



ISSN 0044-5134 (Print)
ISSN 3034-5456 (Online)

Российская Академия Наук

**ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ/
RUSSIAN JOURNAL
OF ZOOLOGY**

2026 Том 105 № 2 Февраль

Основан в 1916 г. акад. А.Н. Северцовым

Выходит 12 раз в год

*Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН*

*Главный редактор
А.В. Суров*

Редакционная коллегия:

В.Н. Большаков, Ю.Ю. Дгебуадзе, Р.Д. Жантиев,
Е.А. Коблик, М.Р.-Д. Магомедов,
К.В. Макаров, М.В. Мина, Д.С. Павлов, О.Н. Пугачёв,
Д.Ю. Тишечкин, Н.А. Формозов (ответственный секретарь),
А.Б. Цетлин, С.Ю. Чайка, Н.С. Чернецов, А.В. Чесунов

Зав. редакцией Л.Л. Случевская

Адрес: 119334, Москва, ул. Вавилова, 34, комн. 346

Тел. 8-499-135-71-39

E-mail: zoojourn@pran.ru, zoozhurn@mail.ru

Сайт: <https://zoojournras.ru>



ISSN 0044-5134 (Print)
ISSN 3034-5456 (Online)

Российская Академия Наук

**ZOOLOGICHESKIY
ZHURNAL /
RUSSIAN JOURNAL
OF ZOOLOGY**

2026 Volume 105 No. 2 February

It was founded in 1916 by Academician A. N. Severtsov

It is published 12 times a year

*The journal is published under the supervision
of the Department of Biological Sciences of the Russian Academy of Sciences*

Editor-in-Chief

A. V. Surov

Editorial Board:

V.N. Bolshakov, Yu.Y. Dgebuadze, R.D. Zhantiev, E.A. Koblik,
M.R.-D. Magomedov, K.V. Makarov, M.V. Mina, D.S. Pavlov, O.N. Pugachev,
D.Y. Tishechkin, N.A. Formozov (Executive Secretary), A.B. Tsetlin,
S.Y. Chaika, N.S. Chernetsov, A.V. Chesunov

Chief of Editorial Staff L. L. Sluchevskaya

Address: 34 Vavilova St., room 346, Moscow, 119334,

Phone: 8-499-135-71-39

E-mail: zoojourn@pran.ru, zoozhurn@mail.ru

Website: <https://zoojournalras.ru>

СОДЕРЖАНИЕ

Том 105, Номер 2, 2026

Февраль

О местонахождениях некоторых видов наземных моллюсков из семейств Vertiginidae и Truncatellinidae (Gastropoda, Stylommatophora) на юге Западной Сибири <i>А.В. Удалой, И.В. Курьина, С.В. Лукьянцев</i>	5
Эпibiоз гладкого гребешка (<i>Flexopecten glaber</i> (Linnaeus, 1758), Bivalvia, Pectinidae) в Черном море у берегов Крыма <i>И.П. Бондарев</i>	15
Новый вид рода <i>Planeustomus</i> Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxypeltinae) из Камбоджи <i>О.И. Семионенков, М.Ю. Гильденков</i>	36
Четыре новых вида выемчатокрылых молей рода <i>Helcystogramma</i> Zeller, 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) из Филиппин, с островов Лусон и Минданао <i>М.М. Омелько, Н.В. Омелько</i>	41
Взрослые серые жабы (<i>Bufo bufo</i> L.) способны запомнить местоположение цели в лабиринте без использования ближних зрительных ориентиров <i>С.В. Огурцов, Ю.А. Цой, В.С. Громова</i>	50
Пространственная структура гнездовых поселений зимняка (<i>Buteo lagopus</i> , Accipitridae, Accipitriformes) в тундрах северо-западного Таймыра <i>С.П. Харитонов</i>	74
Динамика уровня прогестерона и эстрадиола самок белогрудого ежа (<i>Erinaceus roumanicus</i> , Erinaceidae, Eulipotyphla) в период гона <i>М.В. Рutowская, М.Е. Диатроптов</i>	91
Травматизм черепа и атланта енотовидной собаки (<i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray, 1834; Canidae, Carnivora) в Центральной России <i>П.Н. Кораблев, Н.П. Кораблев, М.П. Кораблев</i>	104
Потери науки	
Олег Юрьевич Орлов – ученый, наставник, коллега (1932–2024) <i>Е.И. Родионова, Е.М. Максимова, С.Л. Кондрашев, В.А. Бастаков</i>	121

