchaeta lakowitziana* Lucks 1912, относящийся к северным вселенцам. Коловратка отмечена в зимне-весенний (март–май) и позднеосенний (ноябрь) периоды при температуре воды 1.9–12.9°C. Приведено описание морфологии челюстного аппарата коловратки.

**Ключевые слова:** *Synchaeta lakowitziana*, коловратки, морфология, челюстной аппарат, новые местонахождения

**DOI:** 10.31857/S0044513422120145, **EDN:** ACPMBS

В настоящее время актуальны исследования видов-вселенцев и вопросы, связанные с их идентификацией. В водоемах Верхней Волги регистрируют находки новых и редких видов планктонных животных (Лазарева, 2008; Zhdanova, 2018). При изучении чужеродных видов зоопланктона возникает ряд проблем (Попов, 2013). В частности, для коловраток Волжских водохранилищ характерны слабая изученность исторических ареалов и фауны Волги до образования водохранилищ, изменения в систематике, необходимость прижизненной идентификации (Попов, 2013). Однако многолетние фаунистические исследования позволяют выявлять аборигенные виды и виды – вселенцы. Отслеживание долгосрочных изменений фауны коловраток важно, поскольку коловратки чувствительны к изменению климата и загрязнению водной среды (Ejsmont-Karabin, 2019).

Род *Synchaeta* (Ehrenberg 1832) насчитывает не менее 37 валидных видов, в том числе морские (Segers, 2007). Представители этого рода широко распространены в зоопланктоне озер и водохранилищ (Кутикова, 1970; Hollowday, 2002), но их не всегда идентифицируют до видового уровня. При оценке временного и пространственного распределения зоопланктона в водоемах и водотоках чаще используют фиксированные пробы, при этом форма тела беспанцирных коловраток изменяется. Коловраток рода *Synchaeta* очень сложно идентифицировать на фиксированном материале, поскольку многие определительные признаки (форма тела, особенности строения

ресничного аппарата и ноги, положение боковых щупалец) отчетливо видны лишь на живых организмах (Wilke et al., 2019). При фиксации проб челюстной аппарат (трофи) остается в неизменном виде, и его используют для определения видовой принадлежности коловраток (Кутикова, 1970; Hollowday, 2002; Obertegger et al., 2006; Wilke et al., 2019).

До начала 21 века в оз. Плещеево регистрировали следующие виды рода *Synchaeta*: *Synchaeta grandis* Zacharias 1893, *S. oblonga* Ehrenberg 1832, *S. pectinata* Ehrenberg 1832, *S. tremula* (Müller 1786), *S. stylata* Wierzejski 1893 (Ривьер и др., 1992; Столбунова, 1994, 2006). В качестве наиболее массовых указывали два вида: *S. pectinata* и *S. oblonga* (Столбунова, 2006). В более поздней работе Ривьер (2012) на основе данных, полученных в начале 90-х годов XX века, был отмечен еще один вид – *S. verrucosa* Nipkow 1962. Вид *Synchaeta lakowitziana* Lucks 1912 ранее в озере не регистрировали.

Цель работы – описание находки коловратки *S. lakowitziana* в глубоководном озере Плещеево (Ярославская обл., Россия).

Оз. Плещеево расположено на юге Ярославской обл. (56°43'–56°48' с.ш., 38°43'–38°50' в.д.). Этот водоем ледникового происхождения имеет форму правильного овала, площадь акватории 51.5 км<sup>2</sup>. Литоральная зона с глубиной до 3 м занимает 21.2% акватории, наибольшая глубина 24 м. С конца мая и до середины сентября наблюдается прямая термическая стратификация водной массы озера, в середине весны и осени – го-

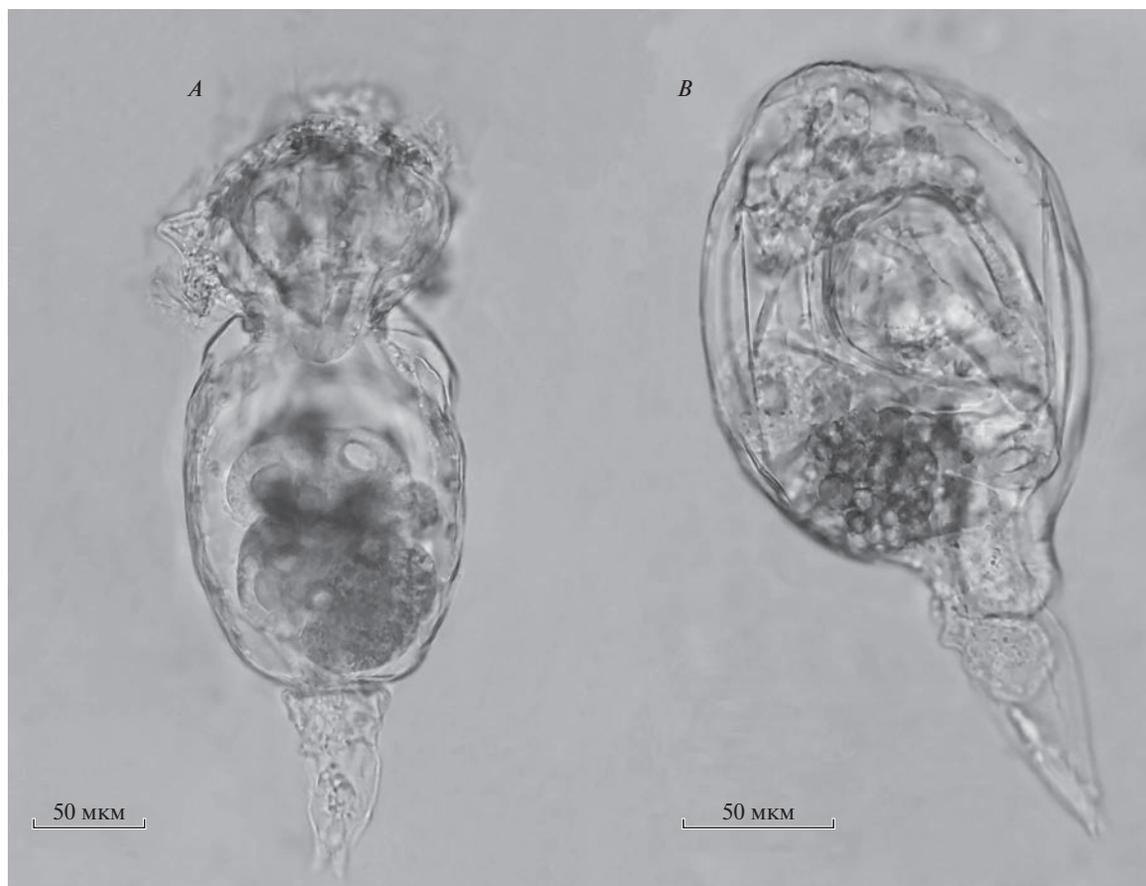


Рис. 1. *Synchaeta lakowitziana*: А – общий вид, В – общий вид с втянутой головой (фиксация формалином).

мотермия. В озеро впадает больше 15 притоков, главным из которых является р. Трубеж, вытекает р. Вёкса. Период водообмена 5.65 лет, коэффициент условного водообмена  $0.18 \text{ год}^{-1}$ , общая минерализация 300 мг/л (Буторин, Скляренко, 1989). Водоем характеризуется как мезотрофный с элементами эвтрофии (Буторин, Скляренко, 1989; Сахарова и др., 2019).

В 2012–2017 и 2019 гг. коловраток исследовали в рамках комплексного изучения экосистемы оз. Плещеево Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Животных выбирали из проб, фиксированных 4% формалином. Для растворения мягких тканей использовали NaOCl (отбеливающее средство “Белизна”) (Кутикова, 1970). Выделенные трофи исследовали под микроскопом Микромед 3U3 (Китай) и NikonDS-Fi1 (микроскоп Nikon Eclipse 80i). Фотографии выполнены с помощью камеры NikonDS-Fi1 (микроскоп Nikon Eclipse 80i) и цифрового видеоокуляра Науеаг НУ-500В (микроскоп Микромед 3 U3). При изготовлении рисунков использованы фотографии. Температуру воды измеряли термооксиметром “YSI ProODO” (YSI Inc., США).

**Виды рода *Synchaeta*, встречающиеся в оз. Плещеево.** В 2012–2017 гг. в зоопланктоне отмечены

*S. lakowitziana*, *S. kitina* Rousselet 1902, *S. pectinata*, *S. tremula*, *S. stylata* (Жданова и др., 2019). *S. oblonga* был обнаружен при повторном просмотре проб. Для определения видовой принадлежности *S. kitina* необходимы дополнительные исследования (идентификация живых особей), поскольку у данного вида отмечены большие вариации строения ункуса (Hollowday, 2002).

В мае 2014 г. впервые для оз. Плещеево отмечен *S. lakowitziana*, в последующие годы вид встречался пробах зоопланктона ежегодно весной в пелагиали и литорали озера, а также в подледный (март 2019 г.) и позднеосенний (ноябрь 2019 г.) периоды. Зимой коловратки формировали скопления в поверхностном слое воды (0–2 м, до 10.8 тыс. экз./м<sup>3</sup>). В апреле–начале мая *S. lakowitziana* были распределены в толще воды равномерно (Жданова и др., 2019). Поздней осенью коловратки были отмечены во всем столбе воды при невысокой численности (0.25 тыс. экз./м<sup>3</sup>). В оз. Плещеево вид встречался совместно с *S. pectinata* и *S. oblonga*, хотя в Великих озерах отмечено, что *S. lakowitziana* не сосуществует с *S. oblonga* (Stemberger, 1979).

**Морфология.** Описание морфологии вида *S. lakowitziana* и его определительных признаков детально представлены в предшествующих рабо-

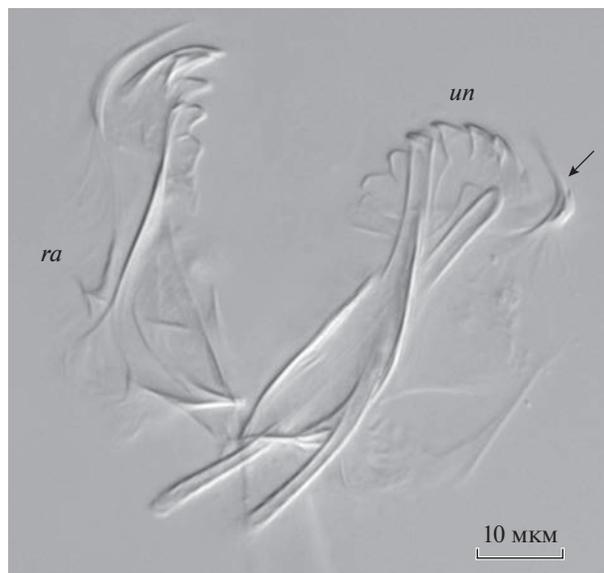


Рис. 2. *Synchaeta lakowitziana* – рамусы (*ra*) и ункусы (*un*). Стрелкой показан двойной фронтальный крючок.

тах (Кутикова, 1970; Hollowday, 2002; Wilke et al., 2019). В частности, Кутиковой (1970) показано, что туловище этих коловраток наиболее широкое в первой половине длины. Голова перехватом отчетливо отделена от туловища. Передний край головы пятиугольный. Нога большая, в прокси-

мальной части вздутая, в дистальной цилиндрическая. Боковые щупальца очень маленькие. Два глазных пятна в середине головы, темно-красные или фиолетовые (Кутикова, 1970).

По нашим наблюдениям, тело *S. lakowitziana* в фиксированном формалином состоянии имеет большую вздутую ногу с двумя расходящимися пальцами и перетяжку под головой (рис. 1А), может иметь полностью втянутую голову (рис. 1В) и ногу. Длина тела в фиксированном состоянии с вытянутой ногой и головным отделом составляла до 300 мкм, с втянутой головой и ногой до 200 мкм. Шейное сужение отмечали у живых особей *S. lakowitziana arctica* Amren 1964 (Hollowday, 2002).

Челюстной аппарат виргатного типа (рис. 2 и 3). Ункусы с семью зубами и фронтальным двойным крючком (= фронтальным крючком с шипом) (рис. 3А). Первый зуб острый, глубоко врезанный. Фулькрум длинный, мачетеподобный с продольными бороздками, его дистальный конец скошен (рис. 3В). Манубрии удлиненные тонкие с тупой внутренней (медиальной) пластинкой и треугольной наружной, поддерживающей широкую тонкую наружную (латеральную) ламеллу (рис. 3С). Хвостовой конец манубриев (кауда) несколько расширен. Особи из оз. Плещеево имели трофи, сходные с приведенными в работах (Pourriot, 1965; Stemberger, 1979; Obertegger et al., 2006).

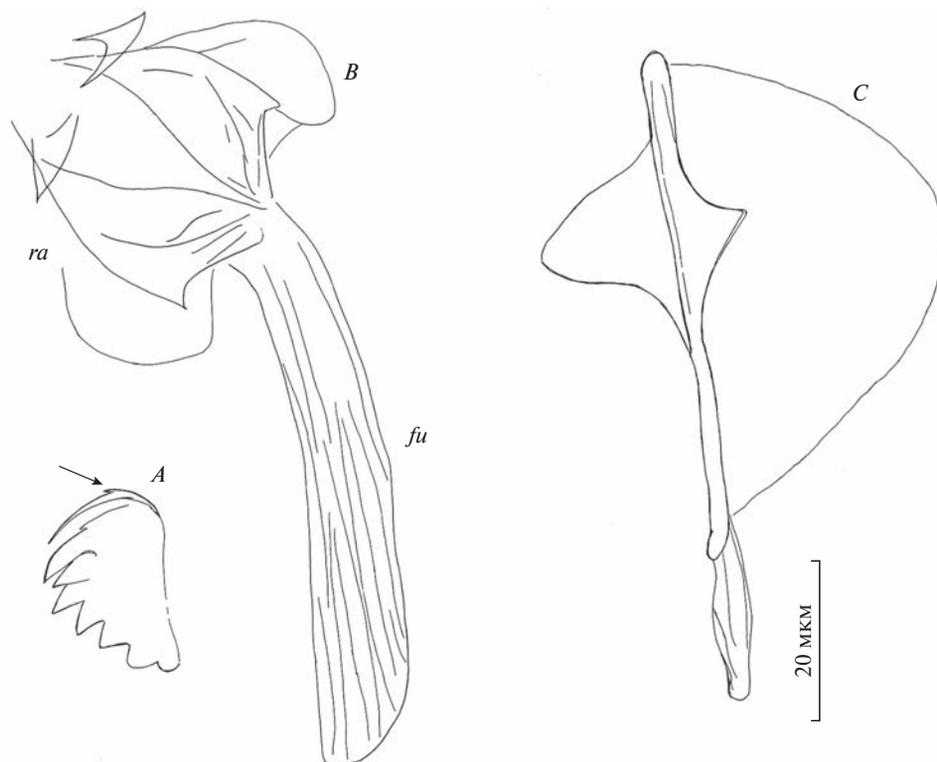


Рис. 3. Строение челюстного аппарата *Synchaeta lakowitziana*: А – ункус, В – рамусы (*ra*) и фулькрум (*fu*), С – манубрий. Стрелкой показан двойной фронтальный крючок.

**Условия обитания.** *S. lakowitziana* – холодолюбивая, стенотермная планктонная коловратка (Кутикова, 1970; Hollowday, 2002). В оз. Плещеево вид встречался при температуре воды 1.9–12.9°C. Зимой доминировал в Великих озерах, а в летние месяцы встречалась только в гипolimнионе (Stemberger, 1979). В августе входил в состав планктона в озерах плато Путорана, где температура воды в поверхностном слое составляла 6.5–11.7°C (Zadelenov et al., 2017). Отмечен в водоемах с широким диапазоном pH (4.3–9.3), но чаще в нейтральных водах (Berzings, Pejler, 1987). Обитает как в слабоминерализованных водоемах (13–42 мг/л) (Zadelenov et al., 2017), так и при солености 4–5‰ (Кутикова, 1970).

**Распространение.** Типовое место обитания: Мариензее, Гданьск, Польша (Hollowday, 2002). Вид распространен в альпийских и субальпийских горных озерах (Ruttner-Kolisko, 1974; Jersabek, 1996, 2011; Obertegger et al., 2007, 2008; Schabetsberger et al., 2010) в Швеции, Польше, Швейцарии, Чехии, в Северной Европе, на Шпицбергене, в Канаде, Австралии, Тасмании (Hollowday, 2002; Bielańska-Grajner et al., 2004; Devetter, 2011; Korzeniewska, Harnisz, 2020), отмечен в Турции (Altındağ, 2000). Обнаружен в эстуариях и прибрежных водах Балтийского моря – в системе солоноватоводных заливов Дарс-Цингст Бодден Чейн, в Куршском и Финском заливах, а также в пресноводной Невской губе Финского залива (Telesh, Heerkloss, 2002). В России вид найден также в бассейне Белого моря (оз. Шуезеро, р. Выг Нижний) (Куликова, 2007), в некоторых озерах Горного Алтая (Ермолаева, 2008), в озерах плато Путорана (Zadelenov et al., 2017), на Южном Сахалине в оз. Тунайча (Заварзин, 2005). Вид указан в зимнем зоопланктоне Рыбинского водохранилища (Slynko et al., 2002; Лазарева, Соколова, 2017). В каскаде Волжских водохранилищ *S. lakowitziana* считается северным вселенцем (Slynko et al., 2002). В водоемах Урала (пока) не обнаружен (Рогозин, 2022).

Коловраток *S. lakowitziana* невозможно с уверенностью отнести к новым или чужеродным видам оз. Плещеево, поскольку пробы и препараты в архиве ИБВВ РАН отсутствуют, а в опубликованных работах часто приводится только родовое название. Определение представителей этого рода вызывало сложности в разное время и при изучении зоопланктона оз. Глубокое Московской обл. (Коровчинский и др., 2017). Дальнейшие прижизненные исследования *S. lakowitziana* в глубоководном оз. Плещеево и в других водоемах России позволят получить более детальные сведения о биологии, распространении и условиях обитания коловраток рода *Synchaeta* в водоемах разного типа.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен В.И. Лазаревой (ИБВВ РАН) за консультации по видовой идентификации коловра-

ток и В.А. Гусакову (ИБВВ РАН) за помощь при фотографировании. Автор выражает благодарность сотрудникам ИБВВ РАН М.И. Малину, А.И. Цветкову, Д.П. Карабанову, Р.З. Сабитовой за помощь в сборе проб зоопланктона.

Работа выполнена в рамках государственного задания 121051100109-1 и при поддержке Национального парка “Озеро Плещеево”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буторин Н.В., Склярёнок В.Л. (отв. ред.), 1989. Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука. 264 с.
- Ермолаева Н.И., 2008. Зоопланктон Мультиинских озер // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Ч. 1. Горно-Алтайск. С. 84–85.
- Жданова С.М., Сабитова Р.З., Цветкова М.В., 2019. Состав и структура зоопланктона озера Плещеево // Труды Института биологии внутренних вод РАН. № 86 (89). С. 34–56.
- Заварзин Д.С., 2005. Некоторые вопросы сезонной динамики зоопланктона озера Тунайча (Южный Сахалин) на современном этапе // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАНС. С. 95–105.
- Коровчинский Н.М., Бойкова О.С., Мнацаканова Е.А., 2017. Долговременные наблюдения пелагического зоопланктона озера Глубокое и некоторые проблемы мониторинговых исследований // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 11. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 39–62.
- Куликова Т.П., 2007. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 223 с.
- Кутикова Л.А., 1970. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploima, Monimotrochida, Paedotrochida). Л.: Наука. 744 с.
- Лазарева В.И., 2008. Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоемах бассейна Верхней Волги // Биология внутренних вод. № 1. С. 81–88.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А., 2017. Состав и обилие зимнего зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 136–146.
- Ривьер И.К., 2012. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Изд-во Пермькова. 390 с.
- Ривьер И.К., Георгиев А.Н., Крылов А.В., 1992. Особенности зимнего зоопланктона озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Отв. ред. Семерной В.П. Ярославль: Ярославский гос. ун-т. С. 67–78.
- Рогозин А.Г., 2022. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Synchaetidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода *Ploesoma*, *Synchaeta* // Зоологический журнал. Т. 101. № 3. С. 243–255.
- Попов А.И., 2013. Зоопланктон Волжских водохранилищ в контексте проблемы биологических инвазий // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 15. № 3. С. 194–202.
- Сахарова Е.Г., 2019. Фитопланктон озера плещеево в 2014–2016 гг. // Труды института биологии внутрен-

- них вод им. И.Д. Папанина РАН. № 86 (89). С. 23–33. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2019-10009>
- Столбунова В.Н., 1994. Фаунистический состав зоопланктона озера Пleshчево // Биология внутренних вод. Информ. бюл. № 96. С. 25–35.
- Столбунова В.Н., 2006. Зоопланктон озера Пleshчево. М.: Наука. 152 с.
- Altındağ A., 2000. A Taxonomical Study on the Rotifer Fauna of Yedigöller (Bolu-Turkey) // Turk. J. Zool. V. 24. P. 1–8.
- Berzings B., Pejler B., 1987. Rotifer occurrence in relation to pH // Hydrobiologia. V. 147. P. 107–116.
- Bielańska-Grajner I., Radwan S., Ejsmont-Karabin J., 2004. Wrotki (Rotifera). Fauna Slodkowodna Polski. Z. 32. Łódź: Oficyna Wydawnicza Tercja. 447 p.
- Devetter M., 2011. Seasonal development of planktonic rotifers in Slapy Reservoir (Czech Republic) // Biologia. V. 66/4. P. 662–668. <https://doi.org/10.2478/s11756-011-0062-x>
- Ejsmont-Karabin J., 2019. Does the world need faunists? Based on rotifer (Rotifera) occurrence reflections on the role of faunistic research in ecology // Internat. Rev. Hydrobiol. V. 104. P. 49–56. <https://doi.org/10.1002/iroh.201901991>
- Hollowday E.D., 2002. Rotifera. Family Synchaetidae // Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Nogrady T., Segers H. (Eds) V. 6. Leiden: Backhuys Publishers. P. 87–211.
- Jersabek C.D., 1996. Verbreitung, Ökologie und Taxonomie von Rädertieren (Rotifera) in alpinen Gewässern der Hohen Tauern und der Nördlichen Kalkalpen // Berichte der naturwissenschaftlich-medizinischen Vereinigung. V. 11. P. 73–145.
- Jersabek C.D., 2011. Die Rädertiere (Rotifera) des Dösentales (Kärnten) // Mitt. Haus der Natur. V. 19. P. 100–102.
- Korzeniewska E., Harnisz M., 2020. Polish River Basins and Lakes—Part II. The Handbook of Environmental Chemistry. V. 87. 438 p. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-12139-6\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-030-12139-6_1)
- Obertegger U., Braioni M.G., Arrighetti G., Flaim G., 2006. Trophi morphology and its usefulness for identification of formalin-preserved species of *Synchaeta* Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae) // Zoologischer Anzeiger. V. 245. P. 109–120. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2006.05.005>
- Obertegger U., Thaler B., Flaim G., 2007. Vorkommen der Gattung *Synchaeta* Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae) in den Seen Südtirols // Greddleriana. V. 7. P. 141–154.
- Obertegger U., Thaler B., Flaim G., 2008. Habitat constraints of *Synchaeta* (Rotifera) in North Italian lakes (Trentino-South Tyrol) // Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen. V. 30. № 2. P. 302–306. <https://doi.org/10.1080/03680770.2008.11902132>
- Pourriot R., 1965. Notes taxinomiques sur quelques Rotifères planctoniques // Hydrobiologia. V. 26. № 3–4. P. 579–604.
- Ruttner-Kolisko A., 1974. Plankton Rotifers, Biology and Taxonomy. Die Binnengewässer. V. 26. № 1. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 146 p.
- Schabetsberger R., Achleitner D., Gassner H. et al., 2010. Die Lahngangseen im Toten Gebirge (Steiermark) // Österreichs Fischerei. V. 63. P. 174–189.
- Segers H., 2007. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution // Zootaxa. V. 1564. P. 1–104. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1564.1.1>
- Slynyo Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K., Papchenkov V.G., Scherbina G.H., Orlova M.I., Therriault T.W., 2002. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Invasive Aquatic Species of Europe. E. Leppäkoski (Eds). Netherlands: Kluwer Academic Publishers. P. 399–411.
- Stemberger R.S., 1979. A guide to rotifers of the Laurentian Great Lakes. EPA-600/4-79-021. 185 p.
- Telesh I.V., Heerkloss R., 2002. Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part I: Rotifera. Hamburg: Verlag Dr. Kovač. 89 p.
- Wilke T., Ahlrichs W.H., Bininda-Emonds O.R.P., 2019. A weighted taxonomic matrix key for species of the rotifer genus *Synchaeta* (Rotifera, Monogononta, Synchaetidae) // ZooKeys. V. 871. P. 1–40. <https://doi.org/10.3897/zookeys.871.36435>
- Zadelenov V.A., Dubovskaya O.P., Bazhina L.V. et al., 2017. New data on biota of some lakes in the western part of the Putorana Plateau // J. Sib. Fed. Univ. Biol. V. 10. № 1. P. 87–105. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0010>
- Zhdanova S.M., 2018. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in lakes of Yaroslavl oblast (Russia) // Inland Water Biology. V. 11. № 2. P. 145–152.

## THE COLD-LOVING ROTIFER, *SYNCHAETA LAKOWITZIANA* LUCKS 1912 (ROTIFERA, SYNCHAETIDAE), IN LAKE PLESHCHEYEVO, YAROSLAVL REGION, RUSSIA

S. M. Zhdanova\*

*I.D. Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia*

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

In the deep-water stratified Lake Pleshcheyevo, a cold-water species of rotifer belonging to the “northern invaders”, *Synchaeta lakowitziana*, was discovered for the first time. The rotifer was recorded in the winter-spring (March–May) and late autumn (November) periods at water temperatures of 1.9–12.9°C. The trophi morphology of the rotifer is described.

**Keywords:** trophi morphology, new record, rotifers

УДК 595.4

## TWO NEW SPECIES OF *EULOHMANNIA* BERLESE 1910 (ACARI, ORIBATIDA, EULOHMANNIIDAE) FROM THE RUSSIAN FAR EAST AND KASHMIR

© 2023 г. S. G. Ermilov<sup>a</sup>, \*, R. A. Norton<sup>b</sup>, \*\*

<sup>a</sup>Institute of Environmental and Agricultural Biology (X-BIO), Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

<sup>b</sup>State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse, New York, 13210 USA

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

\*\*e-mail: ranorton@esf.edu

Received September 1, 2022; Revised September 13, 2022; Accepted September 14, 2022

In surveying material of the genus *Eulohmannia* Berlese 1910, representatives of two new species were discovered. *Eulohmannia aborigensis* sp. n., described based on all instars, is known only from alpine environments of the Kolyma Highlands in Magadan Oblast, Russia. It is the largest species of the genus known (length often well over 800 µm) and appears to be bisexual. Adults are unique among the known species of *Eulohmannia* in having a relatively long femur IV (about 2 times the length of trochanter IV), three setae on trochanter III, 14 setae on tarsus IV, and a minute tooth or spine at the base of each lateral claw. *Eulohmannia juvenalis* sp. n., described based on adults and a single tritonymph, is known only from forest soil in the Kashmir Valley (Kashmir). Among the known species of the genus, adults are unique in having paedomorphic legs, resulting from several specific neotenic characters. The most conspicuous is a monodactylous pretarsus on all legs and the retention of a single seta on trochanters III and IV, but several other setae are delayed or fail to be developed.

**Ключевые слова:** эдафические почвенные клещи, партеногенез, педоморфоз, таксономия, морфология, онтогенез, Евразия

**DOI:** 10.31857/S004451342301004X, **EDN:** AYKWEF

*Eulohmannia* Berlese 1910 (Eulohmanniidae) is a distinctive oribatid mite genus that exhibits a Laurasian distribution (Hammer, Wallwork, 1979), having been reported from across temperate and boreal regions of the Nearctic and Palaearctic realms (Marshall et al., 1987; Mahunka, Mahunka-Papp, 1995) while apparently being absent from the Southern Hemisphere (Subías, 2004; Subías et al., 2012). Its species have a unique body form – narrowly cylindrical and constricted at the sejugal articulation – and are members of the euedaphic soil fauna found predominantly in fine humus under forest litter, mosses, or tundra.

Most published information about the genus relates to the widespread type species, *E. ribagai* (Berlese 1910), which has long been viewed as the single well-documented species in a family that is typically characterized as relictual and thelytokous ('parthenogenetic'). But recently, Norton and Ermilov (2022) revealed a greater diversity in Eulohmanniidae, from the standpoints of taxa, morphology and biology. They proposed a second genus (*Paedolohmannia*), the type species of which – *P. metzi* Norton et Ermilov 2022 – is both distinctly paedomorphic and sexual; they recognized *E. bifurcata* Fujikawa 2014 (first proposed as a subspecies of *E. ribagai*) as a distinct species; they reported sexual populations of *E. ribagai* in the north-

western Nearctic; and they revealed the existence of two undescribed *Eulohmannia* species from Asia.

Our purpose herein is to formally describe the latter two species, each known only from its type locality. *Eulohmannia aborigensis* sp. n. from the subarctic Kolyma Highlands of Magadan Oblast, Russian Far East, is a large species having a proportion of males and females that is typical of sexual oribatid mite species. The description is based on all instars. *Eulohmannia juvenalis* sp. n. from a mixed forest in the Kashmir Valley (Kashmir), is described based on adults and one tritonymph. It apparently is a thelytokous species (no males found) that exhibits several paedomorphic traits, the most conspicuous of which is monodactylous leg pretarsi. In both descriptions, some traits are compared to those of *E. ribagai*, as presented by Norton and Ermilov (2022).

### METHODS

**S p e c i m e n s.** Material of *E. aborigensis* sp. n. came from two sources. Most is from the Canadian National Collection, Ottawa, Canada (CNC) and derived from a 1979 collecting expedition by Drs. V. Behan-Pelletier and A. Fjellberg to the Kolyma Highlands (Magadan Oblast), linked to a USA-USSR Bilateral Exchange Program. A smaller portion was more recently

collected from the same location (2006, by A. Alfimov) and contributed by Dr. O. Makarova. Due to specimen hardening and inability to clear properly, data for nymphs (all from 1979 collections) are incomplete; particularly, a full set of setal measurements, as in the larva and adult, was not possible.

Material of *E. juvenalis* derives from a single soil sample, taken by author R.A.N. during a collecting trip to the Kashmir Valley in 1986.

**Observation and documentation.** Most specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. Some data and images were obtained from dissected specimens, or from specimens permanently mounted on slides in the CNC collection (see below). For body length measurement we followed the method of Norton and Ermilov (2022), which removes the variation derived from differing degrees of body distention; due to the broad, soft sejugal articulation and potential for telescoping, a fully contracted individual may have only 90–94% of its fully distended length. Specifically, body length was measured as the sum of notogastral (gastronotal in juveniles) and prodorsal length, with the latter measured only to the tip of the rostrum – i.e., the projecting parts of the gnathosoma were not included as they also varied in distension. Therefore, the largest individuals – if they are fully distended and measured from the tip of the gnathosoma to the end of the hysterosoma – could be almost 15% longer than our indicated upper limit. Notogastral (gastronotal) width refers to the maximum width of the hysterosoma in dorsal view. Lengths of body setae were measured as to avoid foreshortening errors. All measurements are presented in micrometers. Formulas for leg setation counts are given in parentheses according to the sequence trochanter-femur-genu-tibia-tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica DM 2500 transmission light microscope. Other observations and light photography employed bright-field, polarized, and Nomarski (DIC) illumination using a Nikon Eclipse E800 compound microscope. Light micrographs were obtained, usually as image stacks, with an AmScope MU800 digital camera. Image stacks were combined using the Helicon Focus Pro (v. 5.0) suite; the stacks varied widely in number of individual images, usually only several for highly magnified images and 15–30 for lower magnifications. As needed, images were adjusted with Adobe Photoshop (CS3) for contrast and color balance.

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

**Abbreviations.** *Prodorsum.* Setae: *ro*, *le*, *in*, *bs*, *exa*, *exp* – rostral, lamellar, interlamellar, bothrid-

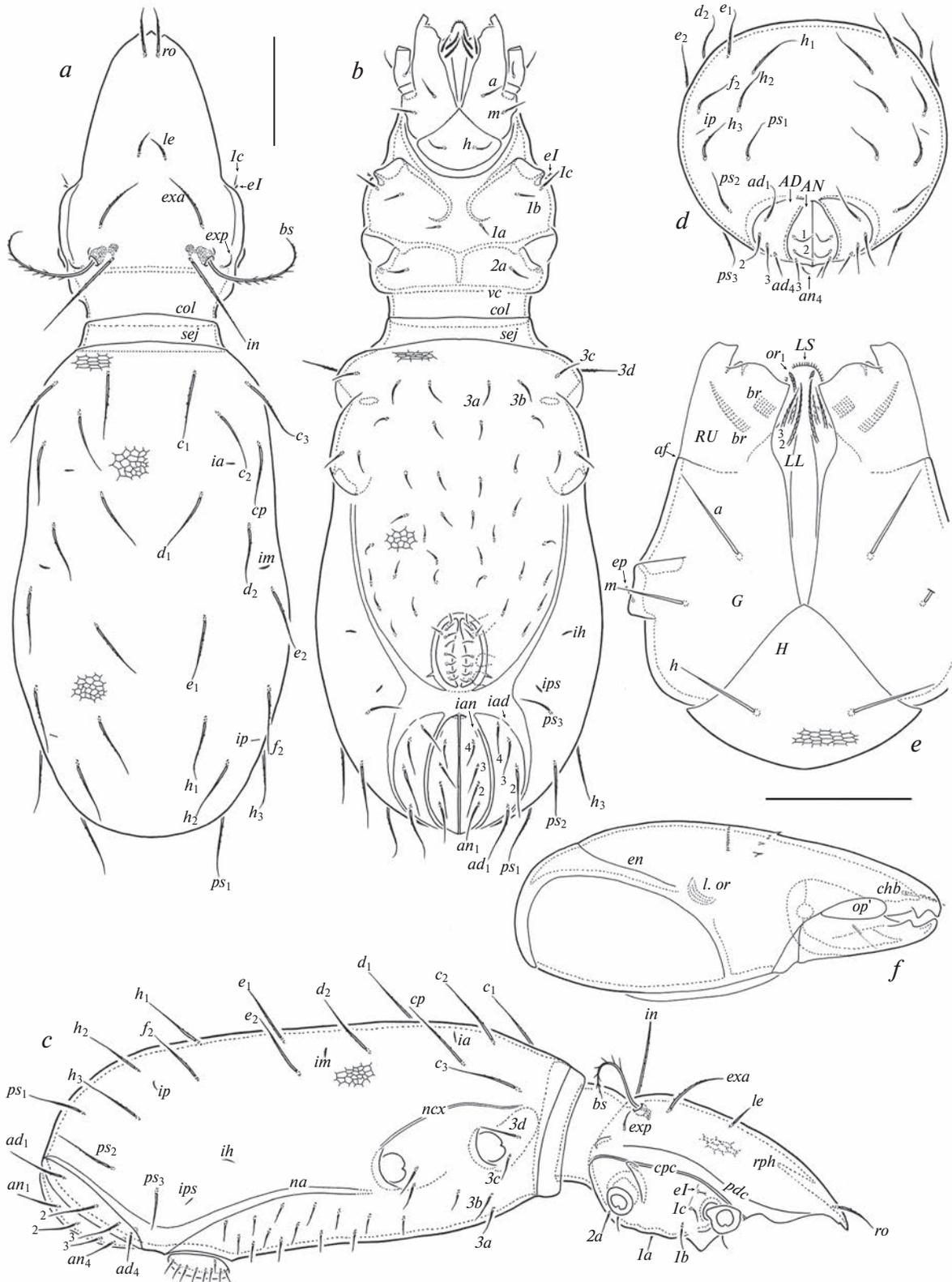
ial, and exobothridial (anterior, posterior) setae, respectively. Other structures: *rph* – rostrum; *col* – cervical collar; *sej* – sejugal articulation. *Notogaster, gastronotum.* Setae: *c*-row (*c*<sub>1</sub>, *c*<sub>2</sub>, *c*<sub>3</sub>, *cp*); *d*-row (*d*<sub>1</sub>, *d*<sub>2</sub>); *e*-row (*e*<sub>1</sub>, *e*<sub>2</sub>); *f*<sub>2</sub>; *h*-row (*h*<sub>1</sub>, *h*<sub>2</sub>, *h*<sub>3</sub>); *ps*-row (*ps*<sub>1</sub>, *ps*<sub>2</sub>, *ps*<sub>3</sub>). Other structures: *ia*, *im*, *ip* – anterior, middle, posterior lyrifissures, respectively; *ih*, *ips* – lyrifissures associated with setal rows *h* and *ps*, respectively; *ncx* – narrow scissure between notogaster and coxisternum. *Coxisternum and lateral podosoma.* Setae: *eI* – supra-coxal seta; *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *3d* – setae of epimeres I–III. Structures: *Cl* – Claparède's organ; *cpc* – podocephalic canal; *pd* – prodorsal carina; *vc* – vertical contour marking anterior extent of cervical collar. *Anogenital region.* Setae: *ad*<sub>1</sub>, *ad*<sub>2</sub>, *ad*<sub>3</sub>, *ad*<sub>4</sub> – adanal setae; *an*<sub>1</sub>, *an*<sub>2</sub>, *an*<sub>3</sub>, *an*<sub>4</sub> – anal setae; *x* – questionable neutrichous seta. Other structures: *AD* – adanal plate or segment; *AN* – anal plate or segment; *iad*, *ian* – adanal, anal lyrifissure, respectively. *Gnathosoma.* Setiform organs: *a*, *m* – anterior, middle seta of gena; *h* – hypostomal seta of mentum; *sup*, *inf*, *d*, *l*, *acm*, *cm*, *ul*, *vt*, *lt* – palp setae; *ep* – postpalpal seta;  $\omega$  – palp tarsal solenidium; *chb* – cheliceral seta. Other structures:  $\alpha f$  – adaxial (antiaxial) fissure of rutellar manubrium; *br* – rutellar brush (=ciliary comb); *RU* – rutellum; *G* – gena; *H* – mentum; *LL* – lateral lip; *LS* – labrum; *en* – line of attachment for cheliceral frame; *lor* – lamellated organ; *op'* – adaxial oncophysis. *Legs.* Setiform organs:  $\sigma$ ,  $\phi$ ,  $\omega$  – solenidia of genu, tibia and tarsus, respectively (with numeric subscript if relevant); *e* – famulus of tarsus I; *d*, *l*, *v* – dorsal, lateral, ventral setae of whorl, respectively; *bv*, *ev* – basal trochanteral setae; *a*, *c*, *ft*, *it*, *m*, *p*, *pl*, *pv*, *s*, *tc*, *u* – tarsal setae; *dv* – vestige of seta *d*. Parentheses around leg setal notations denote the two members of a pseudosymmetrical pair on a given leg segment, rather than a true bilateral pair (unless otherwise indicated); when denoted separately, prime and double-prime (' , ") distinguish the seta on the anterior and posterior face, respectively.

## TAXONOMY

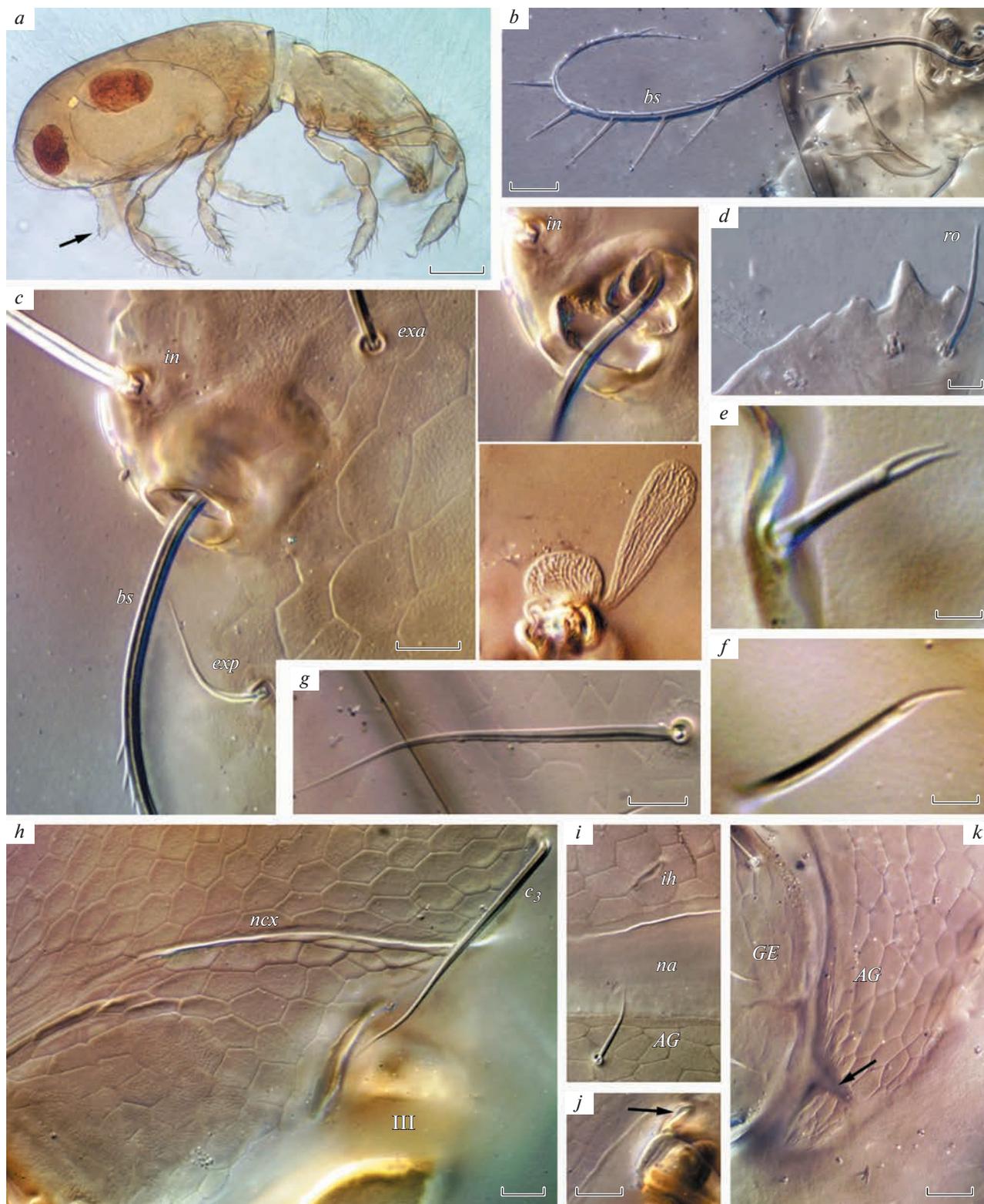
*Eulohmannia aborigensis* Ermilov et Norton sp. n.

(Figs 1–5, 8)

**Material.** Holotype (♀), seven paratypes (5♀♀, two undetermined sex) and two non-type larvae: Russia, Russian Far East, Kolyma Highlands of Magadan Oblast, Aborigen, above Alpine Field Station, litter in dense thicket of *Betula nana*, 26.07.1979 (leg. A. Fjellberg). Five adult paratypes (unsexed) from same location, litter and turf in dense stand of *Rhododendron aureum*, 24.07.1979 (leg. A. Fjellberg)\*; 15 adult paratypes (unsexed) from same locality, Alpine Study Area, Saddle site, from lichens, moss and soil under *Dryas*, *Empetrum*. 23.07.1979 (leg. V. Behan). Six paratypes (4♀♀, two undetermined) and one non-type larva: Russia, Russian Far East, Kolyma Highlands of Magadan Oblast, Annachag, Aborigen, valley of the

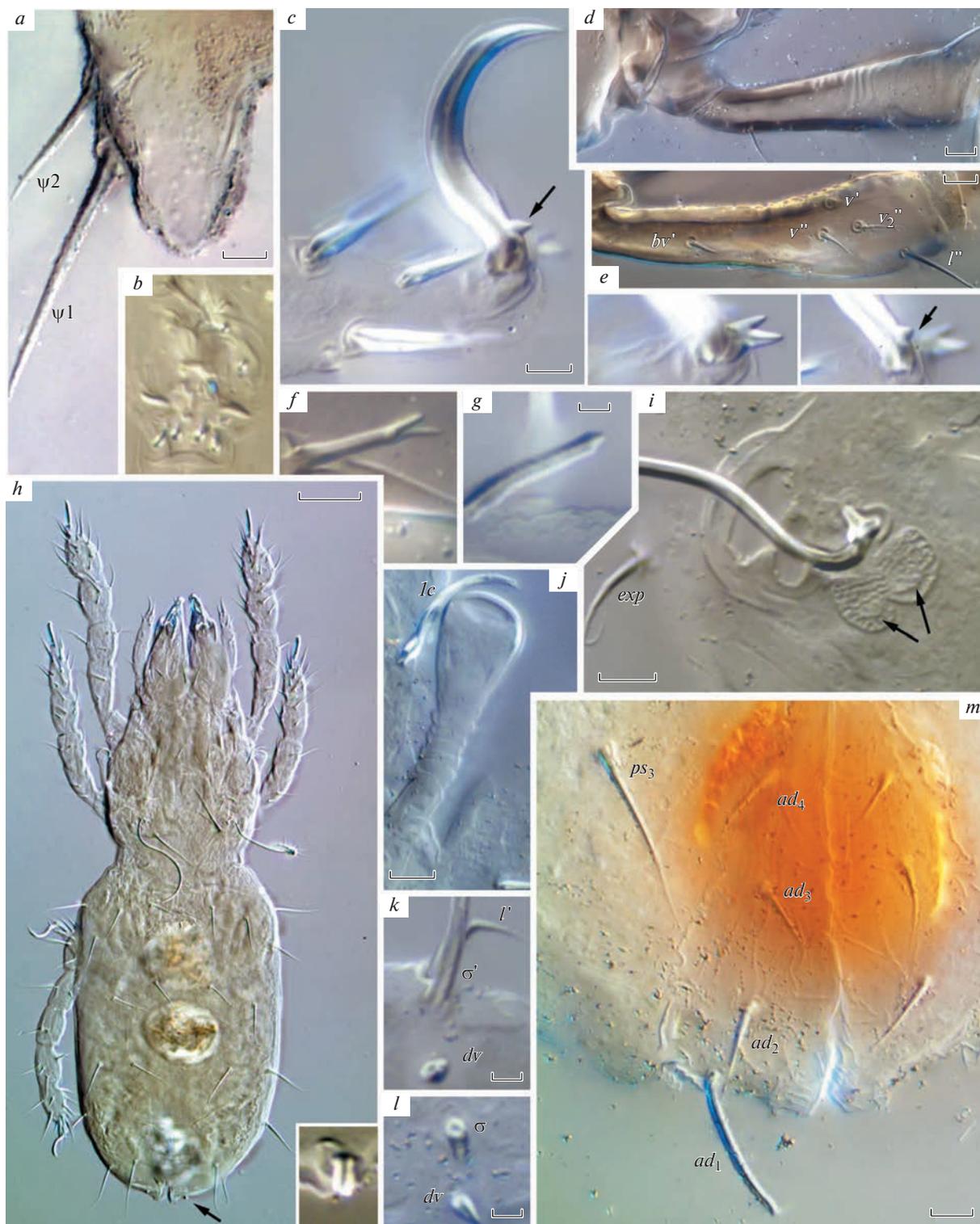


**Fig. 1.** *Eulohmannia aborigensis* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs omitted); *b* – ventral view (legs and part of palps omitted); *c* – lateral view (gnathosoma and legs omitted or represented by trochanter); *d* – posterior view of hysterosoma; *e* – subcapitulum, ventral view (palps omitted); *f* – chelicera, adaxial view. Scale bars (µm): *a–d* – 100; *e, f* – 50.



**Fig. 2.** *Eulohmannia aborigensis* sp. n., adult: *a* – gravid female, lateral view (arrow on extended ovipositor); *b* – bothridial seta, dorsal view; *c* – bothridial region at surface (left) and two successive depths of focus, showing internalized chambers (upper right insert) and heteromorphous saccules (lower right insert); *d* – middle of rostral tectum margin; *e* – typical supracoxal setae *e1*; *f* – unusual, asymmetrical *e2*; *g* – notogastral seta *c1*; *h* – lateral view of anterior hysterosoma; *i* – region of venter showing neotrichous seta of aggenital region and lyrifissure *ih* close to band *na*, anterior to right; *j* – region of leg IV insertion (arrow to opening of gland *g4*); *k* – partial genital plate and encompassing arm of aggenital sclerite (arrow to notch in sclerotization). Scale bars ( $\mu\text{m}$ ): 100 (*a*), 10 (*b*, *c*, *g*–*k*); 5 (*d*), 2 (*e*, *f*).





**Fig. 4.** *Eulohmannia aborigensis* sp. n., adult (a–g) and juveniles (h–l): a – ventral lobe of ovipositor, lateral view (see Fig. 2a); b – spermatopositor, ventral view; c – pretarsus IV, focused successively on upper lateral claw, empodium, and lower lateral claw (arrows to basal spine); d – base of left leg I, ventrolateral view; e – left femur I, ventral view, with variable seta  $v_2''$ ; f – seta *ep*; g – famulus; h – larva, dorsal view (arrow on base of broken seta  $ps_1$ , enlarged in insert); i – optical section of larval bothridium showing homomorphic saccules (arrows); j – left larval Claparède's organ, ventral view (scale-like seta *lc* seen from side); k – dorso-central region of larval genu I, showing setal vestige *dv*; l – same, genu III (only base of  $\sigma$  in focus); m – posterior hysterosoma of protonymph, ventral view (seta  $ad_1$  broken from one side). Scale bars ( $\mu\text{m}$ ): 50 (h), 10 (d, e, j), 5 (a–c, i, m), 2 (f, g, k, l). N.B., the fine particulate debris coating various structures is an artifact (precipitate).



**Fig. 5.** *Eulohmannia aborigensis* sp. n., larva: *a* – dorsal view; *b* – ventral view (palp and legs only partly drawn); *c* – lateral view (legs indicated only by trochanters). N.B., the illustrated specimen has a slight transverse dorsal crease on the hysterosoma, marked by \*, that represents an artifact of preservation or preparation, which commonly occurs in juveniles of Eulohmanniidae (see Norton, Ermilov, 2022). Scale bar 100  $\mu$ m.

Olen' river, mosses and lichens on a slope, 23.08.2006 (leg. A. Alfimov).

The holotype is deposited in the CNC. Thirteen paratypes and three larvae are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia, preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol. Of the remaining paratypes (in alcohol), 18 are deposited in the CNC; two are in the personal collection of author R.A.N.

Other studied material (all non-types borrowed from the CNC) included 10 juveniles in alcohol (3 larvae, 2 protonymphs, 2 deutonymphs, 3 tritonymphs) and the following series of specimens mounted on permanent slides with the indicated label data. Aborigin, southern parts of Bolshoi Annachag Mountain, July 1979, A. Fjellberg col. (3♀♀, 4♂♂); same, along Aufeis River, 25.07.1979, A. Fjellberg col. (1♀); Aborigin Alpine Study Area, Saddle site, 23.07.1979, V. Behan col. (5♀♀, 4♂♂, 1 protonymph, 2 deutonymphs, 2 tritonymphs); same, Aborigin transect T1S4, 25.07.1979, V. Behan col. (1♀). Three additional males (from the Fjellberg collection marked above with \*) were highly dissected and not retained.

**Diagnosis. Adult.** Body length: 718–854. Males frequent. Rostrum with distinct medial mucro, flanked by pair of distinct notches. Relative lengths of prodorsal setae:  $bs > in > exa > ro > le > exp$ . Epimere III with four pairs of setae; fused epimere IV and aggenital region with about 16 pairs of neotrichous setae. With 9–10 pairs of genital setae; posterior arms of aggenital sclerite each notched medially, partly isolating small terminal section. Leg pretarsi heterotridactylous with empodial claw strongly reduced, bidentate; femur IV elongate, about twice length of trochanter IV; trochanter III with three setae. **Juveniles.** Bothridial sacculles homomorphic in all juvenile instars. Larva with one pair of setae anterior to paraprocts; stalk of Claparède's organ with 6–7 annuli proximal to clavate head.

**Description.** With generic traits of *Eulohmannia* (see Norton, Ermilov, 2022); adults and juveniles generally similar to those of *E. ribagai* except as noted.

**Adult. Measurements.** Large species: body length 718–854 (holotype 780); males usually slightly smaller than females (718–786 versus 776–854). Body width: 250–310 (holotype 270).

**Integument.** Body color pale yellow to light yellow in preserved specimens. Irregular surface reticulation of depressed lines leaving slightly protruding, plateau-like polygons (Figs 2c, 2h, 2k), mostly 5- or 6-sided; polygons of prodorsum almost equal-sided, ca. 8–10 wide; those of notogaster more variable and irregular, in part like those of prodorsum, in part about twice as long (8–12) as wide (4–6) and vaguely aligned in transverse (mid-dorsal) or longitudinal (lateral; Fig. 2h) rows; reticulation of venter similar to that of prodorsum, but mostly smaller (4–6), sometimes with vague longitudinal alignment. Cervical collar roughened ventrally with reticulate pattern, but without distinct longitudinal striae or ridges.

**Prodorsum.** Rostrum with distinct, triangular medial mucro, set off by pair of flanking lateral notches; remainder of rostral margin nearly smooth or weakly serrate-crenulate immediately lateral to notches (Fig. 2d). Setae *ro* (41–45), *le* (24–26), *in* (97–112), *exa* (56–67) and *exp* (15–17), weakly barbed or roughened with sparse minute, spicule-like barbs. Bothridial seta (123–131) sub-pectinate, with about 10 tines on outer curvature; with several distinct barbs on inner curvature and stalk (Figs 2b, 2c). Porose bothridial sacculles heteromorphic: length of flattened, elongated sacculle slightly more than twice diameter of spherical sacculle (Fig. 2c).

**Notogaster.** Sub-elliptical, widest near middle, at level of setal row *e*. All 15 pairs of notogastral setae medium-sized ( $c_1, d_1, e_1, h_1$ : 52–60;  $ps_3$ : 41–48; others: 60–71), attenuate, slightly roughened with inconspicuous, spicule-like barbs, sometimes nearly smooth (Figs 2g, 2h). Lyrifissure *ia* positioned between setae *cp* and  $d_1$ ; *im* between setae  $d_2$  and  $e_2$ ; *ip* posterior to seta  $f_2$ ; *ips* closely anterior to seta  $ps_3$ ; *ih* about one-third distance between *ips* and leg IV insertion but in variable location close to (Fig. 2i) or distant from (Fig. 1c) articulating band *na*.

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Lateral scissure *ncx* (Fig. 1c) well defined in anterior half but may be indistinct or absent posteriorly (Fig. 2h). Setal formula for epimeres I–III: 3–1–4, with about 16 but up to 19 pairs of neotrichous setae on fused epimere IV and aggenital region; all setae ( $3d$ : 37–45; *Ib, Ic, 2a, 3a, 3b, 3c* and two pairs near leg IV: 22–26; others: 15–17) attenuate, inconspicuously barbed or roughened with sparse, minute spicules. Seta *eI* (9) bifurcated, with distal fork usually occupying about one-third its length (Fig. 2e); sometimes asymmetrical (Fig. 2f). Without vertical ridge posterior to leg I (*rI* absent).

**Anogenital region.** Posterior arms of aggenital sclerite each notched medially, partly isolating small terminal section (Fig. 2k). With 9 (usually) or 10 pairs of genital setae (11–13) attenuate, inconspicuously roughened; 10 pairs more common in females (6/15 plates examined) than males (1/14). Anal ( $an_1, an_2$ : 30–41;  $an_3, an_4$ : 18–26) and adanal ( $ad_1$ : 41–56;  $ad_2$ : 33–45;  $ad_3$ : 26–37;  $ad_4$ : 22–26) setae attenuate, inconspicuously barbed or roughened. Anal lyrifissure positioned close and anterolateral to  $an_4$ ; adanal lyrifissure close and lateral to  $ad_4$ . Form and setation of ovipositor and spermatopositor as in *E. ribagai* (see Norton, Ermilov, 2022); ovipositor (Fig. 4a) setae  $\psi_1$  (28–34),  $\psi_2$  (12–19),  $\tau_1$  (12–13), and  $\tau_2, \tau_3, \tau_4$  (all 10–11); spermatopositor (Fig. 4b) ca. 20–25 long, with typical seven pairs of setae (6–8).

**Gnathosoma.** Subcapitulum size: 142–146 × 101–120 (Fig. 1e). Subcapitular setae (*a, h*: 33–41; *m*: 26–30) attenuate, inconspicuously barbed or roughened. Adoral seta  $or_1$  (22) slightly thickened, rounded apically, barbed;  $or_2$  (22) and  $or_3$  (15) attenuate, slightly barbed. Palp

**Table 1.** Development of leg setation in *Eulohmannia aborigensis* sp. n.

Instar	Trochanter	Femur	Genu	Tibia	Tarsus
Leg I					
Larva	—	$d, bv''$	$(l), dv, \sigma', \sigma_p$	$d, l', (v), \varphi$	$(ft), (tc), (p), (u), (a), s, (pv), (pl), m'', e, \omega_1$
Protonymph	$v'$	$(l)$	$d, (v), \sigma_a$	$l''$	$(it), \omega_2$
Deutonymph	—	$v''$	—	—	$m', c_{n2}', c_{n2}''$
Tritonymph	—	$v'$	—	—	$c_{n3}''', \omega_3$
Adult	—	$+/- v_2''$	—	—	$c_A'$
Leg II					
Larva	—	$d, bv''$	$(l), dv, \sigma$	$d, l', (v), \varphi$	$(ft), (tc), (p), (u), (a), s, (pv), pl', \omega_1$
Protonymph	$v'$	$l''$	$d, v''$	$l''$	—
Deutonymph	—	$v'$	$v'$	—	$it'', \omega_2$
Tritonymph	—	$v'$	—	—	$it', pl''$
Adult	—	$+/- v_2''$	—	—	—
Leg III					
Larva	—	$d, ev'$	$l' dv, \sigma$	$d, (v), \varphi$	$(ft), (tc), (p), (u), (a), s, (pv)$
Protonymph	$v', l'$	$l'$	$d, v'$	—	—
Deutonymph	—	—	—	$l'$	—
Tritonymph	$d \downarrow$	—	—	—	$(it)$
Adult	—	—	—	—	—
Leg IV					
Protonymph	—	—	—	$v''$	$ft'', (p), (u), (pv)$
Deutonymph	$v', l' \downarrow$	$d, ev'$	$d, l', v', \sigma$	$d, l', v', \varphi$	$ft', (tc), a', s$
Tritonymph	—	$l'$	—	—	$a'$
Adult	—	—	—	—	$l'$

Structures are listed when they first appear and are assumed present in subsequent instars. Roman letters refer to setae, Greek letters to solenidia;  $dv$  = vestige of seta  $d$ , which appears fully formed in the protonymph. Prime (') and double-prime (') indicate anterior and posterior setae of a pseudosymmetrical pair; parentheses refer to both members of the pair collectively. Setae with variable instar of appearance are entered in the most common cell, with an arrow indicating the less-common cell; setae present or absent in the adult are indicated by +/- (see text for details).

length: 90–97 (Fig. 3e); setation: 0–[2 + 0]–2–7(+1 $\omega$ ). Postpalpal seta (9) bifurcated, with minute distal fork (Fig. 4f). Chelicera length: 150–161 (Fig. 1f); seta *chb* (15) slightly thickened, pointed apically, roughened; with vertical rows of denticles on adaxial face and oblique row of denticles on movable digit, but less developed than in *E. ribagai*.

**Legs.** Legs (Figs 3a–3d) relatively elongated; tarsus I ca. 3 × longer than high; femur IV ca. twice length of trochanter IV. Adaxial face of leg segments usually with closely-spaced, parallel vertical ridges or undulations (Fig. 4d). All leg pretarsi heterotridactylous (Figs 3, 4c): lateral claws large, fully formed, hook-like, slightly barbed dorsally, usually with small ventral spine at base (sometimes only blunt tooth or swelling); empodial claw minute, bidentate. Typical formulas of leg setation and solenidia: I (1–6–5–5–24) [3–1–3], II (1–5–5–5–17) [1–1–2], III (3–3–3–4–15) [1–1–0], IV (2–3–3–4–14) [1–1–0]; homologies of setae

and solenidia indicated in Table 1. Notably, trochanter III with three setae ( $d$  present); seta  $l'$  present on femur IV (see below); tarsus I with four setae in  $c$ -row (two on each face). Tarsus I with 11 eupathidia: ( $it$ ), ( $p$ ), ( $u$ ), ( $a$ ),  $s$ ,  $m'$ ,  $c_{n2}''$ ; famulus (Fig. 4g) typical of genus, bacilliform with small conical head, not noticeably annulated. Variations (not indicated in above formulas) include occasional addition of seta  $v_2''$  to femora I and II (Remark 3) and  $v'$  to femur IV (Remark 4) and single instances of  $l'$  being added to femur II and  $l'$  being absent from tarsus IV.

**Juveniles.** (Figs 4g–4l; 5). **Measurements.** Larva body length ( $n = 6$ ): 420–450, width: 135–180; protonymph ( $n = 3$ ) length 480–549, width 152 (single measurement); deutonymph ( $n = 4$ ) length 559–598, width 172–196; tritonymph ( $n = 5$ ) length 652–730, width 196–211. Measurements of individual structures

given below in parentheses are only for larva (many details of nymphs not measurable).

**Integument.** Body color pale yellow in preserved specimens. Surface reticulation mostly as in adult.

**Prodorsum.** Rostral medial mucro less distinct than in adult, more rounded and less clearly bordered by lateral notches. Setae *ro* (30), *le* (15–18), *in* (52–56), *exa* (30) and *exp* (11) attenuate, inconspicuously barbed or roughened by minute spicules. Bothridial seta (*bo*: 75–82) like that of adult, larva with several fewer tines. Bothridium with two chambers in larva, three in nymphs; porose bothridial sacculs homomorphic in larva (Fig. 4*i*) and nymphs.

**Gastronotic region.** Sub-elliptical, widest in posterior half, at level of setal row *e*. All gastronotic setae (*e*<sub>1</sub>, *e*<sub>2</sub>, *f*<sub>2</sub>, *h*<sub>1</sub>, *h*<sub>2</sub>: 41–45; *c*<sub>1</sub>, *c*<sub>2</sub>, *c*<sub>3</sub>, *cp*, *d*<sub>1</sub>, *d*<sub>2</sub>: 30–33; *h*<sub>3</sub>: 26 in larva) attenuate, inconspicuously barbed or roughened with minute spicules. Lyrifissures as in *E. ribagai*.

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Setal formula for epimeres I–III in larva: 3–1–2; *lc* (15–18) scaliform (Fig. 4*j*), others (*la*: 11; others: 15–18) attenuate, inconspicuously barbed or roughened; 3–1–3 in protonymph, 3–1–4 in deuto- and tritonymph; exact numbers of neotrichous setae on epimere IV and aggenital region not determined. Seta *eI* (5) bifurcated, larva and nymphs with distal fork similar to that of adult. Larval Claparède's organ (45–48) with 6–7 annuli proximal to clavate head (Fig. 4*j*).

**Anogenital region.** Larva with single pair of attenuate, inconspicuously barbed or roughened setae (28) anterior to paraprocts: with position similar to that of “*x*” in *E. ribagai* (Fig. 5*b*; cf. Norton, Ermilov, 2022). Form and distribution of lyrifissures and tendon insertions (latter clearly seen only in one larva and one deutonymph) as in *E. ribagai*. Genital setation (proto- to tritonymph) 1–4–7. Paraproctal ontogeny similar to that of *E. ribagai*: larva with *ps*<sub>1</sub> (26) thickened, barbed (often broken, Fig. 4*h*); others (*ps*<sub>2</sub>: 18; *ps*<sub>3</sub>, *ps*<sub>4</sub>: 15) attenuate, inconspicuously barbed or roughened; protonymph with paraproctal seta *ad*<sub>1</sub> (20) thickened, roughened by minute barbs (Fig. 4*m*), others attenuate, nearly smooth.

**Gnathosoma.** Subcapitulum size: 86–93 × 75–78 in larva. Subcapitular setae (*a*, *m*, *h*: 15–18) attenuate, inconspicuously barbed or roughened. Adoral seta *or*<sub>1</sub> (7) slightly thickened, rounded apically, barbed; *or*<sub>2</sub> (7) attenuate, roughened; *or*<sub>3</sub> similar, formed in protonymph. Palp length in larva: 60–63; setation: 0–[1 + 0]–2–7(+1ω), with second femoral seta (*inf*) forming in protonymph; tarsal seta *acm* normal in larva, eupathidial from protonymph. Postpalpal seta (5) bifurcated, with small distal fork; form in nymphs similar to that of adult. Chelicera length in larva: 93–97; seta *chb* (9–11) slightly thickened, pointed apically, roughened with small barbs; proportionally similar in nymphs.

**Legs.** All leg pretarsi monodactylous, with large, fully formed, hook-like empodium; claw slightly barbed dorsally and with strong ventrobasal spine. Development of leg setation and solenidia given in Table 1. Notably: trochanter IV forms seta *l* in deuto- or tritonymph and adds *d* in tritonymph (rarely in adult); femur I forms *l* in protonymph; tarsus I forms *c*<sub>n2</sub>” in deutonymph; tarsus II forms *pl*” in deutonymph (see Norton, Ermilov, 2022). In larva, setal vestige *dv* on genua small, but spiniform, distinctly projecting (1–2) from alveolus (Figs 4*k*, 4*l*). On tarsus I, setal pair (*p*) eupathidial from larva; eupathidial transformation of pair (*u*) and *s* in protonymph, pair (*it*) and *a*” in deutonymph, *a*’, *m*’ and *c*<sub>n2</sub>” in tritonymph.

**Remarks.** 1. **Comparisons.** In having heterotridactylous legs with a bidentate empodial claw, heteromorphic bothridial sacculs, and four pairs of setae on epimere III, the adult of *Eulohmannia aborigensis* sp. n. is similar to that of *E. ribagai*. However, it can be distinguished from the latter by: its larger size (body length 718–840 versus 600–786); a relatively longer femur IV (about 2 times the length of trochanter IV versus 1.3–1.4 times); and the number of setae on leg trochanter III (3 versus 2), tarsus I (24 versus 23) and tarsus IV (14 versus 13). Overall, the cells of cuticular reticulation are slightly smaller (width mostly 8–10 versus 10–13). Additionally, the small spine at the base of lateral claws does not appear in *E. ribagai* or any other known eulohmanniid species. The presence of males distinguishes *E. aborigensis* from most *E. ribagai* populations, exceptions being the apparently sexual populations in northwest North America (Norton, Ermilov, 2022).

Larvae of the two species are easily distinguished. In addition to the larger size (420–450 versus 340–369 in *E. ribagai*) the reticulation pattern is noticeably smaller (cf. our Fig. 3*a* versus Fig. 3*A* of Norton, Ermilov, 2022). Also, a single pair (versus 2 pairs) of setae insert anterior to the paraprocts and Claparède's organ has more annuli (6–7 versus 3–4). In these latter two traits the larva of *E. aborigensis* is similar to that of *Paedolohmannia metzi*. The single setal pair in *P. metzi* was tentatively considered to represent setae “*y*” of *E. ribagai* (Norton, Ermilov, 2022) but this is equivocal, since the single pair in *E. aborigensis* has the same position as setae “*x*” in *E. ribagai*. Nymphs are distinguished from those of *E. ribagai* by the homomorphic bothridial sacculs (versus heteromorphic, like those of adult).

Leg setation of *E. aborigensis* is slightly richer (less regressed) than in other *Eulohmannia* species (cf. Norton, Ermilov, 2022). Seta *l* develops earlier on trochanter III (deuto- or tritonymph) and femur I (protonymph). It has four setae in the *c*-row on tarsus I and has the most eupathidia on tarsus I (11) of any known eulohmanniid species. Also, it is the only species to add seta *d* to trochanter III (Remark 2) and seta *l* to tarsus IV (Remark 5), and at low frequency it may add a third ventral seta to femora I, II (Remark 3) and IV

(Remark 4), which is unknown in other eulohmanniid species.

2. *Trochanter III setation*. *Eulohmannia aborigensis* is unique among known Eulohmanniidae in having three setae on trochanter III of the adult (slightly twisted in Fig. 3c). Setae  $v'$  and  $l'$  are added in the protonymph, as in other species, but a third seta appears in the tritonymph (three of four legs III examined), or else in the adult where it is almost always present (absent from only one of 38 adult legs III examined). Setae  $v'$  and  $l'$  have their usual positions, comparable to the same setae on trochanter IV (Fig. 3d), while the third seta is high on the segment and can confidently be considered seta  $d$ .

On oribatid mite femora, seta  $d$  has been resistant to regression, being essentially ubiquitous in all instars, but  $d$  had an opposite evolution on the trochanters. Of the standard verticil of five setae only  $v'$  is consistently present on oribatid mite trochanters; it is the only seta present on I and II (glabrous in some groups), while trochanter III – and IV in most early-derivative taxa – commonly adds  $l'$ . The resulting adult trochanteral setation of 1-1-2-2 (legs I–IV) is widespread in Palaeosomata, basal Enarthronota, Parhyposomata and Mixonomata, and also is common in Endeostigmata (Grandjean, 1942b); we consider it to be ancestral in oribatid mites.

The formula 1-1-2-1 (reflecting the loss of  $l'$  from trochanter IV) is typical of Nothrina and Brachypylina, but there are exceptions of two types relating to trochanter III. One involves neotrichy in the form of linear multiplications of seta  $l'$ , found on trochanter III of Nanhermanniidae (e.g., Grandjean, 1954; Ermilov, Łochynska, 2008; Ermilov, Anichkin, 2011), and Crotoniidae (sensu lato; Travé, Olszanowski, 1988, 1991). The other involves an apparent evolutionary reversal: the atavistic reappearance on trochanter III of setae from the primitive verticil that already had been lost (suppressed) from the ancestors of oribatid mites, viz. setae  $d$  and  $v''$ . These appear in development after the typical  $v'$  and  $l'$  in, for example, the genus *Metabelba* (Damaeidae), where they can be added in either the tritonymph or adult (e.g., Norton, 1977; Ermilov, 2010; Seniczak, Seniczak, 2013). To our knowledge, the late-developing seta  $d$  of *E. aborigensis* is the first example of setal atavism on the trochanter of a macrolyne oribatid mite.

3. *Lateral and ventral setae on femora I, II*. We consider the ancestral state for the lateral pair ( $l$ ) in Mixonomata to have both setae being present on femora I and II, and to be formed in the protonymph, as in *Perlohmannia* (Grandjean, 1958). In *E. aborigensis*, lateral setae also are formed in the protonymph, except  $l'$  usually has been lost from femur II (present on only 1/37 examined). Lateral setae exhibit strong basculation (transverse displacement; Grandjean, 1947; van der Hammen, 1980) on femora I and II of *Eulohmannia*:  $l'$  is high on the adaxial face (femur I) while  $l''$  is

very low on the abaxial face (Figs 3a, 3b; 4e), almost as low as the level of  $v''$  and easily misinterpreted as a ventral seta. In other taxa, pair ( $l$ ) may be present on both legs but delayed to the deuto- or tritonymph, e.g., in *Nehypochthonius* and *Collohmannia* (Norton, Metz, 1980; Norton, Sidorchuk, 2014), and  $l''$  is not so low. As in *E. aborigensis*, if one member of the pair is absent, it usually is  $l'$ ; examples include femur II of *Elliptochthonius* and both I and II of *Rhysotritia* (Norton, 1975; Ermilov, 2011; Ermilov, Bayartogtokh, 2022).

In these same taxa, the ventral pair may appear together or, as in *E. aborigensis*, the two setae may form in different instars. In the latter case,  $v''$  forms earlier in ontogeny than  $v'$ . In *E. aborigensis* (as in *E. ribagai*), there is a distinct anterior disjunction ( $v'$  is distal to  $v''$ ), but other taxa may exhibit no disjunction (e.g., *Collohmannia*) or it may be distinctly posterior ( $v''$  distal; *Nehypochthonius*, *Perlohmannia*).

In *E. aborigensis* we encountered no variation in the lateral pair, but a third ventral seta may form on femur I or II. This additional seta appears on the posterior (" $v''$ ") face, such that the three  $v$ -setae form a pattern in which one  $v''$  is proximal to the level of  $v'$ , while the other  $v''$  is distal to  $v'$ . The additional  $v''$  was present on three of 37 examined adult femora I (8%) and four of 37 femora II (11%). We could examine only two tritonymphs, but no second  $v''$  existed on either femur I or II so we interpret the seta as an uncommon adult addition. Because the positional relationship between  $v'$  and the proximal  $v''$  mirrors that in the tritonymph (as well as in all adults having only two  $v$ -setae), we consider the distal  $v''$  to be the variable seta and designate it  $v_2''$  (Fig. 4e).

In *Perlohmannia* no extra  $v''$  seta is added, but there is a second  $l''$  seta on femora I and II; this also has a more distal position than the earlier (protonymphal)  $l''$  (Grandjean, 1958). While the evidence is minimal, it appears that in mixonomatans additional lateral and ventral setae form distally on femora, congruent with patterns seen on femora (and trochanters) of Nanhermanniidae and Crotoniidae (see references in Remark 2) but contrasting with the better-known pattern on tarsi, where additional  $v$ - or  $l$ - setae appear proximally (Grandjean, 1958a).

4. *Femur IV*. A fourth seta,  $v'$ , may be added to this segment, apparently in the adult as it was not seen in examined tritonymphs. In addition to the constant  $d$ ,  $ev'$  and  $l'$ , seta  $v'$  was present on five of 36 adult legs IV examined.

5. *Lateral seta on tarsus IV*. In addition to the typical 13 setae found on tarsus IV of other Eulohmanniidae, the adult of *E. aborigensis* has a seta in the  $l'$  position proximal to seta  $a'$ ; it is not present on any examined tritonymph so presumably forms in the adult. It was absent from only one of 36 adult tarsi IV examined. This is one of the more surprising traits of the species, since the presence of a lateral setae on tarsus

IV can be explained by none of F. Grandjean's evolutionary models or rules of setation.

Hypothetically, a seta in this position on a leg tarsus can be either a proximal ("posterior") accessory seta, *l'*, or a fundamental primilateral seta, *pl'*. For each type of seta, Grandjean's carefully formulated regression models (e.g., 1958a, 1959) characterize the evolutionary "priority" (resistance to regressive evolutionary loss) as decreasing in a posterior direction (legs I to IV). In this case, accessory lateral seta *l'* should not develop on tarsus IV because it does not exist on tarsi I–III. Similarly, primilateral setae have been lost from tarsus III, so *pl'* should not appear on tarsus IV.

Grandjean (1959) indicated that primilateral setae are entirely absent from tarsus IV of oribatid mites, but it can be argued that there are rare exceptions in early-derivative Enarthronota (Norton, Fuangarworn, 2015, their Remark 18). Also, we previously argued (Norton, Ermilov, 2022) that primilateral seta *pl'* is present on tarsus II of Eulohmanniidae but is uncharacteristically delayed. A similar argument would be unconvincing for the lateral seta on tarsus IV since tarsus III lacks primilaterals.

Despite the general absence of proximal accessory setae of *v*- and *l*-rows in Eulohmanniidae (Norton, Ermilov, 2022), we tentatively consider this seta to be *l'*. For comparison, it seems homologous with *l'* on this segment in *Nehyochthonius* (Norton, Metz, 1980), where it is clearly the only proximal accessory seta and also is added in the adult; however, unlike *E. aborigensis*, *Nehyochthonius* adds *l'* to more anterior legs as well. The presence of *l'* on tarsus IV of *E. aborigensis* seems to represent an exception to Grandjean's (1958a) rules of priority. Alternatively, it could represent an evolutionary reversal—the atavistic reappearance of an adult-forming accessory seta that was present in distant ancestors—and as such, it might not be explainable by those rules.

**E t y m o l o g y.** The species name *aborigensis* refers to the provenance of the type specimens and only known location, Aborigen (Kolyma Highlands, Magadan Oblast).

***Eulohmannia juvenalis* Ermilov et Norton sp. n.**

(Figs 6–8)

**M a t e r i a l.** Holotype (♀) and six paratypes (♀♀): Kashmir, Dachigam National Forest (near Srinagar), from litter at base of elm tree (*Ulmus wallichiana*) in mixed forest, 20.08.1986 (leg. R.A. Norton).

The holotype and two paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia, preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol. Three paratypes are in the personal collection of author R.A.N., two in alcohol and one slide-mounted in Hoyer's medium. Damaged, non-type material in the collection

of R.A.N. includes a partially dissected slide-mounted female and a slide-mounted tritonymph.

**D i a g n o s i s. Adult.** Body length: 669–720. Males unknown. Rostrum with broadly triangular medial mucro but without lateral notches. Relative lengths of prodorsal setae:  $bs > in > exa > ro > le = exp$ . Epimere III with four pairs of setae; fused epimere IV and aggenital region with about 13–14 setae pairs of neutrichous setae. With 7–8 (rarely 9) pairs of genital setae. Leg pretarsi monodactylous, empodial claw with basal spine; femur IV relatively short, ca.  $1.4 \times$  length of trochanter IV; trochanters III and IV with one seta.

**D e s c r i p t i o n. Adult.** With generic traits of *Eulohmannia*; generally similar to *E. ribagai* (see Norton, Ermilov, 2022). **Measurements.** Body length: 705 (holotype), 669–720 (paratypes); body width: 225 (holotype), 177–210 (paratypes).

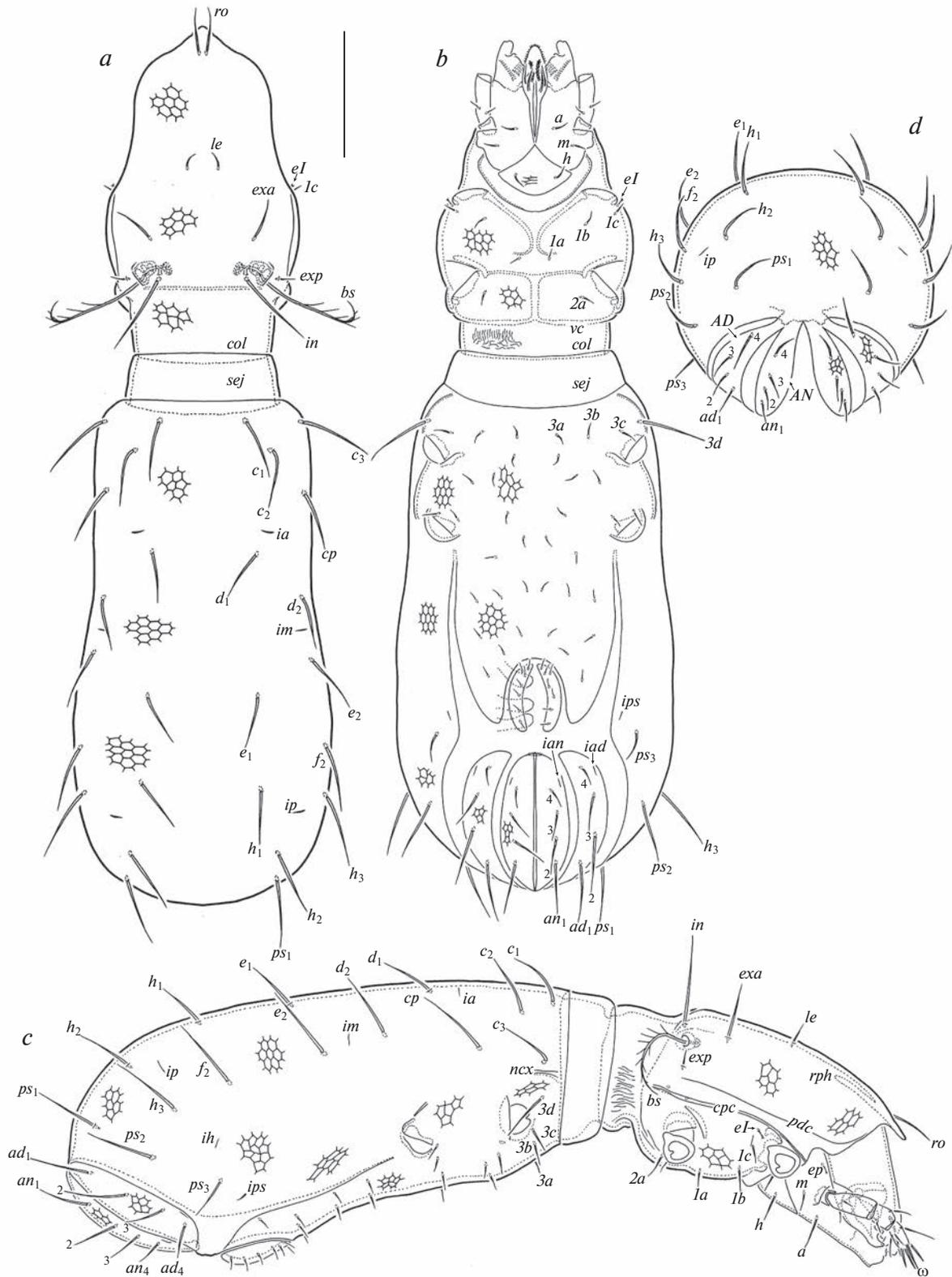
**Integument.** Body color light yellow in preserved specimens. Surface reticulation of depressed lines sharply defined, leaving slightly protruding 4- to 6-sided (usually 5-) plateau-like polygons with width mostly 7–10; arranged in vague longitudinal rows on hysterosomal venter, vaguely transverse rows on parts of notogaster; laterally with regions of elongated polygons (e.g.,  $4 \times 12$ ). Cervical collar rugose, partly with ridge-like longitudinal striation. Leg segments partially microgranulate.

**Prodorsum.** Rostral mucro broadly triangular, edges slightly irregular (roughened), not flanked by lateral notches. Setae *ro* (33–37), *le* (15–18), *in* (75–82), *exa* (41–48) and *exp* (11–15) attenuate, nearly smooth. Bothridial seta (101–112) sub-pectinate, with about 10 tines on outer side and 2–3 tines or large barbs on opposite side. Bothridial sacculles strongly heteromorphic, with flat saccule paddle-like, at end of long stalk, length about  $4 \times$  diameter of spherical saccule (Fig. 8d).

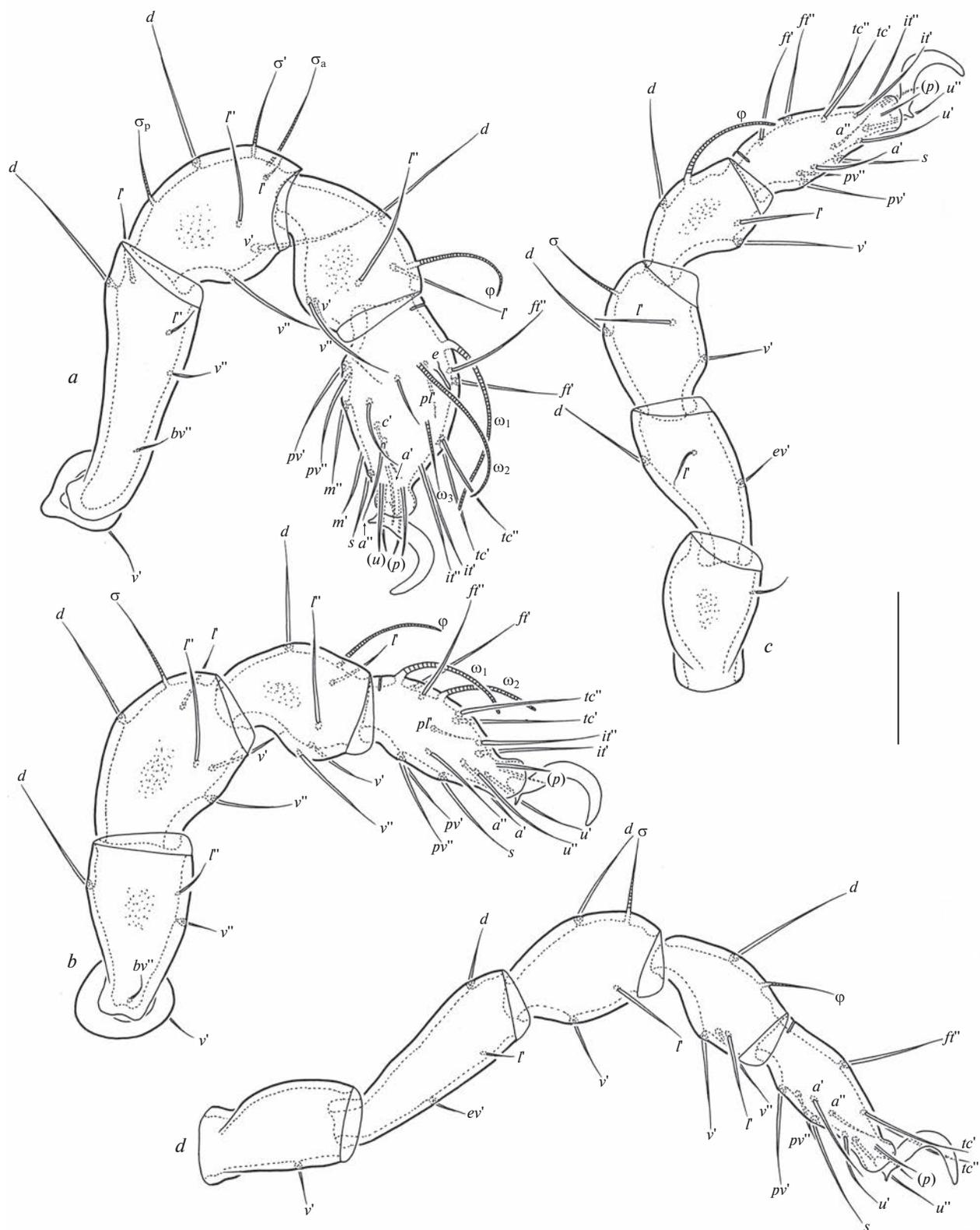
**Notogaster.** Sub-elliptical, widest in posterior half, at level of seta  $f_2$ . All 15 pairs of notogastral setae medium-sized ( $c_1, d_1, e_1, h_1$ : 41–45;  $ps_3$ : 30–33; others: 60–63), attenuate, nearly smooth. Lyrifissure *ia* positioned anterior to seta  $d_1$ ; *im* between setae  $d_2$  and  $e_2$ ; *ip* midway between setae  $f_2$  and  $h_2$ ; *ips* close to notogastral margin, anteromedial to seta  $ps_3$ ; *ih* with unusual position (Fig. 8c), well removed from margin, midway between setae  $ps_3$  and  $f_2$ .

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Lateral scissure *ncx* poorly defined (Fig. 6c), vaguely distinguishable only at anterior and posterior ends. Setal formula for epimeres I–III: 3–1–4; IV neutrichous (see below); all setae ( $3d$ : 48–52;  $1b, 2a, 3c$ : 18; others: 11) attenuate, smooth. Seta *eI* (7) bifurcated with distinct distal fork (Fig. 8f). Without vertical ridge posterior to leg I (*rI* absent).

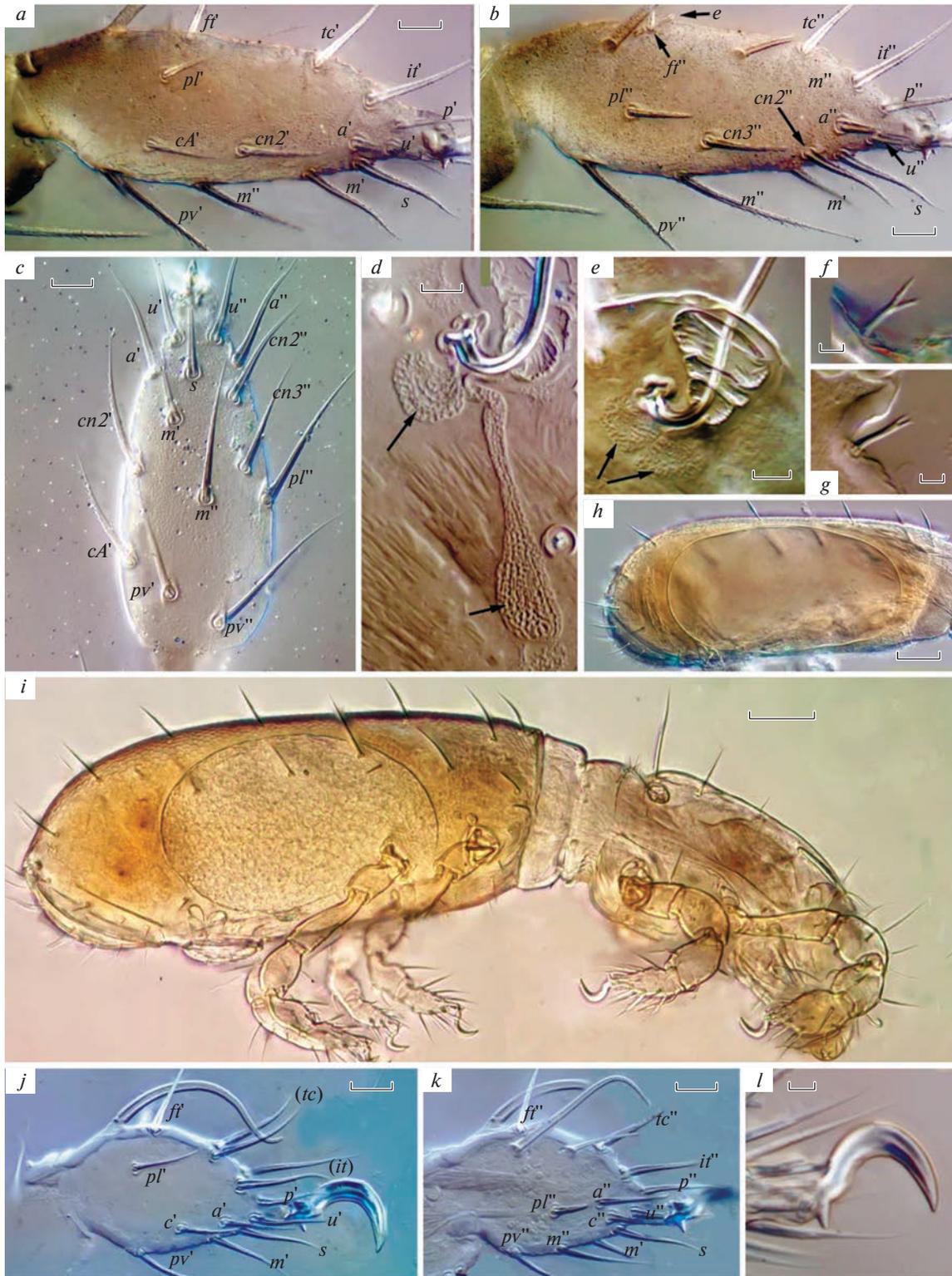
**Anogenital region.** Neotrichy in combined aggenital region and epimere IV collectively about 13–14 pairs. Genital setae (11) attenuate, smooth, variable in number, 7–9 per valve: two specimens with 7/7 (left/right),



**Fig. 6.** *Eulohmannia juvenalis* sp. n., adult: a – dorsal view; b – ventral view (palp tarsus and legs omitted); c – lateral view (legs omitted); d – posterior view of hysterosoma. Scale bar 100  $\mu$ m.



**Fig. 7.** *Eulohmannia juvenalis* sp. n., adult: *a* – right leg I, abaxial view (for setal notations of tarsus, see also Fig. 8*j, k*); *b* – right leg II, abaxial aspect; *c* – left leg III, abaxial aspect; *d* – left leg IV, abaxial aspect. Scale bar 50  $\mu$ m.



**Fig. 8.** *Eulohmannia aborigensis* sp. n. (a–c): a – adult left tarsus I, adaxial view (solenidia not labeled); b – same, abaxial surface (by transparency); c – same, ventral view. *Eulohmannia juvenalis* sp. n. (d–l): d – bothridium of adult, arrows to internalized sacules; e – same, tritonymph; f – supracoxal seta *eI* of adult; g – same, tritonymph; h – hysterosoma of gravid female with mature egg, lateral view; i – full lateral view of gravid female; j – left tarsus I of tritonymph, adaxial view (solenidia not labeled); k – same, abaxial surface (by transparency); l – pretarsus of adult leg II. Scale bars ( $\mu\text{m}$ ): 50 (h, i), 10 (a–c, j, k), 5 (d, e, l), 2 (f, g). N.B., in a–c the fine particulate debris is an artifact (precipitate) of preservation.

**Table 2.** Leg setation in *Eulohmannia juvenalis* sp. n.

Instar	Trochanter	Femur	Genu	Tibia	Tarsus
Leg I					
Present in tritonymph	$v'$	$d, bv'' (l)$	$d, (l), (v), \sigma', \sigma_a, \sigma_p$	$d, (l), (v), \phi$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), (pl), (m), c', c'', e, \omega_1, \omega_2, \omega_3$
Adult	—	$v''$	—	—	—
Leg II					
Present in tritonymph	$v'$	$d, bv'' l'$	$d, (l), (v), \sigma$	$d, (l), (v), \phi$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), pl', \omega_1, \omega_2$
Adult	—	$v''$	—	—	—
Leg III					
Present in tritonymph	$v'$	$d, ev', l'$	$d, v', l', \sigma$	$d, v', l', \phi$	$(ft), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)$
Adult	—	—	—	—	—
Leg IV					
Present in tritonymph	$v'$	$d, ev', l'$	$d, l', v', \sigma$	$d, l', v', \phi$	$ft'', (tc), (p), (u), (pv), (a), s$
Adult	—	—	—	$v''$	—

See Table 1 for explanations. The tritonymph ( $n = 1$ ) is the only juvenile instar known, so the indicated complement is cumulative from the larva; setae  $c'$  and  $c''$  probably represent  $c_{n2}'$  and  $c_{n2}''$ , respectively (see Remark 3).

two with 8/8, one each with 7/8, 8/9. Posterior arms of aggenital sclerite apparently without isolated “island-like” sclerite. Ovipositor setae:  $\psi_1$  (30–38),  $\psi_2$  (18–20),  $\tau_1$  (20–22),  $\tau_2$ ,  $\tau_3$ ,  $\tau_4$  (10–12). Anal ( $an_1$ : 37–45;  $an_2$ : 30–37;  $an_3$ : 26–30;  $an_4$ : 22) and adanal ( $ad_1$ ,  $ad_2$ : 48–52;  $ad_3$ : 30–33;  $ad_4$ : 22–26) setae attenuate, nearly smooth; anomalous fifth anal seta (minute, anterior to  $ad_4$ ) present unilaterally in two specimens. Anal lyrifissure positioned close and anterolateral to  $an_4$ ; adanal lyrifissure close and lateral to  $ad_4$ .

*Gnathosoma*. Subcapitulum size: 131–142 × 93–105. Subcapitular setae ( $a$ : 26;  $m$ : 13–15;  $h$ : 18–22) attenuate, nearly smooth. Adoral seta  $or_1$  (15) slightly thickened, apically blunt, slightly barbed;  $or_2$  (15) and  $or_3$  (15) attenuate, roughened;  $or_3$  thinnest. Palp length: 86–93; setation: 0–[2 + 0]–2–7(+1 $\omega$ ). Postpalpal seta (7) bifurcated, with minute distal fork. Chelicera length: 146–150; seta  $chb$  (15) slightly thickened, pointed apically, roughened; with vertical rows of denticles on adaxial face and oblique row of denticles on movable digit as in *E. ribagai*, though less conspicuous.

*Legs* (Fig. 7) relatively compact; tarsus I ca. 2 × longer than high; femur IV ca. 1.4 × length of trochanter IV. All leg pretarsi monodactylous, empodial claw large, fully formed, hook-like, smooth dorsally, with strong ventrobasal spine; identical to juvenile claws in *Eulohmannia* species. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–5–5–22) [3–1–3], II (1–4–5–5–16) [1–1–2], III (1–3–3–3–15) [1–1–0], IV (1–3–3–4–12) [1–1–0]; homologies of setae and solenidia indicated in Table 2. Notably, trochanters III and IV with single seta,  $v'$  ( $l'$  absent); tarsus I with only two setae in  $c$ -row, one on each face; tarsus II without seta  $pl'$ . Tarsus I with nine eupathidia (see Remark 3): ( $it$ ),

( $p$ ), ( $u$ ),  $c''$ ,  $s$ ,  $m'$ . Famulus (10) typical of genus but relatively narrow and conical head only vaguely defined; without noticeable surface undulations.

**Tritonymph.** Measurements: total length 563 ( $n = 1$ ); width 177. Similar to tritonymph of *E. ribagai* (see Norton, Ermilov, 2022) except as noted. Rostral mucro triangular, not flanked by lateral notches. Bothridial sacculles homomorphic, spherical (Fig. 8e). Formulas of leg setae and solenidia: I (1–5–5–5–22) [3–1–3], II (1–4–5–5–16) [1–1–2], III (1–3–3–3–15) [1–1–0], IV (1–3–3–4–12) [1–1–0]. Homologies of setae and solenidia indicated in Table 2; notably, seta  $v''$  absent from tibia IV (Remark 4).

**Remarks.** 1. *Comparisons.* Adults of *E. juvenalis* sp. n. differ from those of other known species of *Eulohmannia* by the monodactylous (versus heterotridactylous) pretarsi, the absence (versus presence) of notches lateral to the medial rostral mucro, and a reduced leg setation (see below) that includes a single seta on trochanters III/IV (versus 2/2 or 3/2)

2. *Paedomorphosis.* The presence of paedomorphosis in a family generally thought to be relictual (i.e., including only “living fossils”) is unexpected, but *Eulohmanniidae* present two striking and indisputable examples (Norton, Ermilov, 2022). *Paedolohmannia metzi* curtails normal development by not adding segment AD, and *E. juvenalis* retains the monodactylous juvenile pretarsus into the adult. But in the latter species paedomorphosis in leg morphology also is manifested in several other traits that can be interpreted as neotenic. The following represent ontogenetic delay or loss (by curtailed development) with respect to other members of the family for which development is known. (1) On trochanters III and IV seta  $l'$  is lost. (2) On femora I and II seta  $v'$  is lost. (3). On tibia III seta

$v''$  is lost and on tibia IV it is delayed to the adult (see below). (4) On tarsus I setae  $c_{n3}''$  and  $c_A'$  are lost (Remark 3). (5) On tarsus II seta  $pI''$  is lost. (6) On tarsus IV seta  $fI'$  is lost. Further, on tarsus I the eupathidial transformation of antelateral setae, which has occurred by the tritonymph in other Eulohmanniidae (except for  $a'$  in *P. metzi*), fails to occur; *E. juvenalis* is unique among known Eulohmanniidae in having no antelateral seta among the eupathidial complement.

Outside of legs, one also could consider the poor development or near-absence of lateral scissure  $ncx$  in adult *E. juvenalis* as neotenic, since all juveniles in Eulohmanniidae lack the scissure, while it is distinct in adults of all other species.

Two other traits apparently are neotenic but are not exclusive to *E. juvenalis*. Adults of *E. juvenalis* have a variable genital setation that may not increase past the tritonymphal complement of seven pairs, but this also can occur in *E. ribagai*. Compared to *E. ribagai*, the transition from homomorphic to heteromorphic bothridial saccules is later (adult versus protonymph), but *E. aborigensis* and *P. metzi* also change in the adult, making *E. ribagai* unique in having an early transformation.

3. *Complement of c-setae on tarsus I.* The tarsus I setation of *E. juvenalis* is known only for the tritonymph and adult, which are identical, but while earlier instars are unknown we still can make strong inferences about the homologies of the two  $c$ -setae. The adaxial seta,  $c'$ , is almost certainly  $c_{n2}'$ : in all three eulohmanniid species with known development,  $c_{n2}'$  forms in the deutonymph and no  $c$ -seta forms before that instar (Norton, Ermilov, 2022). The abaxial seta,  $c''$ , is eupathidial and among other eulohmanniid species  $c_{n2}''$  is the only  $c$ -seta to make this transformation (*E. aborigensis*, *P. metzi*). In *E. ribagai* this deutonymphal seta never forms, nor is it present in the adult of *E. bifurcatus* Fujikawa, 2014 (Norton, Ermilov, 2022). Comparing the adaxial tarsus I face of *E. juvenalis* (Fig. 8k) with that of *E. aborigensis* (Fig. 8b), the positions of  $c'$  and  $c_{n2}''$  relative to other nearby eupathidia ( $s$  and  $m'$ ) are identical. Their positions relative to  $a''$  differ but this can be attributed to the fact that  $a''$  is a normal seta in *E. juvenalis*, but eupathidial in *E. aborigensis*; when transformed from a normal seta (mechanoreceptor) to a eupathidium (contact chemoreceptor) its position in the latter species is shifted distally, as commonly occurs with such transformations.

It seems likely, therefore, that pair ( $c_{n2}$ ) has the same developmental course as in *E. aborigensis* and *P. metzi*. If their deutonymphal appearance is confirmed in the future, they will exemplify how  $c$ -setae are eustasic in Eulohmanniidae but do not follow the typical pattern of proximal accessory setae, since only the earliest-developing setae remain (Norton, Ermilov, 2022; their Remarks 19, 20).

4. *Unusual case of seta  $v''$  on tibiae III, IV.* In other Eulohmanniidae, seta  $v''$  is present on both tibia III and IV when the leg is first formed; it is the seta responsible for the uncommon protonymphal leg IV setation of 0-0-0-1-7 (Grandjean, 1946). The  $v''$  development in *E. juvenalis* is strikingly different. While the seta is present on tibia IV of all examined adults, it is absent from the tritonymph, indicating that  $v''$  is added at the end of ontogeny rather than the beginning, and on tibia III the seta never appears. While these may seem like insignificant neotenic traits, they are highly unusual in that  $v''$  – fundamental in other Eulohmanniidae – is affected while other setae of the respective segment seem to have a normal development. It contradicts the idea that early-developing setae have high evolutionary “priority”, i.e., that they are least affected by evolutionary delays or loss (Grandjean, 1942, 1942a).

*E t y m o l o g y.* The species name *juvenalis* refers to the various traits that we consider neotenic, i.e., similar to traits of juveniles in other *Eulohmannia* species.

#### KEY TO ADULTS OF KNOWN EULOHMANNIIDAE SPECIES

1 Anal segment and its setae completely suppressed; body surface punctate, without clear reticulate pattern; rostral tectum without mucro, with medial emargination; empodial claw of all legs minute, toothlike; body length 621–698 ..... *Paedolohmannia metzi* Norton et Ermilov 2022. Distribution: western USA

– Anal segment and its setae developed; body surface without clear punctation, with distinct reticulate pattern; rostral tectum with medial mucro; empodial claw of all legs either minute, bidentate, or large, fully formed, hook-like ..... 2

2 All leg pretarsi monodactylous (lateral claws absent; empodial claw large, fully formed, hook-like); trochanters III and IV each with one seta; notches absent lateral to medial rostral mucro; body length: 675–720 .....  
.... *Eulohmannia juvenalis* sp. n. Distribution: Kashmir

– All leg pretarsi heterotridactylous (lateral claws present, large, fully formed, hook-like; empodial claw minute, bidentate); trochanter III with two or three setae, IV with two; notches present lateral to medial rostral mucro ..... 3

3 Epimere III with five pairs of setae; leg femur IV about 1.5–1.7 × length of trochanter IV; body length 630–670 (our measurement method; 571–629 in original description) ..... *Eulohmannia bifurcata* Fujikawa 2014. Distribution: Japan

– Epimere III with four pairs of setae; leg femur IV about 1.3–1.4 or 2 × length of trochanter IV ..... 4

4 Leg femur IV with 13 setae ( $I'$  absent), length about 1.3–1.4 × that of trochanter IV; trochanter III with two setae; most populations parthenogenetic, lacking males (exceptions in northwestern North America); body length 600–786 .....

*Eulohmannia ribagai* (Berlese 1910). Distribution: Holarctic region, southeastern China

– Leg femur IV with 14 setae (*l'* present), length about 2 × that of trochanter IV; trochanter III with three setae; sexual species (males present); body length 718–840 .....

*Eulohmannia aborigensis* sp. n. Distribution: Russian Far East

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Drs Valerie M. Behan-Pelletier (Agriculture and Agri-foods Canada, Ottawa) and Olga L. Makarova (Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow) for providing specimens of *E. aborigensis* sp. n. for our study. This research was partially supported by a grant from the Russian Foundation for Basic Research, project № 20-54-56054.