Contents

Volume 105, № 2, 2026

February

On the Locations of Some Terrestrial Mollusk Species from the Families Vertiginidae and Truncatellinidae (Gastropoda, Stylommatophora) in the South of Western Siberia <i>A.V. Udaloj, I.V. Kurina, S.V. Lukyantsev</i>	5
Epibiosis of the Smooth Scallop (<i>Flexopecten glaber</i> (Linnaeus, 1758), Bivalvia, Pectinidae) off the Coasts of Crimea, Black Sea <i>I. P. Bondarev</i>	15
A New Species of the Genus <i>Planeustomus</i> Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Cambodia <i>O.I. Semionenkov, M.Yu. Gildenkov</i>	36
Four New Species of Gelechiid Moths of the Genus <i>Helcystogramma</i> Zeller, 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) from the Philippines, Luzon and Mindanao Islands <i>M.M. Omelko, N.V. Omelko</i>	41
Adult Common Toads, <i>Bufo bufo</i> , Are Capable of Learning the Goal Location in a Maze without Using Proximal Visual Landmarks <i>S.V. Ogurtsov, Iu.A. Tsoi, V.S. Gromova</i>	50
Spatial Structure of Breeding Settlements of the Rough-legged Buzzard (<i>Buteo lagopus</i> , Accipitridae, Accipitriformes) in the Tundra of Taimyr Peninsula <i>S.P. Kharitonov</i>	74
Dynamics of Progesterone and Estradiol Levels in Female, White-Breasted Hedgehog (<i>Erinaceus roumanicus</i> , Erinaceidae, Eulipotyphla) during the Rutting Period <i>M.V. Rutovskaya, M.E. Diatroptov</i>	91
Traumatism of the Skull and Atlas of the Raccoon Dog (<i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray, 1834; Canidae, Carnivora) in Central Russia <i>P.N. Korablev, N.P. Korablev, M.P. Korablev</i>	104

Obituary

Oleg Yu. Orlov – scientist, mentor, colleague (1932–2024) <i>E.I. Rodionova, E.M. Maximova, S.L. Kondrashev, V.A. Bastakov</i>	121
---	-----

УДК 594.3

DOI: 10.7868/S3034545626020013

Оригинальная статья

О местонахождениях некоторых видов наземных моллюсков из семейств Vertiginidae и Truncatellinidae (Gastropoda, Stylommatophora) на юге Западной Сибири

А.В. Удалой^{1, *}, И.В. Курьина¹, С.В. Лукьянцев²

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Российская Федерация

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Российская Федерация

*e-mail: udaloj@mail.ru

Аннотация. Представлены новые данные о местонахождениях на юге Западной Сибири пяти видов наземных моллюсков (Gastropoda, Stylommatophora), экземпляры которых были собраны в период с 12.07.1998 по 22.07.2024 г. Новое местонахождение *Vertigo extima* находится рядом с поселком Ягодное в Верхнекетском районе Томской области. *Vertigo geyeri* был найден в окрестностях села Филимоновка в Асиновском районе Томской области и в окрестностях села Киреевск в Кожевниковском районе Томской области. *Vertigo substriata* распространен к северу до широты поселка Ягодное Верхнекетского района Томской области. *Vertigo angustior* был найден в окрестностях поселка Веселая Дубрава в Новичихинском районе Алтайского края. *Columella* cf. *aspera* распространен к северу до широты деревни Аркашево Томского района Томской области.

Ключевые слова: улитки, равнина, тайга, горы, Сибирь, Алтай

Финансирование. Работа проведена в рамках госзадания Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (№ FWRG-2026–2030_0007).

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующие критериям Директивы 2010/63/EU от 22.09.2010. Эксперименты над живыми головоногими моллюсками согласно Статье 1 (пункт 3b) Директивы 2010/63/EU не проводились.