#### REFERENCES

- Ermilov S.G.*, 2010. Morphology of juvenile instars of *Metabelba papillipes* (Acari, Oribatida, Damaeidae) // *Acarina*. V. 18. № 2. P. 273–278.
- Ermilov S.G.*, 2011. Morphology of juvenile stages of *Acrotrititia ardua* (Koch, 1841) (Acari, Oribatida, Euphthiracaridae) // *North-Western Journal of Zoology*. V. 7. № 1. P. 132–137.
- Ermilov S.G.*, *Anichkin A.E.*, 2011. The oribatid mite families Nanhermanniidae and Lohmanniidae of Cat Tien National Park (Vietnam) // *Acarina*. V. 19. № 2. P. 231–241.
- Ermilov S.G.*, *Bayartogtokh B.*, 2022. Ontogenetic instars of *Elliptochthonius profundus* Norton, 1975 (Acari, Oribatida, Elliptochthoniidae), with remarks on juveniles of the superfamily Parhypochthonioidea // *Zootaxa*. V. 5187. № 1. P. 53–68.
- Ermilov S.G.*, *Lochynska M.*, 2008. The morphology of juvenile stages and duration of the development of *Nanhermannia* cf. *coronata* Berlese, 1913 (Acari, Oribatida, Nanhermanniidae) // *Acarologia*. V. 48. № 1–2. P. 61–68.
- Fujikawa T.*, 2014. The second representative of the family Eulohmanniidae Grandjean, 1931 (Acari, Oribatida) from Japan // *Edaphologia*. V. 93. P. 1–10.
- Grandjean F.*, 1942. Les méthodes pour établir des listes de priorité et la concordance de leurs résultats // *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*. V. 214. P. 729–733.
- Grandjean F.*, 1942a. La signification évolutive des écarts individuels // *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*. V. 215. P. 216–220.
- Grandjean F.*, 1942b. Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata (2e série) // *Annales des Sciences Naturelles (II)*. V. 4. P. 85–135.
- Grandjean F.*, 1946. La signification évolutive de quelques caractères des Acariens (1re série) // *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*. V. 79. P. 297–325.
- Grandjean F.*, 1947. Étude sur les Smarisidae et quelques autres *Érythroïdes* (Acariens) // *Archives de zoologie expérimentale et générale*. V. 85. P. 1–126.
- Grandjean F.*, 1954. *Posthermannia nematophora* n. g., n. sp. (Acarien, Oribate) // *Revue d'entomologie*. V. 21. P. 298–311.
- Grandjean F.*, 1958. *Perlohmannia dissimilis* (Hewitt) (Acarien, Oribate) // *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle. Serie A. Zoologie*. V. 16. P. 57–119.
- Grandjean F.*, 1958a. Sur le comportement et la notation des poils accessoires postérieurs aux tarses des Nothroides et d'autres Acariens // *Archives de zoologie expérimentale et générale*. V. 96. P. 277–308.
- Grandjean F.*, 1959. Observations sur les Oribates (40e série) // *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*. (2). V. 31. P. 359–366.
- Hammen L. van der*, 1980. Glossary of acarological terminology. Part 1: General terminology. The Hague: Dr. W. Junk bv Publishers. 270 p.
- Hammer M.*, *Wallwork J.A.*, 1979. A review of the world distribution of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in relation to continental drift // *Det Kongelige Danske Videnskabskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. V. 22. № 4. P. 1–31.
- Mahunka S.*, *Mahunka-Papp L.*, 1995. The oribatid species described by Berlese (Acari). Budapest: Hungarian Natural History Museum. 325 p.
- Marshall V.G.*, *Reeves R.M.*, *Norton R.A.*, 1987. Catalogue of the Oribatida (Acari) of Continental United States and Canada // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. V. 139. P. 1–418.
- Norton R.A.*, 1975. Elliptochthoniidae, a new mite family (Acarina: Oribatei) from mineral soil in California // *Journal of the New York Entomological Society*. V. 83. P. 209–216.
- Norton R.A.*, 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // *Dindal D.L.*, ed. *Biology of oribatid mites*. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A.*, *Behan-Pelletier V.M.*, 2009. Oribatida // *A Manual of Acarology (TX)*. Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Norton R.A.*, *Ermilov S.G.*, 2022. Paedomorphosis and sexuality in Eulohmanniidae (Acari, Oribatida): surprising diversity in a relictual family of oribatid mites // *Acarologia*. V. 62. № 4. P. 989–1069.
- Norton R.A.*, *Fuangularworn M.*, 2015. Nanohystricidae n. fam., an unusual, plesiomorphic enarthronote mite family endemic to New Zealand (Acari, Oribatida) // *Zootaxa*. V. 4027. № 2. P. 151–204.
- Norton R.A.*, *Metz L.J.*, 1980. Nehypochthoniidae (Acari: Oribatei), a new mite family from the Southeastern United States // *Annals of the Entomological Society of America*. V. 73. P. 54–62.
- Norton R.A.*, *Sidorchuk E.A.*, 2014. *Collohmannia johnstoni* n. sp. (Acari, Oribatida) from West Virginia (U.S.A.), including description of ontogeny, setal variation, notes on biology and systematics of Collohmanniidae // *Acarologia*. V. 54. № 3. P. 271–334.
- Seniczak S.*, *Seniczak A.*, 2013. Morphology of juvenile stages and ontogeny of three species of Damaeidae (Acari: Oribatida) // *International Journal of Acarology*. V. 39. № 2. P. 160–179.

- Subías L.S.*, 2004. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758–2002) // Graellsia. V. 60. Número extraordinario. P. 3–305.
- Subías L.S., Shtanchaeva U.Ya., Arillo A.*, 2012. Listado de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) de las diferentes regiones biogeográficas del mundo // Monografías electrónicas Sociedad Entomológica Aragonesa. № 4. P. 1–819.
- Travé J., Vachon M.*, 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // Acarologia. V. 17. № 1. P. 1–19.
- Travé J., Olszanowski Z.*, 1988. Sur la variabilité de quelques caractères chaetotaxiques chez *Platynothrus peltifer* (C.L. Koch) (Oribate, Camisiidae) et ses conséquences taxonomiques // Acarologia. V. 29. № 3. P. 297–305.
- Travé J., Olszanowski Z.*, 1991. La chaetotaxie pédieuse des Crotoniidae (Oribates, Nothroides) // Acarologia. V. 32. № 4. P. 399–413.

## ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *EULOHMANNIA* BERLESE 1910 (ACARI, ORIBATIDA, EULOHMANNIIDAE) С РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И ИЗ КАШМИРА

С. Г. Ермилов<sup>1, \*</sup>, Р. А. Нортон<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Институт экологической и сельскохозяйственной биологии (Х-БИО), Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

<sup>2</sup>Университет штата Нью-Йорк, колледж наук об окружающей среде и лесного хозяйства, Сиракузы, Нью-Йорк, 13210 США

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

\*\*e-mail: ranorton@esf.edu

При изучении рода *Eulohmannia* Berlese 1910 были обнаружены два новых вида. Описание *Eulohmannia aborigensis* sp. n. базируется на всех стадиях, найденных только в высокогорных местообитаниях Колымского нагорья Магаданской области (Россия). Это крупнейший известный вид (длина часто значительно превышает 800 мкм) и, по-видимому, двуполой. Имаго уникальны среди известных видов *Eulohmannia* тем, что имеют относительно длинное бедро IV (примерно в два раза больше длины вертлуга IV), три щетинки на вертлуге III, 14 щетинок на лапке IV и крошечный зубец или шип в основании каждого бокового когтя. Описание *Eulohmannia juvenalis* sp. n. базируется на имаго и одной тритонимфе, найденных только в лесной почве Кашмирской долины (Кашмир). Среди известных видов этого рода имаго уникальны тем, что имеют педоморфные ноги, что выражено в нескольких специфических неотенических признаках, таких как наличие монодактильного претарзуса на всех ногах, сохранение одной щетинки на вертлугах III и IV, а также задержка в развитии или полное отсутствие некоторых щетинок.

**Keywords:** почвенные клещи, партеногенез, педоморфоз, таксономия, морфология, онтогенез, Евразия

УДК 59.009

## ТУНДРОВЫЙ ЛЕБЕДЬ (*CYGNUS COLUMBIANUS*, ANATIDAE) В ВОСТОЧНОМ СЕКТОРЕ АЗИАТСКОЙ АРКТИКИ: ТРЕНДЫ ЧИСЛЕННОСТИ И ОБЛАСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ РАЗНЫХ ПРОЛЕТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ<sup>1</sup>

© 2023 г. Д. В. Соловьёва<sup>a, \*</sup>, Д. А. Барыкина<sup>a, \*\*</sup>, Г. В. Киртаев<sup>b, \*\*\*</sup>,  
В. В. Данилова<sup>c, \*\*\*\*</sup>, С. Б. Розенфельд<sup>b, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

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

<sup>c</sup>Санкт-Петербург, 190000 Россия

\*e-mail: diana\_solovyova@mail.ru

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

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

\*\*\*\*e-mail: valeriya981@mail.ru

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

Поступила в редакцию 27.05.2022 г.

После доработки 02.08.2022 г.

Принята к публикации 22.08.2022 г.

Тундры восточного сектора азиатской Арктики населяют как минимум три пролетные популяции тундрового лебеда: Восточно-азиатская континентальная пролетная популяция *C. c. bewickii*, Западно-тихоокеанская пролетная популяция *C. c. bewickii* и Западная (американская) пролетная популяция *C. c. columbianus*. Целью работы является анализ динамики численности тундровых лебедей путем сравнения данных исторического (единственного в тундрах Северо-Восточной Азии) авиаучета птиц в 1993–1995 гг. с данными нашего авиаучета 2020–2021 гг. Еще одной целью работы была оценка доли размножающихся птиц в разных пролетных популяциях. Ширина зоны интерградации *C. c. bewickii* и *C. c. columbianus* на Чукотке и уровень гибридизации до сих пор оставались слабо изученными, прояснение этого вопроса было одной из целей настоящей работы. Обработка данных авиаучета 2020–2021 гг. была произведена в программе QuantumGIS 9.16.5. Система включала в себя следующие слои: векторный слой карты мира, маршруты авиаучетов 2020 и 2021 гг., полигоны учетов 1993–1995 гг., эта же система подсчитывала длины учетных маршрутов в пределах полигонов. Оценка численности для каждой области была рассчитана для площади экстраполяции, приведенной в историческом учете. В период между 1993–1995 и 2020–2021 гг. выявлен рост численности всех трех пролетных популяций тундрового лебеда в областях учета в гнездовом ареале: Восточно-азиатская континентальная пролетная популяция выросла в 3.86 раза; Западно-тихоокеанская пролетная популяция – в 3.05 раза; и Западная (американская) пролетная популяция – в 2.5 раза. Мы полагаем, что ареал тундрового лебеда значительно расширился на север, вслед за изменением летнего климата и продвижением зоны типичных тундр на север. Регистрация гнезд и выводков в областях, где в ходе исторического учета были отмечены только неразмножающиеся птицы, является дополнительным свидетельством смещения северной границы ареала на север. Условной границей между областями доминирования *C. c. bewickii* и *C. c. columbianus* является р. Кымьнейвеем (ок. 175.6° з.д.). Процесс смены доминанта происходит скачкообразно, т.е. не существует зоны, где оба подвида встречаются в равных долях. Зона перекрытия ареалов подвигов 600 км арктического побережья.

**Ключевые слова:** динамика численности, *Cygnus columbianus bewickii* vs *Cygnus columbianus columbianus*, восточная Арктика, авиаучет, пролетные популяции

DOI: 10.31857/S0044513423010105, EDN: AZBWKI

Видовая систематика группы тундровых лебедей является предметом споров на протяжении

почти столетия: ряд авторов не признает видовую самостоятельность малого лебеда *Cygnus bewickii* (Yarq 1830), считая его подвидом американского лебеда *C. columbianus* (Ord 1815) – *C. c. bewickii*, существующим наряду с номинативным подвидом *C. c. columbianus* (Rees, 2006; Gill, Donsker, 2017).

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

Признание же видовой самостоятельности *Cygnus bewickii* сопровождалось попыткой выделить внутри этого вида два подвида *C. b. bewickii* (гнездится к западу от Таймыра и на Таймыре) и *C. b. jankowskii* Alféraky 1904 (гнездится к востоку от Таймыра; Степанян, 1990), выделение подвидов в последнее время признано не валидным (Clemens et al., 2021). В настоящей работе мы принимаем точку зрения, что малый лебедь является подвидом *C. c. bewickii* тундрового *C. columbianus*. Общепринятое русское название *C. columbianus* “американский лебедь” кажется нам не применимым к виду в целом из-за обширной области его распространения в Евразии, превышающей таковую в Северной Америке. Английское название вида Tundra swan (тундровый лебедь) является универсальным для вида.

Использование современных средств дистанционного прослеживания миграций птиц и молекулярно-генетических методов разрешают систематические споры прошлого. В первую очередь, детальное изучение миграционных связей особей позволило выделить пролетные популяции тундрового лебеда (Flyway populations), различающиеся миграционными путями и районами зимовки, и оконтурить гнездовой ареал каждой из таких популяций. В современной концепции охраны мигрирующих птиц именно пролетные популяции являются единицами, подлежащими управлению, поэтому рассуждения о подвидовой систематике, приведенные выше, необходимы только для понимания предмета исследования.

Под восточным сектором азиатской Арктики мы понимаем территорию к востоку от устья р. Енисей, т.е. тундры Восточной Сибири и Дальнего Востока. На сегодня известно, что тундры восточного сектора азиатской Арктики населяют как минимум три пролетные популяции тундрового лебеда (Кишинский, 1988; Rees, 2006; Ely et al., 2014; Fang et al., 2020).

1. Восточно-азиатская континентальная пролетная популяция *C. c. bewickii* с районом гнездования от п-ова Ямал на западе (где она интерградирует с каспийской) до левобережья р. Индигирка на востоке. Это популяция зимует в долине р. Янцзы в Китае (Fang et al., 2020).

2. Западно-тихоокеанская пролетная популяция *C. c. bewickii* с районом гнездования от дельты р. Индигирка на западе до Колючинской губы (Ванкаремская низменность Чукотки) на востоке, птицы этой популяции зимуют в Японии (Кондратьев, 1984; Fang et al., 2020).

3. Западная (американская) пролетная популяция *C. c. columbianus* гнездится на Восточной Чукотке (где частично интерградирует и гибридизирует с западно-тихоокеанским *C. c. bewickii*) и зимует в США в Скалистых Горах и к западу от них (Ely et al., 2014; Limpert et al., 2020).

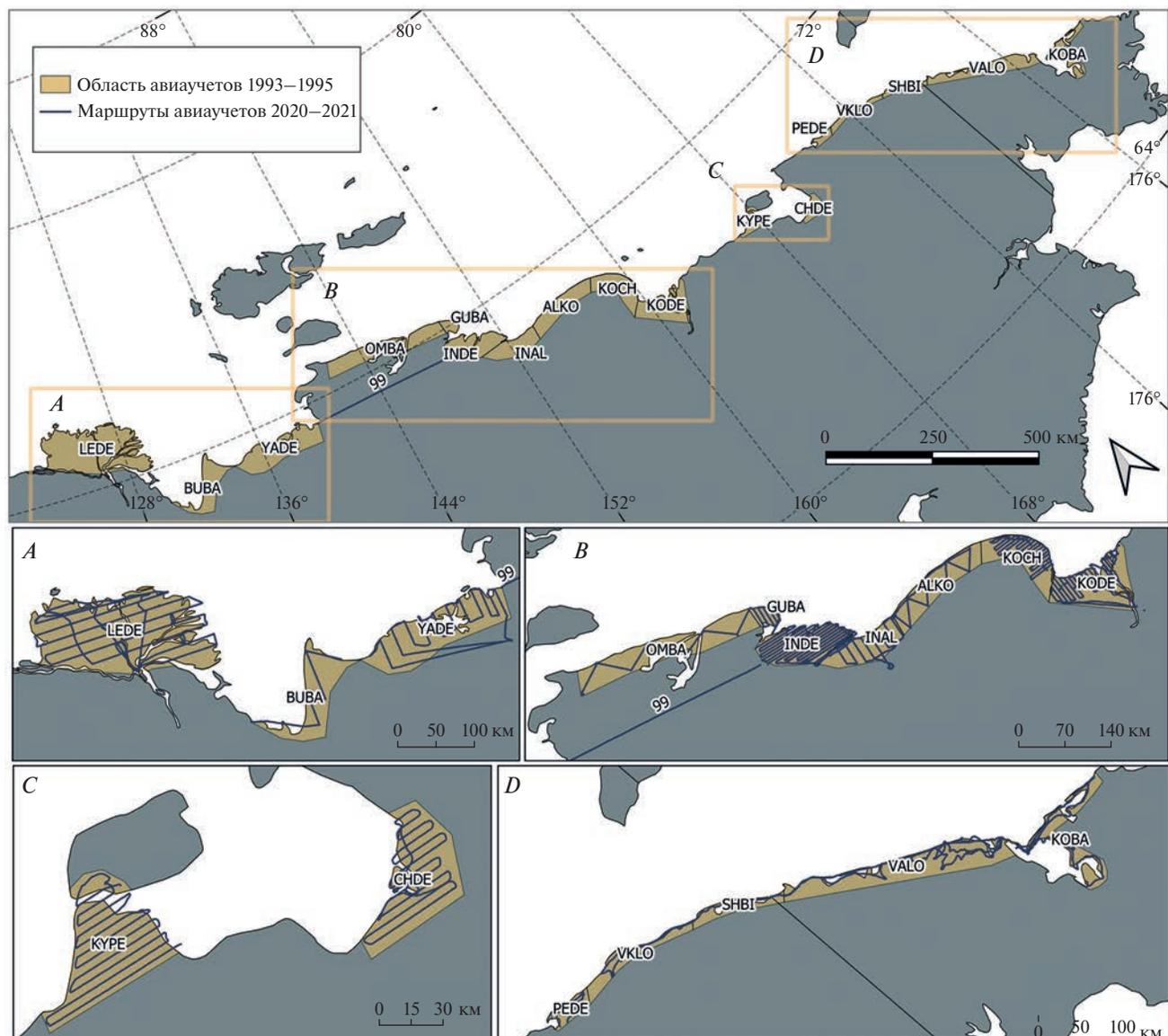
Ширина зоны интерградации *C. c. bewickii* и *C. c. columbianus* на Чукотке и уровень гибридизации до сих пор оставались слабо изученными (Коблик, Редькин, 2004). Использование фотографирования всех птиц в ходе масштабного авиаучета позволило пролить свет на этот вопрос в настоящей работе.

Долговременные тренды численности лебедей хорошо документируются в случае организации и ведения ежегодного мониторинга в районах зимовки, в ходе так называемых “средне-зимних учетов” (Mid-winter Waterfowl Surveys). Достаточно полные зимние учеты тундровых лебедей проводятся в Японии и США (Ministry of the Environment, 2021; U.S. Fish and Wildlife Service, 2019 цит. по: Rees et al., 2019). При этом оценка численности Восточно-азиатской континентальной пролетной популяции, обладающей самой большой площадью гнездования (на зимовке в Китае) показывает высокий разброс в относительно короткий интервал времени (см. анализ в Fang et al., 2020). Это затрудняет документирование тренда этой популяции и происходит, вероятно, из-за проведения учетных работ по разным методикам, разными организациями и в разных точках наблюдений. Оценка динамики численности этой популяции путем сравнения данных исторического (единственного в тундрах Северо-Восточной Азии; Поярко и др., 2000; Hodges, Eldridge, 2001) авиаучета птиц в 1993–1995 гг. с данными нашего авиаучета 2020–2021 гг. является одной из целей данной работы. Еще одной целью работы является косвенная оценка доли размножающихся птиц в разных пролетных популяциях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа основана на сопоставлении данных авиаучета лебедей в тундрах восточного сектора азиатской Арктики в 1993–1995 годах (Поярко и др., 2000; Hodges, Eldridge, 2001) и авиаучета авторов в 2020–2021 годах (рис. 1). В качестве источника данных об историческом учете 1993–1995 гг. использована русскоязычная сводка Пояркова и др. (2000), представляющая материалы авиаучетов Службы Рыбы и Дичи США в наиболее полном объеме. Все учетные области находились вне зоны перекрытия ареалов тундрового лебеда и лебеда-кликун (*Cygnus cygnus*). Таким образом, все учетные лебеди заведомо считались тундровыми.

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



**Рис. 1.** Карта авиаучетных работ в тундровой зоне восточной Азии в ходе исторического (1993–1995 гг.) и современного (2020–2021 гг.) учетов. Коды областей учета см. табл. 2. *A–D* – увеличенные области.

вания для концентрации на линьку. Существенным отличием учета 2021 г. явилось использование фотографирования птиц вместо записи на диктофон, фотографирование велось с обоих бортов (табл. 1). Вид, количество птиц, а также наличие гнезда мы определяли по фотографиям в камеральных условиях. Фотография была привязана как к координате с точностью до  $0.000001^\circ$ , так и к моменту времени с точностью до 1 с. К данным нашего учета 2020 г. был применен поправочный коэффициент 2, поскольку наш учет велся только с одного борта, а в историческом учете – с двух бортов. Для соблюдения полосы учета в 200 м на стекло самолета была нанесена цветная полоса, птицы за пределами полосы игнорировались. Для

обработки данных учета 2021 г. мы провели расчет ширины полосы для расчета плотности, для этого из всего массива фотографий лебедей было выбрано 100 фотографий (только пары и стаи, не гнезда и не насиживающие птицы; выбор проводили при помощи генератора случайных чисел). Мы измеряли расстояние от фотоаппарата (координата, записанная фотоаппаратом) до самой удаленной из птиц в стае или паре, положение птиц определяли по конфигурации озер или проток на снимке Google Earth или ESRI Satellite. Птицы над открытой водой или над сухой тундрой без озер были проигнорированы, поэтому из 100 фотографий измерения оказались возможными только в 69 случаях. Полоса для расчета плотности лебедя соста-

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

Параметр	Авиаучет 1993–1995	Авиаучет 2020–2021
Модель самолета	Beaver-754	Стерх-1
Высота полета, м	40–60	38
Крейсерская скорость полета, км/ч	130–170	80–100
Число наблюдателей	2.5*	1
Число наблюдений с бортов	2	2020, 2021
Фотофиксация птиц	Нет	2020 – нет, 2021 – да
Период учета <sup>2</sup>	22 июня**–5 июля***	14 июня**–3 июля***

Примечания. \*В исследованиях принимали участие два наблюдателя. В случае пропуска орнитологом-фотографом группы птиц, пилот-биолог указывал первому на данное упущение.

\*\* Самая ранняя дата.

\*\*\* Самая поздняя дата (без учета года).

вила  $372 \pm 53$  м (пределы 20–2663 м), т.е. оказалась равной (с учетом ошибки среднего) 400 м, принятым в историческом учете, поэтому число лебедей в учете 2021 г. было взято прямо, без поправочного коэффициента. Для анализа изменения обилия лебедей в период времени между 1993–1995 и 2020–2021 гг. была использована линейная плотность в размерности особей/км.

В представлении данных 1993–1995 гг. каждая область учета была обозначена (одной) буквой английского алфавита, причем нумерация не была сквозной, например область А в 1993 г. – это Ванкаремская низменность, а в 1994 г. этой же буквой обозначена область в дельте р. Колыма. Помимо областей учета на картах 1993–1995 гг. были обозначены учетные маршруты, не входящие в выделенные области, такие маршруты (обозначались цифрами, например, от 1 до 39 в 1994 г.) использовались при перелете из области в область или в том случае, если рельеф местности не позволял заложить настоящую сеть субмеридиональных трансект. Для унификации обозначений мы вводим кодировку всех областей учета четырехбуквенным кодом (английский алфавит), соответствие наших и исторических областей учета приведено в табл. 2. Области исторического и нашего учета принимались за одинаковые, если они перекрывались на 90%. Птицы, учтенные вне перекрывающихся областей, игнорировались. Перекрывание областей рассчитывали с помощью программы QantumGIS 3.16.5. Обработка данных авиаучета была произведена в той же программе. Данные для ГИС представлены в формате шейп-файлов в конической системе координат Asia\_North\_Albers\_Equal\_Area\_Conic. Система включала в себя следующие слои: векторный слой карты мира, маршруты авиаучетов 2020 и 2021 гг., полигоны учетов 1993–1995 гг., эта же система позволяла подсчитать длины учетных маршрутов в пределах полигонов.

Линейная плотность оценена как число птиц, учтенных в полосе шириной 400 м, деленное на протяженность учета в каждой из областей как в историческом (произведен пересчет из плотности в размерности особей/км<sup>2</sup>), так и в нашем учетах. В случае, когда одна и та же территория (например, дельта Индигирки в 2020 и 2021 гг. или дельта Колымы в 1993 и 1994 гг.) была обследована дважды в ходе исторического или нашего авиаучета, мы использовали среднюю между годами плотность особей. Оценка численности для каждой области была рассчитана для площади экстраполяции, приведенной в историческом учете (Поярков и др., 2000). Для расчета оценочной численности мы использовали линейную плотность, умноженную на 2.5 (соотношение между 0.4 и 1 км) и умноженную на площадь экстраполяции. В рубриках Результаты и Обсуждение использована оценка численности популяций, полученная в ходе исторического и нашего учетов.

Доля размножающихся птиц была оценена как соотношение числа отмеченных или сфотографированных гнезд или выводков лебедей (умноженного на 2, поскольку партнер насиживающего лебедей не всегда находится рядом с гнездом) к общему числу взрослых лебедей для каждой учетной области. В историческом учете гнезда лебедей регистрировали только в 1994 г., поэтому сравнение доли размножающихся птиц проводится только для областей учета 1994 г. Мы понимаем, что авиаучет не позволяет документировать все гнезда даже у такого крупного и заметного вида, как тундровый лебедь. Тем не менее такой показатель, как число гнезд/выводков присутствует как в данных исторического, так и современного учетов, и может быть использован для косвенной оценки доли птиц, принимающих участие в размножении в разные периоды и на разных территориях.

При анализе фотографий лебедей в интервале долгот от 170° в.д. до 170° з.д. мы уделяли особое внимание цвету надклювья, по которому подвид

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

Код области	Название области	Код области в 1993–1995 гг.	Длина маршрута	
			1993–1995	2020–2021
LEDE	Дельта Лены	I_94	1165.0	2229.9
BUBA	Губа Буор-Хая	H2_94	217.5	308.6
YADE	Дельта Яны	H1_94	372.5	1036.7
OMBA	Омуляхская губа	F2_94	357.5	370.9
99	Яно-Индибирская низменность, внутренняя	99	260.0	307.0
GUBA	Гусиная губа	F1_94 и F3_95*	255.0	232.3
INDE	Дельта Индигирки	E_94	1245.0	2098.9**
INAL	Индигирка–Алазея	D_94	175.0	750.0
ALKO	Алазея–Коньковая	C_94	412.5	517.4
KOCH	Чукочья–Колыма	G_93 и B_94*	813.0	783.1
KODE	Дельта Колымы	(30–35) + F(1–8) + F(30–31)_93 и A_94*	1435.6	1558.3**
KYPE	П-ов Кыттык	E_93 + 24	251.7	519.2
CHDE	Чаунская низменность	D_93	267.8	457.3
PEDE	Дельта Пегтымеля	C+(16–18)93	156.3	153.1
VKLO	Валькарайская низменность	(11–15)93	187.0	269.3
SHBI	Биллингс–мыс Шмидта	B_93	115.0	286.8
VALO	Ванкаремская низменность	A_93	307.5	960.0
KOVA	Колочинская губа	(1–10)93	330.4	558.6

Примечания. \* Среднее значение в случае, если учет в области был проведен дважды.

\*\* Учет в этих областях был проведен дважды в 2020 и 2021 гг.

*C. c. bewickii* отличается от *C. c. columbianus* (Evans, Sladen, 1980). Если птица имела небольшое желтое пятно (менее 15% площади надклювья) на надклювье, далеко не смыкающееся на переносице и не доходящее до ноздри на 2/3 расстояния между границей оперения лба и ноздрей, такие птицы считались гибридами между подвидами (рис. 2). При оценке численности лебедей Западно-тихоокеанской и Западной (американской) пролетных популяций в зоне перекрывания их ареалов мы использовали полученное нами соотношение подвидов в каждой из областей от PEDE до VALO (см. ниже), гибриды проигнорированы.

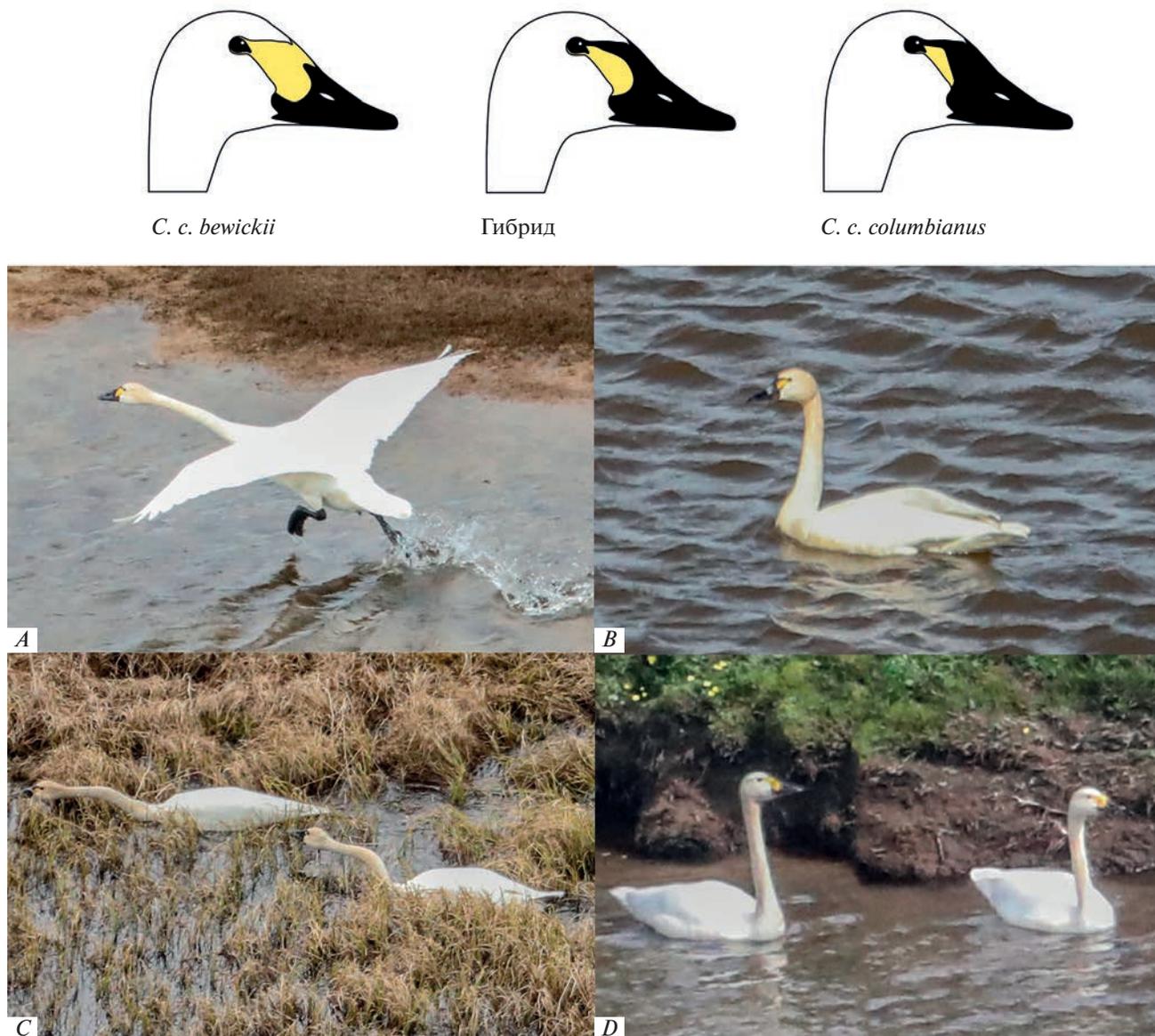
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Динамика численности трех пролетных популяций по данным авиаучетов в областях гнездования

В период между 1993–1995 и 2020–2021 гг. выявлен рост численности всех трех пролетных популяций тундрового лебеда (табл. 3). Увеличение плотности отмечено во всех областях гнездования Восточно-азиатской континентальной популяции, а на побережье губы Буор-Хая (область BUBA) линейная плотность лебедей увеличилась в 64 раза (рис. 3). Суммарная численность тундровых лебедей этой популяции в областях учета в

2020–2021 гг. составила 33091 особь, в то время как в 1993–1995 гг. здесь же численность оценивалась в 8580 особей. Таким образом, эта популяция выросла в 3.86 раза (табл. 3). В 1994 г. из всех областей учета в пределах ареала Восточно-азиатской континентальной популяции гнездящиеся лебеди были отмечены только в дельте р. Лена, и их доля составила всего 3.1%; в 2020–2021 гг. в дельте Лены размножались уже 21.5% встреченных птиц (рис. 4). В 2020-е годы очаг гнездования зарегистрирован также в дельте р. Яна (рис. 4).

Западно-тихоокеанская пролетная популяция выросла в 3.05 раза от 13756 до 41928 особей. В одной из 10 областей учетов, населенных птицами этой популяции, а именно на п-ове Кыттык (KYPE), отмечено снижение, а в Чаунской низменности (CHDE) не отмечено изменения линейной плотности и, соответственно, численности лебедей в период между авиаучетами (табл. 3, рис. 3). Одновременно значительный рост плотности зарегистрирован в западной части гнездового ареала этой популяции: в дельте р. Индигирка (в 23 раза), в Индигиро-Алазейском (в 31 раз) и Алазее-Колымском (в 52 раза) междуречьях. Формирование гнездовых группировок (15–27% гнездящихся пар в) в 2020-е годы отмечено так же на западе ареала популяции, в Индигиро-Колымском междуречье, в 1994 г.



**Рис. 2.** Схема вариаций цвета надклювья у подвидов тундрового лебедя (сверху) и примеры фотографий птиц с самолета Стерх-1, 2021 г.: *A* и *B* – гибриды *C. c. bewickii* × *C. c. columbianus*, *C* – пара *C. c. columbianus*, *D* – пара *C. c. bewickii*.

здесь не было учтено ни одного гнезда (рис. 4). В остальных областях обитания Западно-тихоокеанской пролетной популяции (где в 1994 г. были учтены гнезда лебедей) доля размножающихся птиц была значительно меньше в 2020–2021 по сравнению с 1994 г. (рис. 4).

Численность номинативного подвида тундрового лебедя (западная пролетная популяция Северной Америки) в тундрах Восточной Чукотки увеличилась в 2.5 раза от 238 до 596 птиц. Несмотря на некоторый рост линейной плотности, численность лебедей здесь осталась невысокой, особенно в областях VALO и КОВА, где преобладал “американский” лебедь (рис. 3 и 5). Для области

перекрывания ареалов подвидов также характерна низкая доля гнездящихся лебедей (рис. 4): во всех четырех областях учета от дельты р. Пегтымель (PEDE) до восточного побережья Колючинской губы (КОВА) отмечено только 3 гнезда лебедей. Доля гнездящихся птиц здесь составила 1.5% от всех встреченных взрослых лебедей.

#### Соотношение подвидов тундрового лебедя на Чукотке

Определение подвидов тундровых лебедей проводили для всех фотографий, изготовленных в интервале долгот от 170° в.д. до 170° з.д., учет в этой

**Таблица 3.** Линейные плотности (особей/км в полосе учета 400 м) и оценка численности (особей) популяций тундрового лебедя в 1993–1995 и 2020–2021 гг. по областям учета

Код области	Пролетная популяция	Площадь экстраполяции, км <sup>2</sup>	1993–1995		2020–2021	
			плотность	численность	плотность	численность
LEDE	ВАК	22263	0.111	6164	0.300	16697
BUBA	ВАК	6056	0.009	139	0.447	8993
YADE	ВАК	6623	0.097	1595	0.229	3792
OMBA	ВАК	10826	0.008	227	0.043	731
99	ВАК	22140	0.008	427	0.052	2878
GUBA	ВАК	1055	0	0	0	0
INDE	ЗТ	6299	0.014	228	0.327	5149
INAL	ЗТ	4077	0.017	174	0.539	5494
ALKO	ЗТ	6509	0.005	79	0.251	4084
KOCH	ЗТ	4741	0.047	557	0.230	2726
KODE	ЗТ	4051	0.729	7383	1.959	19840
KYPE	ЗТ	1807	0.640	2891	0.314	1418
CHDE	ЗТ	1290	0.732	2361	0.712	2296
PEDE	ЗТ/ЗА	555	0.064	89	0.137	190
VKLO	ЗТ/ЗА	375	0	0	0.108	101
SHBI	ЗТ/ЗА	879	0	0	0.286	628
VALO	ЗА	4433	0.007	78	0.042	465
KOBA	ЗА	660	0.097	160	0.079	130

Примечания. Пролетные популяции: ВАК – Восточно-азиатская континентальная, ЗТ – Западно-тихоокеанская, ЗА – Западная (американская).

области проводился преимущественно вдоль побережья Северного-Ледовитого океана, размах по широте 66°–69° с.ш. Всего по фотографиям до подвида было определено 142 лебедя, еще 5 птиц были признаны гибридами. Идентификация 66 особей была невозможна из-за того, что птицы были сняты “в угон”. Птицы, отнесенные нами к гибридам между подвидами (15%; рис. 5), встречались только в области преобладания *C. c. columbianus* и не встречались западнее, где преобладал *C. c. bewickii*. Во всей области перекрывания подвидов доля пар, состоящих из птиц разных подвидов, составила 11% (6 из 54 пар).

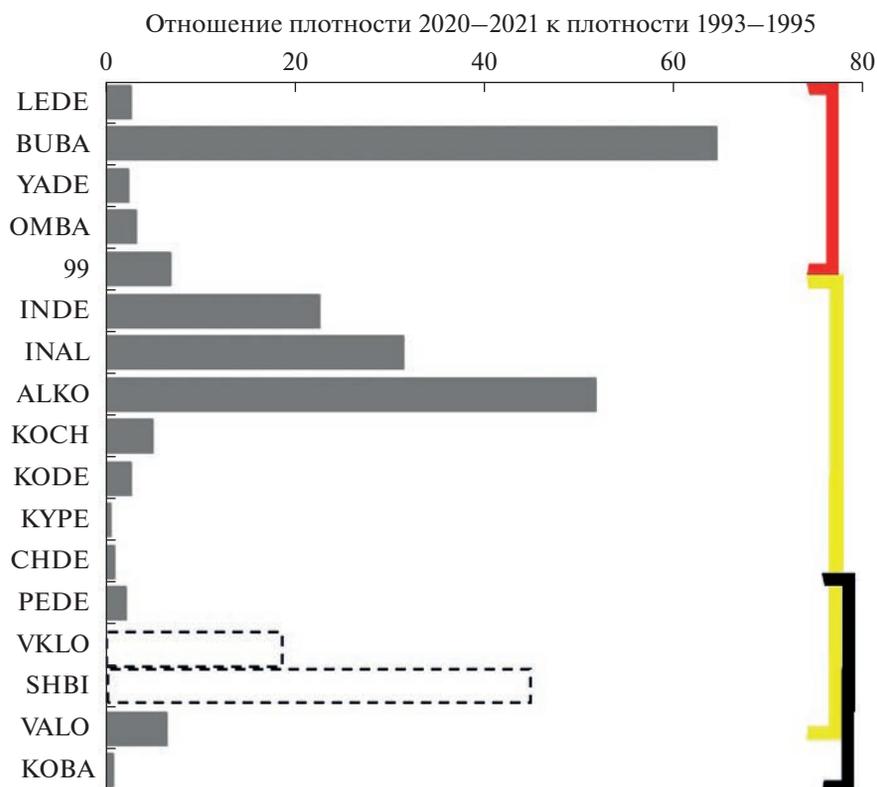
## ОБСУЖДЕНИЕ

### Динамика оценочной численности трех пролетных популяций по данным авиаучетов в областях гнездования

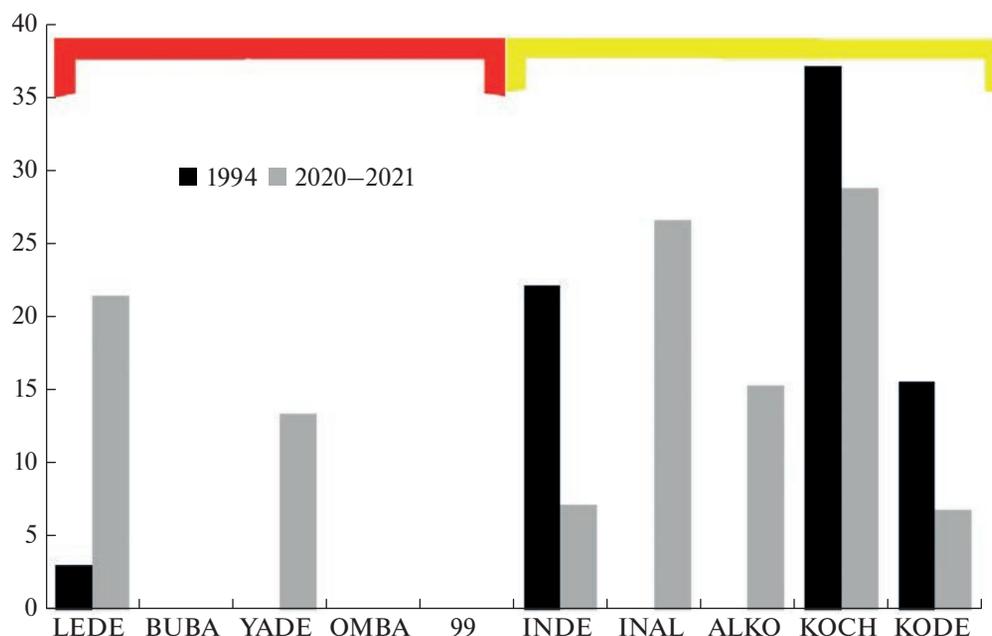
Для тундрового лебедя характерен высокий динамизм ареала, обусловленный климатом. Так, в период голоценового оптимума (приблизительно 8500 лет назад) он населял территорию современных о-вов Анжу на 86° с. ш. (Makeev et al., 2003), хотя сейчас не встречается севернее 74° (Rees, 2006). Современные климатические тенденции не могут не создавать благоприятные условия

для гнездования крупных арктических травоядных птиц, которыми являются тундровые лебеди. Удлинение вегетационного периода в тундровой зоне (локально см. Solovyeva, Vartanyan, 2014), смещение на север июньской и августовской изотерм +10°C (Титкова, Золотокрылин, 2021) определяют увеличение биомассы (NDVI) растительности, включая основные корма лебедей. Однако эти же процессы приводят к смене растительных сообществ, в частности к смене тундровой растительности на лесотундровую и продвижению подзоны типичных тундр на север (Титкова, Виноградова, 2019). Что, в свою очередь, должно способствовать продвижению ареала тундрового лебедя на север, особенно там, где его современный ареал не доходит до арктического побережья, т.е. в первую очередь на стремительно “теплеющем” Таймыре (Головнюк и др., 2020).

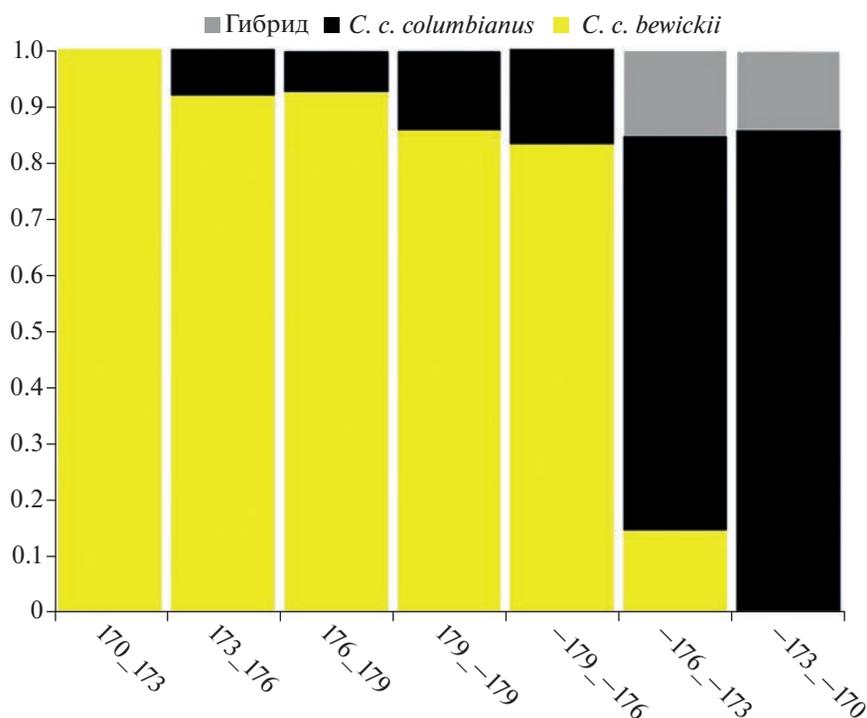
Динамика численности **Восточно-азиатской континентальной пролетной популяции** является предметом интриги. Одним из результатов работы Фан с соавторами (Fang et al., 2020) была попытка показать снижение численности этой популяции в период с 1990 по 2020 гг., опираясь на данные учетов на зимовках в восточном Китае. Однако представленный в этой статье анализ показывает обратную тенденцию, а именно линейный рост



**Рис. 3.** Отношения линейных плотностей тундрового лебедя по данным авиаучетов 1993–1995 и 2020–2021 гг. для каждой области. Коды областей учета см. табл. 2. Пролетные популяции обозначены цветными скобами: красная – Восточно-азиатская континентальная *C. c. bewickii*; желтая – Западно-тихоокеанская *C. c. bewickii*; черная – Западная *C. c. columbianus*. В областях (VKLO и SHBI), где в 1993–1995 гг. не было учтено ни одного лебедя, соотношения плотностей экстраполировано из расчета 0.5 учетных особей (чтобы избежать деления на 0).



**Рис. 4.** Доля (%) размножающихся тундровых лебедей в разных областях авиаучета в 1994 и 2020–2021 гг. Коды областей учета см. табл. 2. Доля рассчитана как отношение числа учетных гнезд/выводков, умноженное на 2, к общему числу учетных лебедей. Обозначение пролетных популяций как на рис. 3.



**Рис. 5.** Соотношение подвидов тундрового лебеда по данным авиаучета вдоль побережья Чукотки в 2021 г. По оси абсцисс долгота местности от 170° в.д. до 170° з.д., по оси ординат — доля каждого подвида в населении тундровых лебедей.

численности со скоростью 0.6% в год (тренд высоко не достоверен). Авторы ссылаются на несогласованность методов и точек проведения учетов в разные годы. Наши данные, напротив, показывают рост этой пролетной популяции в 3.86 раза в восточной части ее гнездового ареала от дельты р. Лена до дельты р. Индигирка в период с 1993–1995 по 2020–2021 годы. К сожалению, пригодные для сравнения исторические данные о численности/плотности лебедей в западной части гнездового ареала от Западного Ямала до дельты р. Лена отсутствуют. Анализ тренда этой популяции осложняется еще и фактом смены мест зимовок ямальских лебедей (Розенфельд и др., 2019) и симпатричным обитанием двух, а возможно и трех, пролетных популяций на п-ове Ямал (Vangeluwe et al., 2018). Поскольку наши учетные площади полностью совпадают с историческими (изначально предназначенными для учета гаг, а не лебедей), мы не можем не признать фактом, что ареал лебеда значительно расширился на север, особенно в дельте р. Лена, на побережье губы Буор-Хая (рост плотности лебеда в 64 раза!) и побережье Селляхской губы, следуя за июньской изотермой +10°C (Титкова, Золотокрылин, 2021). Мы полагаем, что наши учеты вдоль арктического побережья отразили процесс расширения северной границы ареала на север. Современное смещение гнездового ареала малого лебеда на север документировано в окрестностях г. Певек, где лебедь

отсутствовал на гнездовании в 2007 г. (и ранее), а в 2018–2021 гг. гнезвился с высокой плотностью (Томкович, 2007; Прокопенко и др., 2022). Популяция малого лебеда существовала на арктическом о-ве Жохова в период оптимума голоцена, т.е. примерно 8500 лет назад, сейчас малый лебедь там не встречается (Makeev et al., 2003). Полученная Фан с соавт. (Fang et al., 2020) оценка всей популяции в 65000 особей в 2019–2020 гг. представляется несколько заниженной в свете наших данных. Если суммировать осеннюю численность лебедей на Гыданском п-ове в 4900 особей, на п-ове Ямал — 3800 особей (Розенфельд и др., 2019); 26300 особей, оцененных на Таймыре (Розенфельд, неопубликованные данные), и рассчитанную нами оценку в 33000 особей (39700 особей с учетом доли молодняка на зимовке в 20.5%; Розенфельд и др., 2019), то мы получим общую зимнюю численность в 74700 птиц. И это без учета птиц, гнездящихся в тундрах между реками Хатанга и Лена, а также птиц, населяющих местообитания к югу от Таймыра. В целом, Восточно-азиатская континентальная пролетная популяция, вероятно, насчитывает 75000–80000 лебедей, и численность, скорее всего, имеет положительную динамику в 21 столетии, что характерно для других пролетных популяций этого вида.

В Восточно-азиатской континентальной пролетной популяции отмечено увеличение доли гнездящихся птиц, если в 1994 г. гнезилось толь-

ко 3% лебедей и только в дельте Лены (в среднем в популяции в областях учета гнездились 0.6% лебедей), то в 2020–2021 гнездование отмечено и в дельте Яны, а в среднем гнездились 7% от встреченных лебедей. Тем не менее большинство встреченных лебедей (93%) были негнездовыми, это может говорить о том, что в прибрежные учеты попадают преимущественно холостые птицы, сконцентрированные на северной границе ареала. Регистрация гнезд и выводков в областях, где в ходе исторического учета были отмечены только неразмножающиеся птицы (области YADE, INAL и ALKO, рис. 4), является дополнительным свидетельством смещения северной границы гнездового ареала на север. Если процесс потепления Арктики будет продолжаться, появления гнезд лебедей можно ожидать в таких областях как BUBA и OMBA, т.е. на побережье Северного-Ледовитого океана, вне дельт крупных “отепляющих” рек.

Тот же процесс расширения ареала лебедей на север, вероятно, ответственен за выявленные темпы роста плотности (и расчётной численности) **Западно-тихоокеанской пролетной популяции**. В данном случае наши данные могут быть верифицированы данными достаточно полного учета лебедей на зимовке в Японии (Ministry of the Environment of Japan, 2021). Если принимать во внимание только точечные значения численности на зимовке в 1994–1995 гг. (среднее 25400 особей) и в 2021 г. (53500 особей), то можно оценить рост этой популяции в 2.1 раза. При этом в областях авиаучетов плотность выросла в среднем в 3.05 раза. Резонно предположить, что часть этого роста — следствие перераспределения лебедей на север, в прибрежные районы гнездования. Примечательно, что зону наиболее плотного гнездования лебедей в историческом учете (Чаунская низменность) сейчас населяют столько же птиц, сколько и в 1990-е годы. Здесь пик гнездовой плотности пришелся на 2012–2014 годы, после чего наметился спад. Вероятно, плотность гнездования в 3.3 гнезд/км<sup>2</sup> максимальна для вида, больших значений она достигать просто не может, дальнейший рост плотности гнездования подвергается внутрипопуляционной регуляции (Solovyeva et al., 2019). В целом, численность в гнездовых областях в 2020–2021 гг. была оценена в 41928 тундровых лебедей (табл. 3), что составляет 78% от зимней численности в январе тех же двух лет, без учета доли молодняка и ежегодной смертности. Следовательно, области учетов покрыли практически весь летний ареал этой популяции.

В целом, в Западно-тихоокеанской пролетной популяции в 1994 г. размножалось 15% лебедей, а в 2020–2021 — 17%, т.е. доля птиц на гнездах/при выводках не изменилась. Следует учитывать, что и в том, и в другом случае — это данные авиаучетов, при которых вероятность обнаружения лебе-

дей на гнезде ниже, чем вероятность обнаружения пары или стаи лебедей на кормежке или отдыхе.

Рост плотности **Западной (американской) пролетной популяции** не подлежит анализу, поскольку это незначительная по численности группировка, населяющая узкую полосу приморских тундр Восточной Чукотки. Несмотря на положительный тренд численности подвида в целом (U.S. Fish and Wildlife Service, 2019 цит. по: Rees et al., 2019), продвижения его гнездового ареала на запад в Евразии не произошло (Кишинский, 1988; Поярков и др., 2000). Возможно, этому препятствует наблюдаемый рост численности Западно-тихоокеанской популяции *C. c. bewickii*, приводящий к конкуренции за летние местообитания. Наши данные поддерживают выводы предыдущих исследователей о маргинальном состоянии *C. c. columbianus* на Чукотке, для которого характерны низкая плотность и низкая доля гнездящихся птиц. Сегодня, как и ранее, эта группировка едва ли может быть оценена более чем в 1000 особей (Sygoneshkovski, 2002).

#### Соотношение подвидов тундрового лебеда на Чукотке

При движении с запада на восток до долготы 175.3° з.д. в популяции преобладал *C. c. bewickii*, восточнее отмечено преобладание *C. c. columbianus* (рис. 5). Условной границей между областями доминирования *C. c. bewickii* и *C. c. columbianus* является р. Кымынейвеем (около 175.6° з.д., рис. 6). Интересно, что процесс смены доминанта происходит практически триггерно, т.е. не существует зоны, где оба подвида встречаются в равных долях (рис. 4). Самые западные *C. c. columbianus* были отмечены в дельте р. Пегтымель (175.4° в.д.), а самые восточные *C. c. bewickii* — на восточном побережье Колочинской губы (173.8° з.д.), таким образом, зона перекрывания ареалов подвидов простирается на 600 км вдоль арктического побережья. Эта зона, возможно, шире, т.к. *C. c. columbianus* зарегистрирован (вероятно, залет) на 168.2° в.д. (Solovyeva, 2016).

Литературные данные показывают похожее соотношение подвидов на Восточной Чукотке. На юге Чукотского п-ова и на косе Беляка (174.5° з.д.) гнезятся только *C. c. columbianus* (Дондуа, 2016; Косяк, Загребин, 2017). На участке от пос. Ванкарем (175.8° з.д.) до пос. Нутэпэльмен (174.9° з.д.) в июне–июле 2011 г. обитало 4–7 пар (включая 1 гнездовую пару) *C. c. columbianus* и только 1 особь *C. c. bewickii* (Голубев, Суин, 2014). В том же году все пары тундровых лебедей в устье р. Эквиватап (179° з.д.) были смешанными или гибридами (Архипов и др., 2014).

На зимовке в Японии отмечено только незначительное число *C. c. columbianus* (7–160 особей в

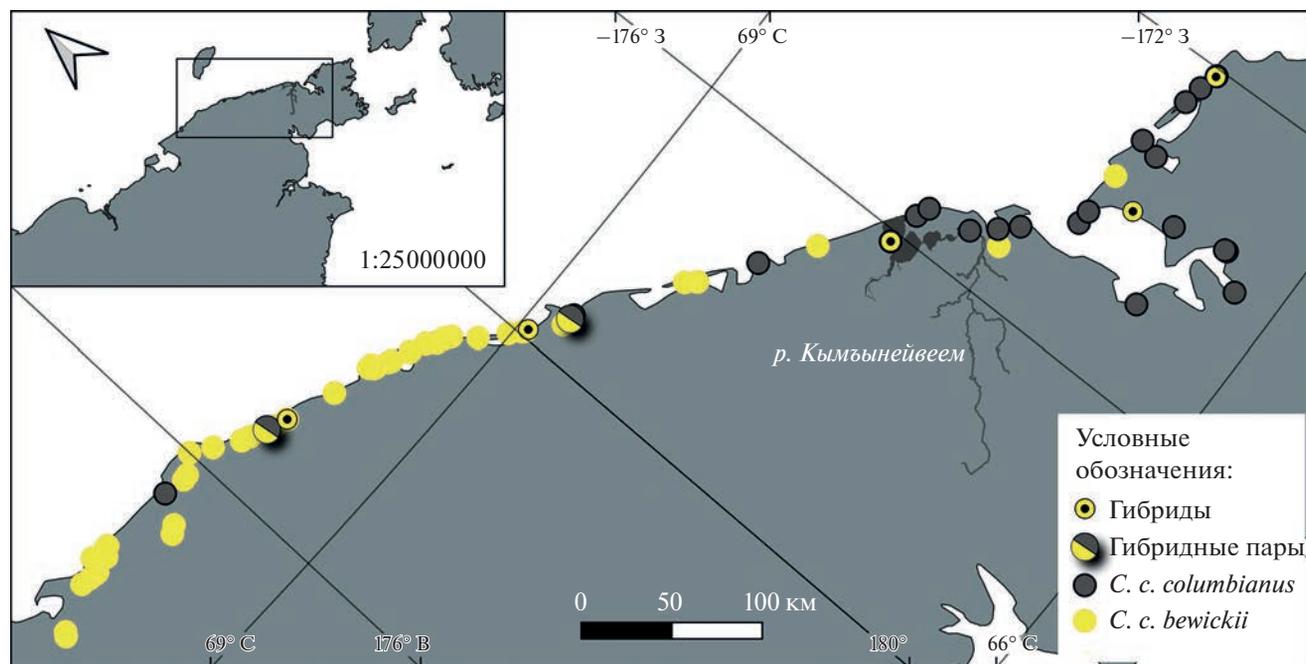


Рис. 6. Область перекрытия ареалов подвидов малого лебедя.

год, Rees et al., 2019), поэтому, вероятно, абсолютное большинство птиц этого подвида из зоны интерградации зимуют в США, куда они могут увести и своих партнеров и птенцов, включая гибриды. “Желтоклювые” лебеди в небольшом числе встречаются на Аляске, а также на пролете и зимовках в Альберте, Саскачеване, Орегоне и Калифорнии (Limpert et al., 2020).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

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

Отдельная благодарность Службе рыбы и дичи США, а также конкретно Стивену Колу, Питеру Пробаско, Тодду Сандерсу, Джулиану Фишеру, Хетер Вилсон и Майку Свайму за предоставление ГИС трансект 1990-х гг. и финансовую помощь в реализации проекта. Авторы искренне признательны Д. Ванжелю за его вдохновляющий интерес к исследованиям тундровых лебедей. Данные о современной зимней численности лебедей в Японии любезно предоставлены К. Кояма.

Авторы благодарны анонимному рецензенту за детальную и конструктивную рецензию. Исследования выполнены при поддержке проектов РФФИ 1805-70117 “Ресурсы Арктики” и 19-44-890003 p\_a.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипов В.Ю., Ноах Т., Кошкар С., Кондрашов Ф.А., 2014. Птицы мыса Шмидта и окрестностей // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Экспресс-выпуск 1076. С. 3771–3797.
- Головнюк В.В., Бондарь М.Г., Гаврилов А.А., Колпашиков Л.А., Розенфельд С.Б., Куртаев Г.В., Поповкина А.Б., 2020. Распространение и динамика численности малого лебедя на Таймыре // Казарка. Вып. 22. С. 43–64.
- Голубев С.В., Суин М.В., 2014. Материалы по летней орнитофауне приморских ландшафтов Северной Чукотки // Дальневосточный орнитологический журнал. № 4. С. 20–41.
- Дондуа А.Г., 2016. Отчет по условиям размножения. Коса Беляка и о. Южный, Чукотский п-ов, Россия, 2016 // Птицы Арктики: программа сбора данных об условиях размножения арктических птиц. Ред. Соловьёв М.Ю., Томкович П.С. Режим доступа: <http://www.arcticbirds.ru/info16/ru215ru11716r.html>. Дата доступа 14 ноября 2021.
- Кищинский А.А., 1988. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука. 288 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., 2004. Горячие точки таксономии гусеобразных фауны России и сопредельных регионов // Казарка. № 10. С. 47–65.
- Кондратьев А.Я., 1984. Миграции восточносибирских тундровых лебедей (*Cygnus bewickii ankowskii*) и их

- зимовки в Японии // Зоологический журнал. Т. 63. Вып. 12. С. 1835–1847.
- Косяк А.В., Загребин И.А., 2017. Американский лебедь *Cygnus columbianus* в национальном парке “Берингия” // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Экспресс-выпуск 1529. С. 4928–4930.
- Розенфельд С.Б., Волков С.В., Рогова Н.В., Соловьев М.Ю., Киртаев Г.В., Замятин Д.О., Ванжелов Д., 2019. Малый лебедь (*Cygnus bewickii*): существует ли экспансия азиатских популяций на запад? // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 302–313.
- Поляков Н.Д., Ходжес Дж., Элдридж В., 2000. Атлас распределения птиц в приморских тундрах северо-востока Азии (по материалам авиаучетов 1993–1995 гг.). М.: Издательство Центра охраны дикой природы. 86 с.
- Прокопенко О.Д., Барыкина Д.А., 2022. Динамика численности и успех размножения некоторых видов птиц дельты р. Апапельгин, Западная Чукотка // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 1. С. 66–76.
- Степанян Л.С., 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 727 с.
- Титкова Т.Б., Виноградова В.В., 2019. Изменения климата в переходных природных зонах севера России и их проявления в спектральных характеристиках ландшафтов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 16. № 5. С. 310–323.
- Титкова Т.Б., Золотокрылин А.Н., 2021. Региональная неравномерность летнего потепления материковой Арктики как индикатор природных границ северных ландшафтов // Арктика: экология и экономика. Т. 11. № 3. С. 386–394.
- Томкович П.С., 2007. Аннотированный список птиц окрестностей города Певека, Чукотский автономный округ // Орнитология. № 34. С. 176–185.
- Clements J.F., Schulenberg T.S., Piff M.J., Billerman S.M., Fredericks T.A., Gerbracht J.A., Lepage D., Sullivan B.L., Wood C.L., 2021. The eBird // Clements checklist of Birds of the World: v2021. <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Ely C.R., Sladen W.J.L., Wilson H.M., Savage S.E., Sowl K.M., Henry B., Schwitters M., Snowdon J., 2014. Delineation of Tundra Swan *Cygnus c. columbianus* populations in North America: geographic boundaries and interchange // Wildfowl. Vol. 64. P. 132–147.
- Evans M.E., Sladen W.J.I., 1980. A comparative analysis of the bill markings of Whistling and Bewick’s Swans and out-of-range occurrences of the two taxa // Auk. V. 97. P. 697–703.
- Fang L., Zhang J., Zhao Q., Solovyeva D., Vangeluwe D., Rozenfeld S., Lameris T., Xu Z., Byskatova-Harmey I., Batbayar N., Konishi K., Moon O., He B., Koyama K., Moriguchi S., Shimada T., Park J., Kim H., Liu G., Hu B., Gao D., Ruan L., Natsagdorj T., Davaasuren B., Antonov A., Mylnikova A., Stepanov A., Kirtaev G., Zamyatin D., Kazantzidis S., Sekijima T., Damba I., Lee H., Zhang B., Xie Y., Rees E., Cao L., Fox A., 2020. Two distinct flyways with different population trends of Bewick’s Swan *Cygnus columbianus bewickii* in East Asia // Wildfowl SI 6. P. 13–42.
- Gill F., Donsker D. (Eds), 2017. IOC World Bird List (v 7.3) <https://doi.org/10.14344/IOC.ML.7.3>. Дата обращения: 18 ноября 2021.
- Hodges J.I., Eldridge W.D., 2001. Aerial surveys of eiders and other waterbirds on the eastern Arctic coast of Russia // Wildfowl. V. 52. P. 127–142.
- Limpert R.J., Earnst S.L., Carboneras C., Kirwan G.M., 2020. Tundra Swan (*Cygnus columbianus*), version 1.0 // In: Birds of the World (S.M. Billerman, Ed.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.tunswa.01>
- Makeev V.M., Ponomareva D.P., Pitulko V.V., Chernova G.M., Solovyeva D.V., 2003. Vegetation and Climate of the New Siberian Islands for the Past 15,000 Years // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 35. № 1. P. 56–66.
- Ministry of the Environment, 2021. Japan Integrated Biodiversity Information System. The Biodiversity Center, Yamanashi, Japan. Available at [http://www.biodic.go.jp/gankamo/gankamo\\_top.html](http://www.biodic.go.jp/gankamo/gankamo_top.html) (last accessed 20 November 2021). [In Japanese].
- Rees E.C., 2006. Bewick’s Swan. London, UK: T. & A.D. Poyser. 320 p.
- Rees E.S., Cao L., Clausen P., Coleman J., Cornely J., Einarsson O., Ely C.R., Kingsford R., Ming M., Mitchell C.D., Nagy S., Shimada T., Snyder J., Solovyeva D.V., Tijssen W., Vilina Y.A., Włodarczyk R., Brides K., 2019. Conservation status of the world’s swan populations, *Cygnus* sp. and *Coscoroba* sp.: a review of current trends and gaps in knowledge // Wildfowl. SI 5. P. 35–72.
- Solovyeva D.V., 2016. Observation of Tundra Swan in West Chukotka // In: Mitchell C.D. (ed). Swan News. № 12. Newsletter of the Wetlands International / IUCN SSC Swan Specialist Group. P. 28.
- Solovyeva D., Vartanyan S., 2014. Aspects of the breeding biology of Bewick’s Swans *Cygnus columbianus bewickii* nesting in high densities in the Chaun River delta, Chukotka, east Russia // Wildfowl. V. 64. P. 148–166.
- Solovyeva D., Koyama K., Vartanyan S., 2019. Living child-free: proposal for density-dependent regulation in Bewick’s Swans *Cygnus columbianus bewickii* // Wildfowl SI 5. P. 197–210.
- Syroechkovski E.E. jr., 2002. Distribution and Population Estimates for Swans in the Siberian Arctic in the 1990s // Waterbirds. Vol. 25 (Special Publication 1). P. 100–113.
- Vangeluwe D., Rozenfeld S., Volkov S., Kazantzidis S., Morosov V.V., Zamyatin D.O., Kirtaev G.V., 2018. Migrations of Bewick’s Swan (*Cygnus bewickii*): new data on tagging the migration routes, stopovers, and wintering sites // Biology Bulletin. Vol. 45. P. 90–101.
- U.S. Fish and Wildlife Service, 2019. Waterfowl population status, 2019. U.S. Department of the Interior, Washington D.C., USA.

**THE TUNDRA SWAN, *CYGNUS COLUMBIANUS* (ANATIDAE),  
IN THE EASTERN ASIAN ARCTIC: TRENDS AND RANGES  
OF DIFFERENT FLYWAY POPULATIONS**

**D. V. Solovyeva<sup>1</sup>, \*, D. A. Barykina<sup>1</sup>, \*\*, G. V. Kirtaev<sup>2</sup>, \*\*\*, V. V. Danilova<sup>3</sup>, \*\*\*\*, S. B. Rozenfeld<sup>2</sup>, \*\*\*\*\***

<sup>1</sup>*Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

<sup>3</sup>*St. Petersburg, 190000 Russia*

\*e-mail: [diana\\_solovyova@mail.ru](mailto:diana_solovyova@mail.ru)

\*\*e-mail: [daria.barykin@gmail.com](mailto:daria.barykin@gmail.com)

\*\*\*e-mail: [georgeusrr@gmail.com](mailto:georgeusrr@gmail.com)

\*\*\*\*e-mail: [valeriya981@mail.ru](mailto:valeriya981@mail.ru)

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

The tundra of the eastern Asian Arctic is inhabited by at least three flyway populations of the Tundra swan: the East Asian continental migratory flyway population of *C. c. bewickii*; the western Pacific flyway population of *C. c. bewickii*, and the western (American) flyway population of *C. c. columbianus*. The main objective of the present paper is to assess population trends by comparing information on the historical (the only one in the tundra of northeastern Asia) bird aerial survey in 1993–1995 with the data of our aerial survey held in 2020–2021. Another aim was to estimate the proportion of breeding birds in different flyway populations. The size of the zone of intergradation *C. c. bewickii* and *C. c. columbianus* in Chukotka and the level of hybridization have so far remained poorly studied, this issue required clarification. Aerial survey data for 2020–2021 were processed using QantumGIS 9.16.5 software. The system included the following layers: a vector layer of the world map; routes of aerial surveys for 2020 and 2021; and polygons of counts for 1993–1995. The system made it possible to calculate the length of the survey. Estimates for each region were calculated for the extrapolation area given in the historical survey. Between 1993–1995 and 2020–2021, an increase in the numbers of all three flyway populations of the Tundra swan was revealed on the breeding grounds. The East Asian continental flyway population increased 3.86 times, vs. 3.05 times for the West Pacific flyway population (while the documented growth of this population was 2.1 times, according to mid-winter counts over the same period). The Western (American) flyway population grew 2.5 times. We believe that the northern border of the summer range of the Tundra swan has significantly shifted to the north, following the summer climate change and the northward shift of the subarctic tundra zone. Registration of nests and broods in areas where only non-breeding birds were recorded during the historical survey is additional evidence of a northward displacement of the range. Kymyneveem R (about 175.6° W) borders the areas of dominance of *C. c. bewickii* and *C. c. columbianus*. The switch in dominance has been triggered off, as there is no zone where both subspecies would occur in equal proportions. The overlap area of both subspecies extends for 600 km along the Arctic coast.

*Keywords:* trends, *Cygnus columbianus bewickii* vs *Cygnus columbianus columbianus*, eastern Asian Arctic, aerial survey

УДК 591.525

## МИГРАЦИОННЫЕ СВЯЗИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (ПО ДАННЫМ КОЛЬЦЕВАНИЯ)<sup>1</sup>

© 2023 г. И. Н. Панов<sup>а, \*</sup>, С. Б. Розенфельд<sup>а</sup>, С. П. Харитонов<sup>а</sup>, К. Е. Литвин<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Научно-информационный центр кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 117312 Россия

\*e-mail: kuksha@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.05.2022 г.

После доработки 29.06.2022 г.

Принята к публикации 30.06.2022 г.

Миграционные связи водоплавающих птиц севера Западной Сибири рассмотрены на основе обработки материалов находок меченых птиц из базы данных Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Использовали 3531 возврат колец от водоплавающих птиц 29 видов. Водоплавающие птицы региона характеризуются исключительно широкими связями и встречаются в разные сезоны в большинстве регионов Старого Света в пределах северного полушария: от Исландии до Японских о-вов и от Западной Африки до п-ова Индостан и бассейна р. Янцзы. Рассмотрены дальние перелеты птиц к местам линьки, межгодовая смена регионов гнездования и зимовок, а также распределение на зимовках. Выделено 10 регионов зимовок. Имеющийся материал по миграциям водоплавающих птиц оценен с точки зрения полноты описания их сезонного распределения и его значения в изучении экологических связей территории Западной Сибири.

*Ключевые слова:* географические популяции водоплавающих птиц, миграции птиц, зимовки птиц, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513422120091, EDN: ACJVC1

Территория Западной Сибири занимает центральное положение в арктическом и бореальном поясах Евразии. Расстояние от места впадения р. Оби в Обскую губу до мыса Дежнева составляет около 4500 км, до западных берегов Исландии – 3800 км, а до южных побережий Пиренейского п-ова, как и до побережий Южно-Китайского моря, – примерно 5800 км. При этом север Западной Сибири – регион, где широко представлен комплекс палеарктических видов гусеобразных, а плотность населения у многих из них достигает максимума на континенте. Именно здесь зарождаются пролетные пути водоплавающих птиц, которые следуют вдоль долин крупных рек, а затем ведут к местам зимовок в умеренно-морском поясе, субтропиках и тропиках.

У многих видов водоплавающих птиц исследователи выделяют т.н. географические популяции (Isakov, 1967) – группировки особей, гнездящиеся на одной территории и имеющие одинаковые миграционные связи. Представление о географиче-

ских популяциях оказалось ключевым среди биологических характеристик птиц и поэтому легло в основу ныне широко распространенной концепции “миграционных ареалов” (“flyways”, Voere, Stroud, 2006). Известно, что у наиболее массовых видов гусеобразных в Палеарктике географические популяции часто перекрываются (Полевой определитель..., 2011). Соседние географические популяции могут улетать на зимовки в далеко отстоящие друг от друга регионы (Шеварева, 1968, 1974; Dobrynina, Kharitonov, 2006). Можно ожидать, что разлет по местам зимовок птиц одного вида с северных территорий, имеющих срединное положение на материке, будет наиболее широким, т.к. расстояния до пригодных районов примерно одинаковы в разных направлениях.

Цель данной работы – анализ общей картины миграционных связей у водоплавающих птиц севера Западной Сибири по данным кольцевания. Мы проверяли гипотезу, что птицы, гнездящиеся в данном регионе, разлетаются на зимовки максимально широко. Большая часть наших представлений о миграциях получена при помощи кольцевания птиц, которое, как метод изучения перелетов, используется уже больше века (Добрынина, Литвин, 2002). Однако получение дан-

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

ных кольцевания зависит не только от природных, но и от социальных факторов. В отдельных случаях данные кольцевания бывают собраны в недостаточном количестве или их нет вовсе, а представления о происхождении птиц получены по результатам музейных сборов, наблюдений в разные сезоны или даже просто исходя из прогнозов направления перелетов. Поэтому нами были поставлены две основные задачи – во-первых, выяснить, какие регионы посещают водоплавающие птицы севера Западной Сибири в ходе миграционных перемещений, как проходят их пролетные пути и где расположены области зимовок. Во-вторых, сформулировать вопросы о структуре “миграционных ареалов”, которые на данный момент не могут быть окончательно решены с помощью имеющихся данных, и обсудить возможные способы их решения.

К настоящему времени неплохо изучены миграционные связи отдельных видов (см., например, Остапенко и др., 1997, 1997а и другие очерки в сборниках Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии), особенно группировки в западных частях ареала и на Дальнем Востоке. Однако для оценки роли птиц в экологических связях территорий следует использовать региональный подход к изучению миграций систематических или экологических групп видов. Необходимость такого подхода определяется также актуальностью изучения распространения зоонозных заболеваний (например, птичьего гриппа), микроэлементов и в целом переноса вещества и энергии, важнейшим агентом которого являются пернатые. Гусеобразные птицы также являются важнейшим охотничьим ресурсом (Кривенко, 1991). Рассмотрение вопросов миграции птиц отдельных регионов оправдано еще и тем фактом, что именно на региональном уровне вырабатываются программы изучения природной среды и охраны природных ресурсов, что в настоящее время особенно актуально для интенсивно осваиваемых регионов Севера.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проанализированы имеющиеся в базе данных Научно-информационного центра кольцевания птиц (далее – База) находки окольцованных птиц (возвраты колец) отряда пластинчатоклювых *Anseriformes* для трех регионов: Ямало-Ненецкий и Ханты-Мансийский автономные округа (далее – ЯНАО и ХМАО) и собственно Тюменская обл. (в современных границах), суммарная территория которых занимает большую часть Западной Сибири. Охват территории был выбран таким образом, чтобы она включала речную систему Обь-Иртыш (в пределах России). Вдоль долины этой системы проходят миграционные пути многих водоплавающих птиц севера Западной Сибири

(Рябицев, 2014; Харитонов и др., 2019), в т.ч. направляющихся потом на запад и юго-запад, в Переднюю Азию, Европу и Африку. Говоря о севере Западной Сибири в тексте, мы подразумеваем, в первую очередь, территорию ЯНАО. Оперировать административными границами нам позволяет то обстоятельство, что они во многом совпадают с природными границами, и тот факт, что с территории Нижнеенисейской возвышенности (восточной части севера Западной Сибири, не входящей в состав ЯНАО) данных кольцевания нет. Говоря о выборках птиц юга Западной Сибири, имеем в виду территорию ХМАО и Тюменской обл. Употребляя словосочетания “западно-сибирские птицы”, мы говорим главным образом о совокупности популяций, обитающих на территории всех трех рассматриваемых регионов.

В общей сложности использовали данные о 3531 находке птиц (относящихся к 29 видам, табл. 1), окольцованных либо найденных окольцованными в трех регионах на расстоянии не менее 200 км от места кольцевания. Имеющиеся данные охватывают период с 1927 г. по настоящее время. На данном этапе мы не придаем существенного значения тому, где птица была окольцована, а где найдена: обе точки отражают миграционные связи особи и нахождение птицы в этих точках мы считаем “встречами с птицей” (Харитонов, 2002). Исключение составляют те случаи, когда необходимо было проследить и направление, и расписание конкретного перемещения. Около 82% находок имеют обстоятельство “застрелена”, небольшая доля погибла от антропогенных (1.2%) или естественных (1.2%) причин. Всего лишь о 0.32% птиц известно, что они выжили, включая случаи прочтения цветных меток. Похожее соотношение обстоятельств можно ожидать в тех случаях, когда причины находки не сообщаются (15%). Таким образом, подавляющее большинство найденных окольцованных птиц были добыты.

Возвраты условно делили на прямые (между моментами кольцевания и встречи прошло не более одного полного периода миграций) и непрямые. При этом учитывали точность указания даты встреч: не рассматривали возвраты колец с допуском даты более 91 дня или с датой, указанной по дню отправления письма. Если, согласно местоположению второй встречи, птица не приступила к миграции или находится в самом начале миграционного пути, считали, что период миграции еще не пройден. При этом если птица была найдена осенью в отдаленном регионе зимовок, считали, что она завершила осеннюю миграцию.

Пограничные случаи рассматривали индивидуально. Для массовых видов схема деления была следующей. У шилохвосты все повторные (первой находкой условно считали дату кольцевания) на-

**Таблица 1.** Объем материала. Возвраты (прямые, не прямые) колец, связанные с территорией Западной Сибири (все перемещения показаны на рис. 1)

Вид	Прямые	Не прямые	Всего
Лебедь-кликун ( <i>Cygnus cygnus</i> )	4	12	16
Тундровый (малый) лебедь ( <i>C. bewickii</i> )	4	4	8
Гуменник ( <i>Anser fabalis</i> )	56	140	196
Серый гусь ( <i>A. anser</i> )		3	3
Белолобый гусь ( <i>A. albifrons</i> )	21	66	87
Пискулька ( <i>A. erythropus</i> )	2	10	12
Канадская казарка ( <i>Branta canadensis</i> )		1	1
Белошекая казарка ( <i>B. leucopsis</i> )		1	1
Черная казарка ( <i>B. bernicla</i> )	3	11	14
Краснозобая казарка ( <i>B. ruficollis</i> )	4	1	5
Кряква ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	16	89	105
Чирок-свистунок ( <i>A. crecca</i> )	38	127	165
Чирок-трескунок ( <i>A. querquedula</i> )	8	71	79
Серая утка ( <i>A. strepera</i> )		15	15
Шилохвость ( <i>A. acuta</i> )	82	698	780
Свиязь ( <i>A. penelope</i> )	208	603	811
Широконоска ( <i>A. clypeata</i> )	21	57	78
Обыкновенная гага ( <i>Somateria mollissima</i> )		1	1
Гага-гребенушка ( <i>S. spectabilis</i> )	7	3	10
Сибирская гага ( <i>Polysticta stelleri</i> )		1	1
Хохлатая чернеть ( <i>Aythya fuligula</i> )	176	645	821
Красноголовая чернеть ( <i>A. ferina</i> )	34	162	196
Морская чернеть ( <i>A. marina</i> )	3	14	17
Красноносый нырок ( <i>Netta rufina</i> )		1	1
Синьга ( <i>Melanitta nigra</i> )		5	5
Морянка ( <i>Clangula hyemalis</i> )	5	14	19
Обыкновенный гоголь ( <i>Bucephala clangula</i> )	10	67	77
Луток ( <i>Mergus albellus</i> )	2	2	4
Большой крохаль ( <i>M. merganser</i> )	2	1	3
<b>Всего</b>	<b>706</b>	<b>2825</b>	<b>3531</b>

ходки меньше чем через 248 дней отнесены к прямым. Кроме этого, к прямой отнесена одна июньская находка в Надымском р-не ЯНАО шилохвости, окольцованной в Индии в сентябре предыдущего года. Все находки, произошедшие более чем через 249 дней от даты кольцевания, отнесены к непрямым. Кроме того, к непрямым возвратам отнесены две апрельские встречи в Тюменской обл. птиц, окольцованных за 248 и 249 дней до этого в дельте р. Волги (судя по всему, на линьке до начала осенней миграции). Для связи к прямым находкам отнесены все встречи менее чем через 253 дня, а также встречи птиц, окольцованных в Западной Европе в зимние месяцы и добытых в Западной Сибири вплоть до середины сентября (не более чем через 278 дней),

остальные находки рассматривали как не прямые. Для хохлатой чернети к прямым находкам отнесены все встречи менее чем через 224 дня, а также встречи птиц, окольцованных в Европе и на п-ове Индостан в зимние месяцы и добытых в Западной Сибири вплоть до начала осеннего пролета, но не более чем через 293 дня. Самый поздний прямой возврат касается чернети, помеченной в Индии в начале декабря и добытой в Тюменской обл. в начале октября (в начале осенней миграции). Остальные находки рассматривали как не прямые. Для гуменника к прямым отнесены все находки, произошедшие не позднее чем через 281 день после кольцевания, исключая птицу, окольцованную в Германии осенью (возможно еще не завершила осенний перелет) и найденную

через 204 дня в ЯНАО, судя по всему, уже по окончании весенней миграции. Но при этом как прямые рассматривали находки 12 птиц, окольцованных в зимние месяцы в Нидерландах и добытых через 216–281 день в сентябре–начале октября (вероятно, в годы с теплой осенью) в районах, близких к местам гнездования. Для оставшихся видов водоплавающих к прямым отнесены все находки менее чем через 200 дней после кольцевания. Кроме этого, прямыми считали возвраты колец, когда птица была окольцована осенью уже в районах зимовок и встречена потом близко к районам размножения поздней весной, летом или в начале следующей осени. Таким образом, наиболее долгим (344 дня) прямым стал возврат чирка-свистунка, окольцованного в Индии в начале ноября и добытого в следующем октябре в ХМАО. Наиболее быстрым непрямым возвратом (201 день) стала находка обыкновенного гоголя, окольцованного птенцом в ХМАО и найденного на п-ове Крым в начале марта (вероятно, уже на обратном пути с зимовок).

Также частично проанализировали распределение находок колец, надетых на птиц на линных скоплениях – в дельте р. Волга (Астраханская обл.) и на озерах Казахстана (ограничивались территорией современных Актюбинской, Акмолинской, Костанайской и Северо-Казахстанской областей), где существенную долю составляют гнездящиеся в Западной Сибири птицы. Рассматривали только возвраты колец с птиц, окольцованных в июне–августе. Из района дельты р. Волги для выявления летнего распределения птиц использовали 1673 возврата, распределения по регионам зимовок – 1164; из Казахстана – 156 и 92, соответственно.

На основании анализа картографического материала и данных о сроках находок выделены 10 регионов зимовок. Материалом для этого послужили 1788 встреч на зимовках западносибирских птиц (включая 681 птицу с севера региона). Границы между регионами зимовок, если они не оговариваются специально, проводили по водоразделам бассейнов, обозначенных в названии региона морей. Сроки учтенных “зимних” находок для каждого региона указаны в табл. 2.

Для сравнения дат и численных выборок применяли тест Манна-Уитни, для сравнения долей – критерий  $\chi^2$  Пирсона, при этом пользовались статистической программой Past 1.5. Для оценки различий в распределении находок применяли тест Мардиа (Mardia, 1967; Batchelet, 1972). Процедура вычисления с усреднением совпадающих рангов (Robson, 1968), в т.ч. определяет средние координаты совокупности точек в формате градусы-минуты. Программа написана James E. Hines и С.П. Харитоновым. Картографическую обра-

ботку данных проводили в программе Mapinfo Professional 6.5.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая картина перемещений водоплавающих птиц севера Западной Сибири (рис. 1) складывается из находок птиц во время миграций к местам зимовок и на зимовках (рис. 2, табл. 2), а также встреч птиц, окольцованных в районах скопления на линьке, и перемещений особей, сменивших гнездовую регион в последующие годы (рис. 3).

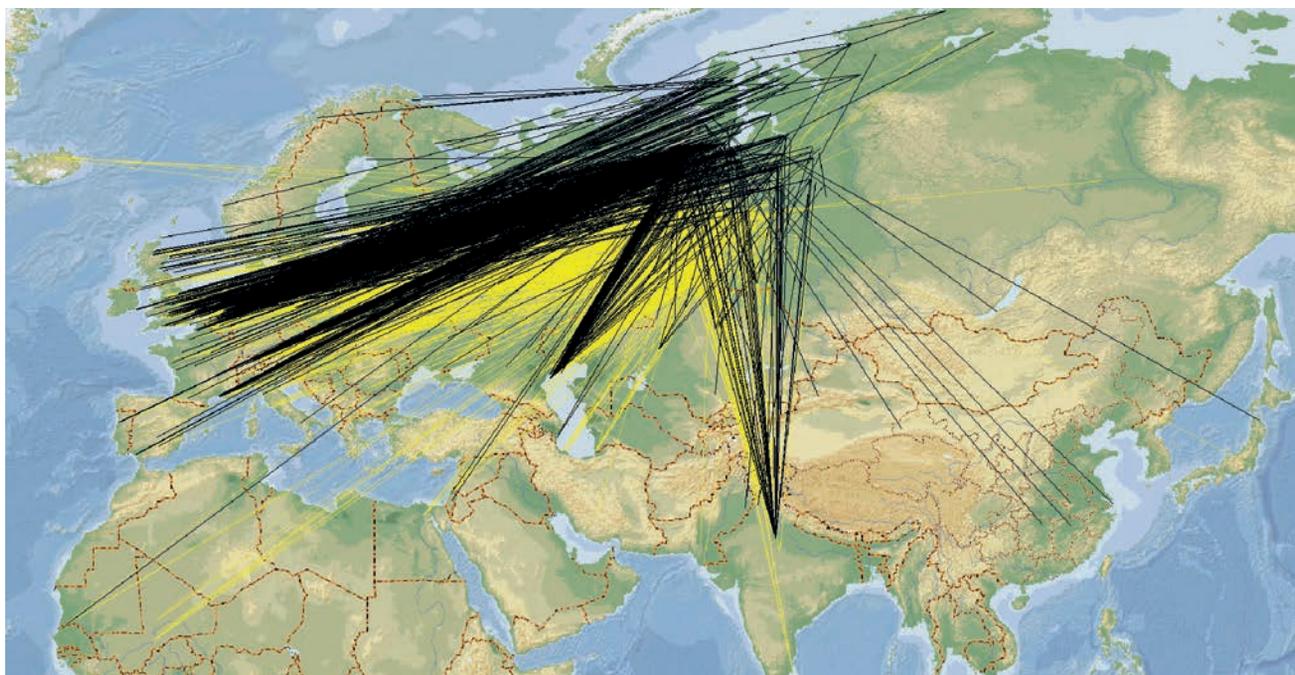
Как видно из рис. 3, массовые скопления на линьке отмечаются преимущественно в дельте р. Волги и на озерах пояса степей и полупустынь в Казахстане и на юге Западной Сибири. Данные о перемещениях птиц между севером Западной Сибири и этими районами получены в результате кольцевания в местах линьки, есть только одна находка чирка-свистунка, окольцованного в ХМАО и добытого в августе в Казахстане. Остальные находки не прямые, т.е. птицы разлетаются по зимовкам и затем в последующие годы возвращаются к местам гнездования в Западной Сибири. Всего имеются данные о встречах 702 птиц 9 видов (в том числе 206 птиц 6 видов в ЯНАО), окольцованных в дельте р. Волги. В число наиболее массовых в этом списке видов входят шилохвость (490 находок), крякva (63), чирок-свистунок (62) и свиязь (33). Из общего перечня видов, для ЯНАО нет данных о подобных встречах серой утки и красноногого нырка, не характерных для севера Западной Сибири, а также серого гуся.

По результатам кольцевания на озерах Казахстана есть информация о находках 197 птиц 11 видов (из них в ЯНАО – 22 птиц 6 видов). Чаще всего встречали окольцованных обыкновенных гоголей (61), шилохвостей (47), свиязей (37) и красноголовых чернетей (16). В ЯНАО из общего перечня видов нет возвратов серой утки, серого гуся, кряквы, чирка-трескунка и широконоски. При этом, по данным кольцевания, птицы последних трех видов с территории ЯНАО встречались на линьке только в районе дельты р. Волги, в 1.5–2 раза более удаленном от мест размножения. По имеющейся в Базе информации, на территории трех вместе взятых западносибирских регионов отмечено 32.5% всех находок в гнездовой период (май–август) за пределами Астраханской обл. водоплавающих птиц, окольцованных в дельте р. Волги, а также 36.0% находок птиц, окольцованных на озерах Казахстана. При этом доля возвратов колец из ЯНАО значимо выше дельты р. Волги, чем для северного Казахстана (29.2 и 11.2%, соответственно,  $\chi^2 = 26.9$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.000$ ). Это различие не прослеживается у отдельных массовых видов (для шилохвости, возможно недостаточно данных: 35.2 и 23.4%, соответствен-

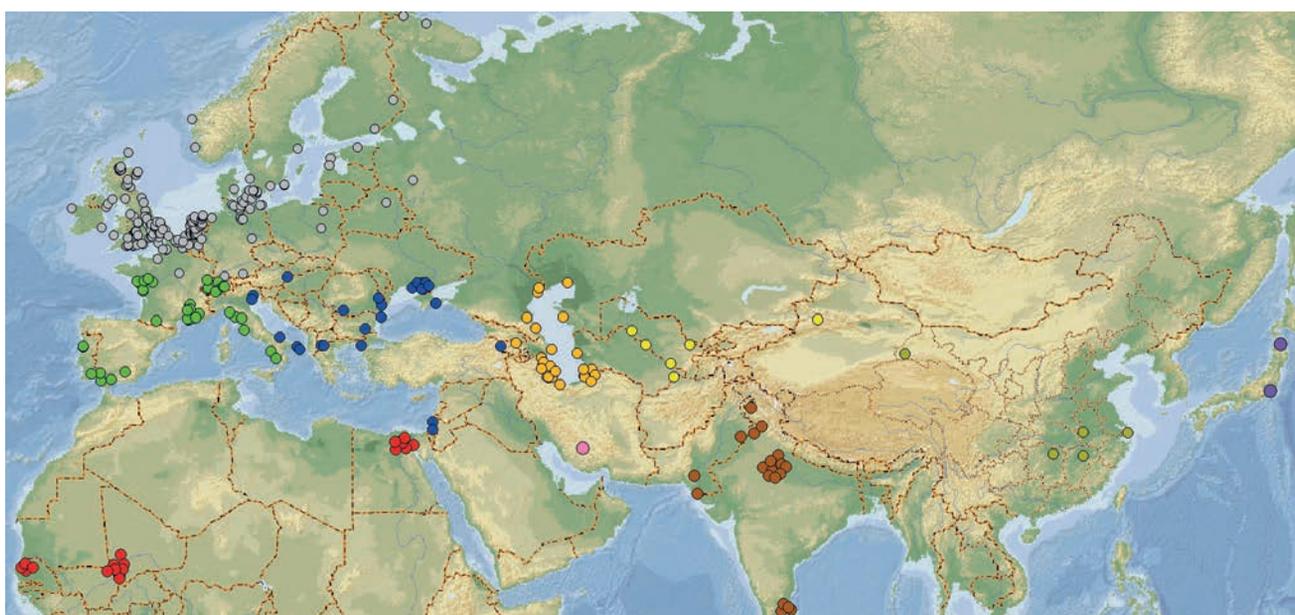
Таблица 2. Регионы зимовок птиц с территории Западной Сибири и число полученных возвратов колец от видов водоплавающих птиц

Вид	Направления миграций														Всего		
	Западные		Юго-западные				Южные				Юго-Восточные		Восточные				
	регионы зимовок																
	Западная Европа (1)	Южная Европа, западное Средиземно-море (2)	Восточное Средиземно-море, бассейн Черного моря (3)	Бассейн Каспийского моря (4)	Африка (5)	Центральная Азия (6)	Южная Азия (7)	Месопотамская низм. и Иранское нагорье (8)	Юго-восточная Азия (9)	Восточная Азия (10)							
	ноябрь— февраль	середина сентября— начало мая	конец сентября— март	конец сентября— апрель	ноябрь— конец марта	ноябрь— февраль	начало сентября— начало апреля	декабрь	ноябрь— январь	декабрь, январь							
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
Лебедь-кликун	11	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
Малый лебедь	—	—	3	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15
Гуменник	185	65	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	186
Белолобый гусь	70	54	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	72
Пискулька	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Белошекая казарка	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Черная казарка	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Краснозобая казарка	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Кряква	6	—	8	5	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
Чирок-свиистунок	11	6	9	9	2	—	11	1	—	—	—	—	—	—	—	—	62
Чирок-трескунок	—	—	1	1	9	1	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28
Серая утка	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Шилохвость	54	24	1	—	13	—	119	—	—	—	—	—	—	—	1	—	190
Связзь	502	193	4	6	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	535





**Рис. 1.** Перемещения водоплавающих птиц, связанные с западносибирскими регионами, по данным мечения (черные линии – перемещения птиц ЯНАО, желтые линии – перемещения птиц ХМАО и Тюменской обл.).

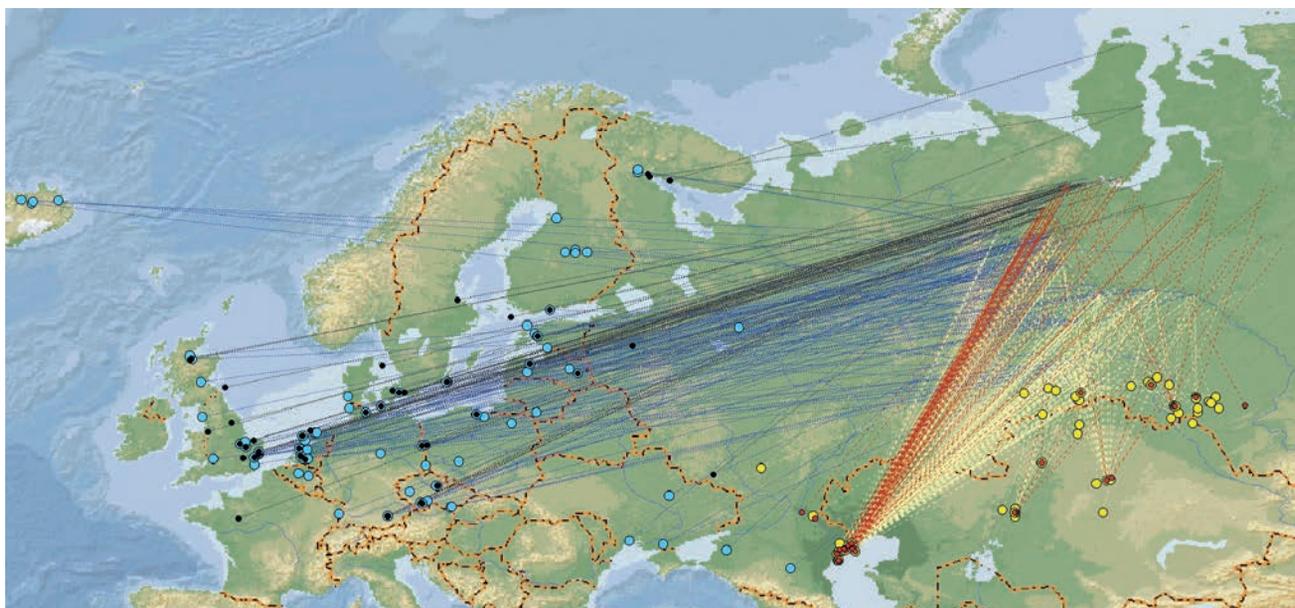


**Рис. 2.** Размещение на зимовках водоплавающих птиц, связанных с Западной Сибирью. Регионы зимовок: серые кружки – 1, зеленые кружки – 2, синие кружки – 3, оранжевые кружки – 4, красные кружки – 5, желтые кружки – 6, коричневые кружки – 7, сиреневый кружок – 8, болотные кружки – 9, фиолетовые кружки – 10, номера смотри в табл. 2.

но,  $\chi^2 = 2.78$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.095$ ), а относится ко всему их комплексу.

Распределение находок “астраханских” и “казахстанских” колец по регионам зимовок представлены в табл. 3 и 4.

Мы полагаем, что район нижнего течения р. Волги и восточная часть Европейского Черноморья – наиболее удаленные места, где птицы из Западной Сибири линяют массово. Однако в Базе есть информация о зачастую еще более дальних перемещениях птиц, окольцованных с мая по ав-



**Рис. 3.** Районы кольцевания водоплавающих птиц на линных скоплениях и в гнездовой период, найденных в последующие годы в Западной Сибири.

**Результаты кольцевания на линных скоплениях:** красные кружки и линии – места кольцевания и перемещения птиц, найденных в ЯНАО; желтые линии – места кольцевания и перемещения птиц, найденных в ХМАО и Тюменской обл.

**Результаты кольцевания в гнездовой период:** черные кружки и линии – места кольцевания и перемещения птиц, найденных в ЯНАО; синие кружки и линии – места кольцевания и перемещения птиц, найденных в ХМАО и Тюменской обл.

густ включительно и найденных в последующие годы за тысячи километров от места кольцевания.

Из 34 возвратов колец от птиц, окольцованных в Средней и Западной Европе в мае, только три встречи относятся к прямым: черных казарок, окольцованных в Германии. Для сравнения, из 53 “апрельских” птиц 11 дали прямые возвраты (20.8%), из 156 “мартовских” – 51 (32.7%), с другой стороны – все без исключения птицы, окольцованные в Западной Европе в июне–августе, да-

ли не прямые возвраты. Три черные казарки и два “майских” белолобых гуся из центральной России (все птицы найдены в ЯНАО) относятся к мигрирующим птицам, остальные находки птиц, окольцованных в гнездовой сезон в Европе, показаны на рис. 3. В 214 (72 для ЯНАО) из 224 случаев это возвраты колец, надетых на птиц на территории Средней Европы, ограниченной с юга водоразделом бассейнов Бискайского залива и Ла-Манша в пределах Франции, далее северными

**Таблица 3.** Распределение зимних (ноябрь–февраль) находок птиц, окольцованных на линьке в дельте р. Волга

Вид	Регион										Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	10		
Серый гусь	–	–	1	13	–	–	–	–	–	–	14
Кряква	7	–	168	116	2	1	–	2	–	–	296
Чирок-свистун	1	8	64	53	5	–	–	2	1	–	134
Чирок-трескун	–	3	17	7	4	1	–	–	–	–	32
Серая утка	–	–	6	34	–	2	–	2	–	–	44
Шилохвость	20	59	232	173	26	9	9	8	–	–	536
Связь	17	16	17	8	1	–	–	–	–	–	59
Широконоска	2	6	14	13	6	–	–	2	–	–	43
Красноголовая чернеть	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	2
Всего	47	92	520	418	44	13	9	16	1	–	1160

Примечания. Номера регионов см. в табл. 2.

**Таблица 4.** Распределение зимних (ноябрь–февраль) находок птиц, окольцованных на линьке на севере Казахстана

Вид	Регион								Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Лебедь-шипун	–	–	3	2	–	–	–	–	5
Серый гусь	–	–	–	4	–	1	–	1	6
Кряква	–	–	–	4	–	3	–	–	7
Чирок-свистунок	–	–	1	2	–	1	2	–	6
Чирок-трескунок	–	–	–	–	–	–	2	–	2
Серая утка	–	–	–	4	–	4	2	2	12
Шилохвость	1	1	3	5	–	1	8	–	19
Связь	1	4	10	10	1	–	1	–	27
Широконоска	–	–	–	1	1	2	1	1	6
Красноголовая чернеть	–	–	1	–	1	–	–	–	2
Всего	2	5	15	32	3	12	16	4	92

Примечания. Номера регионов см. в табл. 2.

склонами Альп (исключая долины Швейцарии) и, наконец, р. Дунаем в ее нижнем и среднем течении. Из 18 видов, давших такие возвраты, преобладает хохлатая чернеть (51.9%); следом идут связь (17.3%), шилохвость (5.6%), чирок-трескунок и широконоска (по 4.7%). На территории ЯНАО были затем встречены птицы всех видов, за исключением кряквы, лебедя-кликун, морской чернети, обыкновенного гоголя и чирка-трескунка. Из 188 птиц с определенным при кольцевании возрастом 62 птицы 11 видов (в основном, хохлатая чернеть – 71%) помечены птенцами. Эти особи родились на территории Европы, а в последующие гнездовые сезоны найдены в Западной Сибири (для ЯНАО 20 птиц 4 видов: хохлатая чернеть, красноголовая чернеть, связь, серая утка). Считается, что у тех водоплавающих, у которых пары формируются на зимовках, самки увлекают самцов в свои регионы гнездования (см., например, Кац и др., 1997; Cramp, Simmons, 1977). Однако, по нашим данным, соотношение полов среди птиц с определенным полом, сменивших гнездовой район, было у хохлатой чернети 55 самцов к 7 самкам; у связи 26 к 4; у шилохвости 8 к 1; у чирка-трескунка 4 к 3; у широконоски 3 к 2.

Рисунок распределения находок этих птиц в Европе (рис. 3), в первую очередь, зависит от локализации усилий по кольцеванию. Основные места отлова птенцов – это оз. Энгуре в Латвии (Михельсон и др., 1968), местечко Матсалу в Эстонии и местечко Ческе Врбне в Чехии. При этом 14 лётных хохлатых чернетей окольцованы в окрестностях Накскова (о-в Лолланн, Дания); 11 лётных птиц этого же вида и одна красноголовая чернеть – на оз. Шпайхерзе в Баварии (Германия); в районе Ипсвича (Англия) окольцованы

8 связей и 2 шилохвости. Таким образом, различия в распределении точек летнего кольцевания первогодков и взрослых хохлатых чернетей ( $\chi^2 = 6.82$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.05$ ) – скорее всего, артефакт, а распределение мест кольцевания взрослых и молодых (только лётных) птиц этого вида не различается ( $\chi^2 = 2.24$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.326$ ). Также нет различий в распределении мест кольцевания хохлатых чернетей между птицами, найденными в ЯНАО, и птицами, найденными в ХМАО и Тюменской обл. ( $\chi^2 = 2.48$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.289$ ). Таким образом, сменившие географическую популяцию чернети распределяются по Западной Сибири независимо от их прежнего распределения в Европе.

Наиболее дальние перемещения в этой группе показали связи, окольцованные в Исландии (все они были встречены затем на территории ХМАО). Взрослый самец, окольцованный в августе, появился в Западной Сибири уже в следующий гнездовой сезон, остальные птицы были окольцованы на первом году жизни (одна – птенцом) и встречены по прошествии двух и более зимних сезонов.

В регионе Южной Европы и западного Средиземноморья только один взрослый самец связи был окольцован в конце августа во Франции и добыт в конце мая следующего года на территории ЯНАО. Еще шесть возвратов колец с птиц, сменивших регион размножения, связаны с бассейном Черного моря (рис. 3). Одна шилохвость была окольцована в июле в Одесской обл. и добыта в конце мая следующего года; другая окольцована в июле на Приазовской низм. и добыта почти через 2 года в июне (обе в ХМАО). В заповеднике Аскания-Нова особь кряквы окольцована в августе и добыта меньше чем через 2 года в мае в ХМАО, а

серый гусь окольцован в июне и добыт через 3 года в сентябре в Тюменской обл. Один чирок-трескун переместился из Белгородской обл. (июнь) в ЯНАО (май), второй — из ХМАО (июль) в Полтавскую обл. (август). Самка кряквы, окольцованная на первом году жизни в июле на одном из озер системы Кумо-Маньчской впадины, через два с лишним года добыта в мае в Тюменской обл.

Есть две находки, вероятно, показывающие перемещение водоплавающих птиц между географическими популяциями Западной Сибири и районов, лежащих к востоку от нее (не показаны на рис. 3). Это шилохвость, окольцованная на первом году жизни в дельте р. Селенги в июле и добытая в ЯНАО в июне следующего года; а также самец свиязи, окольцованный в ХМАО в августе и добытый в среднем течении р. Вилюй в конце мая по прошествии двух зимовок.

**Регионы зимовок.** На карте-схеме миграций и распределения на зимовках птиц из Западной Сибири (рис. 2) мы выделяем 10 крупных регионов, количество и качество данных для которых, однако, различаются (табл. 2–4).

1. Больше всего находок (**61.4%**) отмечено в Средней и Северной Европе, в первую очередь, в бассейнах Северного и Балтийского морей. Единичные встречи имели место в бассейнах Норвежского, Баренцева и Белого морей. В дальнейшем мы будем называть этот регион “Западная Европа”. Из северной его части зимние возвраты получены только от одной особи морянки из средней Норвегии, а также от гаги-гребенушки и широконоска с Баренцевоморского побережья Кольского п-ова. Поскольку большинство птиц, сменивших гнездовую область, были окольцованы в Европе, для описания зимовок здесь мы учитывали только находки, сделанные в период с ноября по февраль включительно (табл. 2; рис. 2, серые кружки). Для этого региона характерно максимальное видовое разнообразие зимующих птиц из Западной Сибири: всего 20 видов, в т.ч. 16 из ЯНАО. Причем значение этого региона зимовок для птиц из ЯНАО выше (66.2% всех встреч), чем для птиц из южной части Западной Сибири (58.5%,  $\chi^2 = 10.8$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.005$ ). При этом группировки птиц, кольцуемых на линьке, относительно нечасто используют Западную Европу для зимовок (4.1% встреч птиц из северного Прикаспия и 2.2% — с озер Казахстана, табл. 3 и 4).

2. В отличие от Западной Европы, в Южной Европе и западном Средиземноморье встречи птиц за пределами периода зимовок единичны. Кроме уже упомянутого летящего самца свиязи, еще только одна птица (тоже самец свиязи) была встречена в начале мая на юго-западе Испании. Но если первый из них вполне мог гнездиться в Европе, то второй, возможно, летел из более южных (возможно, африканских) районов зимовки

и задержался с весенней миграцией, тем более уже через 3 дня он был добыт в районе г. Салехарда. Есть еще всего три сентябрьские находки (шилохвости в Португалии и чирков-свистунков в Испании и Италии). Остальные находки произошли в период с октября по апрель включительно, они составляют **22.2%** всех зимних встреч птиц, связанных с Западной Сибирью (23.8% для ЯНАО). В Западной части средиземноморского бассейна имели место 7.9% всех зимних находок птиц из северокаспийских линных скоплений и 5.4% — с озер Казахстана (табл. 3 и 4).

3. Регион зимовок восточное Средиземноморье и Черноморский бассейн включает в себя территорию Венгрии, Балканский п-ов, а также всю восточную часть бассейна Средиземного моря, на западе от побережий Ионического и Адриатического морей (за исключением бассейна р. Нил в Африке). Из этого региона есть находки птиц, сменивших географическую популяцию, а по его территории, очевидно, проходят пути в сторону западного Средиземноморья и отчасти в Западную Европу. Две встречи в сентябре (широконоски и чирка-свистунка) произошли в Италии и Венгрии, соответственно; а единственная находка в апреле — свиязи на оз. Маньч. Эти находки могут иметь отношение как к зимовавшим птицам, так и к пролетным. Всего же встреч птиц, непосредственно связанных с Западной Сибирью, в этом регионе существенно меньше, чем в соседних (2.0% из общего числа находок и 1.0% из числа находок, связанных с ЯНАО, табл. 2). Противоположные результаты дало кольцевание на линьке (табл. 3 и 4): 44.8% зимних находок колец из дельты р. Волги и 19.6% — с озер Казахстана произошли в восточном Средиземноморье и Черноморском бассейне.

4. Поскольку следующий регион — бассейн Каспийского моря — включает в себя районы массовой линьки, для северной части региона только находки с ноября по февраль можно отнести к зимующим птицам. Таковых оказалось всего три — широконоска из ХМАО и малый лебедь из ЯНАО, который, по данным спутникового слежения, держался здесь всю зиму; а также хохлатая чернеть из ХМАО. Для южной же части Прикаспия (в основном это территория Азербайджана, севера Ирана и запада Туркмении) все находки рассматривали как зимовки. Самая ранняя из них — это встреча 26.09 в северном Иране чирка-трескунка, самая поздняя — 22.04 хохлатой чернети в Красноводском заповеднике (обе птицы затем были добыты в ХМАО). В бассейне Каспийского моря произошло **1.7%** зимних встреч птиц, связанных с Западной Сибирью (0.6% для ЯНАО), но 36.0 и 34.8% находок птиц, окольцованных на линьке в дельте р. Волга и Казахстане, соответственно.