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

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Благодарность. Авторы искренне признательны за любезное предоставление материала по Vertiginidae и Truncatellinidae Н.Н. Пологовой (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск) и И.Ю. Бордовицкой (НИИ биологии и биофизики при НИ ТГУ, Томск), а также П.С. Нефедьеву (Алтайский государственный университет, Барнаул) за помощь в сборе материала. Авторы благодарны П.В. Кияшко и Л.Л. Ярохнович (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за предоставление возможности работы с коллекционным материалом. Авторы искренне признательны за консультации и ценные советы Е.В. Шикову (г. Люберцы). Мы глубоко признательны за содействие в работе С.А. Кривец, Е.Н. Пац и С.Г. Копысову (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск).

Ссылка для цитирования: Удалой А.В., Курьина И.В., Лукьянцев С.В. О местонахождениях некоторых видов наземных моллюсков из семейств Vertiginidae и Truncatellinidae (Gastropoda, Stylommatophora) на юге Западной Сибири // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том. 105, № 2. С. 5–14. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020013>

© Удалой А.В., Курьина И.В., Лукьянцев С.В., 2026

On the Locations of Some Terrestrial Mollusk Species from the Families Vertiginidae and Truncatellinidae (Gastropoda, Stylommatophora) in the South of Western Siberia

A.V. Udaloj^{1,*}, I.V. Kurina¹, S.V. Lukyantsev²

¹*Institute for the Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation*

²*National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

*e-mail: udaloj@mail.ru

Abstract. New records of five species of terrestrial snails (Gastropoda, Stylommatophora) in the southern part of western Siberia are given. The specimens were collected between 12.07.1998 and 22.07.2024. The sole new record of *Vertigo extima* was near the village of Yagodnoye in the Verkhneketsky District of the Tomsk Region. *Vertigo geyeri* was found in the vicinity of the village of Filimonovka in the Asinovsky District of the Tomsk Region and in the vicinity of the village of Kireyevsk in the Kozhevnikovsky District of the Tomsk Region. *Vertigo substriata* was recorded north to the latitude of the village of Yagodnoye in the Verkhneketsky District of the Tomsk Region. *Vertigo angustior* was found in the vicinity of the village of Veselaya Dubrava in the Novichikhininsky District of the Altai Territory. *Columella* cf. *aspera* was recorded north to the latitude of the village of Arkashevo in the Tomsk Region.

Keywords: snails, plain, taiga, mountains, Siberia, Altai

Funding. The work was carried out as part of the funding for the state assignment of the Institute for Monitoring of Climate and Environmental Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences.

Ethics declarations. This work does not include human or animal studies that meet the criteria of Directive 2010/63/EU of 22 September 2010. No experiments were conducted on live cephalopods in accordance with Article 1 (paragraph 3b) of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interests. The authors of this work declare that they have no conflict of interest.

Authors contribution. All authors made significant contributions to the development of the concept, the research, and the preparation of the article.

Acknowledgements. The authors are sincerely grateful for the kind provision of material on Vertiginidae and Truncatellinidae by N.N. Pologova (Institute for Monitoring of Climate and Environmental Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk) and I. Yu. Bordovitsyna (Research Institute of Biology and Biophysics at National Research Tomsk State University, Tomsk), as well as to P.S. Nefediev (Altai State University, Barnaul) for assistance in collecting the material. The authors are also grateful to P.V. Kiyashko and L.L. Yarokhnovich (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg) for providing the opportunity to work with the collection material. The authors are sincerely grateful for the consultations and valuable advice provided by E.V. Shikov (Lyubertsy). We are deeply grateful for the assistance provided by S.A. Krivets, E.N. Pats, and S.G. Kopysov (Institute for Monitoring of Climate and Environmental Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk).

For Citation: Udaloj A.V., Kurina I.V., Lukyantsev S.V. On the Locations of Some Terrestrial Mollusk Species from the Families Vertiginidae and Truncatellinidae (Gastropoda, Stylommatophora) in the South of Western Siberia. *Zoologicheskij zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 2. pp. 5–14. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626020013>

ВВЕДЕНИЕ

Сведения о распространении некоторых видов вертигинид и трункателлинид на территории Западной Сибири весьма скудны или вовсе отсутствуют. Выявление новых местонахождений этих видов позволяет уточнить границы их ареалов.