5. Находки зимовавших в Африке птиц делятся на два кластера: в Египте и в бывшей французской Западной Африке (где кольцевание проводили на территории современных Мали и Сенегала). Во втором районе все птицы были помечены в зимние месяцы и в первой половине марта, в Египте — только один чирок-свистунок за пределами этого периода — в конце марта. Но даже если “весенние” птицы в Египте были отловлены во время миграции, перемещались они так же с африканских зимовок. К зимовкам можно отнести все находки, это 1.3% от общего числа. Из них только одна птица была встречена в ЯНАО — это шилохвость, помеченная на территории Сенегала (табл. 2). Среди птиц, окольцованных на линьке в северном Прикаспии и Казахстане, 3.8 и 3.3%, соответственно, зимовали в Африке (табл. 3 и 4).

6. По Центральной Азии (территория бывших советских республик, исключая бассейн Каспийского моря, но включая долины северо-западного Китая) проходят пролетные пути в направлении п-ова Индостан, Иранского нагорья и прилегающих регионов, а также Юго-Восточной Азии. Большая часть находок западносибирских птиц произошла здесь в период миграций. Зимовками можно считать единичные находки в период с ноября по февраль. Это встречи двух малых лебедей из ЯНАО и одного чирка-трескунка из ХМАО (рис. 2), всего 0.3% зимних находок. Ожидаемо здесь зимует заметная доля птиц с линных скоплений озер Казахстана (13.0% находок), но небольшая — из дельты р. Волги (1.1%).

7. Зимовки в Южной Азии, преимущественно на п-ове Индостан, располагаются на расстоянии более 4000 км, преодолевая которое, птицы пересекают естественные преграды — высочайшие горные системы мира — Памир, Тянь-Шань и отчасти Гималаи. Летних встреч западносибирских птиц в этом регионе не зафиксировано. Раньше всего осенью (05.09) были окольцованы широконоска, добытая затем в ХМАО, а позднее всех весной (09.04) — чирок свистунок, добытый затем на территории Тюменской обл. Все находки здесь считали зимовками, они составляют 10.8% (7.2% для ЯНАО) всех зимних встреч. С северокаспийских линных скоплений лишь 0.8% птиц летят зимовать в этот регион, тогда как с озер Казахстана — 17.4%.

8. Единственная находка в регионе Иранского нагорья и Месопотамской низменности птицы из Западной Сибири произошла на оз. Ташк: окольцованный здесь в декабре чирок-свистунок следующей весной был добыт в ХМАО. Результаты кольцевания птиц на линных скоплениях подтверждают факт того, что в этом регионе зимуют птицы с севера Евразии: доля находок здесь 1.4% для птиц из дельты р. Волги и 4.3% для птиц с

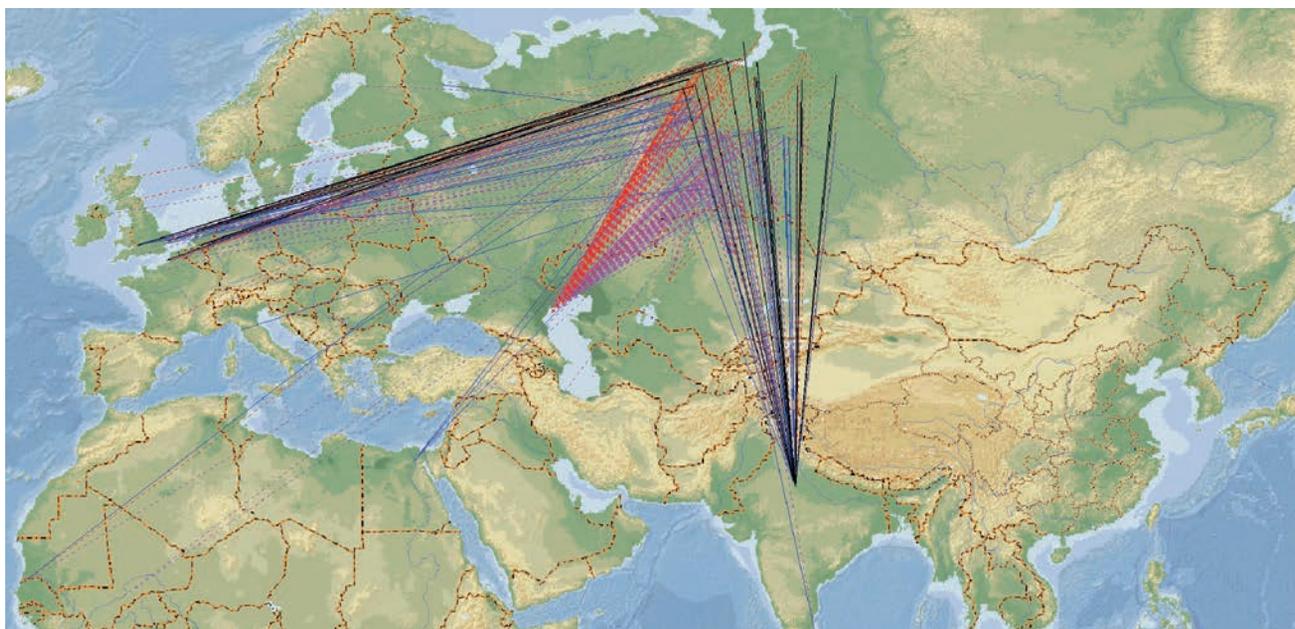
севера Казахстана (в общей сложности находки 7 видов, табл. 3 и 4).

9. Все имеющиеся в Базе данных Центра кольцевания птиц находки в Юго-восточной Азии произошли на территории Китая и связаны с проектом спутникового прослеживания (Ванжелюв и др., 2017) и прочтением ошейников на малом лебедь (6 встреч четырех особей, происходящих из района Байдарацкой губы, п-ов Ямал). Несмотря на наблюдающиеся здесь зимовки нескольких обычных для Западной Сибири видов (Ma Ming, Cai Dai, 2000; Дидье Ванжелюв, устное сообщение), это на данный момент все данные, полученные о перемещениях западносибирских птиц в Юго-Восточную Азию. Информации о находках колец, надетых на местах линьки, из этого региона также не поступало.

10. В Восточной Азии (Японии) зимой были окольцованы две птицы, встреченные потом в Западной Сибири: шилохвость, добытая в ХМАО, и лебедь-кликун, разбившийся о провода в ЯНАО. Обе эти находки относятся к непрямым и составляют чуть больше 0.1% всех зимних встреч птиц Западной Сибири. Есть еще одна позднеосенняя находка в Хабаровском крае чирка-свистунка, окольцованного в дельте р. Волги.

**Особенности миграционных связей массовых видов.** Шилохвость — один из многочисленных видов гусеобразных, с наиболее широким разлетом птиц по районам зимовок (Шеварева, 1968; Остапенко и др., 1997а). 70% ( $n = 549$ ) западносибирских находок связаны с кольцеванием на местах линьки (рис. 3, 4). Для шилохвостей из дельты Волги не выявлено различий как в дате кольцевания ( $z = 0.09$ ,  $p = 0.92$ , медианная дата в обоих случаях — 29 июля), так и в числе зимних сезонов между кольцеванием и встречами ( $z = 0.92$ ,  $p = 0.359$ , медиана в обоих случаях 2 сезона) у птиц, встреченных в северной и южной части Западной Сибири. Т.е. две группы оказывались здесь на линьке примерно в одно время, и имели сходную вероятность смены географической популяции.

Большая часть зимних встреч вида относится к двум удаленным один от другого регионам — Западной Европе и п-ову Индостан, где проводили наиболее массовое их кольцевание. Птицы, зимовавшие в Западной Европе и давшие прямые возвраты колец, были окольцованы в южной части Великобритании, приморской части севера Франции, в Бельгии и Нидерландах, где выделяется достаточно компактный район зимовок (рис. 4). Еще одно прямое перемещение шилохвости, окольцованной птенцом в ЯНАО и добытой той же осенью на Белом море, может показывать использование летящими в Европу северными шилохвостями Беломоро-балтийского пролетного пути. На п-ове Индостан большинство шилохвостей было окольцовано в штате Раджастан,



**Рис. 4.** Перемещения окольцованных шилохвостей, связанные с западносибирскими регионами.

**Сплошные линии** – прямые перемещения, в т.ч. черные – птицы, окольцованные или найденные на территории ЯНАО; синие – птицы, окольцованные или найденные на территории ХМАО и Тюменской обл. **Пунктирные линии** – не прямые перемещения, в т.ч. красные – птицы, окольцованные или найденные на территории ЯНАО; малиновые – птицы, окольцованные или найденные на территории ХМАО и Тюменской обл.

Индия, в период со второй половины октября по начало марта. Вероятно, шилохвосты зимуют на территории всего полуострова, а распределение данных связано с локализацией работ по кольцеванию. В обоих регионах зимуют в равной степени как шилохвосты из ЯНАО, так и птицы из южных районов Западной Сибири. При этом зимовавшие в Европе птицы встречаются в гнездовой период в среднем западнее и севернее (средние координаты для прямых находок 65.05 с.ш., 64.49 в.д.,  $n = 17$ ), чем птицы, зимовавшие в Индии (63.51 с.ш., 72.29 в.д.,  $n = 17$ ,  $\chi^2 = 21.00$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ ).

Для всех других регионов зимовок прямые возвраты получены только от птиц из ХМАО и Тюменской обл. Есть лишь две прямые находки шилохвостей, зимовавших в Средиземноморье. Обе птицы окольцованы на Апеннинском п-ове: птица с его западного побережья встречена в Тюменской обл., а птица с юго-востока – на севере ХМАО. С учетом достаточного развития кольцевания в странах западного Средиземноморья можно предполагать, что шилохвосты из Западной Сибири здесь зимуют нечасто. Находка птицы, окольцованной в Португалии в первой половине сентября и встреченной в конце мая следующего года в Приуральском р-не ЯНАО, отнесена нами к непрямым возвратам, т.к. неизвестно, завершила ли эта шилохвость осеннюю миграцию в точке кольцевания. Возможно, эта находка ука-

зывает на западный пролетный путь (через юг Европы) к африканским зимовкам вида. В восточной части Средиземноморья не зафиксировано ни одной находки, при этом 43% “астраханских” колец с шилохвосты вернулось именно из этого региона.

По данным наблюдений в Африке (Cramp, Simmons, 1977; Scott, Rose, 1996), зимовки вида простираются от западного до восточного побережья континента широкой полосой к югу от Сахары, преимущественно в субэкваториальном поясе, а также вдоль долины р. Нил – в поясе тропических пустынь. Имеется одна прямая находка птицы, зимовавшей в Сенегале и встреченной в Березовском р-не ХМАО, и четыре прямые находки шилохвостей, окольцованных в районе дельты Нила и встреченных в разных районах ХМАО. Кроме того, есть несколько не прямых находок особей, окольцованных на территории Сенегала (в т.ч. одна в ЯНАО) и Мали, а также в Египте.

Две птицы с восточными азимутами перемещений на зимовки дали не прямые возвраты колец. Это единственные данные о том, что шилохвосты из Западной Сибири могут использовать восточные зимовки. Но если на Японских о-вах зимуют шилохвосты, относящиеся к восточным географическим популяциям, и это подтверждается данными находок колец, для территории Ки-

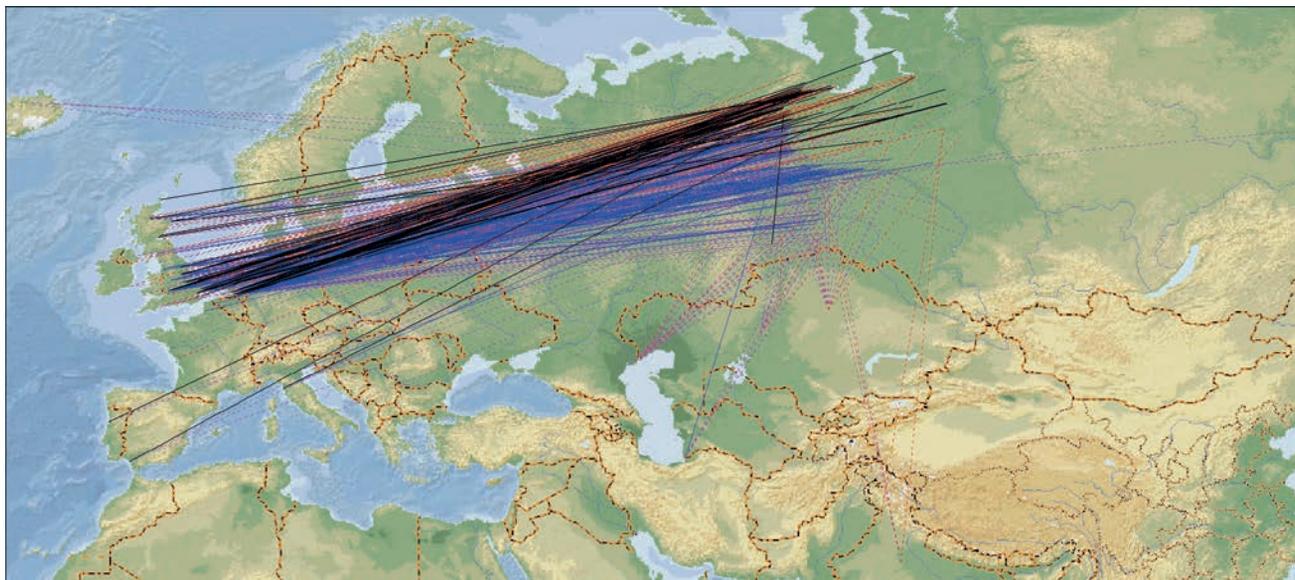


Рис. 5. Перемещения окольцованных связей, связанные с западносибирскими регионами. Обозначения как на рис. 4.

тая таких данных пока не получено (Остапенко и др., 1997а, База данных Центра кольцевания птиц).

Подавляющее большинство находок окольцованных связей из Западной Сибири показывает западные направления миграций на зимовки. Лишь единицы (а именно 8 из 208) прямых возвратов колец не связаны с западноевропейскими зимовками вида. Причем области зимовок в Западной Европе у связи шире, чем у шилохвосты и в среднем лежат севернее, охватывая весь остров Великобритания, и в меньшей, чем у шилохвосты, степени распространяясь на территорию Бельгии и севера Франции (рис. 5). Наибольшая плотность точек кольцевания связей, встреченных потом в Западной Сибири, характерна для территории Нидерландов, а также для средней и восточной части Англии (см. также Тоог et al., 2021). Области зимнего (с ноября по февраль включительно) распределения мест кольцевания связей, найденных в ЯНАО, с одной стороны, и в ХМАО и Тюменской обл., с другой, не различаются (средние координаты: 52.06 с.ш., 2.06 в.д.,  $n = 52$ , и 52.26 с.ш., 2.07 в.д.,  $n = 99$ , соответственно  $\chi^2 = 1.03$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.59$ ). Таким образом, повидимому, связи с юга и севера Западной Сибири смешиваются на зимовках.

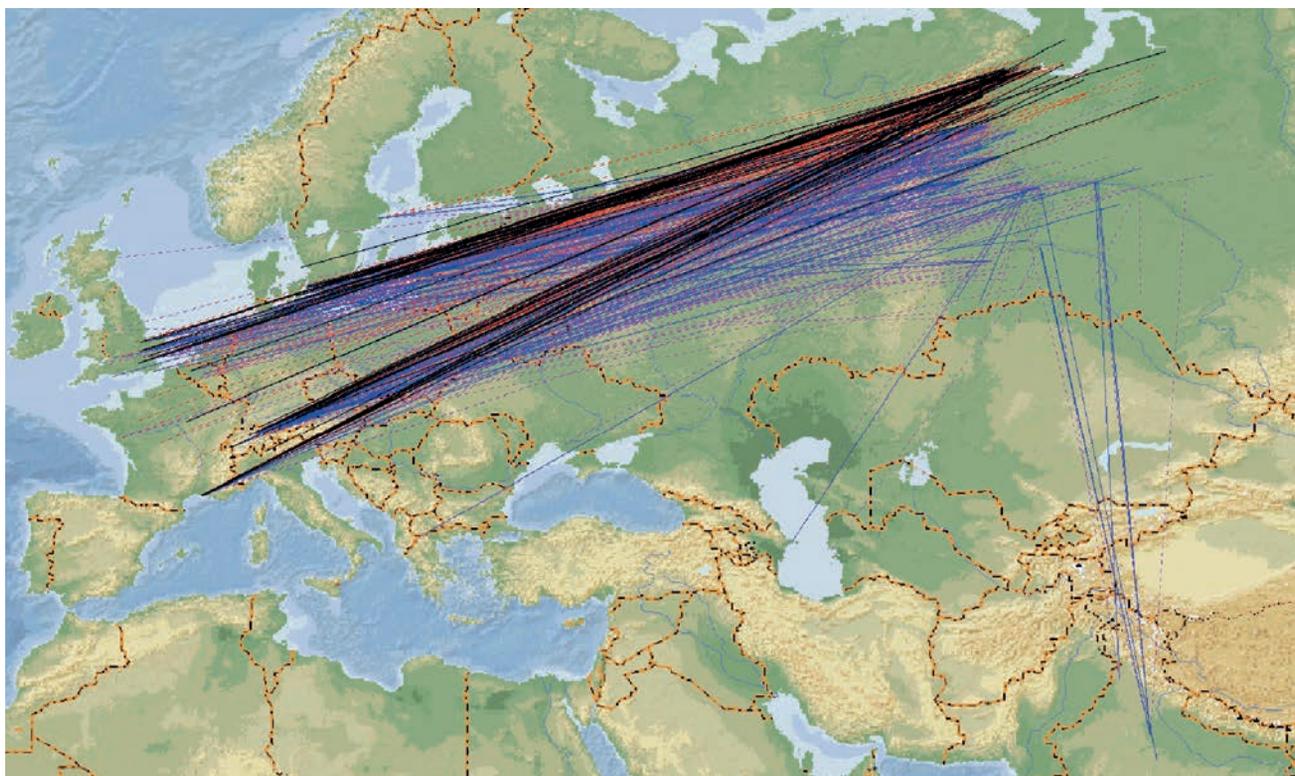
Из восьми не связанных с западноевропейскими зимовками находок две относятся к Пиренейскому п-ову (обе окольцованные на его западном побережье птицы найдены в ЯНАО). Еще три птицы были окольцованы в Италии на побережьях Лигурийского и Адриатического морей и в тот же год найдены, одна в ЯНАО и две в ХМАО. Одна птица, окольцованная в Тюменской обл.,

была добыта в Болгарии. Для западной части Средиземноморских зимовок есть еще 10 не прямых находок, однако в целом это очень небольшая доля от общего числа встреч вида (рис. 5).

Шеварева (1974) считала, что в дельте р. Волги линияют преимущественно западносибирские связи. По данным возвратов колец из Базы, 73% (38 из 52) находок связи с кольцами из Астраханского заповедника в мае и июне отмечено в областях Западной Сибири и севера Казахстана. При этом доля колец со связи в общем числе гнездовых западносибирских возвратов “астраханских” колец 5.5% ( $n = 30$ ), а в общем числе колец, надетых на озерах Казахстана, – 44.6% ( $n = 25$ ).

Все шесть найденных в Западной Сибири связей с юго-восточного побережья Каспия были окольцованы в октябре и ноябре. Одна из находок произошла в следующую после кольцевания весну. Сложно сказать, закончили ли эти птицы к моменту своего кольцевания осеннюю миграцию (южное побережье Каспийского моря относится к самым северным областям зимовок вида в данном направлении), либо продолжили перемещаться в сторону Месопотамской изменчивости или бассейна Нила, где также наблюдаются зимние скопления вида (Исаков, 1952). Похожа ситуация с зимовками на п-ове Индостан. Отсюда получено пять колец, из которых четыре птицы встречены в Западной Сибири более чем через год и лишь одна птица, окольцованная в октябре в Раджастхане, добыта на осеннем пролете (чуть меньше чем через год) в пос. Толька, ЯНАО.

У другого массового в регионе вида, хохлатой чернети, полученные данные еще более сконцен-



**Рис. 6.** Перемещения окольцованных хохлатых чернетей, связанные с западносибирскими регионами. Обозначения как на рис. 4.

трированы в Западной Европе (рис. 6). Отличительной особенностью западноевропейских зимовок вида является то, что они охватывают не только бассейн Северного моря (как у предыдущих двух видов), но и западные побережья Балтийского моря, включая острова Дании и южную часть Швеции до оз. Меларен. Распределение хохлатых чернетей из северной и южной частей Западной Сибири в этом регионе в зимнее время не различается значимо. Средние координаты прямых находок: 53.46 с.ш., 5.54 в.д.,  $n = 23$  и 53.37 с.ш., 5.44 в.д.,  $n = 32$ , соответственно ( $\chi^2 = 2.583$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.27$ ).

В отличие от двух других видов, хохлатая чернетель в массе зимует в Южной Европе вплоть до средиземноморского побережья. Подавляющее большинство птиц здесь были окольцованы на Женевском и Земпахском озерах в Швейцарии, а также во французском Камарге (дельта р. Роны). При этом нет значимых различий в распределении находок птиц, окольцованных в регионах Западной Европы, с одной стороны, и Южной Европы и западном Средиземноморья — с другой. Согласно данным, представленным на рис. 6 и в табл. 5, и прямые, и непрямые находки чернетей из этих двух кластеров распределяются в Западной Сибири похоже. Для того чтобы судить, образуют ли два этих кластера единый регион, необхо-

дим анализ всех данных из Европы, в т.ч. касающихся возможной смены отдельными особями районов своих зимовок в пределах Европы. Задача может также быть решена с применением спутникового прослеживания западносибирских птиц.

С хохлатых чернетей, зимовавших в других регионах, получено всего 11 прямых возвратов колец. В том числе шесть находок в южной части Западной Сибири птиц, окольцованных на п-ове Индостан. Непрямых находок из Индии также немного, возможно, этот регион зимовок не столь значим для западносибирских хохлатых чернетей, в сравнении с Европой. Из оставшихся прямых находок только две относятся к районам зимовок — по одной птице с Балканского п-ова и из бассейна Каспия. Предположение о том, что западносибирские хохлатые чернети изредка зимуют в восточном Средиземноморье и Черноморском бассейне, подтверждают непрямые возвраты из нижнего течения р. Днепр и центральной части Балкан, а на Каспии — с восточного побережья этого моря. Все перемещения чернетей в последние два региона зимовок связаны с южной частью Западной Сибири. Данных об окольцованных хохлатых чернетях с мест линек нет.

**Чирок-свистунук** входит в число наиболее массовых видов водоплавающих птиц в регионах

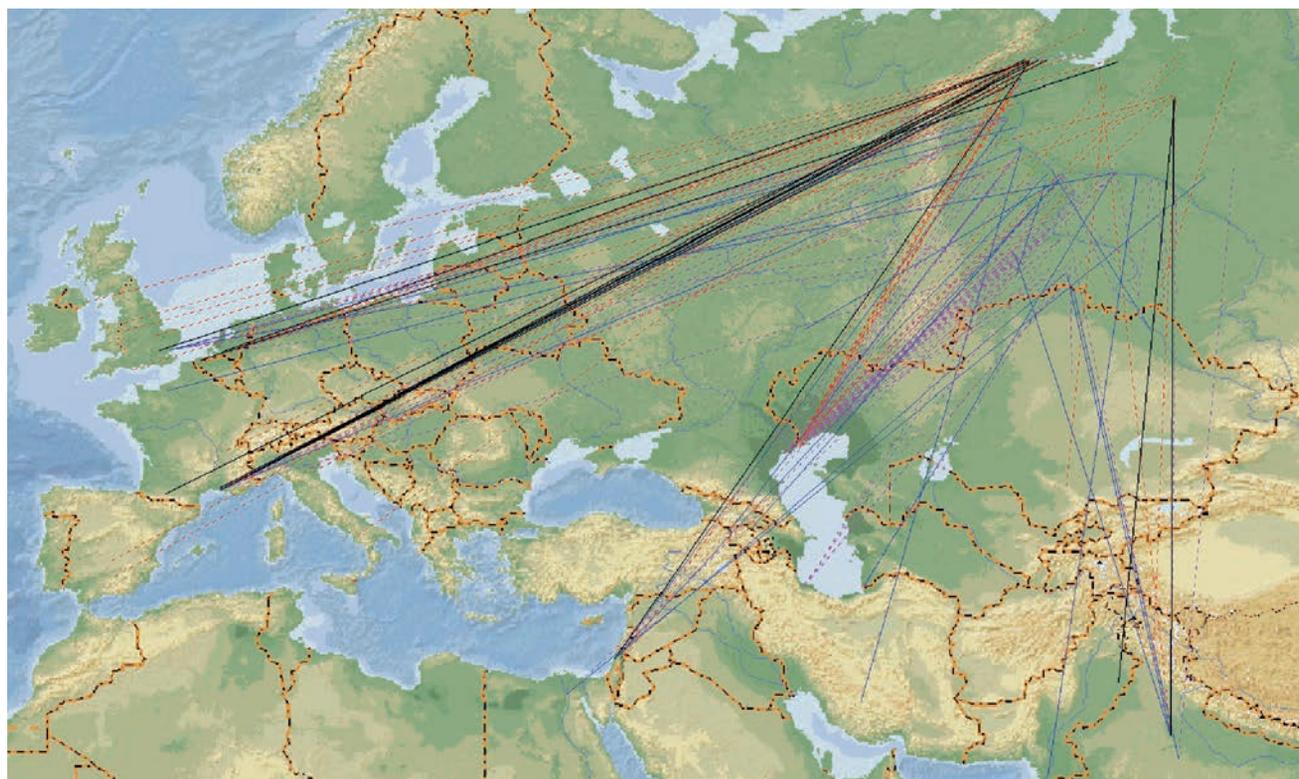
**Таблица 5.** Сравнение распределение западносибирских находок хохлатых чернетей, окольцованных на зимовках (с ноября по февраль) в Западной и Южной Европе

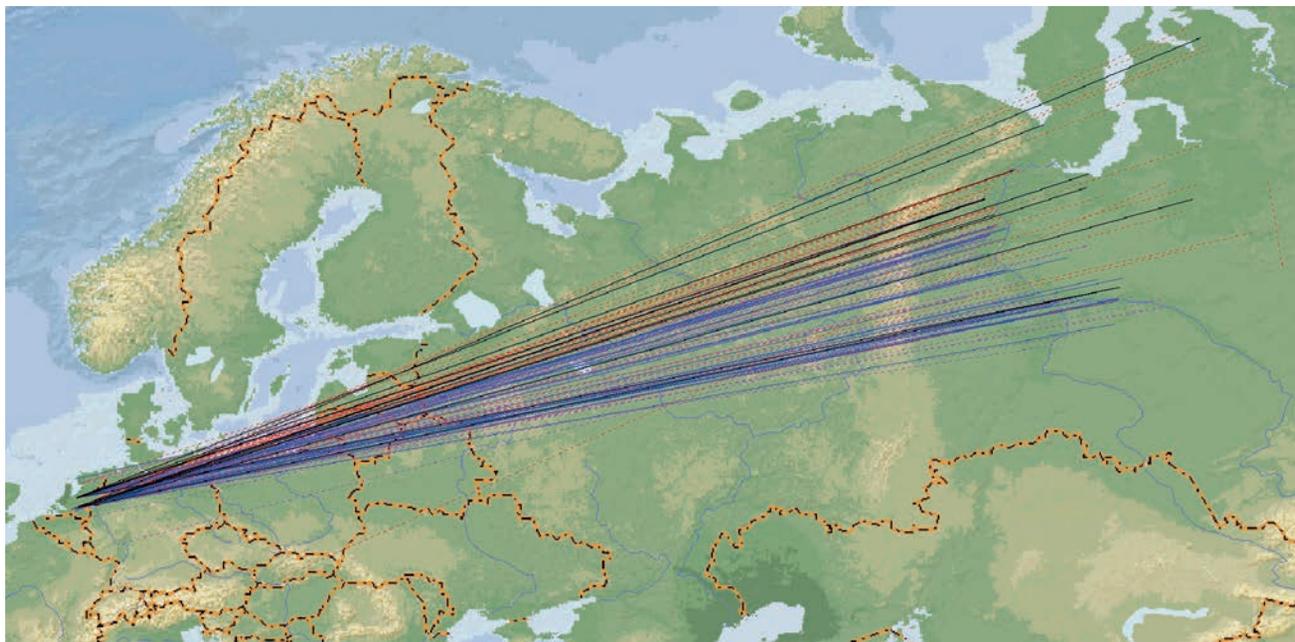
Группа	<i>n</i>	Средние координаты	Результаты теста
Прямые находки			
Западная Европа	56	64.01 с.ш., 65.14 в.д.	$\chi^2 = 3.56, df = 2, p = 0.169$
Южная Европа	59	63.56 с.ш., 66.33 в.д.	
Непрямые находки			
Западная Европа	113	63.51 с.ш., 65.55 в.д.	$\chi^2 = 2.59, df = 2, p = 0.273$
Южная Европа	234	64.07 с.ш., 65.39 в.д.	

Западной Сибири (Розенфельд, 2014). При этом для вида получено относительно немного возвратов колец, но они показывают широкий разлет по регионам зимовок (табл. 2, рис. 7). В Средней и Южной Европе зимуют свистунки как из северной, так и из южной частей Западной Сибири, есть прямые и непрямые находки этих групп. В Средней Европе область распространения прямых находок ограничена приморскими районами юго-восточной Англии, территорией Нидерландов, Бельгии и севера Франции. В Южной Европе и западном Средиземноморье большинство найденных в Западной Сибири птиц были окольцованы в дельте р. Рона. Из других районов Средиземноморья есть только непрямые находки, в т.ч.

две с Пиренейского п-ова, где чирки-свистунки были окольцованы 29 сентября и 4 октября (и найдены затем спустя 4 и 2 зимних сезона в ЯНАО). Можно допустить, что эти птицы еще не закончили осеннюю миграцию и зимовали южнее.

Все находки свистунка из восточного Средиземноморья связаны с птицами, окольцованными в Израиле и Египте (всего 5 прямых и столько же непрямых возвратов). Из 10 птиц 8 были окольцованы в зимний период с ноября по февраль и лишь по одной птице (оба возврата непрямые) из Египта – в марте и из Израиля – в октябре. По-видимому, определенная доля птиц из Западной Сибири зимует в дельте р. Нил. Из оставшейся части восточного Средиземноморья,

**Рис. 7.** Перемещения окольцованных чирков-свистунков, связанные с западносибирскими регионами. Обозначения как на рис. 4.



**Рис. 8.** Перемещения окольцованных гуменников, связанные с западносибирскими регионами. Обозначения как на рис. 4.

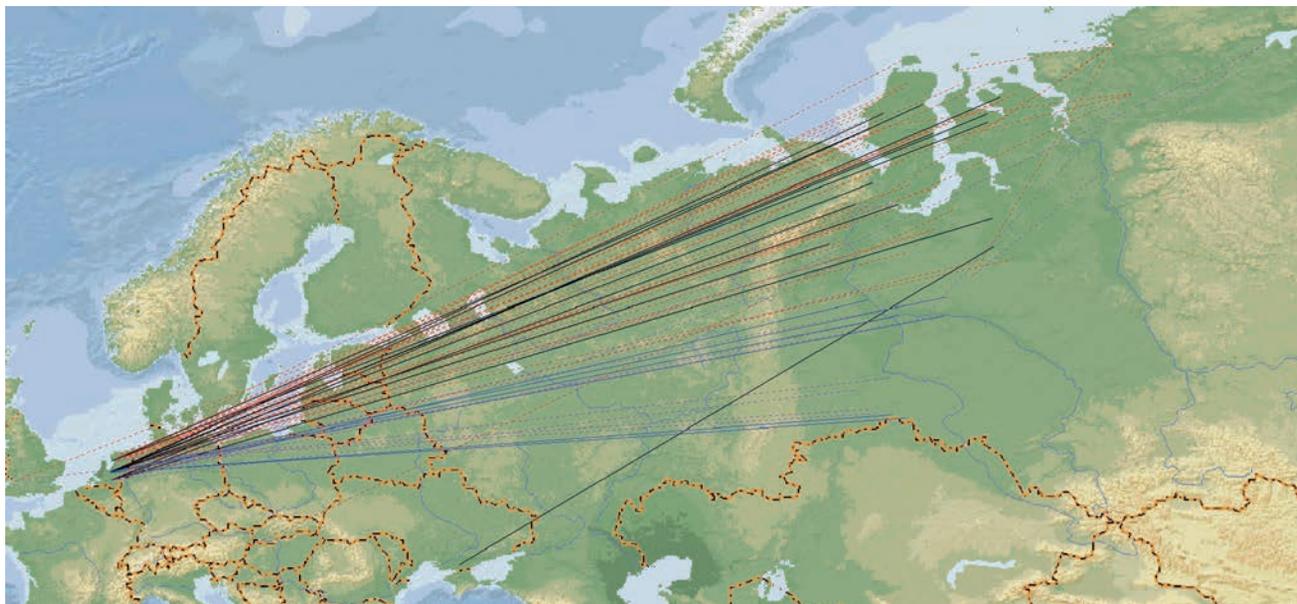
включая Балканский п-ов, данных о зимовках западносибирских свистунков не поступало. Однако в этом регионе были найдены 47.8% из 134 линявших в дельте р. Волги свистунков. Единичные находки птиц из линных скоплений в северном Прикаспии произошли на территории западноевропейских зимовок и на крайнем юго-востоке Средиземноморья. Таким образом, восточную часть Средиземноморья, и в особенности Балканский п-ов, можно рассматривать в качестве первостепенных регионов зимовок западносибирских чирков-свистунков. То же самое, по-видимому, относится к Закавказью, откуда имеется два прямых возврата колец с зимовавших там птиц — из турецкой части Армянского нагорья и из долины р. Куры в Азербайджане, а из линных скоплений в Астраханской обл. 39.6% свистунков найдены в бассейне Каспия.

Одна (прямая) находка чирка-свистунка относится к птице, окольцованной в декабре на оз. Ташк во внутреннем Иране (а не на иранском побережье Каспия) и застреленной в мае на территории ХМАО. Эти данные указывают на то, что небольшая часть птиц может зимовать на внутренних соленых водоемах Иранского нагорья, по-видимому, вплоть до Персидского залива. Что подтверждается данными кольцевания в дельте р. Волга (табл. 3; Сапетин и др., 1997). В отличие от других видов, у чирка-свистунка с южноазиатских зимовок имеются прямые находки не только с территории Индии, но и из бассейна р. Инд (Пакистан). Данные кольцевания показывают, что западно-

сибирские чирки довольно рано прибывают в этот регион зимовок (в массе уже в конце октября) и проводят здесь продолжительное время (по крайней мере, до самого конца марта).

Существенное число возвратов получено для Западной Сибири с двух видов гусей, гуменника (рис. 8) и белолобого гуся (рис. 9). Однако в обоих случаях распределение находок на зимовках сильно локализовано и связано с программой кольцевания гусей в Нидерландах. Это существенно искажает картину, поскольку известно, что данные виды зимуют во всех выделенных регионах за пределами тропиков (Cramp, Simmons, 1977; CAFF, 2018). Однако происхождение зимующих птиц без мечения на местах гнездования или зимовок выяснить не представляется возможным. Примером вида, по которому был достигнут прогресс в наших представлениях о разлете на зимовки, может служить малый лебедь (рис. 10), вид, по которому до последнего времени данных не было. Мечение ошейниками птиц из Западной Сибири позволило получить находки в Юго-Восточной Азии, а спутниковое прослеживание — прочертить маршруты отдельных особей, в т.ч. менявших регионы зимовок в разные годы (Ванжелов и др., 2017).

Находки остальных видов распределены по всем выделяемым регионам зимовок, за исключением Ирана с Месопотамией и Юго-Восточной Азии (рис. 11). Западная Европа и Южная Европа с западным Средиземноморьем — регионы массовой зимовки красноголовой чернети. В бассейне



**Рис. 9.** Перемещения окольцованных белолобых гусей, связанные с западносибирскими регионами. Обозначения как на рис. 4.

Черного моря в массе были окольцованы западносибирские кряквы. Кроме шилохвосты и чирка-свистунка, на Африканском континенте зимует только чирок-трескунок. Этот же вид вместе с широконосой и красноглазой чернетью составляют список обычных видов на зимовках на п-ове Индостан.

Перемещения птиц, прослеженные в пределах Западной Сибири и прилегающих регионах, нередко показывают азимуты север–юг (рис. 12). В качестве примеров можно привести двух особей пiskuльки, окольцованных в июле на крайнем северо-востоке Республики Коми и добытых в сентябре того же года в ХМАО и Тюменской обл.; чирок-свистунок, окольцованный в августе в заказнике “Елизаровский” также двигался точно на юг и в сентябре был добыт в Курганской обл. Похожие прямые находки имеются для широконоска и связы. Таким образом в пределах рассматриваемого региона в начале осенней миграции идет пролет в южном направлении, повторяющий направление крупных речных долин системы р. Оби. Из 13 местных перемещений, показавших северные азимуты лишь, два были прямыми — это красноглазая чернеть и обыкновенный гоголь, которые были окольцованы в августе и в октябре того же года были найдены на 277 и 216 км севернее (в пределах ХМАО).

Встречи птиц с п-ова Таймыр, связанные с рассматриваемым нами регионом, соответствуют представлению о миграциях птиц с этого полуострова через Западную Сибирь с юго-западными азимутами (Харитонов, 2003). Имеются два прямых

возврата колец с краснозобых казарок, окольцованных на п-ове Таймыр и найденных в Западной Сибири на осеннем пролете, а также не прямые находки таймырских черных казарок, пiskuлек, белолобых гусей, связыей и морянок. Перемещения этих видов играют определенную роль в формировании экологических связей территории Западной Сибири с Восточной Сибирью.

## ОБСУЖДЕНИЕ

По отдельным видам мы видим необходимость обсудить следующие моменты. Различия в распределении в Западной Сибири шилохвостей с европейских и южноазиатских зимовок соответствуют положению о географических популяциях вида (Шеварева, 1968; Остапенко и др., 1997а) и тому, что гнездовые области популяций могут существенно перекрываться. Вопрос о путях пролета западносибирских шилохвостей к африканским зимовкам требует уточнений. Очевидно, что птицам с юга региона (и тем более линияющим на Каспии) удобнее пользоваться путем через Средиземноморье. С другой стороны, не исключено, что на запад африканских зимовок могут прилетать птицы с севера Западной Сибири, линияющие по долинам крупных рек и на озерах тундры и затем использующие пути западных и юго-западных направлений через арктическое побережье и Европу.

Шеварева (1974) и Остапенко с соавторами (1997) дискутируют о популяционной принадлежности линияющих в дельте р. Волга связыей исходя из положений, что в восточном Средиземноморье зи-



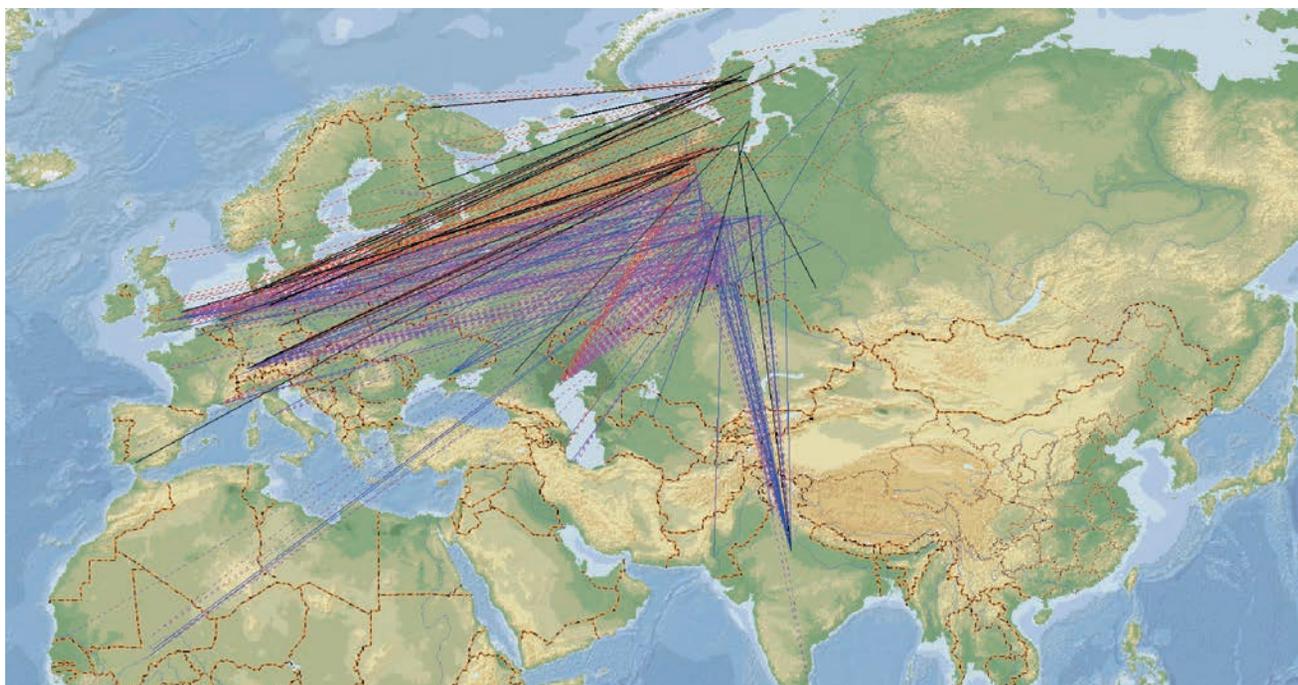
**Рис. 10.** Перемещения малого лебеда, связанные с западносибирскими регионами (красные треки – результаты спутникового прослеживания; желтые линии – перемещения птиц, по результатам прочтения цветных меток).

мой эти птицы обычны, а в Западной Сибири летом встречаются не так часто. На наш взгляд, такой результат может быть связан, в том числе, с низкой выживаемостью птиц в первую зиму на Балканском п-ове, где много охотятся. С линек на озерах юга Западной Сибири и на Каспии пролетные пути на западноевропейские и средиземноморские зимовки имеют западные азимуты и проходят через Каспийское и Черноморское побережья. С другой стороны, улетающие в Западную Европу связи, возможно, нередко линияют в Западной Сибири и, вероятно, как и птицы других видов, летят по побережью арктических морей.

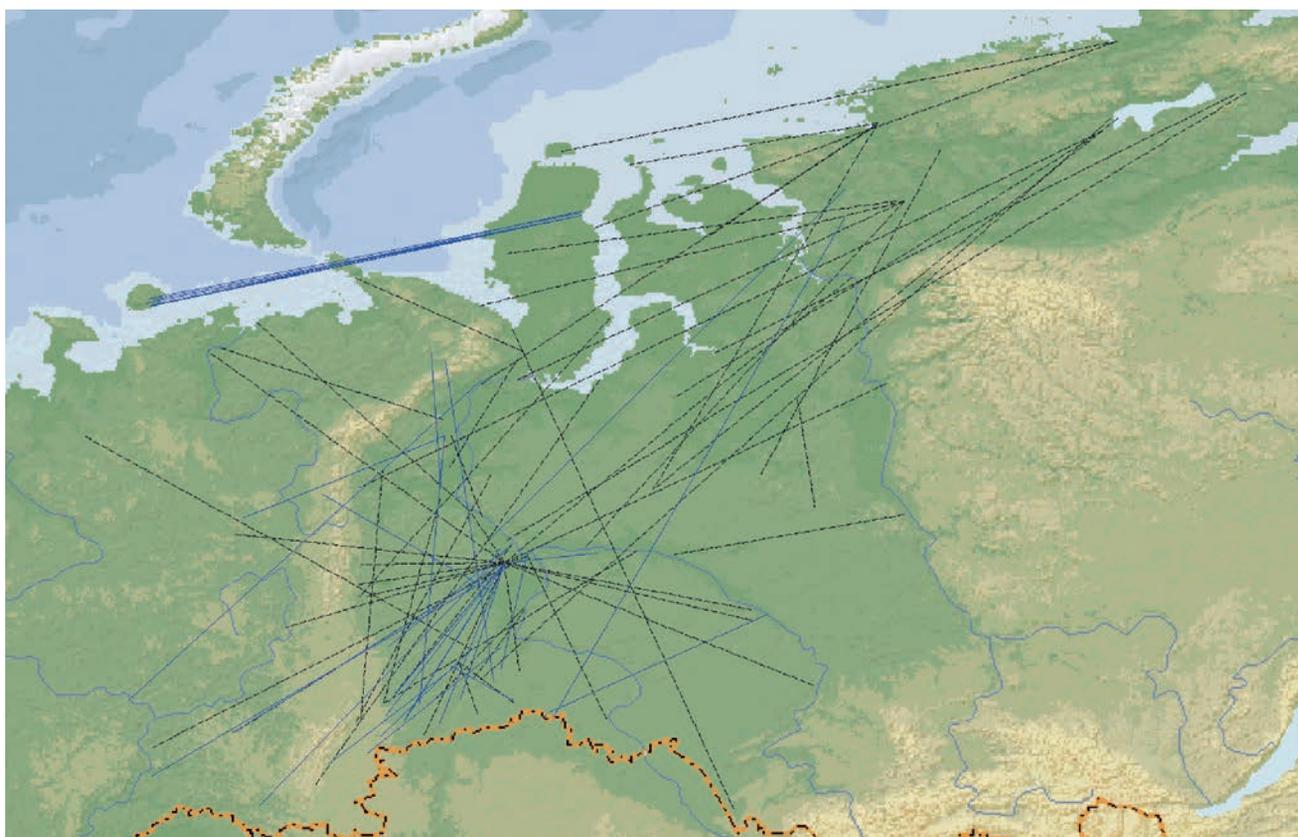
Наши результаты показывают, что связи из Западной Сибири чаще линияют на озерах в степной зоне, откуда существенная доля птиц летят зимовать на п-ов Индостан. Здесь, в свою очередь, не так много находок птиц, непосредственно связанных с Западной Сибирью; можно предполагать, что индийские зимовки использует от-

носительно небольшая доля западносибирских связей (а с линьки сюда летят другие популяции). Однако для того, чтобы делать выводы об относительном обилии разных видов из отдельных регионов на индийских зимовках, необходимо проанализировать видовой состав окольцованных там птиц и распределение их находок в гнездовой сезон. Так же в настоящий момент трудно говорить о том, встречаются ли связи из бассейна р. Оби на китайских зимовках, до сих пор таких данных нет.

В целом, данные мечения птиц показывают, что водоплавающие севера Западной Сибири разлетаются на зимовки буквально в разные стороны и зимуют в районах с пригодными погодно-кормовыми условиями на пространстве от Британских до Японских островов и от Западной Африки до п-ова Индостан и бассейна р. Янцзы. А если учитывать птиц, меняющих регионы гнездового пребывания, размах перемещений окажется еще



**Рис. 11.** Перемещения окольцованных гусеобразных птиц (кроме видов, приведенных на рис. 4–10), связанные с западносибирскими регионами. Обозначения как на рис. 4.



**Рис. 12.** Локальные перемещения окольцованных гусеобразных птиц, связанные с территорией Западной Сибири. Возвраты колец: прямые – сплошные синие линии, непрямые – темно-серые пунктирные линии.

шире (от Исландии до Японских островов). Полученные к настоящему времени данные могут быть основой для формирования списков видов птиц Западной Сибири для каждого из регионов зимовок. Уточнение этих списков даст возможность оперативно реагировать в случае возникновения эпизоотий и ограничивать взаимодействия человека с видами, посещающими географические очаги таких инфекций. Однако количественное обсуждение пропорций птиц, зимующих в разных регионах, пока еще затруднено. Это связано с (1) почти полным отсутствием проектов массового кольцевания водоплавающих на севере Западной Сибири, (2) с неоднородностью усилий по кольцеванию в разных регионах зимовок и (3) неоднородностью уровня “сообщаемости” о встречах окольцованных птиц в разных странах.

К сожалению, массовое кольцевание водоплавающих на севере Западной Сибири не проводилось. Поэтому на данном этапе, мы можем делать предположения о пролетных путях и областях зимнего распределения исходя из встреч птиц, принадлежащих к западносибирским популяциям, помеченных в период линьки, миграций и зимовок. На линных скоплениях в дельте р. Волги доля птиц из рассматриваемых нами регионов Западной Сибири, по крайней мере, не ниже доли западносибирских возвратов (33%) от всех находок водоплавающих, окольцованных сотрудниками Астраханского заповедника. Дополнительным аргументом к этому служит то, что немалая часть линяющих в северном Прикаспии птиц гнездится западнее, в европейской части, где плотность населения более высокая и вероятность добычи птицы может быть также выше. Данные о доле западносибирских птиц, полученные на местах линьки в Казахстане (36%), могут быть, напротив, завышены, т.к. здесь линяет больше птиц из Восточной Сибири, откуда возвраты колец поступают очень редко. Согласно нашему предположению, эти скопления на линьке примерно на треть состоят из западносибирских птиц, и для уточнения соотношения “популярности” районов зимовок можно использовать данные о зимнем распределении птиц из этих мест.

Больше всего данных получено о перемещениях (в том числе прямых) птиц между Западной Сибирью и Западной Европой, где объемы кольцевания настолько велики, что, возможно, превосходят таковые во всех остальных странах Старого Света, вместе взятых. Поэтому имеющиеся данные завышают значение этого региона зимовок. В то же время очень мало данных получено из восточного Средиземноморья и бассейна Черного моря, где наблюдаются зимние скопления соответствующих видов, а доля находок птиц, окольцованных в дельте р. Волга, птиц максимальна. Привлекая данные кольцевания на

линных скоплениях, определенной коррекции можно подвергнуть также оценку значения зимовок в Месопотамской низменности — региона, для которого, по-видимому, характерен очень низкий уровень сообщаемости о находках. То же самое стоит ожидать в отношении зимовок в Юго-Восточной Азии, но здесь у нас нет, к сожалению, даже косвенных данных для построения моделей, есть только надежда на развитие кольцевания и новых методов изучения миграций.

Обобщая данные по Европе, можно сделать предположение о существовании двух основных территориальных систем миграций. Похоже, что часть птиц (возможно, это т.н. североевропейская популяция, для шилохвосты см.: Исаков, Шеварева, 1968; Шеварева, 1968; Остапенко и др., 1997а) отлетает на линьку на озера в тундре и на морские побережья Ледовитого океана (об этом мы до сих пор знаем очень мало). Далее осенняя миграция у этих птиц идет в западном направлении, вдоль побережий северных морей и далее по Беломоробалтийскому пути в Западную Европу и, возможно, оттуда в западное Средиземноморье и Африку. Другой “поток” состоит из птиц, пользующихся юго-западными путями, о нем нам известно благодаря данным кольцевания в местах концентраций на линьку. Эти птицы линяют на озерах степей и полупустынь, затем через побережья Каспийского и Черного морей летят на Балканы и в восточное Средиземноморье и, возможно, в восточную часть Африканских зимовок. Относительно небольшая доля этих птиц также оказывается на зимовках в Средней Европе. Подтверждение гипотезы о двух системах миграций, “северной” и “южной”, сделает более обоснованным деление Европы на Западную и Южную как отдельных регионов зимовок.

Вопрос о том, как происходит выбор “потока” отдельными птицами, насколько он постоянен год от года и как меняется — остается открытым. Можно предполагать, что такие же бифуркации миграционных потоков имеют место по другим (восточным) направлениям миграций, о которых у нас, к сожалению, информации еще меньше.

Для гусей, так же как и для уток, подавляющее большинство окольцованных птиц, добываемых и встреченных на изучаемой территории, было помечено в Западной Европе. При этом сюда включены, прежде всего, массовые охотничьи виды — гуменник и белолобый гусь, гнездящиеся широко на территории ЯНАО. Также в Западной Европе наблюдали зимовки и многочисленной на пролете черной казарки, которая гнездится не только на Таймыре, но и на территории ЯНАО вплоть до островов Шараповы Кошки на западе (Слодкевич и др., 2006).

Данные дистанционного прослеживания позволили уточнить и расширить картину миграци-

онных связей гусей Западной Сибири (см. обзор Литвин, 2014). Так, белолобые гуси, помеченные на зимовках в Венгрии, мигрировали за Уралом на места летнего пребывания не только на Таймыр, но и на Гыданский п-ов. Учитывая, что на таймырских линниках смешиваются белолобые гуси как с южноевропейских, так и со средневропейских зимовок, на путях миграции все эти птицы летят через ЯНАО, ХМАО и Тюменскую обл. Краснозобая казарка, гнездящаяся в массе на Таймыре и в небольшом числе в ЯНАО, имеет различия в миграционных путях весной и осенью, но все в пределах Западной Сибири. Мигрируя через Северный Казахстан, казарки летят на зимовки в Южной Европе, от Кума-Манычской низменности вплоть до Греции (Розенфельд, 2014). Для пискульки особое значение имеет Двубоье, через которое пролегает пролетный путь птиц нескольких популяций и гнездовых группировок от Норвегии до Плато Путорана (Литвин, 2014). По результатам кольцевания было известно, что зимовки располагаются на юго-западе Каспия. Мечение передатчиками гнездящихся на Приполярном Урале птиц показало, что пискульки мигрируют через Азербайджан и Турцию в Месопотамию и зимуют в Ираке (Морозов, Аарвак, 2004). Новые сведения появились о лесном гуменнике (*A. f. fabalis*). Данные кольцевания показали, что этот подвид летит весной южнее, чем тундровый гуменник (*A. f. rossicus*), также зимующий в Средней Европе (Панов и др., 2021). Дистанционное прослеживание позволило получить уникальные данные по зимовкам лесного гуменника, гнездящегося в ЯНАО. Оказалось, что гуси мигрировали осенью через Томскую обл., Алтайский край на восток Казахстана и зимовали на востоке Китая (Розенфельд и др., 2018).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водоплавающие птицы севера Западной Сибири характеризуются исключительно широкими миграционными связями и встречаются в разные сезоны в большинстве регионов Старого Света в пределах северного полушария, от Исландии (зимой от Британских о-вов) до Японии и от Западной Африки до п-ова Индостан и юго-восточных провинций Китая.