Vertigo extima (Westerlund, 1877) распространен в центральной и западной Евразийской Арктике — от северной Скандинавии на восток до северной части Центральной Сибири. По некоторым данным на территории России распространен в бассейнах рек Енисей (окрестности села Бакланиха) и Обь (поселок Покур Сургутского района Тюменской области), а также на Чукотском полуострове и в Карелии (Sysoev, Schileyko, 2009; Necola et al., 2018).

Сведения об ареале *Vertigo geyeri* Lindholm, 1925 противоречивы. Вид распространен как в России (на территории Карелии), так и в соседней Финляндии, при этом типовой местностью для него являются окрестности Черемнецкого озера в Лужском районе Ленинградской области (Cameron et al., 2003). *V. geyeri* был найден также в Беловежской пуше на территории Белоруссии и на Айгулакском Хребте в Центральном Алтае (Meng, 2008; Шиков, 2025). Исходя из данных Неколы и др. (Necola et al., 2018), ареалом обитания *V. geyeri* следует считать только территорию от Британских островов и Скандинавии на восток до западной части России, при этом сведения об его обитании в Южной Сибири следует считать ошибочными.

Vertigo substriata (Jeffreys, 1833) обитает на территории от Британских островов и Скандинавии на западе до южных районов центральной Сибири на востоке. Изолированная часть ареала находится на Алтае (Sysoev, Schileyko, 2009; Necola et al., 2018). Алтайская часть ареала включает территорию устья близ поселков Катон-Карагай и Курчум в Казахстане, а также территорию Тигирекского заповедника в Алтайском крае (Шилейко, Рымжанов, 2013; Шарый-оол, Кругова, 2015).

Vertigo (Vertilla) angustior Jeffreys, 1830 распространен в Западной Евразии — от Ирландии, Испании и Скандинавии на западе до юга центральной Сибири на востоке. В Западной Сибири его находили на Кулундинской равнине в районе озер Сабындыколь и Маралды в Казахстане и в окрестностях села Михайловское Михайловского района Алтайского края. Ранее *V. angustior* был найден также в окрестностях поселка Тарутино Ачинского района Красноярского края (Увалиева, Жусупова, 1985; Увалиева, 1990; Удалой, Новиков, 2005; Удалой, Новиков, 2007; Necola et al., 2018).

Columella aspera Waldén, 1966 встречается на большей части балтийского региона, в Дании, Нидерландах и в Исландии. Типовой местностью

для *C. aspera* является хвойный лес к востоку от усадьбы Сиггебохиттан (Швеция, провинция Вестманланд, приход округа Линде). В России он обитает на Валдайской возвышенности, в Тигирекском заповеднике и в окрестностях озера Байкал (Walden, 1966; Прозорова и др., 2007; Sysoev, Schileyko, 2009; Кокарева и др., 2021).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области сбор экземпляров вертигинид и трункателлинид производили из почвы, подстилки и с травянистой растительности (рис. 1).

Применяли ручной сбор моллюсков и отбор почвенных проб. Разбор почвенных проб проводили с применением почвенного сита. Период взятия образцов: 12.07.1998–22.07.2024. Дополнительно использовали сборы И.Ю. Бордовицыной из окрестностей с. Которово (Тогучинский р-н Новосибирской обл., 29.06.1987–13.07.1987) и сборы Н.Н. Пологовой из окрестностей пос. Ягодное (Верхнекетский р-н Томской обл., 09.09.1998). При определении экземпляров вертигинид и трункателлинид использовали диагностические ключи и рисунки из публикаций Шилейко (1984), Покрышко (Pokryszko, 1990) и Шикова (2025). Контуры экземпляров сверяли с фотографиями и рисунками соответствующих видов, размещенными в публикации Сысоева и Шилейко (Sysoev, Schileyko, 2009). В ЗИН РАН были изучены образцы *V. substriata* и *C. aspera*. Все экземпляры находятся в коллекции А.В. Удалого.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Новое местонахождение *V. extima* на Западно-Сибирской равнине (Кеть-Чулымское междуречье в пределах Верхнекетского р-на Томской обл.): окрестности пос. Ягодное, осинник (58°18'16" с.ш., 85°16'20" в.д.), подстилка, 09.09.1998. Материал 1 экз. (рис. 2, 1). Коллектор Н.Н. Пологова.