Для западносибирских водоплавающих птиц характерны дальние перелеты на линьку и большие линные скопления. Судя по всему, перелеты на линьку идут в двух направлениях – на север, в том числе к побережьям арктических морей и озерам в тундре и лесотундре, и на юг – к степным озерам и побережью Каспийского моря. Птицы, линяющие на севере, ползуются в дальнейшем западными пролетными путями и зимуют в Западной Европе и, возможно, в западном Средиземноморье и Западной Африке. Большая часть

птиц, линяющих в бассейне Каспия, продвигается по юго-западным путям в Черноморский бассейн и Средиземноморье, а также на юг – в Переднюю Азию и Африку. Со степных озер птицы разлетаются по юго-западным и южным направлениям. Миграционные связи сибирских птиц с Юго-Восточной Азией до сих пор практически не изучены.

Для водоплавающих птиц характерна смена регионов гнездования (географических популяций), что усложняет общую систему миграционных связей и создает дополнительный фактор переноса вещества и энергии. Размах таких перемещений для птиц севера Западной Сибири составляет, как минимум, 7,5 тыс. км (от Исландии до бассейна р. Оби и от р. Оби до бассейна р. Лены).

Рисунок миграционных путей и районов зимовок, полученный на основании данных кольцевания, сильно искажается неравномерностью усилий и вероятности сообщений о находках птиц. Для уточнения общей картины необходимы организация массового кольцевания в районах наибольшего пересечения географических популяций (территория ЯНАО), а также осуществление проектов по спутниковому прослеживанию. Эти два метода являются взаимодополняющими и один ни в коем случае не может заменять другого. Только кольцевание дает возможность получить массовые (усредненные по множеству особей с разными стратегиями) данные, и рассчитать демографические параметры популяций (в первую очередь, выживаемость). Спутниковое прослеживание может дать информацию о полных маршрутах особи и позволит понять, как происходит выбор районов линьки и в дальнейшем – пролетных путей, как и почему птицы меняют районы гнездования и места зимовок в разные годы. На основании этих данных можно будет быстро узнать, используют ли массовые виды зимовки в Юго-восточной Азии, что уже было показано для малого лебедя.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работы выполнены при финансовой поддержке РФФИ 8-05-70117 Ресурсы Арктики “Ресурсы водноболотных птиц полуострова Таймыр: оценка и прогноз динамики” и РФФИ 19-44-890003 “Понятие “пролетный путь” и “миграционная популяция” в контексте эффективного управления ресурсами гусеобразных птиц ЯНАО”.

Авторы благодарят анонимного рецензента и научного редактора журнала, которые провели кропотливую работу с текстом, чьи замечания помогли существенно улучшить рукопись.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ванжелюв Д., Розенфельд С.Б., Волков С.В., Казанцидис С., Морозов В.В., Замятин Д.О., Киртаев Г.В., 2017. Миграции малого лебеда (*Cygnus bewickii*): новые данные дистанционного прослеживания на путях пролета, промежуточных остановках и зимовках // Зоологический журнал. Т. 96. № 10. С. 1230–1242.
- Добрынина И.Н., Литвин К.Е., 2002. Развитие и некоторые результаты кольцевания птиц в России // Кольцевание и мечение птиц в России и сопредельных государствах. 1988-1999 гг. (ред. И.Н. Добрынина). М.: Наука. С. 9–26.
- Исаков Ю.А., 1952. Подсемейство Утки – Anatinae // Птицы Советского Союза. М.: Изд-во АН СССР. Т. 4. С. 344–635.
- Исаков Ю.А., Шеварева Т.П., 1968. Связи между областями гнездования и зимовки водоплавающих птиц в Центральной Палеарктике // Ресурсы водоплавающих птиц в СССР, их воспроизводство и использование. М.: Изд-во МГУ. Ч. 1. С. 11–13.
- Кац Е.Б., Кривонос Г.А., Реуцкий Н.Д., 1997. Чирок-трескун – ANAS QUERQUEDULA L. // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: Пластинчатоклювые. Речные Утки. М.: Наука. С. 246–296.
- Кривенко В.Г., 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 271 с.
- Литвин К.Е., 2014. Новые данные о миграциях гусей, гнездящихся в России. Обзор результатов дистанционного прослеживания // Казарка. № 17. С. 13–45.
- Михельсон Х.А., Леиньш Г.Т., Меднис А.А., Клиптиньш В.А., 1968. Демография популяции хохлатой чернети (*Aythya fuligula*) озера Энгурес // Экология водоплавающих птиц Латвии. Рига: “Зинатне”. С. 109–152.
- Морозов В.В., Аарвак Т., 2004. Зимовка пiskuлек, гнездящихся на Полярном Урале // Казарка. № 10. С. 156–162.
- Остапенко В.А., Бианки В.В., Евстигнеева Т.А., Нанкинов Д.Н., 1997. Связь – ANAS PENELOPE L. // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: Пластинчатоклювые. Речные Утки. М.: Наука. С. 164–210.
- Остапенко В.А., Бианки В.В., Кривонос Г.А., Нанкинов Д.Н., 1997а. Шилохвость – ANAS ACUTA L. // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: Пластинчатоклювые. Речные Утки. М.: Наука. С. 211–246.
- Панов И.Н., Литвин К.Е., Эббинге Б.С., Розенфельд С.Б., 2021. Причины снижения численности западных подвидов гуменника (*Anser fabalis*): о чем говорят данные кольцевания? // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 790–801.
- Полевой определитель гусеобразных птиц России, 2011. Е.Е. Сыроечковский-мл. (Ред.) М.: Рабочая группа по гусеобразным Северной Евразии; Всероссийский научно-исследовательский ин-т охраны природы. 223 с.
- Розенфельд С.Б., 2014. Отчет о результатах НИР по теме: “Исследование популяций водоплавающих птиц в Приуральском, Шурышкарском, Пуровском, Надымском, Красноселькупском районах автономного округа с применением учетов птиц”. Коорд. Е.Е. Сыроечковский. М.: НП РГГ. 394 с.
- Розенфельд С.Б., Замятин Д.О., Ванжелюв Д., Киртаев Г.В., Рогова Н.Б., Као Л., Поповкина А.Б., 2018. Лесной гуменник в Ямало-Ненецком автономном округе // Казарка. № 20. С. 28–52.
- Рябицев В.К., 2014. Птицы Сибири: справочник-определитель в 2 т. Москва–Екатеринбург: Кабинетный ученый.
- Сапетин Я.В., Зифке А., Нанкинов Д.Н., Приклонский С.Г., 1997. Чирок-свистунок – ANAS CRECCA L. // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии: Пластинчатоклювые. Речные Утки. М.: Наука. С. 104–161.
- Слодкевич В.Я., Пилипенко Д.В., Яковлев А.А., 2006. Материалы по орнитофауне долины реки Мордыаха // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: Сб. статей и кратких сообщ. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. С. 221–234.
- Харитонов С.П., 2002. Использование мечения в изучении миграций и популяционных параметров водоплавающих птиц: методологические подходы // Казарка (Бюллетень рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии). № 8. М.: Типография Россельхозакадемии. С. 149–167.
- Харитонов С.П., 2003. Миграционные связи птиц Таймыра (по данным Центра кольцевания птиц России ИПЭЭ РАН) // Таймыр. (Материалы международной науч.-практ. конференции “Биологические ресурсы и перспективы их использования”, Дудинка, 5–8 августа 2003), Санкт-Петербург – Дудинка, НПФ “Астерион” (СПб). С. 99–100.
- Харитонов С.П., Литвин К.Е., Харитонова И.А., 2019. Миграции водоплавающих птиц: подготовка атласа // Ориентация и навигация животных. II науч. конференция, Москва, 2–4 октября 2019 г. Тезисы науч. конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 71.
- Шеварева Т.П., 1968. Географические популяции шилохвости в СССР // Миграции животных. Л.: Наука. Вып. 5. С. 29–67.
- Шеварева Т.П., 1974. О наличии географических популяций у свиязи в пределах СССР // Орнитология. Вып. 11. С. 184–197.
- Batchelet E., 1972. Recent statistical methods for orientation data // Animal Orientation and Navigation, NASA SP-262. P. 61–91.
- Boere G.C., Stroud D.A., 2006. The Flyway concept: what it is and what it isn't // Waterbirds around the world. A global overview of the conservation, management and research of the world's waterbird flyways. Boere G.C., Galbraith C.A., Stroud D.A. (eds) Edinburgh, UK: The Stationery Office. P. 40–47.
- CAFF, 2018. A Global Audit of the Status and Trends of Arctic and Northern Hemisphere Goose International Secretariat. Akureyri, Iceland. 173 p.
- Cramp S., Simmons K. (eds), 1977. The Birds of the Western Palearctic. Oxford Univ. Press. Vol. 1. 722 p.
- Dobrynina I.N., Kharitonov S.P., 2006. The Russian waterbird migration atlas: temporal variation in migration routes. Waterbirds around the world. A global overview

- of the conservation, management and research of the world's waterbird flyways. Boere G.C., Galbraith C.A., Stroud D.A. (eds) Edinburgh, UK: The Stationery Office. P. 582–589.
- Isakov Y.A.*, 1967. MAR Project and Conservation of Waterfowl breeding in the USSR // Proceedings of the Second European Meeting on Wildfowl Conservation. Z. Salverda (ed.) Noordwijk aan Zee. The Netherlands. Ministry of Cultural Affairs. Recreation and Social Welfare. The Netherlands. P. 125–138.
- Ma Ming, Cai Dai*, 2000. Swans in China. Xinjiang Institute of Ecology and Geography. 105 p.
- Mardia K.V.*, 1967. A non-parametric test for the bivariate two-sample location problem // J. Roy. Stat. Soc., Ser. B, № 29. P. 320–342.
- Robson D.S.*, 1968. The effect of ties on critical values of some two-sample rank tests. Biometrics Unit, Cornell Univ. BU-258-M. 4 p.
- Scott Derek A., Rose Paul M.*, 1996. Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International Publication 41. Wetlands International, Marijkeweg 11, Wageningen, The Netherlands. P. 1–336.
- Toor M.L. van, Kharitonov S, Svazas S., Dagys M. et al.*, 2021. Migration distance affects how closely Eurasian wigeons follows spring phenology during migration // Movement Ecology. 9, article 61. 12 p.

## МИГРАТОРНЫЕ СВЯЗИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ СЕВЕРА СИБИРИ, ОСНОВАННЫЕ НА ДАННЫХ КОЛЬЦЕВОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ

I. N. Panov<sup>1, \*</sup>, S. P. Kharitonov<sup>1</sup>, S. B. Rozenfeld<sup>1</sup>, K. E. Litvin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Bird Ringing Centre of Russia, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117312 Russia*

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

Migratory connections in waterfowl in the north of Western Siberia are discussed as based on ring recoveries from the database of the Bird Ringing Center of Russia, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences. Altogether, 3531 recoveries from waterfowl of 29 species were used. The waterfowl in the region are characterized by exceptionally wide migratory connections, occurring in different seasons in most regions of the Old World within the Northern Hemisphere: from Iceland to the Japanese Islands and from West Africa to the Indian Subcontinent and the Yangtze River basin. The long-distance flights of birds to molting sites, the interannual change of nesting grounds and wintering regions, as well as the distribution on wintering grounds are discussed. Ten wintering regions have been allocated. The available material on the migration of waterfowl is evaluated from the viewpoint of completing the description of their seasonal distribution and its significance in the study of ecological connections of the territory of Western Siberia.

*Keywords:* flyways, bird migration, bird wintering

УДК 59.087:591.524:598.243.3

## КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПЕСОЧНИКА-КРАСНОШЕЙКИ (*CALIDRIS RUFICOLLIS*, SCOLOPACIDAE, CHARADRIIFORMES) В ПЕРИОД ОСЕННЕЙ МИГРАЦИИ В РАЗЛИЧНЫХ ТОЧКАХ ТИХООКЕАНСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ РОССИИ

© 2023 г. А. А. Виноградов<sup>а</sup>, \*, А. Г. Резанов<sup>б</sup>, \*\*

<sup>а</sup>Тверской государственной университет, Тверь, 170100 Россия

<sup>б</sup>Московский городской педагогический университет, Москва, 105568 Россия

\*e-mail: Vinogradov.AA@tversu.ru

\*\*e-mail: RezanovAG@mgpu.ru

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 21.07.2022 г.

Принята к публикации 26.07.2022 г.

Выполнен анализ данных о кормовом поведении песочника-красношейки (*Calidris ruficollis*, Scolopacidae, Charadriiformes) в период осенней миграции. Наблюдения проведены авторами в окрестностях г. Магадан и пос. Ола (август 2010 г.) на побережье Охотского моря и на острове Уруп (в августе–сентябре 2021 г., в рамках комплексной экспедиции второго полевого сезона “Восточный бастион – Курильская гряда”, организованной Экспедиционным центром Минобороны РФ и РГО). Подробно рассмотрены ранее не описанные особенности кормового поведения песочника-красношейки, оценено разнообразие кормовых методов и на основе цифровой системы кодирования составлен перечень видоспецифичных методов. Предложены схемы тактик кормежки красношейки.

**Ключевые слова:** песочник-красношейка, миграция, кормовые методы, цифровое кодирование, классификаторы

**DOI:** 10.31857/S0044513422120121, **EDN:** ACPKGG

Гнездовой ареал песочника-красношейки разорван и изолированными очагами простирается от горных тундр южной тайги плато Путорана (Романов, Голубев, 2011), далее по приполярной тундровой области на северо-восток через п-ов Таймыр до крайних северо-восточных границ России и, затем, спорадично, до Западного побережья Аляски на Североамериканском континенте (Козлова, 1961; Морозов, Томкович, 1984; Степанян, 1990) (рис. 1).

Информация по составу диеты красношейки довольно фрагментарна. Например, Дементьев и др. (1951) в третьем томе сводки “Птицы Советского Союза” сообщает, что “в трех желудках (Земля Гека, 18.07.1933) Портенко обнаружил несколько комаров, грудь долгоносика, голову перепончатокрылого, 2–3 личинки насекомых – обломки, принадлежащие жульнице (Coleoptera, Carabidae), 1 семя и мелкие камешки” (Дементьев и др., 1951). По Сахалину Нечаев (1991) в пищевом рационе красношейки отмечает Amphipoda (90% встречаемость в 50 желудках), брюхоногих моллюсков *Asiminea* sp. (в 15 желудках), личинок

двукрылых, жуков (в двух желудках), муравьев Formicidae (50 экз. в одном желудке).

К сожалению, в литературе нет конкретных упоминаний о кормовых методах красношейки в гнездовой период. Имеется лишь указание о связи кулика с влажными моховыми дернинами, которые он, по-видимому, зондирует при кормежке (Морозов, Томкович, 1988).

Область гнездования, как и у большинства куликов, первыми покидают самки и приступают к кочевкам, переходящим в миграции. Затем, после приобретения самостоятельности птенцами, места размножения покидают самцы и последними мигрируют молодые птицы (Дементьев и др., 1951; Cramp, Simmons, 1983; Newton, 2008; Герасимов и др., 2016; Паевский, 2019).

Пути миграции песочника-красношейки пересекают материк и простираются далее по побережью севера Тихого океана: по берегам Охотского моря вдоль Магаданской обл., п-ова Камчатки и о-ва Сахалин, а также вдоль Алеутских о-вов к островам Курильской гряды (Gibson, 1981), так и минуя Северную Пацифику – через оз. Байкал



**Рис. 1.** Ареал песочника-красношейки (*Calidris ruficollis*): зеленый – районы гнездования, синий – районы зимовки (схема дополнена по: Gibson, 1981; Романов, Голубев, 2011; Лаппо и др., 2012; Головнюк и др., 2016). Основа карты © SeVIA.ru.

и Юго-Восточное Забайкалье, через многочисленные степные озера Торейской котловины России и Монголии (Горошко, 2013) – и продолжают до мест зимовки в прибрежных областях южного Китая, Индокитая, Индонезии, Малайзии, Филиппин, Новой Гвинеи, Австралии и Новой Зеландии (рис. 1).

Информации о кормовом поведении птиц этого вида в период миграций существенно больше, но она, преимущественно, не детализирована и представляет собой лишь общие сведения об обилии и локализации мигрирующих птиц по кормовым биотопам в разных исследуемых регионах, их передвижениях и характере добывания кормовых объектов с поверхности и из субстрата. Эти сведения не систематизированы и не позволяют провести сравнительный анализ кормового поведения песочника-красношейки в разных точках и в разное время. До настоящего времени (Резанов, Резанов, 2013, 2018; Виноградов, 2021) мы располагали лишь общими представлениями о кормовом поведении красношейки и не имели описаний всего репертуара кормового поведения вида.

Целью настоящего исследования было оценить разнообразие и особенности кормового поведения песочника-красношейки в различных географических точках тихоокеанского побережья российского Дальнего Востока в период осенней миграции.

Для достижения поставленной цели мы проанализировали собственные наблюдения за кормовым поведением песочников-красношеек в географически удаленных точках на побережье Охотского моря (в окрестностях г. Магадана и пос. Олы и на о-ве Уруп в системе Большой Курильской гряды), а также литературные сведения о кормовом поведении куликов в Южном Приморье, на побережье Берингова моря и других территорий (рис. 2, 1–4).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2010 г. наблюдения проведены на побережье Охотского моря в Тауйской губе – 11 августа в лагуне у пос. Ола и 16 августа в бухте Гертнера в окрестностях Магадана (рис. 3). В период наблюдений температура воздуха колебалась в пределах +10 ... +17°C.

В 2021 г. исследования кормового поведения песочника-красношейки осуществлены в составе комплексной экспедиции второго полевого сезона “Восточный бастион – Курильская гряда”, организованной Экспедиционным центром Министерства обороны Российской Федерации и Русским географическим обществом, на Охотском побережье о-ва Уруп в районе оз. Токотан – 18 августа, в бухте Ирина, залива Наталии – 22 августа

и в бухте Новокурильской – с 28 августа по 1 сентября (рис. 4, 1–4).

Использована стандартная методика наблюдений за кормовым поведением куликов (Резанов, 1978) с современными модификациями, базирующимися на компьютерном просмотре и анализе видеоматериала (Резанов, 2013, 2017). Кормовые методы выделены на основе их цифрового кодирования (Резанов, 2000, 2000а).

Основной акцент наших исследований был сосредоточен на выявлении и как можно более детальном описании, всех демонстрируемых кормовых маневров из репертуара кормовых методов песочников-красношеек и в меньшей степени на изучении количественных оценок их использования. В сравнительном анализе применяемая нами балльная оценка использования кормовых методов основана на глазомерной характеристике их доли участия для каждого из географических регионов. Фиксировали все наблюдаемые нами кормовые методы красношеек на каждой из исследуемых территорий и, на основании глазомерной оценки частоты и продолжительности их применения, каждому методу присваивали балл от “0” до “4” для каждого географического региона исследований в целом. Если в данном регионе из общего бюджета времени кормления кулики затрачивали более чем 30% времени на использование конкретного кормового метода, этому методу присваивался балл “4” (фоновый), если затрачивали от 29 до 10% времени – “3” (обычный), от 9 до 1% – “2” (используется периодически), менее 1% – “1” (используется редко, отдельные случаи использования) и “0” – метод отсутствует.

В районе Магадана (бухта Гертнера) и пос. Ола наблюдения (рис. 3) за кормовой активностью красношеек вели в течение 2 дней, по 2–3 часа с расстояния 1.0–3 м и с помощью 10-кратного бинокля с расстояния не более 10 м. В общей сложности под наблюдением находилось несколько десятков птиц. Так, в районе Олы песочники-красношейки кормились несколькими группами по 3–5–10 птиц. В бухте Гертнера во время прилива на каменисто-песчаной литорали с выбросами водорослей кормились только 4 песочника-красношейки (рис. 5). Видеозапись их кормового поведения не проводили. Количественную оценку моторных актов (клевки) осуществляли при помощи хронометража аудиозаписей.

За один день в районе оз. Токотан о-ва Уруп (рис 4, 1) нами проведено 2 часа наблюдений за кормовой активностью двух групп куликов, состоящих из 3 и 8 птиц, и выполнено 23 мин видеозаписей. За 6 дней (с 21.08 по 26.08.2021), проведенных в бухте Ирина (рис 4, 2), куликов в количестве 5 особей мы наблюдали лишь однажды в течение 1.5 часов, видеозапись их кормового поведения не осуществляли. За 7 дней нашего пре-

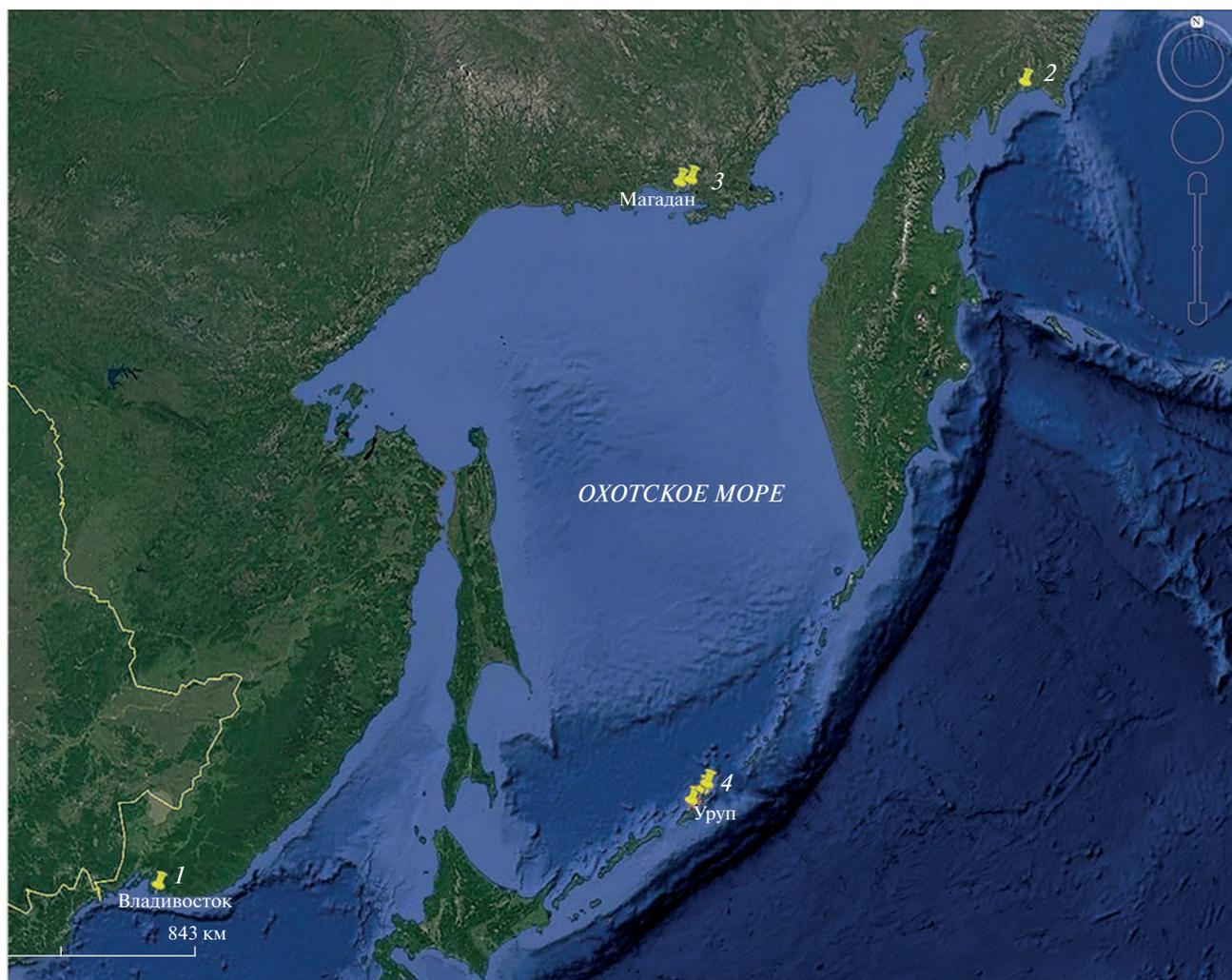


Рис. 2. Карта точек исследования кормового поведения *Calidris ruficollis* в пределах Российской Федерации: 1 – Южное Приморье, 2 – побережье Берингова моря, 3 – Тауйская губа, 4 – о-в Уруп.

бывания в бухте Новокурильской (с 28.08 по 03.09.2021) (рис. 4, 3), в течение 5 дней, ежедневно мы наблюдали за 2–6 птицами (возможно разными) по 1.5–2 часа и выполнили около 3 часов видеозаписей их кормовой активности.

Детальному анализу активности куликов подвергли 17 видеоклипов с кормовым репертуаром красношеек, продолжительностью от 41 с до 8 мин 51 с и общим временем 41 мин 11 с из 3 часов 15 мин 41 с видеозаписей, выполненных на о-ве Уруп в бухте Новокурильской.

Количественные характеристики обилия потребляемых куличками кормов, видовая принадлежность кормовых объектов в районах исследований, а также пищевой рацион по содержанию желудков мы специально не изучали. По возможности мы приводим лишь относительные данные, которые позволяют дать общее представление об обилии некоторых кормовых объектов,

например, по количеству наблюдаемых одновременно на определенной площади, с их систематической идентификацией до известной группы.

Для анализа сходства-различия полученных выборок были применены: коэффициент сходства Серенсена, критерии Краскела-Уоллиса ( $H$ ) и  $\chi^2$  (Statistica 6) для непараметрических данных. Оценка “многосторонности” кормового поведения, как меры неупорядоченности распределения кормовых методов по пространственным ячейкам, дана по стандартизированной форме меры информации Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1949 по: Mac Nally, 1994):

$$\beta_H = -\sum_{i=1}^Q P_i \lg_e P_i / \lg_e Q,$$

где  $Q$  – количество кормовых классов (пространственных ячеек),  $P$  – пропорция событий в классе  $i$ .



Рис. 3. Точки наблюдений за кормовым поведением *Calidris ruficollis* на побережье Таймырской губы.

Оценка кормового поведения по функции Шеннона-Уивера дает представление о разносторонности кормового поведения — насколько равномерно использованы птицами-фуражирами пространственные ячейки среды (см. ниже). Если все кормовые методы (сколько бы их не было) локализованы в пределах одной пространственной ячейки среды, то  $\beta_H = 0$ . Если же они равномерно распределены по всем ячейкам (что трудно представить), то  $\beta_H = 1$ . Любая неравномерность в пространственном распределении реализуемых кормовых методов ведет к уменьшению значения  $\beta_H$ .

#### Кормовое поведение птиц: основные понятия и используемая терминология

Кормовое поведение разворачивается в определенном пространстве как кормовая поведенческая последовательность (КПП), центральным звеном которой является “кормовой метод” (“feeding method”) — поведение фуражира при

разыскивании (поиске) и добывании конкретного пищевого объекта (Резанов, 1996, 2000а).

Показатели, характеризующие кормовой метод, рассматриваются в следующей последовательности: 1) среда нахождения фуражира при поиске добычи; 2) среда нахождения фуражира при сближении и атаке добычи; 3) среда нахождения фуражира при схватывании добычи и 4) среда нахождения добычи в момент завладения ею. Приняты следующие обозначения сред: L — наземная среда, включая заземленные объекты (растительность); H — водная среда; A — воздушная среда. Соответственно, пространственная ячейка, в которой разворачивается кормовой метод, кодируется четырьмя буквами. Например, если птица, не взлетая, схватила пролетающую муху, то ячейка будет закодирована как LLLA. Птицы реально могут использовать лишь 22 пространственные ячейки (Резанов, 2000, 2000а, 2009).

Кормовой метод рассматривается как многопараметровая система, пригодная для цифрового кодирования любого вида птиц, который может



**Рис. 4.** Точки наблюдений за кормовым поведением *Calidris ruficollis* на Охотском побережье острова Уруп: 1 – у озера Токотан, 2 – в бухте Ирина, 3 – в бухте Новокурильская.

принадлежать к любой систематической или экологической группе и представители которого кормятся в самых различных средах на самых различных субстратах. В рамках концепции “кормового метода” разработана специализированная система, состоящая из семи цифровых классификаторов и позволяющая, таким образом, кодировать при помощи цифр кормовые методы с учетом их пространственной локализации и типа добываемого пищевого объекта (Резанов, 2000, 2000а).

Выделены следующие классификаторы:

1. Среда нахождения фуражира при разыскании корма;
2. Локомоции и моторные акты при визуализации и/или экспонировании добычи, а также ассоциации с другими животными или техническими средствами, используемыми фуражиром при разыскании;
3. Локомоция, используемая фуражиром при сближении с конкретным кормовым объектом (добычей);
4. Среда сближения и контакта фуражира с добычей;
5. Характер контакта (схватывания) с добычей;
6. Среда нахождения (локализации) добычи;

7. Тип кормового объекта (закрепленный, не закрепленный).

Каждый классификатор представляет собой цифровую матрицу, из которой можно выбрать соответствующие цифровые показатели (основные и дополнительные коды), характеризующие избранный параметр рассматриваемого кормового метода.

Например, кормовой метод № 1 (табл. 1): Ходьба по отмели и склевывание (собрание) незакрепленных неподвижных и малоподвижных объектов добычи с поверхности основного субстрата: 1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 1.1: 1.0(2): 1.1.

Классификатор 1: 1.0 – горизонтальная поверхность земли (основной субстрат локализации фуражира);

Классификатор 2: 2.1 – ходьба (как преобладающая локомоция); произвольный режим в сочетании движения и остановок (пауз);

Классификатор 3: 2.1 – нефорсированное сближение с объектом добычи в режиме “пастьбы” с использованием характерных локомоций;

Классификатор 4: 1.0 – поверхность земли (основной горизонтальный субстрат);

Классификатор 5: 1.1 – подбирание (собрание);



Рис. 5. Песочник-красношейка кормится на литорали бухты Гертнера, 16 августа 2010 г. (по: Резанов, Резанов, 2013). Фото автора.

Классификатор 6: 1.0(2), где 1.0 – грунт (основной субстрат локализации добычи); (2) – объекты добычи находятся на поверхности субстрата;

Классификатор 7: 1.1 – незакрепленные объекты добычи, которые имеют незначительную массу и объем и которыми птица способна манипулировать при помощи клюва.

Собственно рисунок поведения (связь с конкретными средами и субстратами обычно не рассматривается) представлен в виде кормового маневра (“*feeding, or foraging maneuver*”). Термин “кормовой маневр” впервые использован на примере описания кормового поведения тростниковой камышевки (*Acrocephalus scirpaceus*) (Davies, Green, 1976) и тиранновых мухоловок (Tyranidae) (Fitzpatrick, 1980). В дальнейшем была разработана более полная классификация кормовых маневров для лесных птиц (Remsen, Robinson, 1990), которая стала традиционно наиболее цитируемой.

В работе, помимо понятия “кормового метода”, использована следующая основная терминология, касающаяся типов клевков:

Ложные клевки (“*pseudo pecks*”) – движения клюва во время ходьбы по направлению к поверх-

ности субстрата, но не доходящие до него; возможно легкое касание поверхности. По-видимому, не имеют отношения к поиску добычи, а являются элементом моторики во время передвижения фуражира по основному субстрату.

Собирание (подбирание) (“*picking*”, “*picking up*”) – клевки с поверхности субстрата, направленные на добывание (клевки) неподвижных или малоподвижных объектов добычи.

Схватывание (“*seizing*”) – клевки с поверхности субстрата, направленные на добывание (схватывание) подвижных (мобильных) объектов.

Клевание, клевки с поверхности (“*pecking*”) (“*pecks no penetration of the substrate*”) – может включать в себя как собирание (подбирание), так и схватывание (Prater, 1972; Dann, 1999).

Поисковое зондирование (“*jabbing*”) – неглубокое (не больше чем наполовину) погружение клюва в грунт, направленное на обнаружение скрытых кормовых объектов.

Использование “тычков” (“*jabbing*”), как поискового зондирования, не только способствует выходу на тактильный контакт с потенциальным пищевым объектом (бокоплавами) и переходу к глубокому зондированию (“*probing*”) для его

**Таблица 1.** Кормовые методы песочника-красношейки в различных регионах тихоокеанского побережья Дальнего Востока России

Код пространственной ячейки	Кормовые методы	Использование кормовых методов (баллы)		
		Остров Уруп	Окрестности Магадана	Южное Приморье
LLLL	Ходьба по отмели и склевывание (собираение) незакрепленных неподвижных и малоподвижных объектов добычи с поверхности основного субстрата: <b>1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 1.1: 1.0(2): 1.1</b>	2	4	4
LLLL	Ходьба по отмели и склевывание (схватывание) незакрепленных мобильных объектов добычи с поверхности основного субстрата: <b>1.0: 2.1: 2.3: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1</b>	4	4	4
LLLL	Ходьба по отмели и извлечение незакрепленных объектов добычи из толщи грунта при помощи глубокого зондирования (“probing”), которому может предшествовать поисковое зондирование в виде неглубоких погружений (тычков – “jabbing”) клюва в грунт: <b>1.0: 2.1 (2.10): 2.1: 1.0: 5.3: 1.0(3): 1.1</b>	4	4	
LLLL	Ходьба по отмели и извлечение незакрепленных объектов добычи из толщи грунта при помощи глубокого зондирования (“probing”), которому может предшествовать поисковое зондирование в виде неглубоких погружений (тычков – “jabbing”) клюва и добывания (при помощи глубокого зондирования) бокоплавов из грунта: <b>1.0: 2.1 (2.10): 2.3: 1.0: 5.3: 1.0(3): 1.1</b>	4	4	
LLLL	Обследование на отмели выбросов водорослей путем поискового зондирования растительного субстрата и склевывание экспонированных незакрепленных объектов добычи: <b>1.0: 2.1(2.10): 2.1: 1.0: 5.3: 1.12(3): 1.1</b>		3	
LLLL	Пешее обследование отмели и склевывание с выбросов водорослей незакрепленных подвижных объектов добычи: <b>1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 1.2: 1.12(2): 1.1</b>	2	3	
LLLL	Пешее обследование на отмели выбросов водорослей, путем переворачивания или отодвигания клювом фрагментов растительного субстрата (в частности, кусочков ламинарии), и последующее склевывание экспонированных незакрепленных объектов добычи: <b>1.0: 2.1(2.11): 2.1: 1.0: 1.2 (или 1.1): 1.12(2): 1.1</b>	2	2	
LLLL	Пешее обследование отмели с использованием т.н. бокового зондирования (“lateral probing”) под камни (и в промежутки между камнями) или под выбросы водорослей и извлечение незакрепленных объектов добычи: <b>1.0: 2.1(210): 2.1: 1.0: 5.4: 1.16(3): 1.1</b>	2	2	
LLLL	Пешее обследование песчаного грунта при помощи зондирования-вспашки и извлечение незакрепленных объектов добычи: <b>1.0: 2.1(2.10): 1.1: 1.0: 5.6: 1.0(3): 1.1</b>	3	1	2
LLH	Заходы с отмели на мелководье и выхватывание незакрепленных объектов добычи из воды (вероятно, каких-то мелких ракообразных): <b>1.0: 2.1: 2.3-2.4: 2.0: 3.1(1): 2.0(3): 1.1</b>	2	2	2

Таблица 1. Окончание

Код пространственной ячейки	Кормовые методы	Использование кормовых методов (баллы)		
		Остров Урул	Окрестности Магадана	Южное Приморье
LLLL	Следование за уходящей волной и добывание открыто держащихся бокоплавов (незакрепленные объектов добычи), приносимых прибором: <b>1.0: 2.6: 2.3-2.4: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1</b>	2		3
LLLL	Поисковые пробежки и склевывание (схватывание) незакрепленных объектов добычи с поверхности грунта: <b>1.0: 2.2: 2.3: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1</b>	4	3	
LLH	Пешая охота на сплавинах, балансирование крыльями и выклевание незакрепленных объектов добычи из воды: <b>2.1: 2.1(3.2): 2.3: 2.1: 3.1(3.1): 12.2(3): 1.1</b>			1
LLH	Пешая охота на мелководье и клевки с поверхности воды: <b>2.3: 2.1: 2.1: 2.3: 1.2: 12.1(2): 1.1</b>	2	3	
LLH	Пешая охота на мелководье и клевки с погружением клюва из толщи воды: <b>2.3: 2.1: 2.1: 2.3: 3.1(1): 12.2(3): 1.1</b>	1	2	
LLLL	Пешая охота на мелководье и клевки с подводного грунта: <b>2.3: 2.1: 2.1: 2.3: 1.2: 2.3(2): 1.1</b>	1	2	
LLH	Пешая охота на мелководье с добыванием мельчайших объектов добычи “всасыванием” с “фильтрованием”: <b>2.3: 2.1: 2.1: 2.3: 2.2 (3.1): 12.2(3): 1.1</b>	1		
LLLL	Подкарауливание (охота из “засады”) бокоплавов из следового углубления в песке (следы человека, сивуча) и схватывание рачков, оказавшихся вблизи ямки-укрытия на дистанции клевка: <b>1.0 (или 1.15): 1.1: 1.0: 1.15: 1.2: 1.0(2): 1.1</b>	3		
LLLL	Подкрадывание (“стопохождение”) к ямке на отмели, заглядывание и стремительное забегание внутрь, после чего склевывание бокоплавов со дна и стенок ямки: <b>1.0: 2.1: 2.2: 1.15: 1.2: 1.15(2): 1.1</b>	3		
LLLL	Использование “веерного зондирования” (“веерная вспашка”) – зондирование песка в разных направлениях на несколько сантиметров из стационарной позы. При веерном зондировании бокоплавов нередко выпрыгивали из песка: <b>1.0: 1.1 (2.10:2): 1.0 (или 2.3): 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1</b>	3		
LLLL	Подкарауливание бокоплавов у преград (выбросы водорослей и пр.) для их передвижения: <b>1.0: 1.1(6.7): 2.3: 1.0: 1.2: 1.0: 1.1</b>	3		
LLLL	Подкрадывание (стопохождение) к предварительно замеченным мухам на низкорослой прибрежной растительности, с последующими попытками их склевывания: <b>1.0: 2.1: 2.2-2.4: 1.0: 1.2: 3.0(2): 1.1</b>	1		
LLA	Попытки схватывания подпрыгивающих бокоплавов в воздухе во время пешего обследования отмели или при подкарауливании: <b>1.0: 1.1-2.1: 2.2: 1.0: 3.1: 13.1: 1.1</b>	2		
Всего кормовых методов 23		21	14	6

Примечания. Баллы: 1 – метод используется редко, 2 – метод используется периодически, 3 – обычный метод, 4 – фоновый метод.

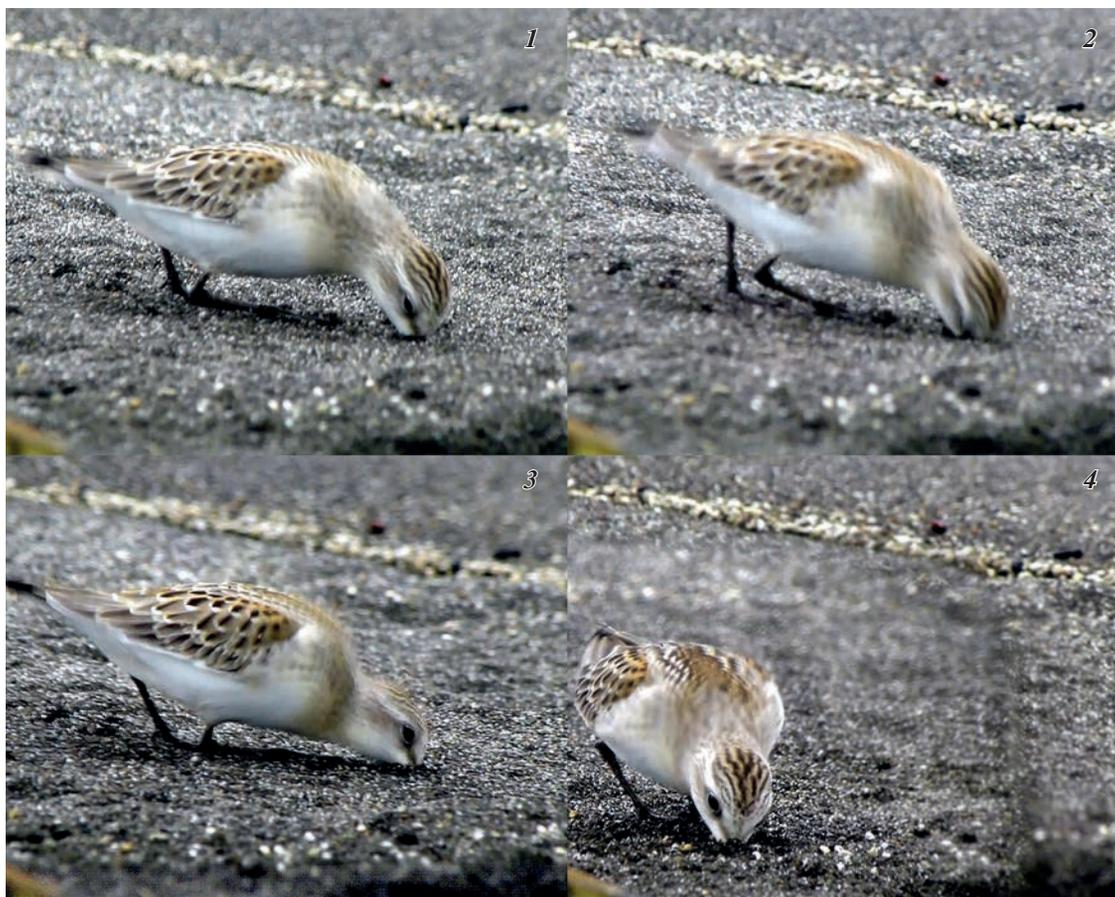


Рис. 6. Глубокое зондирование *Calidris ruficollis* (коллаж). Бухта Новокурильская, о-в Уруп. 1 сентября 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–4 – последовательные локомоции и моторные акты. Фото автора.

извлечения из грунта, но, и в ряде случаев, провоцирует визуализацию добычи и переход на ее зрительное обнаружение через активирование оптического канала.

Зондирование (глубокое зондирование) (“probing”) – глубокое (на полный клюв) погружение клюва в грунт, направленное на схватывание и извлечение объектов добычи, обнаруженных с помощью тактильных контактов (рис. 6, 1–4).

Зондирование-вспашка, бороздование (“ploughing”) – неглубокое (1.5 см) зондирование грунта во время движения на протяжении нескольких сантиметров.

Боковое зондирование (“lateral probing”) – зондирование с боковым наклоном клюва (угол меньше 90°); обычно осуществляется под камни и пр.

Верное зондирование (радиальное) (Виноградов, 2021) – (“radial probing”) – обследование сектора при помощи зондирования-вспашки из стационарного положения на расстояние в несколько сантиметров (рис. 7, 1–6).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Кормовые биотопы и кормовая база

В Магаданской обл. кормовыми биотопами песочников-красношеек были: грязевая отмель шириной до 100 м с неглубокими лужами и выбросами водорослей (побережье Ольской лагуны) и каменистая (крупно-галечниковая) литораль бухты Гертнера во время отлива. Здесь также встречались грязевые и песчаные участки с выбросами водорослей. На побережье бухты Гертнера основой кормовой базы куликам служили ракушковые рачки (*Ostracoda*) и личинки (белые, до 2 мм длиной) мух (*Diptera*) в гниющих выбросах бурых водорослей (*Fucus* sp., *Laminaria* sp.). Факты добычи куликами имаго мух не зафиксированы.

На о-ве Уруп кормовые биотопы красношейки представлены песчаными и лавовыми литоральями, поросшими разнообразными водорослями, мелководьями прибойной зоны песчаных пляжей с мозаичными выбросами ламинарии и узкой (до 3–5 м) прибрежной полосой сухого песка выше границы прилива. Основой кормовой базы ку-

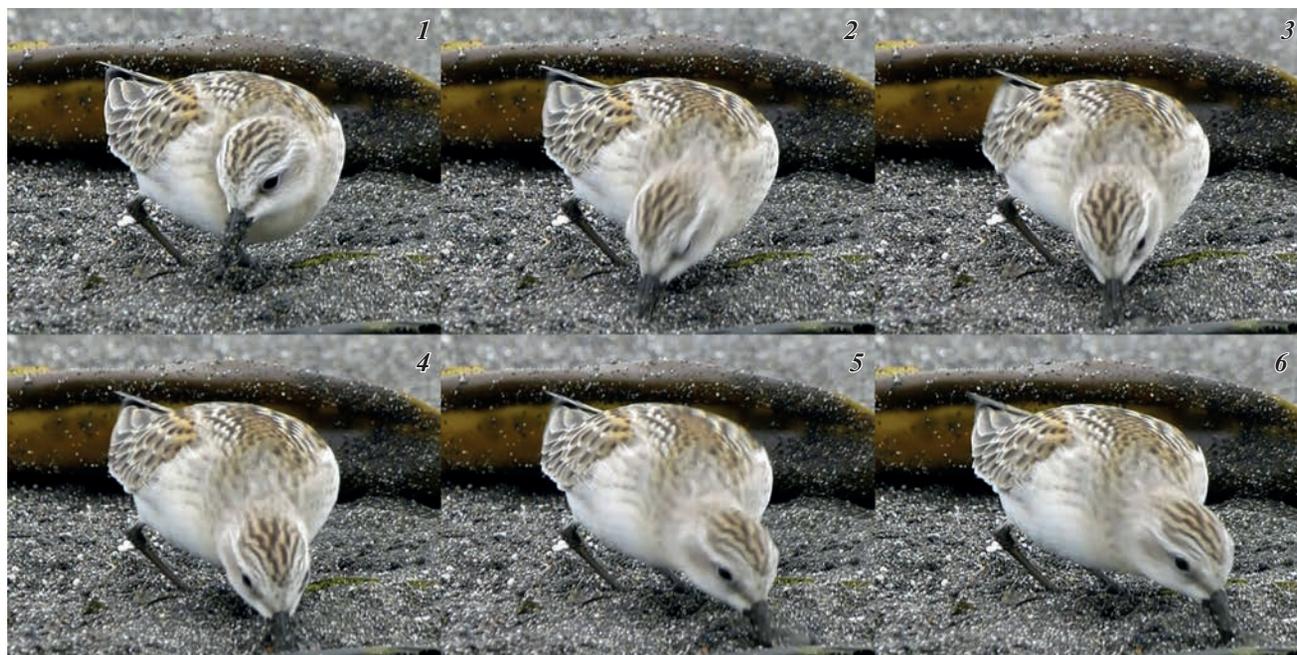


Рис. 7. Поверхностное поисковое веерное зондирование *Calidris ruficollis* (коллаж). Бухта Новокурильская, о-в Уруп. 31 августа 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–6 – последовательные локомоции и моторные акты. Фото автора.

ликам здесь повсеместно служили бокоплавы (Amphipoda), по-видимому, мизиды (Mysidacea) и ветвистоусые рачки (Cladocera). К сопутствующим кормам здесь можно отнести мелких морских улиток (Gastropoda), личинок и имаго мух (Diptera) и мелких жуков (Coleoptera).

#### Возрастная группа, численность и распределение кормовых группировок

По наблюдениям, как в Магаданской обл. в августе 2010 г., так и на о-ве Уруп в августе–сентябре 2021 г. на остановках во время пролета отмечены только молодые песочники-красношейки. В Магаданской обл. они встречались группами по 3–10 птиц, а также в составе смешанных пролетающих стай песочников (*Calidris* spp.) общей численностью до 120 птиц. На всех обследованных участках побережья о-ва Уруп красношейки образовывали группы по 2–8 птиц.

#### Кормовые методы

##### Интенсивность поиска и добывания корма

На побережье Ольской лагуны песочники (помимо красношеек, здесь кормились кулик-воробей (*Calidris minuta*), белохвостый песочник (*C. temminckii*), чернозобик (*C. alpina*)) обследовали отмель небольшими группами по 3–10 птиц. В частности, группа из 10 красношеек перемещалась по грязевой отмели и обследовала выбросы водорослей. Не останавливаясь во время ходьбы,

делали в минуту по 60–100 кормовых движений – клевков с поверхности и неглубоких погружений клюва в грунт (пробное, или поисковое зондирование – “jabbing”). Иногда кулики перебежали на расстояние до нескольких метров в поисках кормовых участков, в том числе через мелководные перемычки. Дистанция между птицами была 0.5–1.5 м. Время от времени песочники останавливались и зондировали клювом влажный грунт, в т.ч. дно мелководных луж, а также выбросы водорослей. Интенсивность зондирований не превышала 30–40 движений/мин.

На литорали бухты Гертнера под наблюдением были 4 песочника-красношейки. Во время кормежки птицы часто совершали пробежки и, в основном, использовали поверхностные клевки или неглубокое зондирование:  $22.4 \pm 11.5$  (lim 10–30, SD = 7.83,  $n = 5$ ,  $P = 0.001$ ) клевков/мин. Исключительно доверчивы – подходили к неподвижно сидящему наблюдателю на расстояние 1–1.5 м и продолжали кормиться.

Кормовое поведение песочника-красношейки на о-ве Уруп, относительно такового в Магаданской обл., также вписывалось в видовой стереотип, хотя и отличалось большим разнообразием тактик охоты. На песчаном пляже у оз. Токотан группы из 3 и 8 куличков охотились, склевывая объекты добычи с поверхности песка или продвигаясь вслед за уходящей волной, совершая 30–37.9 клевков/мин. Интенсивность передвижения птиц составила 144 (ходьба) – 900 (бег) шагов/мин. При 30 клевках/мин продолжительность шаговых



Рис. 8. Морские улитки (Gastropoda) на лавовых отмелях во время отлива, побережье о-ва Уруп, 01.09.2021 г. Фото Д. Жигир.

последовательностей между клевками составила 15–30 шагов, а при 37.9 клевков/мин — 11–23.7 шагов. При поиске корма на мелководье красношейки использовали единичные клевки с поверхности, из толщи воды и со дна. При охоте на влажном песке, вне прибойной зоны, кулики делали 32.9–35.1 клевков/мин, при 330–540 шагов/мин и шаговой последовательности — от 9.4 до 16.4 шагов между клевками. Здесь птицы постоянно делали пробежки с короткими остановками для клевков.

Красношейки держались диффузной группой, которая растягивалась вдоль уреза воды на расстоянии, в некоторых случаях превышающее 10–15 м. В отличие от “магаданских” птиц, “курильские” не зондировали влажный грунт.

В бухте Ирина за 6 дней пребывания (с 21.08 по 26.08) лишь однажды (22.08) мы наблюдали охоту пяти красношеек на водорослях лавовой литорали, где были отмечены только редкие поверхностные клевки с растений на медленном ходу, а также кормежка в зоне прибоя с пробежками. Возможно, кулики изредка потребляли мелких морских улиток (Gastropoda), которые на лавовых отмелях

в период отлива сплошь покрывали фактически все каменистые поверхности (рис. 8).

В этой бухте красношейки не формировали компактных охотящихся групп и птицы расходились, иной раз, более чем на 30 м друг от друга.

Максимальное разнообразие кормовых методов отмечено нами в бухте Новокурильской (наше пребывание там с 28.08 по 03.09.2021), где красношейки группами по 2–6 птиц охотились, в основном, зондируя сухой песок (от 19.0 до 30.0 зондирований/мин) и склевывая с поверхности (до 7.0 клевков/мин). При этом кулички часто задерживались на одном месте или очень медленно перемещались.

Основными кормовыми объектами красношеек на побережьях здесь, несомненно, были бокоплавы (Amphipoda), запасы которых на песчаном пляже в бухте Новокурильской колоссальны. Представление о запасах бокоплавов может дать фотография, сделанная В. Яковлевым в начале сентября 2019 г. на побережье залива Шукина п-ва Ван-дер-Линд о-ва Уруп (рис. 9). Относительная численность песочников-красношеек на этой территории в тот год составляла 60 особей/км<sup>2</sup>, что поз-



Рис. 9. Бокоплавы на песчаном пляже залива Шукина, п-ов Ван-дер-Линд, о-в Уруп. 5 сентября 2019 г. Фото В. Яковлева.

волило этому виду по доле участия занять 4-е место после каменухи (*Histrionicus histrionicus*), моевки (*Rissa tridactyla*) и серокрылой чайки (*Larus glaucescens*) (Романов и др., 2021).

В период наших наблюдений в конце августа 2021 г. абсолютное одномоментное количество этих рачков на поверхности сухого песка площадью в 1 дм<sup>2</sup> (без учета закопавшихся на этой же площади) составляло иной раз более 20 особей. В среднем длина бокоплавов составляла 5–7 мм, но часто встречались экземпляры величиной более 1 см, реже около 2 см.

Репертуар кормовых методов красношеек в бухте Новокурильской включал все описанные способы зондирования, которые чередовались с добыванием бокоплавов с поверхности сухого песка (с интенсивностью до 32.3 клевков/мин). Подобные действия часто предварялись их скрадыванием с использованием “стопохождения” (рис. 10, 1–20) или из укрытий (“засад”) в следах человека (рис. 11, 1–4) или в следовых углублениях, оставленных сивучами, а также возле естественных преград в виде куч водорослей или топняка. Перечисленные тактики охот, наблюдаемые нами на побережье бухты Новокурильской и ранее не отмеченные для песочника-красношейки, детально описаны нами в “Русском орнитологическом журнале” (Виноградов, 2021). “При большом количестве объектов добычи, перемежаю-

щихся и прыгающих в разных направлениях, необходимы варианты уменьшения активности жертв или поиск участков с меньшим обилием их. Как выяснилось, красношейки использовали оба этих подхода.

Ограничение активностидвигающихся целей оказалось возможным при использовании естественных барьеров для свободного и хаотичного передвижения бокоплавов (выбросы водорослей и плавника и т.п.). Кулички подолгу (до 20 мин) останавливались у таких преград и, не сходя с места или делая всего несколько коротких шагов, исполняли серии выпадов, склевывая упавших при столкновении с преградами и пытающихся принять естественное положение тела рачков, и затем возвращались назад (рис. 12).

В лунках наших следов на песчаном берегу такой естественной преградой для свободного передвижения рачков становится сухой и очень сыпучий вулканический песок. Пытающиеся выпрыгнуть или выбежать из лунки рачки скатывались на ее дно. Красношейки стремительно забегали в следовую лунку и, практически стоя на одном месте и лишь быстро поворачиваясь в разные стороны, эффективно и быстро склевывали бокоплавов с ее дна и откосов.

Находясь в песчаной лунке и, очевидно, после того как с помощью клевков с поверхности песка и зондирований все бокоплавы здесь были уже



**Рис. 10.** “Стопохождение” при охоте скрадыванием песочника-красношейки *Calidris ruficollis* (коллаж). Бухта Новокурльская, о-в Уруп. 31 августа 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–20 – последовательные локомоции и моторные акты. Фото автора.

добыты, куличок не сразу покидал ее. Он, изменив тактику охоты, присел в лунке так, что его глаза находились в одном горизонте с поверхностью окружающего песка, и замирал, оказавшись как бы в “засаде”. Множество бокоплавов, прыгающих и ползающих вокруг, но не оказавшихся пока в лунке, очевидно, его не интересовали, за исключением тех ближайших, до которых он мог дотянуться, сделав 1–2 шага в их направлении и максимально возможно вытянув шею в момент клевка (рис. 9).

Стационарная охота красношеек в лунке “из засады” могла длиться до 10 мин, но чаще до 2–3 мин. После этого кулик совершенно особым способом перемещался в соседнюю лунку. Для передвижения он использовал, в прямом смысле слова, “стопохождение” (рис. 8). Он медленно поднимал то одну, то другую ногу, поочередно

опуская затем на песок сначала цевку, а затем и пальцы или одновременно и цевку, и пальцы. Делал это он чрезвычайно медленно, двигаясь буквально “ползком”, периодически подолгу замирая на месте и склевывая рачков с поверхности песка или разными способами, зондировал грунт по ходу движения.

Расстояние между соседними лунками в 30–40 см песочник мог преодолевать более чем за 40 с, но, оказавшись в 5–10 см от очередной лунки, куличок обязательно вытягивал шею, медленно заглядывал в нее и затем стремительно забежал туда. Оказавшись на дне лунки, красношейка делал 10–15 и более быстрых клевков и, поворачиваясь во все стороны, добывал всех доступных бокоплавов, а потом действовал по описанному выше алгоритму.



**Рис. 11.** Стационарная охота песочника-красношейки *Calidris ruficollis* из “засады-лунки” (коллаж). О-в Уруп. 31 августа 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–4 – последовательные локомоции и моторный акт. Фото автора.



Рис. 12. Стационарная охота песочника-красношейки *Calidris ruficollis* у преград из “засады-укрытия”. Бухта Новокурльская, о-в Уруп. 1 сентября 2021 (по: Виноградов, 2021). Фото автора.

Следовые лунки и углубления разного происхождения всегда использовались красношейками и как накопители бокоплавов и регулярно обследовались куликами несколько раз за время наблюдений.

В этой бухте кулики держались более компактной группой, занимая общую охотничью территорию площадью не более 70–100 м<sup>2</sup>, которую использовали на протяжении всего времени наблюдений, например 01.09.2021 (около 2 ч), беспрерывно. Здесь тоже не наблюдалось зондирования влажного грунта и дна мелководий, кроме того, кулики очень редко кормились в прибойной зоне. Но были зарегистрированы попытки, в том числе успешные, охоты (“скрадыванием” с использованием “стопохождения”) на имаго мелких мух-береговушек (Ephydriidae) с длиной тела до 0.5 см, сидящих на низкорослой прибрежной растительности и выбросах водорослей, и схватывания бокоплавов в воздухе в момент их прыжков.

Отметим так же, что на прибрежных песчаных пляжах и лавовых отмелях, поросших водорослями, о-ва Уруп в мессах пребывания красношеек было на удивление мало насекомых. Наши целенаправленные попытки отловить кровососущих комаров (Culicidae) завершались поимкой не более 20 экз. за 2 ч. Не были отмечены нами и явные скопления имаго комаров-звонцов (Chironomidae). На острове отсутствуют наземные улитки,

кроме слизней. К наиболее многочисленным насекомым на побережьях о-ва Уруп можно отнести лишь мух-береговушек (Ephydriidae), относительная численность которых составляла местами до 20–30 экз./м<sup>2</sup>. За все время наблюдений на пляжах нами обнаружены очень многочисленными жесткокрылые (Coleoptera), да и то локализованные на границе возможного присутствия красношеек и у труп детеныша кашалота (*Physeter macrocephalus*) с остатками разлагающихся мышц на расстоянии более 20 м от уреза воды. Нами были обнаружены и собраны жуки из семейств: Carabidae – 1 экз. *Nebria gyllenhali* и 6 экз. *Bembidion quadriimpressum*; Hydrophilidae – 1 экз. *Cercyon* sp.; Agryrtidae – 6 экз. *Lyrosoma opacum* и 20 экз. *Lyrosoma pallidum*; Staphylinidae gen. sp. 1–4 общей численностью 12 экз. На песках пляжей обнаружены единичные жуки семейства Coccinellidae – 2 экз. *Calvia quatuordecimguttata* и 3 экз. *Coccinella nivicola*, а также 1 экз. *Petrobiellus* sp. – представителей отряда Щетинохвосток (Thysanura) из семейства Machilidae. В расселинах камней скал прибойной зоны найдены скопления жуков *Aegialites urupensis* и их личинок из семейства Salpingidae. Все перечисленные кормовые объекты для песочников-красношеек на исследованных побережьях острова Уруп можно рассматривать лишь как потенциальные и сопутствующие.

### Оценка разнообразия кормовых методов

Работ по кормовому поведению песочника-красношейки сравнительно немного, но охватывают они различные географические регионы: Южное Приморье (Панов, 1964, 1973), побережье Берингова моря (Кишинский, 1980), Австралийское побережье (Dann, 1999), побережье Охотского моря в районе г. Магадан (Резанов, Резанов, 2013, 2018) и о-ва Уруп в системе Большой Курильской гряды (Виноградов, 2021).

Выделение кормовых методов песочников-красношеек проведено при помощи методики цифрового кодирования (см. Методика). Используя данную методику, мы выделили 21 кормовой метод для “курильских” красношеек и 15 — для “магаданских”, а также 6 кормовых методов по описаниям Панова (1964, 1973) для “южно-приморских” птиц.

Авторы ряда работ о кормовом поведении песочников, применяя, видимо, общий подход, выделяют только три типа клевков: “pecks” (клевки — склевывание с поверхности), probes (зондирование), “ploughing” (“зондирование-вспашка”) (Prater, 1972) или “pecks”, “jabs” (“тычки” — неглубокое поисковое зондирование), “probes” (Dann, 1999). Higgins и Davies (1996) используют термин “glean” (собирать).

У песочников (*Calidris* spp.) существует целый ряд общих кормовых методов. Так, добывание бокоплавов из набегающей и отступающей волны описано для различных видов песочников (Резанов, Хроков, 1986; Карпов, 2013 и др.). Так же часто упоминается специфический вариант зондирования — “зондирование-вспашка” (Prater, 1972; Резанов, 1978, 2002; Резанов, Хроков, 1983; Резанов, Резанов, 2013; Хроков, Хроков, 2015, 2018). Панов (1964, 1973) использует термин “бороздки”, а Pearson и Parker (1973) применяют — “scratching” (“царапанье”).

На Курилах красношейки активно обследовали следовые углубления и даже использовали их для засад при охоте на бокоплавов, что отмечено нами впервые. Интересно, что по наблюдениям в августе 1975 г. в районе Лопатинской косы (Дагестан), перевозчики *Tringa hypoleucos* на грязевой отмели также иногда кормились в следах от сапог (глубиной 20–25 см) (Резанов, 1980).

### Сравнительный анализ: эколого-географический аспект

Сравнительный анализ кормового поведения песочников-красношеек сделан для трех удаленных друг от друга регионов: в районе Магадана и Олы (Резанов, Резанов, 2013, 2018), побережий о-ва Уруп Большой Курильской гряды (Виноградов, 2021) и Южного Приморья (Панов, 1964, 1973). Мы детально проанализировали видео и

фотоматериалы, что позволило более дифференцировано, по сравнению с ранее опубликованными данными, оценить разнообразие кормовых методов красношейки (табл. 1).

Выявленные различия, особенно с учетом специфических кормовых методов (“веерное зондирование”, охоты из “засад”, “скрадыванием” и пр.), впервые описанных нами, по-видимому, обусловлены существенными различиями в кормовых биотопах и, следовательно, в кормовой базе (и, в первую очередь, различиями в обилии доступных кормовых объектов).

В целом, как было показано на примере белой трясогузки (*Motacilla alba*), использование птицей-фуражиром тех или иных кормовых методов напрямую зависит от “сиюминутной” кормовой ситуации, т.е. от типа потенциальных объектов добычи, особенностей их пространственного распределения и обилия. Таким образом, в зависимости от конкретной кормовой ситуации птицы-фуражиры использует определенные кормовые методы (кормовой репертуар) из видового стереотипного набора (Резанов, 2003, 2012). Было отмечено, что песочники-красношейки сочетали т.н. “оппортунистическую” и “бескомпромиссную” кормовые стратегии. В частности, в случае охоты на имаго мух-береговушек, когда нами регистрировался лишь один удачный клевок из 10–15, в то время как в зоне досягаемости куличка одновременно находилось множество бокоплавов.

Для расчета сходства репертуаров кормовых методов красношеек из различных регионов использовали коэффициент Серенсена. Значения коэффициента для сравниваемых пар регионов:

о-в Уруп—окрестности Магадана ( $K_s = 0.72$ ), о-в Уруп—Приморье ( $K_s = 0.37$ ), окрестности Магадана—Приморье ( $K_s = 0.38$ ).

Оценки различий кормового репертуара песочника-красношейки на исследуемых территориях Тихоокеанского побережья России по “наличию/отсутствию” и доле участия конкретных кормовых методов на сравниваемых территориях по критериям  $\chi^2$  и Краскела-Уоллиса (H) свидетельствуют о наличии статистически значимых различий в кормовом поведении куликов из различных, географически удаленных “точек” в период миграции (табл. 2).

Оценка “многосторонности” кормового поведения по стандартизированной мере информации (мере неупорядоченности) Шеннона-Уивера показала, что у “курильских” красношеек показатель ( $\beta_H = 0.1625$ ) ниже, чем у “магаданских” ( $\beta_H = 0.1734$ ). При сравнении значений показателя  $\beta_H$  с таковым, например, чернозобика (на основе детального анализа известных литературных данных по этому виду) различия более очевидны и обусловлены более равномерным ис-

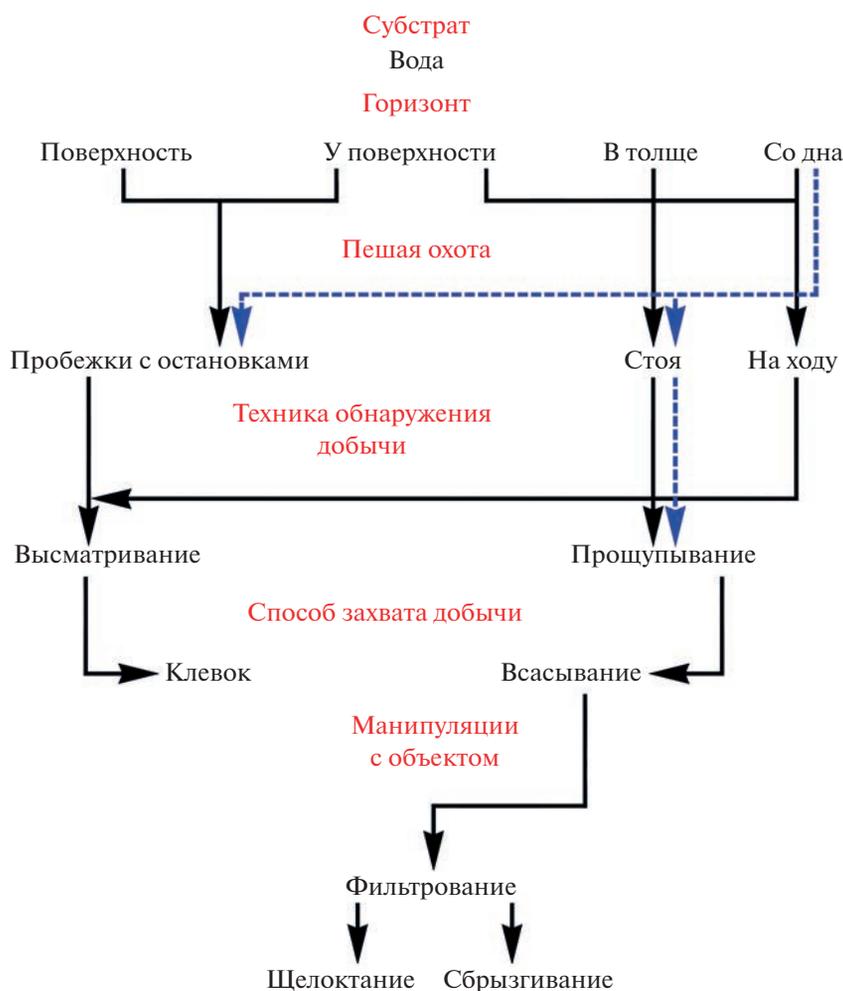
**Таблица 2.** Оценка различий кормового репертуара (конкретных кормовых методов) песочника-красношейки на исследуемых территориях Тихоокеанского побережья России

Сравниваемые регионы	По “наличию/отсутствию” кормовых методов по:		По баллам использования кормовых методов (критерий Краскела-Уоллиса (H))
	$\chi^2$	критерий Краскела-Уоллиса (H)	
О-в Уруп—окрестности Магадана	$P = 0.035, p < 0.05$	$P = 0.076, p < 0.05$	$P = 0.257, p < 0.05$
Окрестности Магадана—Приморье	$P = 0.036, p < 0.05$	$P = 0.043, p < 0.05$	$P = 0.037, p < 0.05$
О-в Уруп—Приморье	$P = 0.00001, p < 0.0001$	$P = 0.00015, p < 0.001$	$P = 0.00029, p < 0.001$

Примечания. P – расчетное значение уровня статистического различия кормовых репертуаров красношеек на сравниваемых территориях; p – доверительный интервал значений статистических различий.

пользованием чернозобиком (как видом в целом) пространственных ячеек среды. В частности, для чернозобика зафиксированы 14 кормовых метода ( $\beta_H = 0.3190$ ), которые распределены по 3 ячейкам (8, 4 и 2, в ячейках LLLL, LLLH и LLLA соот-

ветственно), а у красношейки 23 кормовых метода ( $\beta_H = 0.1656$  – суммарный показатель для вида в целом), которые распределены по трем аналогичным ячейкам (18, 4 и 1), но с заметным преобладанием их в ячейке LLLL (табл. 1). Вероятно,



**Рис. 13.** Схема кормовых маневров *Calidris ruficollis* при охоте на водные объекты.

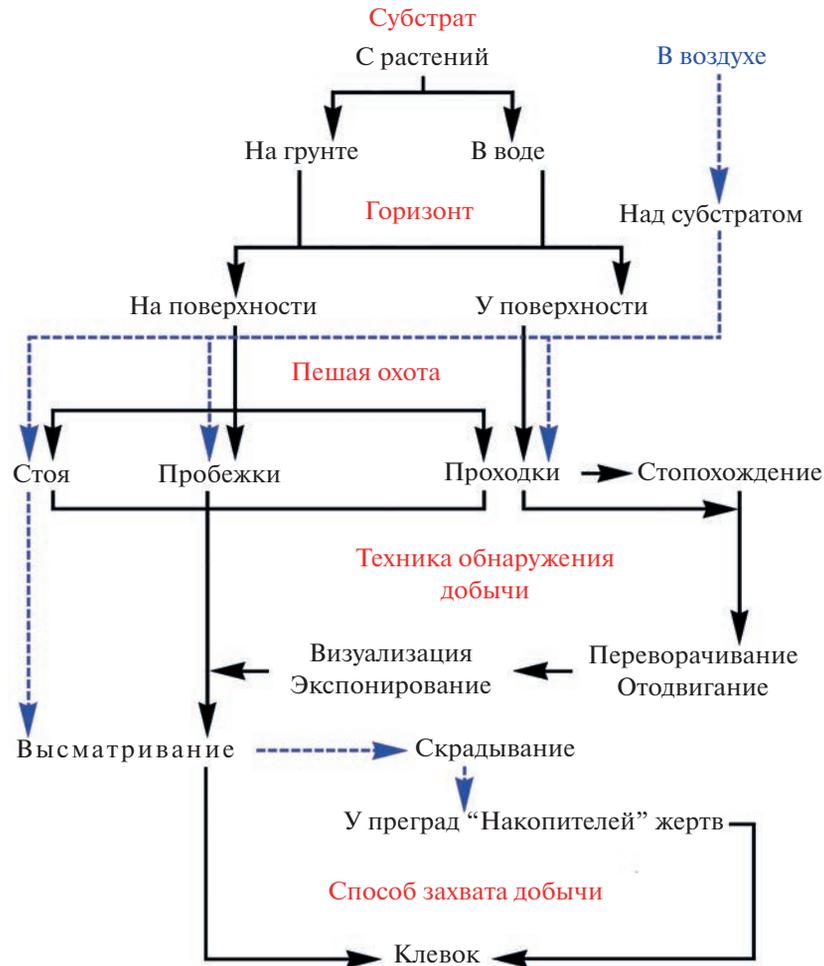


Рис. 14. Схема кормовых маневров *Calidris ruficollis* при охоте в воздушной среде.

заметные различия между рассматриваемыми песочниками в пространственной разносторонности кормового поведения являются не столько результатом различий в разнообразии и равномерности использования пространственных ячеек среды чернозобиком, сколько результатом более детализированного описания поведения красношейки при наземном поиске и добычании корма.

На примере белой трясогузки было показано, что при определенных ситуациях, в частности при переключении на массовые доступные корма, ее кормовое поведение становится более однообразным (Резанов, 2003, 2012).

### Кормовые тактики

На основе кодовой цифровой классификации кормовых методов песочника-красношейки (табл. 1) мы предлагаем наглядные схемы всех возможных кормовых тактик этого вида во всех известных кормовых биотопах в период миграций (рис. 13–15).

В этих схемах учтены среды производства охот, пространственное расположение кормовых объектов, характер передвижения кулика и способы овладения добычей, как завершающий акт кормового маневра (клевок, схватывание и извлечение, всасывание). Следуя соответствующим стрелкам, можно легко увидеть все взаимосвязи вышеописанных компонентов кормового поведения.

В схеме, посвященной кормодобыванию в водной среде, "фильтрование" представлено нами как манипулирование пищевыми объектами с двумя вариантами – "щелоктанием" и "сбрызгиванием" (рис. 16, 1–4; 17). Согласно же ранее разработанному вариантам классификаций этот процесс считается кормовым методом. Кормовым же методом в рассматриваемых случаях необходимо признать первоначальное "всасывание" объекта добычи в ротовую полость кулика, а фильтрацию "сбрызгиванием" и "щелоктанием" – как манипулирование пищевыми объектами.

Очевидно, что завершающим актом кормового маневра в рамках кормового метода является

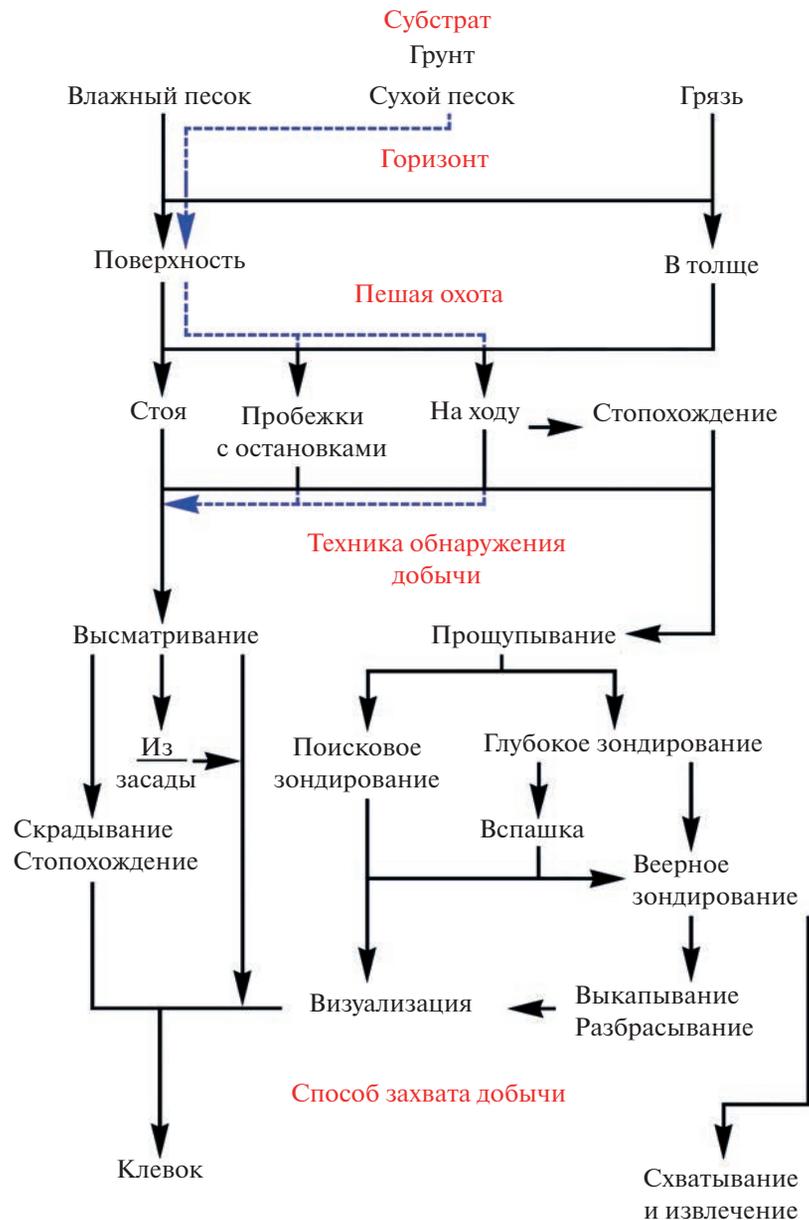


Рис. 15. Схема кормовых маневров *Calidris ruficollis* при добыче объектов на грунте и из грунта.

факт завладения объектом добычи любым способом. Таковых для *Calidris ruficollis* нами выделено три: “Клевок” – Схватывание объекта с обязательным резким движением головы к объекту (“бросок” головы); “Схватывание и извлечение” из воды или грунта – овладение объектом без предварительного “броска” головы; “Всасывание” (“suction”) – проникновение мелких кормовых объектов с порциями воды в ротовую полость после создания в ней зоны разрежения. В рассматриваемых случаях мелкие и очень мелкие кормовые объекты оказываются в ротовой полости кулика в результате “всасывания” их с порциями воды за счет изначального создания зоны

разрежения, возможно, в результате отодвигания корня языка к глотке разово (в случае “сбрызгивания” – “spurting”) или серийно (в случае “шелоктания” – “filtering”).

Далее пищевые объекты с помощью языка с его сложной рельефной поверхностью и нёба удерживаются в ротовой полости, а обратное движение языка к вершине клюва выталкивает воду из ротовой полости. В случае “сбрызгивания” вода из ротовой полости удаляется струей под напором через вершинную часть клюва в момент, когда клюв поднят из воды (Fellows, 2013; Robinson, 2016). Таким образом, сам процесс “фильтрования”, заключающийся в удержании пищевых объектов

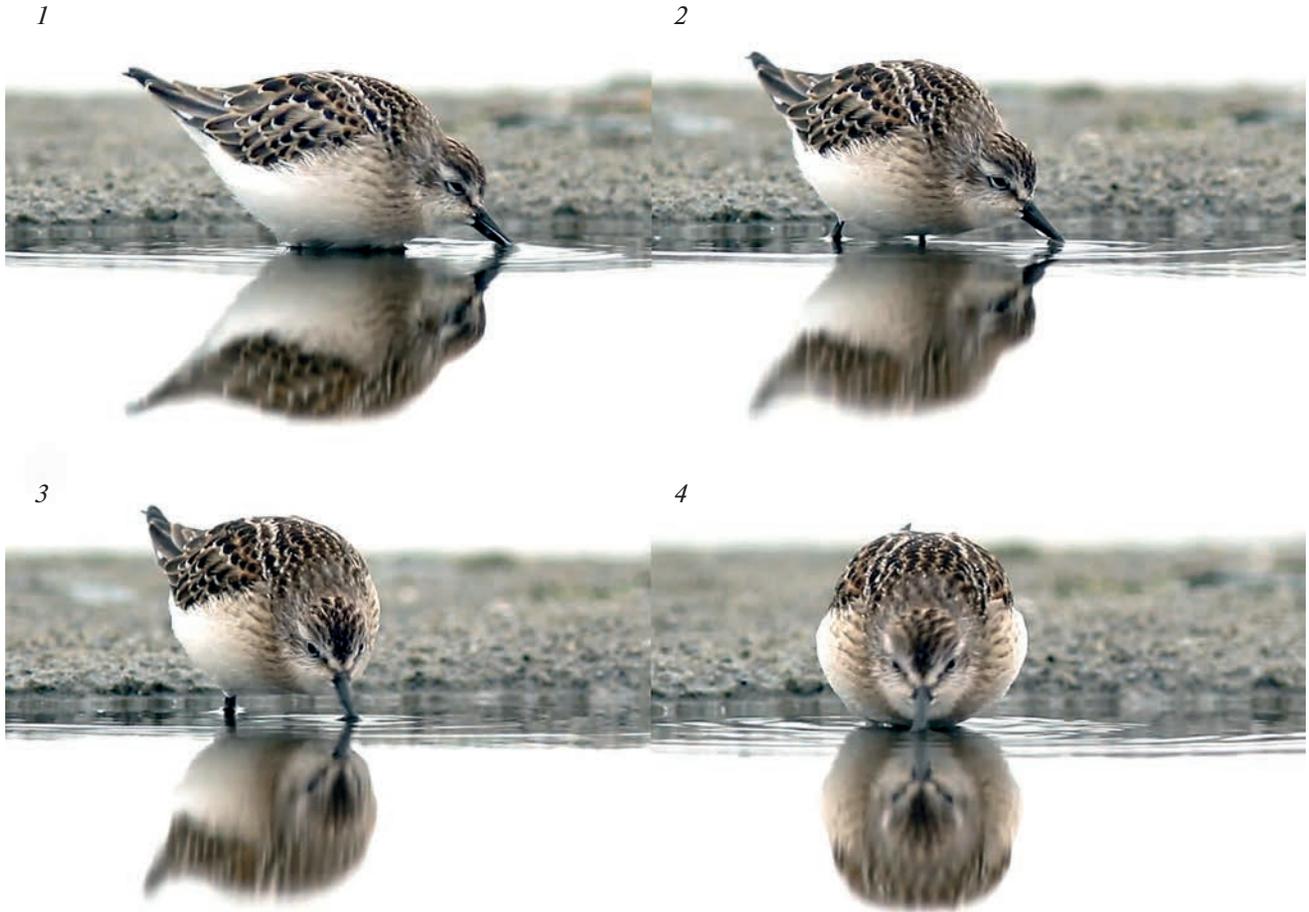


Рис. 16. “Шелоктание” при фильтровании у *Calidris ruficollis* (коллаж). Побережье Аляски (by: Robinson, 2016): 1–4 – последовательные локомоции и моторные акты. Фото В.В. Робинсон.

в ротовой полости при удалении из нее воды, следует признать вторичным актом по отношению к процессу “всасывания”, т.е. “манипулированием” пищевыми объектами. К таковому мы, несомненно, должны отнести и удержание их в клюве, а также транспортировку к глотке и собственно заглатывание.

У песочника-красношейки нами был отмечен еще один вариант манипулирования крупным подвижным объектом добычи (крупным бокоплавом) – для “обездвиживания” или “умерщвления” используется серия последовательных клевков (до 4 клевков) со сжатием челюстей в вершине клюва, как это делают зуйки.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Репертуар кормового поведения мигрирующих песочников-красношеек характеризуется большим разнообразием. Использование цифрового кодирования позволило выделить 23 различных метода добывания кормовых объектов этими

куликами на всех исследованных территориях. Из них – 21, для куликов, мигрирующих через Курильскую гряду, 14 – для побережья Охотского моря в районе Магадана и Олы и только 6 для Южного Приморья. Некоторые тактики охоты красношейных куликов описаны нами впервые.

При поиске и добывании пищи кулики использовали различные тактики, от визуального поиска объектов с последующими клевками с поверхности субстрата до тактильно-обонятельного их обнаружения при зондировании почвы. В целом максимальная скорость кормежки отмечается при поверхностных клевках и поисковом зондировании (до 60–100 клевков/мин), а наименьшая – при глубоком зондировании (до 20–40 клевков/мин) и длительных поисковых пробегах (30–40 клевков/мин при скорости пробежек до 900 шагов/мин). Сходство в репертуаре кормовых методов куликов в разных районах исследования довольно велико (значения коэффициентов сходства, по Серенсену, например, для пары о-в Уруп-окрестности Магадана составляет 0.72).



Рис. 17. “Сбрызгивание” при фильтровании у *Calidris ruficollis* на побережье Аляски (по: Robinson, 2016). Фото В.В. Robinson.

Статистически значимые достоверные различия (при заданном  $p < 0.05$ ) в кормовом репертуаре красношеек по критерию  $\chi^2$  обнаружены для всех сравниваемых пар исследуемых территорий, а по критерию Краскела-Уоллиса (H) только для пары о-в Уруп—окрестности Магадана различия оказались статистически не значимыми ( $P = 0.076$ ). Анализ использования кормовых методов (по баллам) на сравниваемых территориях по критерию Краскела-Уоллиса (H) так же показал статистически значимые различия для пар окрестности Магадан—Приморье ( $P = 0.037, p < 0.05$ ) и о-в Уруп—Приморье ( $P = 0.00029, p < 0.001$ ) (табл. 2).

Следует отметить, что внутривидовой качественный и количественный сравнительный анализ кормового поведения птиц из разных географически удаленных “точек” миграционного пути носит инновационный характер.

По нашему мнению, выявленные различия в кормовом поведении песочников-красношеек в различных точках их миграционного пути, по-видимому, связаны со значительными различиями физико-географических условий кормовых местообитаний, различиями в потребляемых кормовых объектах, их обилии и степени доступности.

сти. На о-ве Уруп, при относительной скудности разнообразия объектов добычи, но внушительных запасах немногих из них, тем не менее, отмечено наибольшее количество реализованных красношейками кормовых методов. Очевидно, это связано с колоссальными запасами бокоплавов, локализованных в трех средах (воде, грунте и в воздухе), что предполагает использование большего разнообразия способов их поимки, а также связано с оптимизацией определения целей атак на многочисленные объекты добычи в ситуациях уменьшения их активности.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Зоологического музея МГУ П.С. Томковичу за консультации по биологии и распространению исследуемого вида во внегнездовой период и определение возраста наблюдаемых нами птиц по фотографиям, Я.А. Редькину за неоценимую всестороннюю помощь во время проведения полевых исследований и Д.Р. Жигир, коллектившей насекомых в районе наших исследований на о-ве Уруп. Мы искренне благодарны также энтомологам — сотрудникам названного музея А.А. Гусакову и В.Ю. Савицкому и профессору МПГУ К.В. Макарову,

составившим систематический обзор собранных Coleoptera. Авторы искренне признательны Г.П. Баранову за возможность проведения полевых исследований в окрестностях г. Магадан и пос. Ола и всем организаторам экспедиции второго полевого сезона “Восточный бастион – Курильская гряда – 2021”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов А.А., 2021. Наблюдения за кормовым поведением песочника-красношейки *Calidris ruficollis* на острове Уруп во время осенней миграции // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-выпуск № 2122. С. 4690–4698.
- Герасимов Ю.Н., Тиунов И.М., Мацына А.И., Бухалова Р.В., 2016. Лиман реки Большой Воровской как угодье международного значения для куликов в период миграции // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии: материалы 10-й юбилейной конференции Рабочей группы по куликам Северной Евразии. Иваново. 3–6 февраля 2016 г. Иваново: Ивановский гос. ун-т. С. 125–129.
- Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б., 2016. Характер пребывания и размещение куликов в низовьях р. Хатанги (Юго-Восточный Таймыр) // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии: материалы 10-й юбилейной конференции Рабочей группы по куликам Северной Евразии. Иваново. 3–6 февраля 2016 г. Иваново: Ивановский гос. ун-т. С. 136–142.
- Горошко О.А., 2013. Орнитологическая значимость Даурии и сохранение глобально угрожаемых и ключевых видов птиц // Современные проблемы экологической безопасности транс-границных регионов. Новосибирск: Наука. С. 186–192.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Птушенко Е.С., Спангенберг Е.П., Судиловская А.М., 1951. Птицы Советского Союза. Под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова. Т. 3. М.: Советская наука. С. 137–140.
- Карнов Ф.Ф., 2013. Кормовое поведение белохвостого песочника *Calidris temminckii* в период осенней миграции на юго-востоке Казахстана // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск № 874. С. 1178–1181 [1995].
- Кищинский А.А., 1980. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука. 336 с.
- Козлова Е.В., 1961. Фауна СССР. Птицы. Ржанкообразные. М.–Л.: АН СССР. Т. 1. № 1(2). 501 с.
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е., 2012. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. Атлас-монография. М.: ООО “УФ Офсетная печать”. 448 с.
- Морозов В.В., Томкович П.С., 1984. Закономерности распространения и гнездовые места обитания песочника-красношейки [*Calidris ruficollis* (Pall.)] // Биологические науки. № 4. С. 42–48.
- Морозов В.В., Томкович П.С., 1988. Биология размножения песочника-красношейки на Восточной Чукотке // Птицы осваиваемых территорий (Исследования по фауне Советского Союза): Сборник трудов Зоологического Музея МГУ. Под ред. О.Л. Россоломо. М.: Изд-во Московского ун-та. Т. 26. С. 185–206.
- Нечаев В.А., 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 748 с.
- Паевский В.А., 2019. Дифференциальная миграция птиц: разнообразие и противоречивость // Зоологический журнал. Т. 98. № 12. С. 1420–1431.
- Панов Е.Н., 1964. О способах питания некоторых видов куликов // Зоологический журнал. Т. 43. № 1. С. 89–97.
- Панов Е.Н., 1973. Птицы Южного Приморья (Фауна, биология и поведение). Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 376 с.
- Резанов А.Г., 1978. Кормовое поведение и возможные механизмы снижения пищевой конкуренции куликов в период осенней миграции и зимовки // Фауна и экология позвоночных животных. М. С. 59–83.
- Резанов А.Г., 1980. Кормовое поведение перевозчика в период осенней миграции // Новое в изучении, биологии и распространении куликов. М. С. 162–164.
- Резанов А.Г., 1996. Кормовое поведение птиц как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность // Русский орнитологический журнал. Т. 5. № 1/2. С. 53–63.
- Резанов А.Г., 2000. Кормовое поведение птиц (генерализованный метод описания и эколого-географические особенности). Дис. ... докт. биол. наук. М. 417 с.
- Резанов А.Г., 2000а. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа. 224 с.
- Резанов А.Г., 2002. К методике проведения сравнительного анализа кормового поведения различных видов куликов // Изучение куликов Вост. Европы и Сев. Азии на рубеже столетий. М. С. 156–158.
- Резанов А.Г., 2003. Кормовое поведение *Motacilla alba* L. 1758 (Aves. Passeriformes. Motacillidae): экологический, географический и эволюционный аспекты. М.: Изд-во МГПУ. 390 с.
- Резанов А.Г., 2009. Принципиальная схема классификации птиц на основе их кормовых методов // Русский орнитологический журн. Т. 18. Экспресс-выпуск № 457. С. 31–53.
- Резанов А.Г., 2012. Кормовое поведение *Motacilla alba* L. 1758 / LAP LAMBERT Academic Publishing. С. 436.
- Резанов А.Г., 2013. Методика регистрации и анализа наземной кормежки птиц // Вестник МГПУ. № 2 (12). Серия Естественные науки. М.: МГПУ. С. 37–43.
- Резанов А.Г., 2017. Методика анализа видео материала по поведению птиц при наземном поиске корма // Русский орнитологический журн. Т. 26. Экспресс-выпуск № 1445. С. 1998–2010.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2013. О кормовом поведении песочника-красношейки *Calidris ruficollis* в период осенней миграции на побережье Охотского моря в окрестностях Магадана и Олы // Русский орнитологический журн. Т. 22. Экспресс-выпуск № 878. С. 1277–1282.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2018. К экологии и кормовому поведению птиц на побережье Тауйской губы Охотского моря в августе 2010 года: Non-Passeriformes // Вестник МГПУ. Серия Естественные науки. Т. 4. № 32. С. 8–21.  
<https://doi.org/10.25688/2076-9091.2018.32.4.1>
- Резанов А.Г., Хроков В.В., 1983. О поведении чернозобика в период осенней миграции и зимовки // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 88. № 2. С. 8–14.

- Резанов А.Г., Хроков В.В., 1986. Кормовое поведение и способы добывания пищи у песчанок *Crocethia alba* Pall. в период осенней миграции // Известия АН Казахской ССР. Серия Биология. Т. 2. № 134. С. 35–40.
- Романов А.А., Коблик Е.А., Редькин Я.А., Кожемякина Р.В., Яковлев В.О., Мурашев И.А. 2021. Ландшафтно-экологическая дифференциация фауны и населения птиц о. Уруп (Большая Курильская гряда) // Сибирский экологический журнал. Вып. 2. С. 127–143.
- Романов А.А., Голубев С.В., 2011. Песочник-красношейка (*Calidris ruficollis*) на Плато Путорана, Средняя Сибирь // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 116. № 5. С. 16–20.
- Степанян Л.С., 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М. 728 с.
- Хроков В.В., 2012. О способах добывания корма краснотопками *Calidris ferruginea* на осеннем пролете в Казахстане // Русский орнитологический журн. Т. 21. Экспресс-выпуск. № 746. С. 808–813.
- Хроков В.В., 2015. К кормовому поведению белохвостого песочника *Calidris temminckii* // Русский орнитологический журн. Т. 24. Экспресс-выпуск. № 1175. С. 2817–2820.
- Хроков В.В., 2018. Наблюдения за кормовым поведением грязовика *Limicola falcinellus* на осеннем пролете в Казахстане // Русский орнитологический журн. Т. 27. Экспресс-выпуск № 1619. С. 2637–2640 [2017].
- Cramp S., Simmons K.E.L., 1983. The Birds of the Western Palearctic. V. 3. Waders to Gulls. Oxford: Oxford University Press. 913 p.
- Dann P., 1999. Foraging behaviour and diets of Red-necked Stints and Curlew Sandpipers in South-Eastern Australia // Wildlife Research. V. 27. P. 61–68.
- Davies N., Green R., 1976. The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*): Animal Behavior. V. 24. № 1. P. 213–229.
- Fellows B., 2013. Spurting behaviors in Wading Birds // Wader study group Bulletin. V. 120. № 3. P. 208–209.
- Fitzpatrick J., 1980. Foraging behavior of neotropical Tyrant Flycatchers // Condor. V. 82. № 1. P. 43–57.
- Gibson D.D., 1981. Migrant birds at Shemya Island. Aleutian Islands. Alaska // Condor. V. 83. № 1. P. 65–77.
- Higgins P.J., Davies S.J.J.F., 1996. Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Volume Three – Snipe to Pigeons. Melbourne, Victoria: Oxford University Press. V. 3. 1086 p.
- Mac Nally R.C., 1994. On characterizing foraging versatility, illustrated by using birds // Oikos. V. 69. № 1. P. 95–06.
- Newton I., 2008. The Migration Ecology of birds. London: Academic Press. 976 p.
- Pearson R.G., Parker G.A., 1973. Sequential activities in the feeding behaviour of some Charadriiformes // Journal Natural History. V. 7. № 5. P. 573–589.
- Prater A.J., 1972. The ecology of Morecambe Bay. III. The food and feeding habits of Knot (*Calidris canutus* L.) in Morecambe bay // Journal of Applied Ecology. V. 9. № 1. P. 179–194.
- Remsen J., Robinson S., 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats // Studies in Avian Biology. V. 13. P. 144–160.
- Robinson B., 2016. Spurting and filter feeding behaviors of a juvenile Red-necked Stint (*Calidris ruficollis*). Ornithologi: A studio for bird study. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://ornithologi.com/2016/08/17/>. Дата последнего посещения: 30.06.2022.

## FORAGING BEHAVIOUR OF THE RED-NECKED STINT (*CALIDRIS RUFICOLLIS*, SCOLOPACIDAE, CHARADRIIFORMES) DURING THE AUTUMN MIGRATION AT VARIOUS LOCALITIES OF THE RUSSIAN PACIFIC COAST

A. A. Vinogradov<sup>1, \*</sup>, A. G. Rezanov<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Tver State University, Tver, 170100 Russia

<sup>2</sup>Moscow State Pedagogical University, Moscow, 105568 Russia

\*e-mail: Vinogradov.AA@tversu.ru

\*\*e-mail: RezanovAG@mgpu.ru

The foraging behaviour of the Red-necked stint (*Calidris ruficollis*, Scolopacidae, Charadriiformes) was analyzed in detail. The observations were carried out by the authors on the coasts of the Sea of Okhotsk near Magadan and Ola (August 2010), and on Urup Island, Kuriles (August–September 2021, as part of the complex expedition of the second field season “Eastern Bastion – Kuril Ridge”, organized jointly by the Expeditionary Center of the Ministry of Defense of the Russian Federation and the Russian Geographical Society. The diversity of stint species-specific feeding techniques was assessed, and their list compiled, based on a digital coding system. A schematic presentation of the foraging strategies of the Red-necked stint has been proposed.

**Keywords:** feeding techniques, digital coding, classifiers

УДК 59.087:599.323:599.363

## ПЛОТНОСТЬ ОСЕДЛОГО И НЕРЕЗИДЕНТНОГО НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ ЛЕСНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2023 г. А. А. Калинин\*

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

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

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

После доработки 23.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

При оценке численности мелких млекопитающих традиционными методами обычно используют относительные показатели обилия – количество особей на единицу ловчего усилия. Из-за разного отношения видов к орудиям лова и приманкам соотношение видов в природе и в учетах может не совпадать. В большинстве случаев за пределами внимания исследователей остается наличие нерезидентной составляющей в численности популяции, при этом расселение является ключевым элементом для многих демографических процессов. Предложен метод расчета плотности (особей на площадь) оседлых и нерезидентных зверьков при мечении на линиях живоловок. Для трех массовых видов мелких лесных млекопитающих (красная полевка, обыкновенная и средняя бурозубки) на протяжении 18 лет изучена динамика плотности оседлого и нерезидентного населения. В большинстве случаев в населении мелких млекопитающих преобладала красная полевка. По средним многолетним данным доля нерезидентных особей в популяции у трех видов не различалась, составляя в среднем 12.6% от общей плотности. Показана зависимость уровня нерезидентной активности у красной полевки от плотности оседлых животных. У землероек-бурозубок плотность нерезидентов не зависела от плотности оседлых. Методика позволяет решать широкий круг экологических задач и может быть использована для мониторинга состояния и структуры сообществ мелких млекопитающих.

*Ключевые слова:* нерезидентность, расселение, мечение с повторным отловом, популяционная плотность, динамика численности

**DOI:** 10.31857/S0044513422120054, **EDN:** ACJLBA

Нерезидентная активность – важная составляющая в понимании динамики популяционных структур мелких млекопитающих (Щипанов, 2002). Расселение (dispersal) является ключевым элементом для многих демографических процессов. Исследования расселения имеют междисциплинарный характер и объединяют области экологии, генетики, поведения и эволюции (Lidicker, Stenseth, 1992). Расселение может влиять на многие аспекты популяционной биологии, такие как величина генетической дифференциации населения, темпы вымирания и колонизации территорий, расширение ареала (Zera, Brisson, 2012).

В популяциях, наряду с оседлыми (резидентными) особями, почти всегда присутствуют зверьки, в данный момент не имеющие индивидуального участка или временно находящиеся за его пределами (Ралль, 1945; Наумов, 1955; Petruszewicz, 1983; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Щипанов, Купцов, 2004). Таких животных было предложено объединить под общим понятием

“нерезиденты” (Щипанов, Купцов, 2004; Щипанов и др., 2008). Изучение дисперсии в природных популяциях связано со значительными методическими трудностями. (Bowler, Benton, 2005; Lowe, McPeck, 2014). Ограниченность реальных данных об уровне нерезидентной активности, количестве расселяющихся зверьков в различных условиях не позволяет обеспечить реальную связь между прямым изучением расселения и теоретическим пониманием этого процесса (Lambin et al., 2012; Jönsson et al., 2016). Логистические трудности не позволяют детально изучить расселение у многих видов, однако включение нереалистичных предположений о величине дисперсии в пространственные популяционные модели может привести к неточным прогнозам и дорогостоящим последствиям (Bowler, Benton, 2005).

Существующие методики изучения дисперсии у мелких млекопитающих, такие как выявление расселяющихся особей при преодолении ими средовых барьеров, зачистка территории с после-

дующим контролем освобожденной площади или массовое мечение с последующим отловом на различном расстоянии имеют существенные недостатки, приводящие к ошибкам (Stenseth, Lidicker, 1992). Эти методы позволяют либо установить сам факт расселения при сравнении выборок с разных сторон барьеров, либо получить относительные показатели нерезидентной активности, обычно рассчитываемые на определенное ловчее усилие или за определенный промежуток времени. При длительных выловах с изъятием само удаление резидентного населения может приводить к увеличению потока нерезидентов на освобожденной территории (Stenseth, Lidicker, 1992; Калинин и др., 2020).

Наиболее точные данные получают при мечении с повторными отловами (Capture mark recapture method – CMR) на живоловочных площадках. Несмотря на свою трудоемкость, эти методики позволяют выявить оседлое население и получить показатели плотности, т.е. количество особей на единицу площади. Значительные трудности возникают при анализе зверьков, дающих единичные поимки, поскольку в эту группу входят не только нерезиденты, но и оседлые зверьки, участки которых находятся в непосредственной близости от площадки мечения. Пространственное моделирование мечения с повторным отловом (Spatial capture-recapture modelling – SCR) является мощным аналитическим инструментом для оценки плотности и получения информации об использовании пространства и поведении животных (Borchers, Fewster, 2016). Были разработаны методики расчета плотности оседлых особей и выделения нерезидентной активности при мечении на линиях живоловок (Калинин, 2012; Щипанов, 2020). Если для оседлых зверьков при этих расчетах получают абсолютные показатели плотности (количество особей на 1 гектар), то для нерезидентов рассчитывают лишь относительные показатели, различные индексы обилия, которые позволяют проследить динамику нерезидентной активности и мало подходят для прямых межвидовых сравнений (Щипанов, 2020, 2021). Наилучшим показателем было бы количество нерезидентов в каждый отдельный момент времени, находящихся на определенной площади, – “моментальная” плотность, выраженная в тех же единицах, что и плотность оседлых. В задачи настоящей работы входило:

- 1) разработка методики расчета “моментальной” плотности нерезидентов при мечении на линиях живоловок;
- 2) сравнительный анализ показателей плотности оседлого и нерезидентного населения массовых видов мелких млекопитающих;
- 3) сравнение динамики плотности оседлого и нерезидентного населения разных видов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в верхнем течении р. Илыч в Печоро-Илычском государственном природном биосферном заповеднике на участке между впадением притоков Большая Ляга и Укью (62.6° с.ш., 58.9° в.д.), в августе 2004–2021 годов. Регион относится к северной тайге камско-печорско-западноуральских темнохвойных лесов (Карпенко, 1980). Участок расположен в пихтово-еловом зеленомошно-разнотравном лесу со значительной примесью кедра. Отловы проводили трапиковыми беспружинными живоловками (Щипанов, 1986; Щипанов и др., 2000), которые позволяют отлавливать весь комплекс видов мелких млекопитающих, включая насекомоядных (Щипанов и др., 2008а). В качестве приманки использовали овсяные хлопья “Геркулес”, смоченные нерафинированным подсолнечным маслом. В каждую ловушку помещали несколько таких зерен. Живоловки расставляли в линию, с расстоянием между ловушками 7.5 м. Проверки проводили в светлое время суток, обычно дважды в утренние часы, с промежутком между проверками 1.5 ч, затем ловушки оставляли до следующего дня ненастроенными, доступными для посещения животными (Щипанов и др., 2000). Учетная линия общей протяженностью 750 м состояла из 100 ловушек и работала в течение 8–15 дней. Такая длина учетной линии достаточна для адекватной оценки населения в лесном массиве (Калинин и др., 2018).

Учеты на линиях живоловок не дают представление о форме участков отдельных особей, но, при равных трудозатратах с учетами на площадках мечения, многократно увеличивают выборку, позволяя получать репрезентативные данные (Shchipanov et al., 2005; Щипанов и др., 2010; Калинин, 2012). Методика расчета плотности оседлого населения на линиях живоловок опубликована ранее (Калинин, 2012). В основу расчета плотности оседлого населения положено представление о моделировании активности особи на индивидуальном участке двумерным нормальным распределением (Calhoun, Casby, 1958; Коерп и др., 1975). Активность убывает от центра к периферии, чем выше активность особи в той или иной точке пространства, тем выше вероятность ее поимки. Индивидуальный участок каждой отдельной особи может иметь неправильную форму, но усредненный участок, или участок “условной особи” (Щипанов, 2020), хорошо описывается нормальным распределением. Это было показано для различных видов, таких как землеройки-бурозубки (Щипанов и др., 2008) и рыжие полевки (Щипанов, Ляпина, 2008). Вероятность обнаружения оседлого зверька зависит от расстояния между центром его активности (центром участка) и учетной линией, при этом на центральную часть участка в пределах 1 стандартного от-

клонения ( $\sigma$  – сигма) приходится 68.3% активности. Таким образом, наибольшее количество поимок будут давать зверьки, центры участков которых расположены в непосредственной близости от линии учета. Зверьки, участки которых лишь краем попадают на линию учета, будут давать единичные поимки и велика вероятность вообще не отметить их в учетах. Единичные поимки дают также нерезидентные особи, присутствующие на обследуемой территории лишь ограниченное время. Поскольку нахождение центра участка на том или ином расстоянии от линии является случайным, то при наличии только оседлого населения количество поимок отдельных особей подчиняется законам нормального распределения. В частности, регистрируются только особи, центры участков которых находятся в пределах  $3\sigma$  от учетной линии. Это полный участок, на который приходится 99.7% активности (Щипанов и др., 2008a), при этом зверьки, центры участков которых находятся в пределах  $1\sigma$  от линии, дают 68.3% поимок и при достаточной продолжительности работ обязательно попадают в учеты, а зверьки, центры участков которых расположены в пределах  $2-3\sigma$ , дают лишь единичные поимки или вообще не попадают в учет. Подробные расчеты вероятностей поимок в зависимости от удаленности центра участка от учетной линии приводились ранее (Калинин, 2012). Таким образом можно рассчитать количество особей с единичными поимками, которые попадают в учет при наличии только оседлого населения. Затем сравнивали число особей, полученное в результате вычислений, с реальным количеством особей, имеющих только один отлов. Зверьков с единичными поимками сверх ожидаемого для оседлых особей считали нерезидентами.

В результате этих расчетов мы знаем, сколько из отмеченных во время учета зверьков были оседлыми (т.е. находились в пределах своего домашнего участка) и сколько за весь период работы было нерезидентом. Кроме того, можно выделить оседлых зверьков, участки которых находятся в пределах одного среднего квадратичного отклонения от линии и которые дают максимальное количество поимок. Идеологически сходный подход, основанный на аппроксимации участка нормальным распределением и оценки количества регистраций отдельных особей, разработан Щипановым (2020). Расчеты, проведенные по этим двум методикам, дают сходные результаты. Для того чтобы рассчитать плотность оседлого населения, необходимо знать площадь, с которой мы отлавливаем зверьков. Мерой величины индивидуальных участков может служить среднее квадратичное отклонение от центра ( $\sigma$ ) активности отдельных зверьков на линии. Исходя из свойств двумерного нормального распределения, при пересечении участка в любом месте  $\sigma$  остав-

ся неизменной. Характеристикой “усредненного” участка будет среднее из всех индивидуальных участков зверьков, имеющих достаточное (3 и более) количество поимок. Поскольку у различных половозрастных групп размеры участков могут значительно различаться, то для каждой из них среднее значение  $\sigma$  рассчитывается отдельно. Таким образом, зная количество оседлых зверьков, центры участков которых находятся в пределах одного среднеекватичного отклонения от учетной линии, и величину этого отклонения, можно рассчитать площадь, на которой они обитают (длина учетной линии, умноженная на  $2\sigma$ ). Полученный показатель плотности оседлого населения (особей на гектар) хорошо согласуется с показателями плотности оседлого населения, полученными прямыми подсчетами, на площадках мечения, когда учитываются все оседлые особи на определенной территории. Хорошее совпадение результатов получено как на площадках небольших размеров (Щипанов, 2020), так и на больших площадках – 15.2 га (Калинин и др., 2018).