Новое местонахождение *V. geyeri* на Западно-Сибирской равнине (Томь-Чулымское междуречье в пределах Асиновского р-на Томской обл.): окрестности с. Филимоновка, памятник природы «Болото Ишколь» (57°11'19" с.ш., 85°54'13" в.д.), моховая подстилка, 07.09.2015). Материал 2 экз. (рис. 2, 2). Коллектор И.В. Курьина. Другое новое местонахождение *V. geyeri* на Западно-Сибирской равнине (Обь-Томское междуречье в пределах Кожвиниковского р-на Томской обл.): окрестности с. Киреевск, территория биостанции НИ ТГУ, терраса р. Оби (56°24'01" с.ш., 84°04'28" в.д.), береговые обнажения под топольником, 12.07.1998). Материал 1 экз. Коллектор А.В. Удалой.

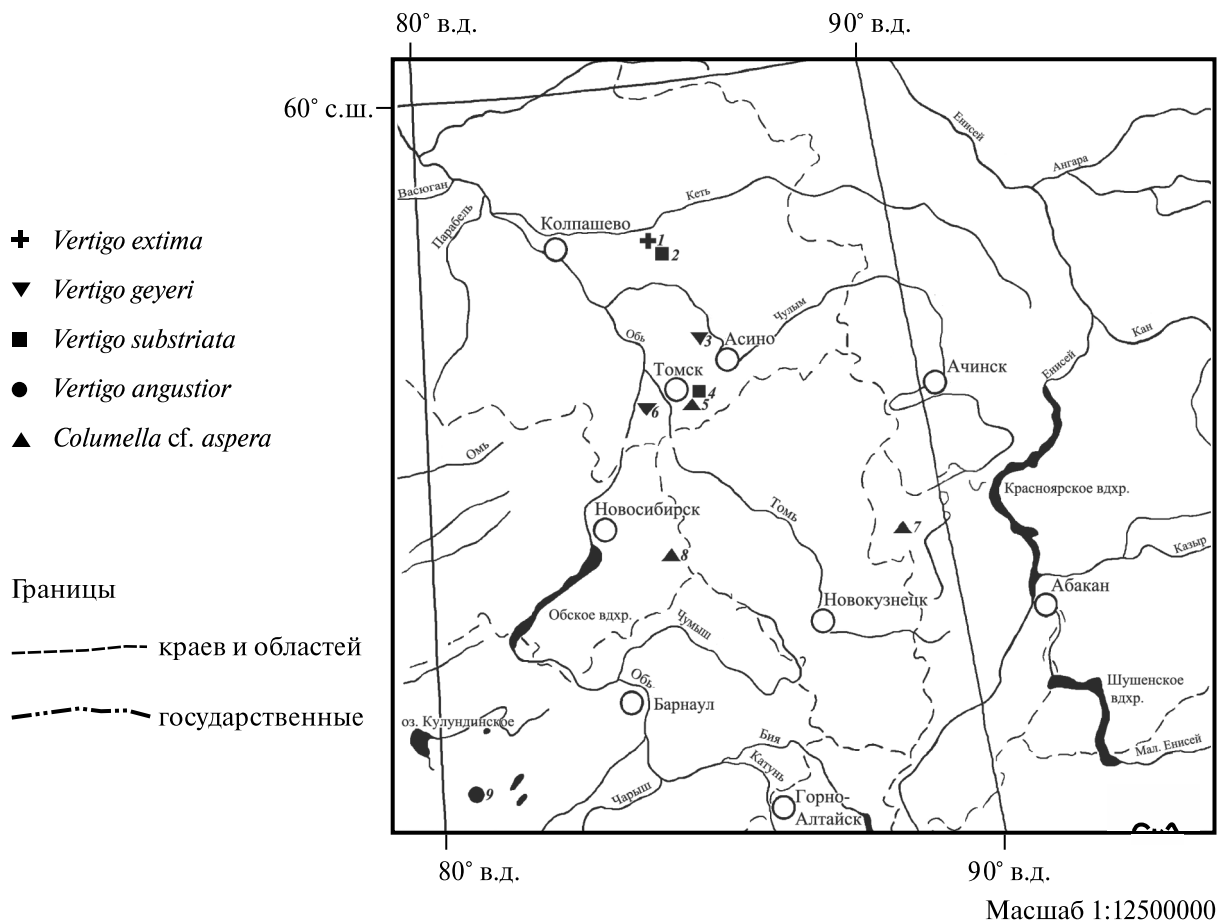


Рис. 1. Карта местонахождений на юге Западной Сибири некоторых видов из семейств Vertiginidae и Truncatellinidae. Новые локалитеты – Томская обл. (1–2 – Верхнекетский р-н, вблизи пос. Ягодное; 3 – Асиновский р-н, вблизи с. Филимоновка; 4–5 – Томский р-н, вблизи д. Аркашево; 6 – Кожевниковский р-н, вблизи с. Киреевск), Республика Хакасия (7 – Ширинский р-н, вблизи пос. Коммунар), Новосибирская обл. (8 – Тогучинский р-н, вблизи бывшего пос. Которово), Алтайский край (9 – Новичихинский р-н, вблизи пос. Веселая Дубрава)

Fig. 1. Map in the south of Western Siberia distribution of some species from the families Vertiginidae and Truncatellinidae. New localities – Tomsk region (1–2 – Verkhneketsky district, near the village Yagodnoye; 3 – Asinovsky district, near Filimonovka