Для оценки нерезидентной активности был предложен индекс нерезидентности, который рассчитывается как количество нерезидентов, отнесенное к единице ловчего усилия. Таким показателем может быть число нерезидентов на одну проверку на линии 100 ловушек (Калинин, 2012). Были предложены и другие индексы, такие как индекс пропорции нерезидентов к резидентному населению и индекс уловистости нерезидентов (отношение поимок нерезидентов к общему количеству поимок всех резидентов) (Shchipanov et al., 2005; Щипанов, 2020). При сравнении количественной величины нерезидентной составляющей при учетах на линии живоловок и в ловчие заборчики был использован “среднесуточный улов” нерезидентов – количество нерезидентов за 1 проверку (Щипанов, 2021). Показано, что данные по нерезидентной активности, полученные на линиях живоловок, хорошо согласуются с учетами в ловчие заборчики (Калинин, 2012; Щипанов, 2021). Все эти индексы позволяют проследить динамику нерезидентной активности, но применимы в основном для внутривидовых сравнений (Щипанов, 2020) и не позволяют оценить реальное количество нерезидентов в популяции.

Для проведения межвидовых сравнений и определения реального количества нерезидентов в популяции необходимо получить “моментальную плотность” нерезидентов. Таким показателем, как и для оседлых зверьков, будет количество особей на единицу площади. Если уловистость нерезидентов и резидентов в ловушки одинакова и зависит только от присутствия особи в точке отлова, то соотношение поимок этих групп в разовых учетах зависит только от их плотности. Поскольку промежутки между проверками

**Таблица 1.** Общее количество особей, регистраций и плотность мелких млекопитающих на учетной линии (август 2004–2021 гг.)

Вид	Всего особей	Всего поимок	Средние значения плотности (особей/га)	
			Оседлые	Нерезиденты
Полевка рыжая ( <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber 1780)	20	64	0.3 ± 0.4	0.1 ± 0.1
Полевка красная ( <i>Clethrionomys rutilus</i> Pallas 1779)	924	3717	7.7 ± 4.7	0.9 ± 0.6
Полевка красно-серая ( <i>Craseomys rufocanus</i> Sundevall 1846)	44	135	0.8 ± 0.9	0.1 ± 0.2
Полёвка тёмная ( <i>Microtus agrestis</i> L. 1761)	11	36	0.2 ± 0.2	0.1 ± 0.1
Бурозубка обыкновенная ( <i>Sorex araneus</i> L. 1758)	304	856	1.6 ± 0.8	0.4 ± 0.3
Бурозубка средняя ( <i>Sorex caecutiens</i> Laxmann 1788)	434	1335	2.8 ± 1.4	0.5 ± 0.4
Бурозубка равнозубая ( <i>Sorex isodon</i> Turuv 1924)	9	9	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Бурозубка малая ( <i>Sorex minutus</i> L. 1766)	8	9	0.02 ± 0.03	0.03 ± 0.04
Бурозубка тундряная ( <i>Sorex tundrensis</i> Merriam 1900)	5	6	0.04 ± 0.07	0.01 ± 0.02
Всего	1759	6167	13.7 ± 5.0	2.2 ± 1.3

ми в наших учетах малы (1.5 ч), можно пренебречь передвижениями нерезидентных особей и, соответственно, накоплением ловов с течением времени. В этом случае соотношение поимок нерезидентов и оседлых особей соответствует их “моментальной” плотности и можно рассчитать плотность нерезидентов в популяции:

$$D_{nr} = D_r(C_{nr}/C_r),$$

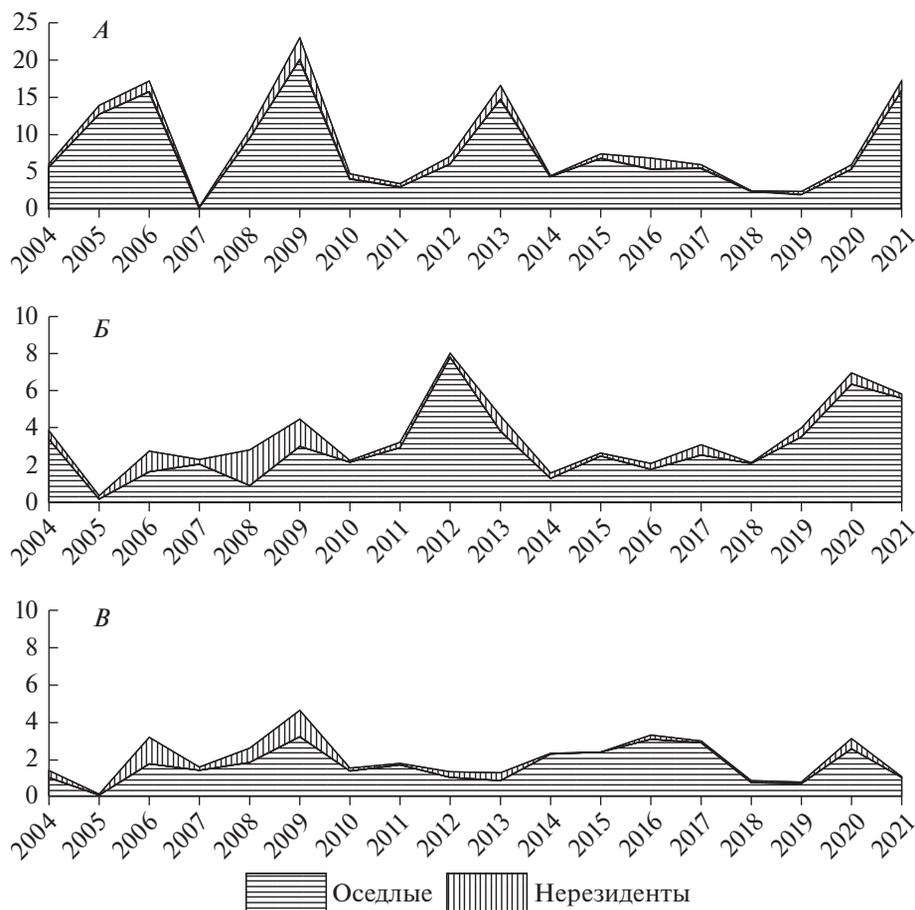
где  $D_r$  – плотность оседлого населения,  $C_r$  – количество поимок всех резидентов,  $C_{nr}$  – количество поимок нерезидентов. Таким образом, зная плотность оседлого населения, мы можем получить показатели реальной плотности нерезидентов (количество особей на 1 га) в популяции, а, суммируя плотность оседлого населения и нерезидентов, можем получить общую плотность популяции в месте учета. Такой расчет позволяет проводить корректные межвидовые сравнения и оценивать реальное соотношение оседлых и нерезидентов (доля нерезидентов в популяции).

Расчеты показателей плотности проводили для каждого вида и половозрастной группы. Для землероек-бурозубок выделяли перезимовавших самцов, перезимовавших самок и сеголеток без учета пола. Для грызунов – взрослых (половозрелых) самцов и самок, молодых (не половозрелых) и детей без учета пола. В данной работе приводятся суммарные показатели плотности для каждого

вида, которые рассчитывали как сумму плотности всех половозрастных групп. Размер участка ( $\sigma$ ) рассчитывали для зверьков, давших 3 повторные поимки и более, при этом, если в данной сессии учета таких зверьков было меньше 10, то расчеты проводили по средним показателям для данной половозрастной группы за весь период работ.

Всего было отмечено 1759 особей 9 видов, давших 6167 поимок (табл. 1). Из них 3 вида – красная полевка, обыкновенная и средняя бурозубки – присутствовали во всех сессиях отловов и дали вместе 95.8% регистраций. Для этих видов проведена статистическая обработка.

Распределение показателей плотности практически во всех выборках отличалось от нормального распределения (Shapiro-Wilk's W test,  $p < 0.05$ ) поэтому использовали непараметрические критерии. Связь между переменными оценивали коэффициентом корреляции Спирмана ( $R_{sp}$  – Spearman rank order correlation). Для сравнения показателей численности трех массовых видов мелких млекопитающих использовали критерий Краскала-Уоллиса ( $H$  – Kruskal-Wallis test), при наличии достоверных различий проводили пост-хок тест Данна (Dunn's test). Значение среднего приведено с показателями стандартного отклонения ( $Mean \pm SD$ ).

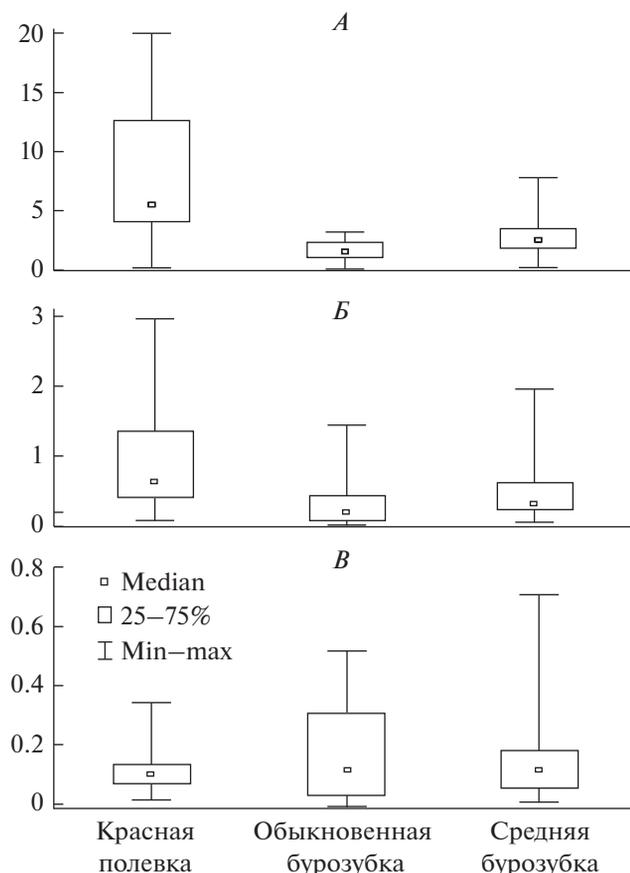


**Рис. 1.** Динамика плотности оседлого и нерезидентного населения (особей/га): А – красная полевка, Б – средняя бурозубка, В – обыкновенная бурозубка.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Красная полевка** наиболее многочисленна в наших учетах (табл. 1). За все время работы доля вида в отловах составила 52.5% особей и 60.3% регистраций. Динамика плотности оседлой и нерезидентной составляющей приведена на рис. 1А. Плотность оседлого населения менялась от 0.2 (2007 г.) до 20.0 особей/га (2009 г.), в среднем составила  $7.7 \pm 4.7$ . Плотность нерезидентов – от 0.1 (2018 г.) до 2.9 особей/га (2009 г.), в среднем  $0.9 \pm 0.6$ . Максимальная общая плотность отмечена в 2009 г. – 23.0 особей/га. У красной полевки в наших условиях плотность нерезидентов достоверно связана с плотностью оседлых ( $R_{sp} = 0.84$ ,  $t = 6.12$ ,  $p = 0.000015$ ), т.е. при увеличении количества оседлых зверьков возрастало и количество нерезидентных особей. Доля нерезидентов в популяции составляла в среднем  $11.7 \pm 4.9\%$ , изменяясь от 2.5 до 33.3%, при этом она не связана ни с плотностью оседлого населения ( $R_{sp} = -0.23$ ,  $t = -0.95$ ,  $p = 0.35$ ), ни с плотностью нерезидентов ( $R_{sp} = 0.22$ ,  $t = 0.90$ ,  $p = 0.38$ ).

**Средняя бурозубка.** Второй по численности вид, всего на его долю приходится 24.7% особей и 21.6% регистраций за все время учетов (табл. 1). Динамика плотности оседлого и нерезидентного населения этого вида приведена на рис. 1Б. Плотность оседлого населения изменялась от 0.2 (2005 г.) до 7.8 особей/га (2012 г.), в среднем  $2.8 \pm 1.4$  особей/га. Плотность нерезидентов от 0.04 (2018 г.) до 1.9 особей/га (2008 г.), в среднем  $0.5 \pm 0.4$  особей/га. Максимальная общая плотность отмечена в 2012 г. – 8.0 особей/га. Плотность нерезидентов у средней бурозубки не связана с плотностью оседлых ( $R_{sp} = 0.08$ ,  $t = 0.32$ ,  $p = 0.75$ ). Доля нерезидентов составляла в среднем  $18.4 \pm 13.1\%$ , изменяясь с 2.7 до 68.0%, при этом отмечена слабая, но достоверная отрицательная корреляция с плотностью оседлого населения ( $R_{sp} = -0.54$ ,  $t = -2.58$ ,  $p = 0.02$ ) и положительная корреляция с плотностью нерезидентов ( $R_{sp} = 0.68$ ,  $t = 3.67$ ,  $p = 0.002$ ). Таким образом, у средней бурозубки доля нерезидентов в популяции увеличивалась при снижении плотности оседлого населения и увеличении численности нерезидентов.



**Рис. 2.** Показатели плотности трех видов мелких млекопитающих на учетной линии (август 2004–2021 гг.): *A* – плотность оседлых особей (особей/га), *B* – плотность нерезидентов (особей/га), *B* – доля нерезидентов в популяции для разных видов.

**Обыкновенная бурозубка** отмечена во всех сессиях учетов, в отловах составила 17.3% особей и 13.9% регистраций (табл. 1), динамика плотности приведена на рис. 1*B*. Плотность оседлого населения обыкновенной бурозубки в среднем была  $1.6 \pm 0.8$  особей/га, изменяясь от 0.1 (2005 г.) до 3.2 особей/га (2009 г.). Плотность нерезидентов составляла от 0.04 (2021 г.) до 1.4 (2006 г.), в среднем  $0.4 \pm 0.3$  особей/га. Максимальная общая плотность была отмечена в 2009 г. – 4.6 особей/га. Плотность нерезидентов у обыкновенной бурозубки, как и у средней, не связана с плотностью оседлых ( $R_{sp} = 0.23$ ,  $t = 0.95$ ,  $p = 0.35$ ). Доля нерезидентов составляла в среднем  $18.1 \pm 12.7\%$ , изменяясь с 0.5 до 50.0%. Доля нерезидентов не была связана с плотностью оседлых ( $R_{sp} = -0.35$ ,  $t = -1.47$ ,  $p = 0.16$ ), но положительно коррелировала с плотностью нерезидентов ( $R_{sp} = 0.70$ ,  $t = 3.91$ ,  $p = 0.001$ ).

**Сравнение показателей численности разных видов.** Динамика плотности трех массовых видов была разной (рис. 1). Например, корреляция плот-

ности оседлого населения в паре видов красная полевка – обыкновенная бурозубка составила  $R_{sp} = 0.14$ ,  $t = 0.59$ ,  $p = 0.56$ , у красной полевки и средней бурозубки  $R_{sp} = 0.07$ ,  $t = 0.28$ ,  $p = 0.78$ , у обыкновенной и средней бурозубки  $R_{sp} = -0.11$ ,  $t = -0.43$ ,  $p = 0.67$ . В разные годы могли преобладать различные виды, при низкой численности красной полевки доминирующим видом становились землеройки-бурозубки. За весь период наблюдений (18 лет) в тесте Краскала-Уоллиса показаны достоверные различия плотности оседлого населения (рис. 2*A*) трех массовых видов ( $H = 20.97$ ,  $p < 0.0001$ ), при этом в пост-хок тесте Данна достоверно отличалась плотность оседлых особей для красной полевки и обыкновенной бурозубки ( $p < 0.0001$ ), красной полевки и средней бурозубки ( $p = 0.003$ ). Показатели плотности оседлого населения для обыкновенной и средней бурозубок не различалась ( $p = 0.14$ ).

Отмечены достоверные различия в плотности нерезидентов (рис. 2*B*) у этих трех видов ( $H = 9.31$ ,  $p = 0.01$ ), при этом достоверно различались только красная полевка и обыкновенная бурозубка ( $p = 0.007$ ). Между красной полевкой и средней бурозубкой ( $p = 0.39$ ), обыкновенной и средней бурозубками ( $p = 0.37$ ) достоверных различий нет. Средние многолетние показатели доли нерезидентов в тесте Краскала-Уоллиса у этих трех видов (рис. 2*B*) не различались ( $H = 0.88$ ,  $p = 0.64$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В основе большинства экологических исследований лежит оценка численности популяций, которая важна как для описания биологии отдельных видов и сообществ, так и для сравнения их во времени и пространстве. При этом оценка численности затруднена, и в большинстве работ используют относительные показатели обилия. Получение показателей абсолютной численности (количество особей на площадь) может обеспечить более реалистичные выводы, позволяет проводить сравнения между видами и корректно сопоставлять данные различных исследователей. При проведении стандартных учетов мелких млекопитающих в ловчие канавки и на линиях ловушек с изъятием (Карасева и др., 2008) обычно приводят показатели общей численности, хотя в ловчие канавки попадают преимущественно нерезидентные особи (Наумов, 1955; Щипанов и др., 2003; Щипанов, 2021), а в давилки (при стандартных учетах продолжительностью 1–3 сут) – как оседлые, так и нерезиденты (Калинин и др., 2020). Понятие расселения занимает важнейшее место в теоретической популяционной экологии, от расселения зависят многие популяционные характеристики. Оно обеспечивает животным заселение наилучших мест обитания и уменьшает конкуренцию (Ronce, 2007). От уровня нерези-

дентной активности зависит интенсивность преодоления животными средовых барьеров, в том числе водных преград (Калинин, Куприянова, 2015; Калинин, 2022). При высоком уровне расселения возрастает роль мелких млекопитающих в питании хищных рыб (Калинин, Куприянова, 2016). Уровень нерезидентной активности во многом определяет устойчивость популяций в изменяющейся среде (Щипанов, 2002), от него зависит скорость вымирания и реколонизации популяций (Zera, Brisson, 2012).

Предложенная методика расчетов плотности нерезидентов позволяет проводить корректные межвидовые сравнения. Разные виды мелких млекопитающих по-разному относятся к различным орудиям лова (Карасева и др., 2008; Шефтель, 2018), в результате получаемые показатели обилия и соотношения видов, при разных методах отлова, в учетах и в природе могут не совпадать. Используемые нами живоловки отлавливают широкий спектр видов мелких млекопитающих, включая грызунов и насекомых (Щипанов и др., 2008а), а методика отлова с проверками через 1.5 ч позволяет сохранять живых зверьков. Гибель зверьков в ловушках крайне низкая, составила за весь период работы 0.31%. Оценка плотности населения по соотношению количества поимок отдельных особей мало зависит от отношения данного вида к ловушкам. Частичное избегание ловушек каким-либо видом отражается на общем количестве поимок, но распределение особей по частоте не изменяется, что позволяет получить адекватные оценки плотности как оседлого, так и нерезидентного населения для разных видов.

Необходимо отметить, что в предложенной методике при расчете плотности нерезидентов предполагается, что активность и уловистость нерезидентов и резидентов в ловушки одинакова и зависит только от присутствия особи в точке отлова. В этом случае соотношение поимок соответствует соотношению плотностей в популяциях, но эти предположения нуждаются в дальнейшей проверке. Необходима верификация результатов, полученных по предложенной методике, с другими методами определения нерезидентной активности. Ранее было показано, что расчет плотности оседлого населения на линиях живоловок хорошо согласуется с результатами прямых наблюдений на площадках мечения (Калинин и др., 2018; Щипанов, 2020), а динамика показателей нерезидентной активности совпадает с данными других методов учета подвижности, таких как ловчие канавки и заборчики (Калинин, 2012; Щипанов, 2021). Показана сходная «суточная» плотность у обыкновенной бурозубки при учете в заборчики и на линии живоловок (Щипанов, 2021).

В нашем случае, в темнохвойных лесах северной тайги, в разные годы складывалась различная ситуация. В большинстве случаев в населении мелких млекопитающих преобладала красная полевка, в некоторые годы (2007, 2011, 2012 и 2019 гг.) в доминанты выходила средняя бурозубка, а в отдельных случаях, даже при преобладании среди оседлого населения красной полевки, плотность нерезидентов у средней и обыкновенной бурозубки была несколько выше, чем у этого вида. По средним многолетним данным доля нерезидентных особей в популяции у трех массовых видов мелких млекопитающих не различалась, но зависимость уровня нерезидентной активности от плотности оседлых животных отмечена только у красной полевки. Отсутствие положительного плотностнозависимого эффекта отмечается в половине исследований по млекопитающим (Mathysen, 2005). Несовпадение динамики уровня плотности населения и числа нерезидентов обнаруживали у разных видов (Krebs et al., 1976; Жигальский, Белан, 1995; Лукьянов, Лукьянова, 2002; Ims, Andreassen, 2005; Калинин, 2012).

Использование показателей плотности, т.е. количества особей на единицу площади, для оценки численности оседлой и нерезидентной части населения мелких млекопитающих позволяет получать объективные данные о роли различных видов в сообществе мелких млекопитающих, рассчитывать показатели биомассы различных видов, величину потоков материи и энергии в сообществе. Методика позволяет решать широкий круг экологических задач и может быть использована для мониторинга состояния и структуры сообществ мелких млекопитающих.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жигальский О.А., Белан О.Р., 1995. Исследование миграционной активности популяций полевок Ирмельского горного массива // Экология. № 1. С. 76–80.
- Калинин А.А., 2012. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 759–768.
- Калинин А.А., 2022. Преодоление водных преград мелкими млекопитающими лесной зоны (количественные характеристики) // Зоологический журнал. Т. 101. № 4. С. 461–470.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2015. Методика количественного учета мелких млекопитающих при миграциях через водные преграды // Зоологический журнал. Т. 94. № 3. С. 365–369. [Kalinin A.A., Kupriyanova I.F., 2016. A Technique for Quantitative Estimation of Small Mammals Traversing Water Obstacles // Biology Bulletin. V. 43. № 7. P. 743–746].
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2016. Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса (*Thymallus*

- thymallus*, Thymallidae, Salmoniformes) // Зоологический журнал. Т. 95. № 6. С. 712–719.
- Калинин А.А., Куприянова И.Ф., Александров Д.Ю., 2020. Вклад плотности оседлого населения и нерезидентной активности мелких млекопитающих в результаты учетов методом безвозвратного изъятия // Сибирский экологический журнал. Т. 27. № 2. С. 233–242. [Kalinin A.A., Kupriyanova I.F., Aleksandrov D.Y., 2020. Contributions of Resident Populations and Non-resident Activities of Small Mammals to the Results of Censuses Performed Using the Permanent Removal Method // Contemporary Problems of Ecology. V. 13. № 2. P. 184–192].
- Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Куццов А.В., Александров Д.Ю., Демидова Т.Б., 2018. Пространственная изменчивость оседлого и нерезидентного населения мелких млекопитающих в лесном массиве // Зоологический журнал. Т. 97. № 4. С. 474–485. [Kalinin A.A., Oleinichenko V.Y., Kouptsov A.V., Aleksandrov D.Y., Demidova T.B., 2018. Spatial variability of resident and nonresident populations of small mammals on a forest plot // Biology Bulletin. V. 45. № 9. P. 1028–1038].
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ. 416 с.
- Карпенко А.С., 1980. Камско-печорско-западноуральские темнохвойные леса // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. С. 93–101.
- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е., 2002. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 81. № 9. С. 1107–1134.
- Наумов Н.П., 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. С. 179–202.
- Ралль Ю.М., 1945. Динамическая плотность грызунов и некоторые методы ее изучения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 50. Вып. 5–6. С. 62–64.
- Шефтель Б.И., 2018. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Т. 3. № 3. С. 1–21.
- Щипанов Н.А., 1986. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) // Зоологический журнал. Т. 66. № 7. С. 1051–1060.
- Щипанов Н.А., 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоологический журнал. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н.А., 2020. Мечение на линиях живоловок для мониторинга мелких млекопитающих. Способы расчета популяционной плотности и индексов нерезидентности // Зоологический журнал. Т. 99. № 9. С. 1062–1076.
- Щипанов Н.А., 2021. Количественная оценка величины нерезидентной составляющей в локальных популяциях обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*) // Зоологический журнал. Т. 100. № 8. С. 938–946.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б., Нагорнев Ф.В., 2000. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоологический журнал. Т. 79. № 3. С. 362–371.
- Щипанов Н.А., Куццов А.В., 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. Вып. 124. № 1. С. 28–43.
- Щипанов Н.А., Куццов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В., 2008. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 331–343.
- Щипанов Н.А., Куццов А.В., Калинин А.А., Демидова Т.Б., Олейниченко В.Ю., Ляпина М.Г., Александров Д.Ю., Распопова А.А., Павлова С.В., Тумасьян Ф.А., 2010. Мелкие млекопитающие юго-востока Тверской области. Сообщение 1. Фауна и биотопическое распределение // Сибирский экологический журнал. Т. 17. № 5. С. 799–806.
- Щипанов Н.А., Куццов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Щипанов Н.А., Ляпина М.Г., 2008. Участок и проявление нерезидентности рыжими полевками (*Clethrionomys glareolus*), интерпретация данных мечения на линиях живоловок // Экология. № 5. С. 379–384.
- Щипанов Н.А., Литвинов Ю.Н., Шефтель Б.И., 2008а. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 5. С. 783–791.
- Borchers D., Fewster R., 2016. Spatial capture–recapture models // Statistical Science. V. 31. № 2. P. 219–232.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biol. Rev. V. 80. P. 205–225.
- Calhoun J.B., Casby J.U., 1958. Calculation of home range and density of small mammals // US Government Printing Office. V. 55. 24 p.
- Ims R.A., Andreassen H.P., 2005. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 272. № 1566. P. 913–918.
- Jönsson K.A., Tøttrup A.P., Borregaard M.K., Keith S.A., Rahbek C., Thorup K., 2016. Tracking animal dispersal: from individual movement to community assembly and global range dynamics // Trends in ecology & evolution. V. 31. № 3. P. 204–214.
- Koepl J.W., Slade N.A., Hoffmann R.S., 1975. A bivariate home range model with possible application to ethological data analysis // Journal of Mammalogy. V. 56. № 1. P. 81–90.
- Krebs C.J., Wingate I., LeDuc J., Redfield J.A., Taitt M., Hilborn R., 1976. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii* // Canadian Journal of Zoology. V. 54. № 1. P. 79–95.
- Lambin X., Le Bouille D., Oliver M.K., Sutherland C., Tedesco E., Douglas A., 2012. High connectivity despite high

- fragmentation: iterated dispersal in a vertebrate metapopulation // *Dispersal ecology and evolution*. Oxford: Oxford University Press. P. 405–412.
- Lidicker W.Z., Stenseth N.C., 1992. To disperse or not to disperse: who does it and why? // *Animal dispersal: small mammals as a model* (ed. N.C. Stenseth & W.Z. Lidicker). London: Chapman & Hall. P. 21–36.
- Lowe W.H., McPeck M.A., 2014. Is dispersal neutral? // *Trends in ecology & evolution*. V. 29. № 8. P. 444–450.
- Matthysen E., 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals // *Ecography*. V. 28. № 3. P. 403–416.
- Petrusewicz K., 1983. Residents and migrants in the population // *Acta Theriologica*. V. 28. № 1. P. 103–144.
- Ronce O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 38. P. 231–253.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Aleksandrov D.Yu., Kouptzov A.V., 2005. 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*. J. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer, B.I. Sheftel (eds). N.Y. Special publication of the international society of shrew biologists. № 1. P. 201–216.
- Stenseth N.C., Lidicker Jr W.Z., 1992. Where do we stand methodologically about experimental design and methods of analysis in the study of dispersal // *Animal dispersal: small mammals as a model*. London, UK: Chapman and Hall. P. 295–312.
- Zera A.J., Brisson J.A., 2012. Quantitative, physiological, and molecular genetics of dispersal and migration // *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford: Oxford University Press. P. 63–82.

## POPULATION DENSITY OF RESIDENT AND NON-RESIDENT FOREST SMALL MAMMALS

A. A. Kalinin\*

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

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

When assessing the abundance of small mammals using traditional methods, an abundance index, the number of individuals per unit of trapping effort, is usually applied. Due to the different relationships of species to various traps and baits, the true ratio of species in nature may not coincide with the estimated one. In most cases, the presence of a non-resident component in the population size remains outside the attention of researchers, while dispersal is a key element for many demographic processes. A method is proposed for calculating the density (individuals per area) of resident and non-resident animals when using mark-recapture live-traps arranged in lines. For three mass species of small forest mammals (red-backed voles, common shrew and masked shrew), the dynamics of the density of the resident and non-resident population were studied over 18 years. In most cases, the red-backed vole dominated the population of small mammals. According to long-term average data, the proportion of non-resident individuals in the population of the three species did not differ, averaging 12.6% of the total density. The dependence of the level of non-resident activity in the red-backed vole on the density of resident animals was shown. In shrews, the density of non-residents did not depend on the density of resident ones. The technique allows for a wide range of ecological problems to be solved and it can be used to monitor the state and structure of communities of small mammals.

*Keywords:* dispersal, mark-recapture, population density, population dynamics

УДК 594.117;574.91

## ПЕРВАЯ НАХОДКА МОРСКОГО ГРЕБЕШКА *Aequipecten opercularis* (L. 1758) (MOLLUSCA, PECTINIDAE) В ВОДАХ РОССИИ

© 2023 г. Д. О. Алексеев<sup>а</sup> \*, Н. В. Евсева<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ “ВНИРО”), Москва, 105187 Россия

\*e-mail: shellfish@vniro.ru

Поступила в редакцию 23.06.2022 г.

После доработки 27.08.2022 г.

Принята к публикации 31.08.2022 г.

**Ключевые слова:** *Aequipecten opercularis*, Баренцево море, первая находка

**DOI:** 10.31857/S0044513423010038, **EDN:** AYNHWIG

Один экземпляр морского гребешка, идентифицированный как *Aequipecten opercularis*, был обнаружен в материалах, собранных в ходе водолазных исследований прибрежной зоны Кольского п-ова в 2007 г. Ранее данный вид для фауны России не указывался. Обнаруженный экземпляр — молодая, неполовозрелая особь. Возможно, проникновение этого вида в воды России в Баренцевом море связано с общим потеплением вод Баренцева моря в начале 2000-х гг.

Один экземпляр *Aequipecten opercularis*, высота раковины 15.1 мм (рис. 1), Баренцево море, восточная часть Варангер-Фьорда, Айновы о-ва, юго-восточнее о-ва Большой Айнов, собран водолазом (ручной сбор) на разрезе, приблизительно перпендикулярном к берегу в точке с координатами 69°49.9' с.ш. 34°34.6' в.д., глубина 17–20 м, грунт — скалы и крупные камни, 12.06.2007 г. Сборы выполнены сотрудниками ВНИРО В.И. Соколовым, В.А. Штриком и Д.М. Милутиным. Материал (сухая раковина и мягкое тело, фиксированное в 96% этиловом спирте) хранится в коллекции морских гребешков ВНИРО.

Для сравнения использованы следующие материалы *Aequipecten opercularis* из коллекции Д.О. Алексеева, №№ P161–163, 165: Spain, Malaga, Fuengirola, from old nets, approx. 30 m deep, Oct. 1996. 2 экз., 31.2, 32.3 мм; South-East France, Arcahion, trawled from approx. 30 m deep by commercial scallop boat, sandy bottom, Aug. 2006. 4 экз., 43.6–46.2 мм; France, Bretagne, by fisherman from Dahourt, 40 m deep, gravel, 1990. 1 экз., 33.6 мм; The North Sea, Belgium, Kreeftenput, from fisherman, April 1990. 6 экз., 56.7–63.2 мм.

Найденный экземпляр — молодая особь, у которой еще не полностью сформировались все признаки, характерные для взрослых особей *A. opercularis*. Тем не менее имеющиеся признаки позволяют

с достаточной степенью уверенности определить видовую принадлежность найденного экземпляра. Основные признаки, на основании которых определена видовая принадлежность нашего экземпляра, следующие: ушки незначительно разноразмерные, биссусный вырез треугольной формы. Скульптура замковой площадки не вполне сформировалась, но сглаженные, закругленные края резилиальной выемки такие же, как у взятых для сравнения взрослых особей *A. opercularis*. Внешняя скульптура левой створки имеет 23 четко ограниченных, приподнятых первичных ребрышка, на верхней поверхности которых закладываются коммаргинальные (концентрические) гребешки. В промежутках между ребрышками, примыкая к ним, также имеются небольшие приподнятые чешуйки. Ближе к вентральному краю раковины появляются ряды чешуек в средней части межреберных промежутков. После первой годичной отметки (остановки роста), располагающейся на расстоянии около 12.5 мм от верхушки раковины, упомянутые выше чешуйки сливаются в сплошные коммаргинальные гребешки, как это характерно для взрослых особей *A. opercularis*. Между первичными ребрами появляются радиальные приподнятости, которые соответствуют появившимся ранее радиальным рядам чешуек. Эти приподнятости в дальнейшем должны образовать вторичные радиальные ребрышки, которые будут располагаться в межреберном пространстве между приподнятыми первичными ребрами. Вентральный край раковины четко и правильно зубчатый в соответствии с первичными радиальными ребрами. Внутренняя поверхность створок скульптурирована правильными, четко ограниченными радиальными желобками, как это характерно для *A. opercularis*.

Перечисленные выше признаки достаточно хорошо согласуются с особенностями скульпту-

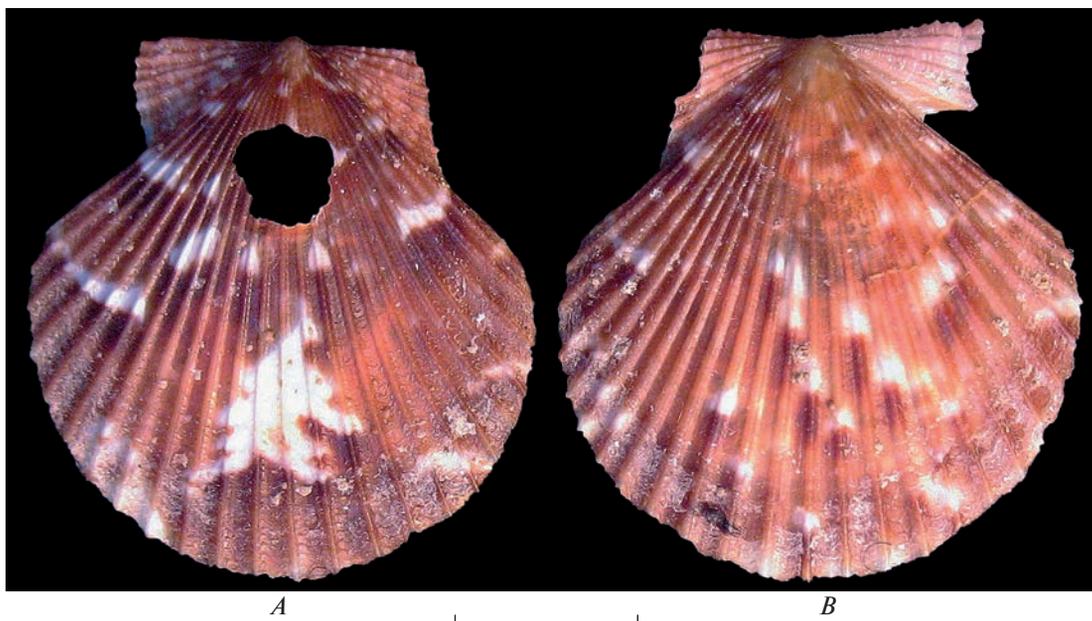


Рис. 1. *Aequipecten opercularis* из Варангер-Фьорда, Баренцево море: А — левая створка, В — правая створка. Масштаб 5 мм.

ры раковин экземпляров, взятых для сравнения, на участке до примерно 15 мм от вершины раковины. Все взятые для сравнения экземпляры имеют сходную форму ушек и биссусного выреза, близкое число первичных радиальных ребер (в пределах изменчивости, указываемой в литературе). Также практически идентичны характер закладки и формирования вторичных радиальных ребер, коммаргинальная скульптура, скульптура вентрального края створок и их внутренняя скульптура. Сходство скульптуры замковой площадки было упомянуто выше. Особенности скульптуры раковины найденного экземпляра также хорошо соответствуют литературным описаниям (Dijkstra, 1999; Raines, Poppe, 2006). В целом, нет оснований сомневаться в том, что найденный нами экземпляр относится к *Aequipecten opercularis*.

Ранее в водах России данный вид не упоминался (Кантор, Сысоев, 2005; Захаров и др., 2018), а северная граница его распространения указывалась существенно южнее Варангер-фьорда, у берегов Норвегии, вероятно не севернее 68° с.ш. — примерно на уровне Лофотенских о-вов (Poppe, Goto, 1993; Raines, Poppe, 2006; SeaLifeBase ..., 2022). Кроме нашей находки, известно об устном сообщении сотрудника ВНИРО А.В. Лабутина о поимке морского гребешка, похожего на *A. opercularis*, также в прибрежной зоне западной части побережья Кольского п-ова. Можно предположить, что причиной появления данного вида в российских водах Баренцева моря может быть потепление вод у берегов Кольского полуострова п-ова (Анциферов, Ившин, 2021), благодаря чему, по нашему мнению, стал возможен занос личи-

нок этого вида с течениями вдоль берегов Норвегии на восток значительно дальше, чем это происходило ранее. Приблизительно в это же время зарегистрировано появление в прибрежных водах Кольского п-ова других относительно тепловодных видов, например *Apporhais pespelicani* (L. 1758) (Kantor et al., 2008) или *Pleurotomella packardii* Vergill 1872, также предположительно в связи с общим потеплением вод Баренцева моря (Zakharov, Jorgensen, 2017). Вероятно, *A. opercularis* не является постоянным резидентом прибрежных районов российской части Баренцева моря, а появляется в данном районе эпизодически, в периоды общего потепления вод в Баренцевом море, в результате разноса пелагических личинок с течением из районов его постоянного обитания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциферов В.Ю., Ившин В.А., 2021. Гидрометеорологический режим районов обитания камчатского краба // Бизиков В.А. (Ред.) Камчатский краб в Баренцевом море. С. 23–52.
- Захаров Д.В., Стрелкова Н.А., Манушин И.Е., Зимина О.Л., Йоргенсен Л.Л. и др., 2018. Атлас мегабентосных организмов Баренцева моря и сопредельных акваторий. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 530 с.
- Кантор Ю.А., Сысоев А.В., 2005. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК. 627 с.
- Dijkstra H.H., 1999. Type specimens of Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) described by Linnaeus (1758-1771) // Zoological Journal of the Linnean Society. № 125. P. 383–443.

- Kantor Yu.I., Rusaev S.M., Antokhina T.I.*, 2008. Going eastward – climate changes evident from gastropod distribution in the Barents Sea // *Ruthenica*. № 18 (2). P. 51–54.
- Raines B.K., Poppe G.T.*, 2006. The family Pectinidae. Hackenheim: Conchbooks. 402 p.
- Poppe G.T., Goto Y.*, 1993. European seashells. Vol. 2. Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda // Wiesbaden: Verlag Christa Hemmen. 221 p.
- SeaLifeBase. *Aequipecten opercularis* (Linnaeus, 1758) [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.sealifebase.ca/summary/Aequipecten-opercularis.html>. Дата доступа: 08.06.2022.
- Zakharov D.V., Jorgensen L.L.*, 2017. New Species of the Gastropods in the Barents Sea and Adjacent Waters // *Russian Journal of Biological Invasions*. № 8 (3). P. 38–45.

## THE FIRST RECORD OF THE SCALLOP, *AEQUIPECTEN OPERCULARIS* (L. 1758) (MOLLUSCA, PECTINIDAE), IN RUSSIA'S WATERS

D. O. Alexeyev<sup>1</sup>, \*, N. V. Evseeva<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, 105187 Russia*

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

A juvenile specimen of the scallop, *Aequipecten opercularis*, was found in 2007 in the eastern part of the Vanger-Fjord, Kola coast of the Barents Sea. The northern range limit of this species has earlier been drawn much more southerly, at the Atlantic coast of Norway. This record is the first in Russia's waters, probably being related to climate warming in the southern part of the Barents Sea since the early 2000's.

*Keywords:* bivalve mollusk, Barents Sea, climate change

УДК 632.7

## ОБНАРУЖЕНИЕ В ГАЛЛАХ ВОСТОЧНОЙ КАШТАНОВОЙ ОРЕХОТВОРКИ (*DRYOCOSMUS KURIPHILUS*, HYMENOPTERA, CYNIPIDAE) ПОСТОРОННИХ ОБИТАТЕЛЕЙ НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

© 2023 г. Ю. И. Гниненко<sup>а</sup>, \*, А. Ю. Гниненко<sup>а</sup>, Е. А. Чилахсаева<sup>а</sup>, У. А. Чернова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, Московская обл., 141202 Россия

\*e-mail: gninenko-yuri@mail.ru

Поступила в редакцию 20.06.2022 г.

После доработки 26.08.2022 г.

Принята к публикации 28.08.2022 г.

**Ключевые слова:** восточная каштановая орехотворка, *Dryocosmus kuriphilus*, каштан посевной, инвазивные насекомые

DOI: 10.31857/S0044513423010051, EDN: AYXYAG

В 2016 г. в лесах с участием каштана посевного (*Castanea sativa*) впервые была выявлена восточная каштановая орехотворка (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu 1951, Hymenoptera, Cynipidae) (Гниненко, Лянгузов, 2017). Она быстро заняла практически весь ареал каштана на черноморском побережье Краснодарского края и стала наносить значительный вред (Gninenko et al., 2017).

Наносимые орехотворкой повреждения ухудшили состояние каштана в лесных сообществах, поэтому возникла необходимость разработки мероприятий по его защите. Основой этих мероприятий, которые были проведены в начале лета 2021 г., стала интродукция специализированного энтомофага *Torymus sinensis* Kamijo 1982 (Hymenoptera, Torymidae) орехотворки.

При проведении работ с галлами орехотворки было установлено, что в них встречаются не только особи самой орехотворки, но и другие насекомые. Целью настоящей работы являлось выявление видового состава консументов, связанных с галлами нового для региона вида-вселенца.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проведены в лесах с участием каштана посевного на территории Сочинского национального парка и Кавказского государственного природного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова. Здесь в течение осени 2021 г. и весной 2022 г. проведены сборы галлов. Все галлы доставили в лабораторию, поместили в пластиковые садки и содержали при температуре 22–25°C и комнатной влажности до окончания выхода из них насекомых. Затем галлы вскрывали и извлекали находящиеся в них насекомые, которые по той или

иной причине не смогли самостоятельно выйти из галла. Всего было вскрыто 1.5 тысячи галлов.

Собранных насекомых определяли. Для подтверждения правильности определения материал направляли специалистам по соответствующим группам.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кроме взрослых особей восточной каштановой орехотворки, в галлах были обнаружены гусеницы и куколки мелких бабочек, а также личинки и имаго представителей нескольких семейств жесткокрылых. Все они, как правило, сравнительно редки в галлах.

Одним из таких консументов внутри галлов оказался усач *Anaethetis testacea* (Fabricius 1781) (Coleoptera, Cerambycidae). Это единственный представитель рода *Anaethetis* Dejean 1835 на Кавказе (Данилевский, Мирошников, 1985).

Ареал этого усача охватывает юг европейской части России, Кавказ и Закавказье, Турцию, север Ирана и Северную Африку. Он заселяет тонкие недавно усохшие ветви в кронах многих листовенных пород. Биология изучена недостаточно полно, но сведений о его вредоносности нам найти не удалось. Лёт жуков происходит в течение всего лета (Данилевский, Мирошников, 1985).

Еще одним обитателем галлов оказался усач из рода *Parmena* Dejean 1821. Установление его видовой принадлежности затруднено, так как обнаружены были имаго, состояние которых не позволяет диагностировать вид.

Кроме этого, в галлах найден многоядный крифал (*Hypothenemus eruditus* (Westwood 1834)) (Cole-

optera, Curculionidae, Scolytinae). Ранее в этом регионе он был в массе обнаружен на погибших деревьях и ветвях самшита колхидского (*Buxus sempervirens* ssp. *colhica*), усохших в результате сильных повреждений, нанесенных гусеницами самшитовой огневки (*Cydalima perspectalis* (Walker 1859)) (Lepidoptera, Crambidae) (Гниненко и др., 2019). Этот вид в пределах всего своего обширного ареала нигде не вредит, хотя может развиваться не только под корой многих видов древесных пород, но даже в кофейных ягодах и зернах. Бибин (2013) обнаружил в лесах Кавказского заповедника этого жука на сосне, липе, кленах, каштане посевном и других древесных растениях.

В галлах также обнаружен долгоносик *Magdalis flavicornis* (Gyllenhal 1836) (Coleoptera, Curculionidae), широко распространенный в лиственных и смешанных лесах Средней и Южной Европы, на Кавказе и Дальнем Востоке, а также в Японии (Барриос, 1995). Поселяется, в основном, на недавно усохших или усыхающих веточках кормовых пород.

В некоторых галлах обнаружен *Berginus tamarisci* Wollaston 1854 (Coleoptera, Mycetophagidae). Это единственный европейский вид рода, он широко распространен в Средиземноморье и на юге Европы, на север проникает до Франции и Германии (Lange, 2001; Callot, Schott, 2000), недавно был впервые обнаружен в Британии (Allen, Booth, 2008). Этот вид развивается на разлагающихся растениях, заселенных грибами, также встречается в горелой древесине, заселенной трутовиками (Drumont et al., 2018). Повсеместно связан с лиственными деревьями, в частности с галлами *Biorhiza pallida* Linnaeus 1758 (Hymenoptera, Cynipidae) на дубе (Matern, 2004).

В некоторых галлах обнаружены гусеницы, куколки и вышедшие из них бабочки *Eccopisa effractella* Zeller 1848 (Lepidoptera, Pyralidae). Этот вид широко распространен в Европе и России, часто встречается на разных видах лиственных деревьев. В Болгарии его отмечали на разных фруктовых деревьях (Andreev, 2005). В недавнем обзоре (Meert, 2019) вид обнаружен на многих древесных породах, а также в старых паутиных гнездах горностаевых молей из рода *Yponomeuta* Latreille 1796 (Lepidoptera, Yponomeutidae), где гусеницы питались остатками личинок шелковок и остатками листвы. В галлах восточной каштановой орехотворки они питались тканями галлов и, возможно, остатками погибших орехотворок.

По-видимому, галлы восточной каштановой орехотворки все эти виды заселяют так же, как они обычно заселяют концы веточек каштана. Но это новый субстрат для поселений, в связи с чем уровень освоения ими галлов в настоящее время невелик. При сборах галлов в 2021–2022 гг. нам удалось установить, что все эти вселенцы встречаются не более чем в 1–2% галлов.

Роль этих насекомых и их взаимоотношения с восточной каштановой орехотворкой остаются неизвестными. Оказывает ли поселение этих насекомых в галле какое-либо угнетающее действие на орехотворку, не известно. Скорее всего отмеченное нами использование галлов восточной каштановой орехотворки другими насекомыми можно считать синойкией, или квартирантством. Поселяясь в галлах, эти “квартиранты” не оказывают на орехотворку заметного отрицательного влияния.

Возможно, что со временем эти поселенцы будут чаще встречаться в галлах, но в настоящее время они только начинают осваивать новый пригодный для заселения субстрат, который появился в лесах, где они обитают, всего несколько лет назад.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В галлах восточной каштановой орехотворки впервые в России обнаружено шесть видов насекомых, которые используют галлы как пищевой ресурс. Некоторые из этих видов перешли на питание тканями галлов на каштане посевном с питания на дубе и других лиственных породах (здесь они питались древесиной погибших веточек некоторые и были связаны с галлами дубовых галлиц). Встречаемость этих насекомых в галлах каштановой орехотворки невелика, а их взаимоотношения с орехотворкой в настоящее время неизвестны.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность М.Л. Данилевскому (Институт проблем экологии и эволюции, Москва) за подтверждение правильности определения обнаруженных в галлах орехотворки видов усачей, А.В. Петрову (Институт лесоведения РАН, Москва) за подтверждение правильности определения видовой принадлежности многоядного крифала, зам. директора по научной работе Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск) А.А. Легалову за определение видовой принадлежности долгоносика, Н.Б. Никитскому за определение мицетофага *Berginus tamarisci*, а также С. Гомбоц (Словения) и Н.И. Кириченко (Красноярск) за определение видовой принадлежности *Eccopisa effractella*.

Работа выполнена в рамках государственного контракта № 0318100008221000143 от 23.11. 2021 г. Кавказского заповедника и договора № ЮГ- 7/21 от 27 июля 2021 года между ФБУ ВНИИЛМ и Сочинским национальным парком.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барриос Э.Э., 1995. Обзор жуков-долгоносиков рода *Magdalis* Germar (Coleoptera, Curculionidae) фауны Турции // Энтомологическое обозрение. Т. 74. № 3. С. 640–651.

- Бибин А.Р., 2013. Жуки-короеды (Coleoptera, Iridae) Кавказского государственного природного биосферного заповедника // Труды Кавказского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 20. Т. 78. / Под ред. В.В. Акатова, Т.В. Акатовой, С.А. Трепета. Майкоп: типография "Графика". 297 с.
- Гниненко Ю.И., Лянгузов М.Е., 2017. Восточная каштановая орехотворка *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951 (Hymenoptera, Cynipidae) – новый инвайдер в лесах Северного Кавказа // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 13–19.
- Гниненко Ю.И., Несина Э.В., Хегай И.В., 2019. Многоядный крифал (*Hypothenemus eruditus* (Westwood, 1836), Coleoptera, Curculionidae) – первая находка на самшите в России // Зоологический журнал. Т. 98. № 6. С. 628–629.
- Данилевский М.Л., Мирошников А.И., 1985. Жуки-дровосеки Кавказа (Coleoptera, Cerambycidae). Определитель. Краснодар: КСХИ. 419 с.
- Allen A.J., Booth R.G., 2008. *Berginus tamarisci* Wollaston, 1854 (Mycetophagidae) in Surrey – new to Britain // The Coleopterist. V. 17. Part 3. P. 205.
- Andreev R., 2005. *Eccopisa effractella* Z. – A little known fruit tree pest in Bulgaria // Acta Entomologica Bulgarica. V. 11. P. 52–56.
- Callot H., Schott C., 2000. Dernieres Nouvelles du Catalogue des Coleopteres d'Alsace (Printemps 2000) // Schott C. Catalogue et Atlas des Coleopteres d'Alsace. T. 11. Curculionidae (2): Strasbourg. 150 p.
- Drumont A., Bouyon H., Crevecoeur L., Dahan L., Delwaide M. et al., 2018. Note sur la présence de *Berginus tamarisci* Wollaston, 1854 en Belgique (Insecta: Coleoptera: Mycetophagidae) // Bulletin S.R.B.E./K.B.V.E. 154(2). P. 149–153.
- Gninenko Y.I., Melika G., Ljanguzov M., 2017. Szelidgesz-tenye gubacsdarazs (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, 1951) (Hymenoptera, Cynipidae) megejelene se Oroszorszagban // Növényvédelmi Tudományos Napok. Budapest. P. 27.
- Lange F., 2001. Interessante Käferbeobachtungen in Baden-Württemberg und Südhessen // Mitt. ent. Ver. Stuttgart (Stuttgart). № 36. S. 109–112.
- Matern H-D., 2004. *Thoracophorus cjrcticinus* Motsch. 1837 und *Berginus tamaricis* Woll., 1854 neu für die Rhein-provinz (Col., Staphylinidae, Mycephagidae) // Mitt. Arb. gem. Rhein. Koleopterologen. Bonn. Bd. 14. Iss. 1–2. S. 14–16.
- Meert R., 2019. Feeding behaviour of *Eccopisa effractella* larvae (Lepidoptera: Pyralidae) // Phegea. V. 47. № 1. P. 16–20.

## DISCOVERY OF ALIEN INVADERS IN THE GALLS OF THE *DRYOCOSMUS KURIPHILUS* HALTWORK (HYMENOPTERA, CYNIPIDAE) IN THE NORTHERN CAUCASUS

Yu. I. Gninenko<sup>1</sup>\*, A. Yu. Gninenko<sup>1</sup>, E. A. Chilakhsaeva<sup>1</sup>, U. A. Chernova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>All-Russia Research Institute for Sylviculture and Forestry Mechanization, Pushkino, Moscow Region, 141202 Russia

\*e-mail: gninenko-yuri@mail.ru

The Eastern chestnut gall wasp, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu 1951, after having appeared in forests with the participation of the common chestnut in Russia, soon began to cause significant damage. The study of its biology revealed the presence of several insects in its galls, which use them as a new habitat. In fact, the use of galls by alien inhabitants of local chestnut consumers new to aboriginal forest communities has started. The role of these consumers for the eastern chestnut gall washer is currently unknown.

**Keywords:** common chestnut, invasive insects, alien consumers