village; 4–5 – Tomsy district, near Arkashevo village; 6 – Kozhevnikovsky district, near Kireevsk village), Republic of Khakassia (7 – Shirinsky district, near the village of Kommunar), Novosibirsk region (8 – Toguchinsky district, near the former village Kotorovo), Altai Territory (9 – Novichikhinsky district, near the village Merry Oak Grove)

Новое местонахождение *V. substriata* на Западно-Сибирской равнине (Кеть-Чулымское междуречье в пределах Верхнекетского р-на Томской обл.): окрестности пос. Ягодное, осинник (58°18'16" с.ш., 85°16'20" в.д.), подстилка, 09.09.1998. Материал: 1 экз. Коллектор: Н.Н. Пологова. Новое местонахождение на границе горных и равнинных районов (Томь-Яйское междуречье в пределах Томского р-на Томской обл.): окрестности д. Аркашево, терраса р. Ушайка, пихтово-еловый лес (56°26'16" с.ш., 85°14'51" в.д.), подстилка, 12.07.2024. Материал 1 экз. (рис. 2, 3). Коллектор А.В. Удалой.

Новое местонахождение *V. angustior* на Западно-Сибирской равнине (Иртыш-Обское междуречье в пределах Новичихинского р-на Алтайского края): окрестности пос. Веселая Дубрава, близ оз. Черняжье, осинник (52°16'11" с.ш., 81°01'40" в.д.), подстилка, 16.06.2016. Материал 1 экз. (рис. 2, 4). Коллектор А.В. Удалой.

Местонахождение *Columella cf. aspera* на границе горных и равнинных районов (Томь-Яйское междуречье в пределах Томского р-на Томской обл.): окрестности д. Аркашево, осинник (56°27'12" с.ш., 85°13'58" в.д.), травянистая растительность,

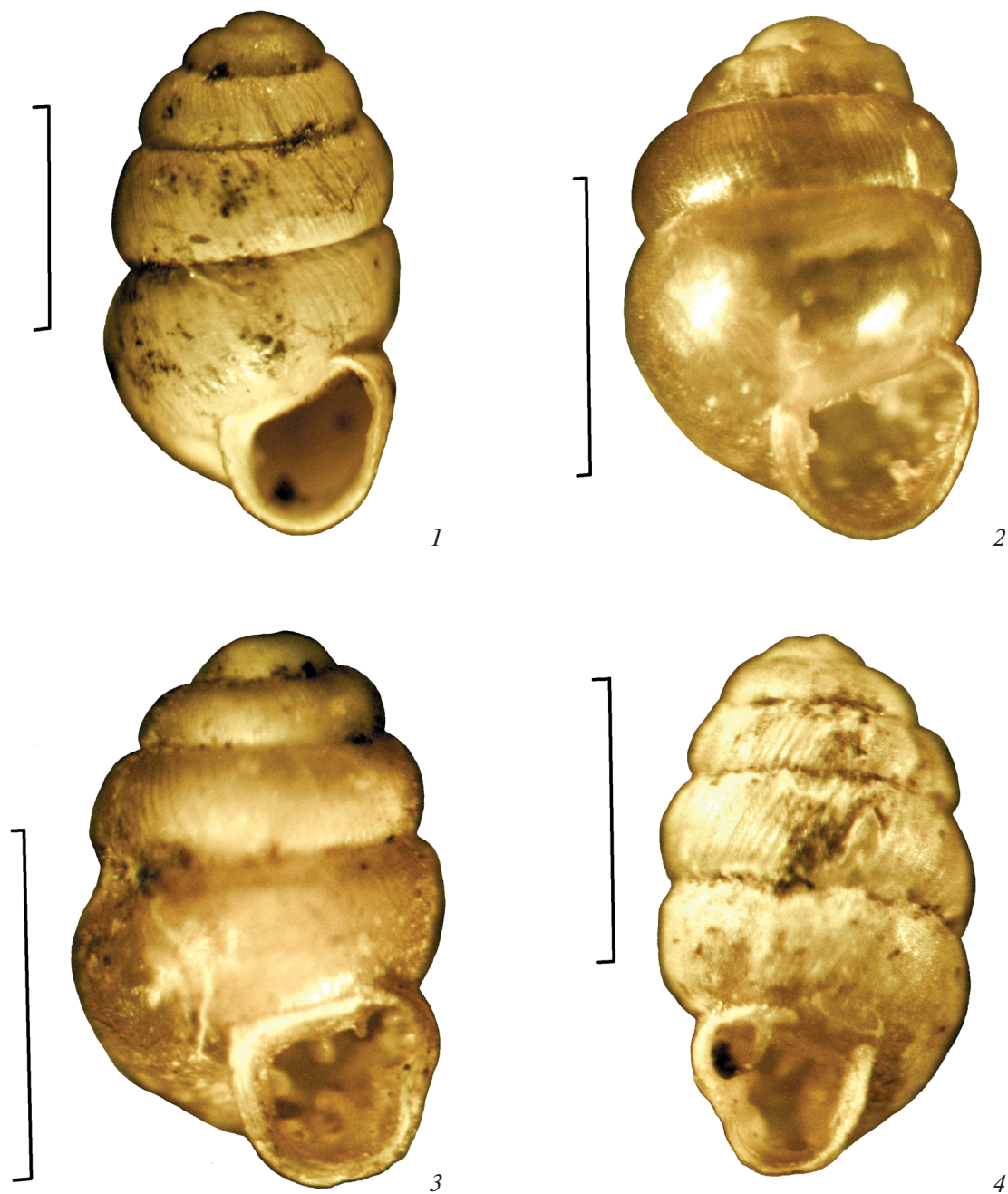


Рис. 2. Раковины вертигинид: 1 – *V. extima*, 2 – *V. geyeri*, 3 – *V. substriata*, 4 – *V. angustior*. Масштаб 1 мм
Fig. 2. Vertiginid shells: 1 – *V. extima*, 2 – *V. geyeri*, 3 – *V. substriata*, 4 – *V. angustior*. Scale 1 mm

22.07.2024. Материал 12 экз. (рис. 3). Коллектор А.В. Удалой.

Новое местонахождение на Кузнецком Алатау (междуречье Белого и Черного Июсов в пределах Ширинского р-на Республики Хакасия): окрестности пос. Коммунар, долина ручья Больничный, лиственный-хвойный лес (54°21'22" с.ш., 89°16'34" в.д.), травянистая растительность,

02.08.1999. Материал: 2 экз. Коллектор: А.В. Удалой. Новое местонахождение на Салаирском кряже (Тарсьма-Суенгинское междуречье в пределах Тогучинского р-на Новосибирской обл.): окрестности бывшего пос. Которово, урочище Которово, осинник (54°37'48" с.ш., 84°46'03" в.д.), почвенная ловушка с формалином, 29.06.1987–13.07.1987. Материал 1 экз. Коллектор И.Ю. Бордовицына.

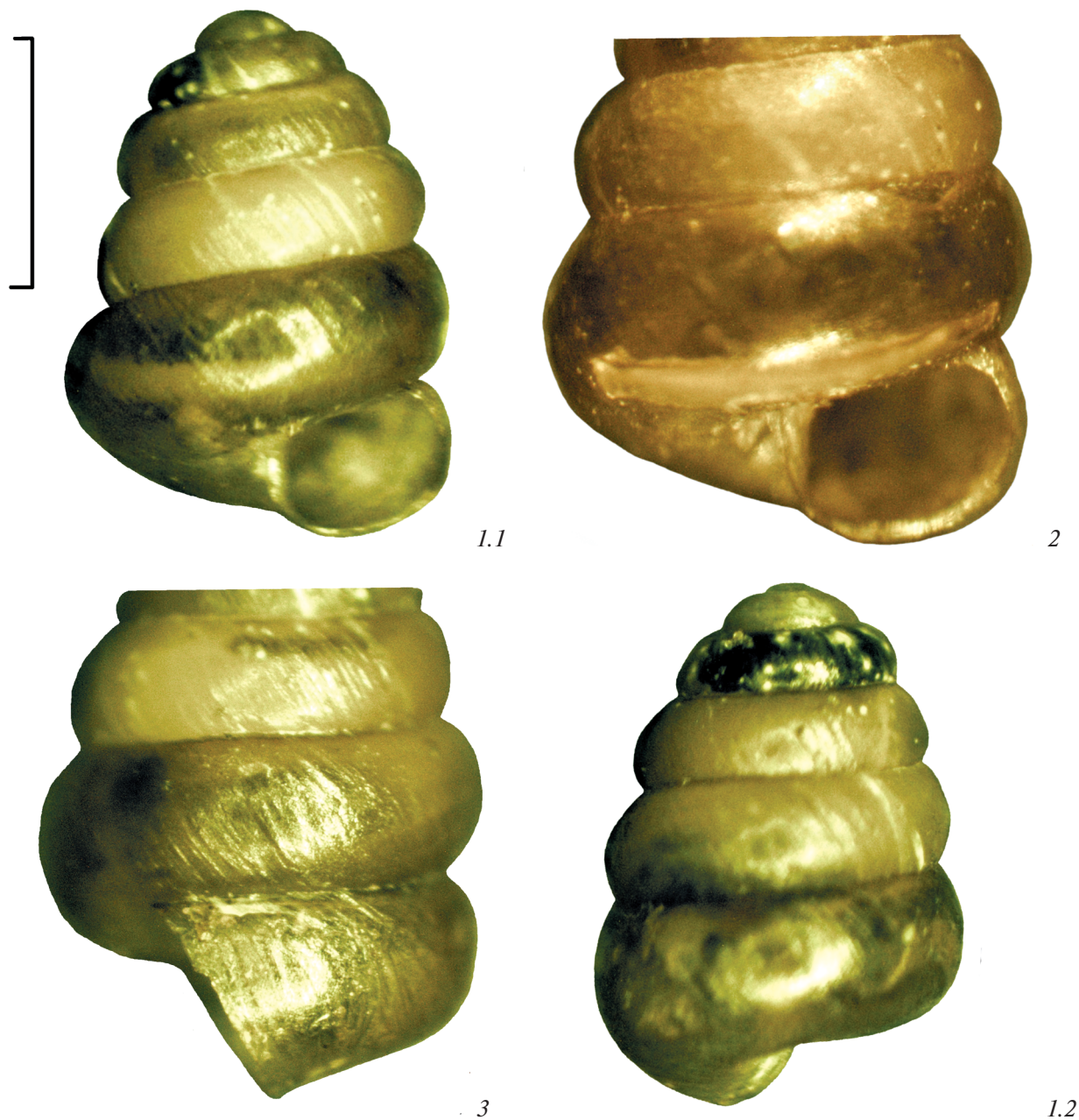


Рис. 3. Раковина *Columella* cf. *aspera* (из Truncatellinidae): 1.1–1.2 – в различных положениях, 2 – форма устья, 3 – опускание нижнего края последнего оборота перед устьем. Масштаб 1 мм

Fig. 3. Shell of *Columella* cf. *aspera* (from Truncatellinidae): 1.1–1.2 – in different positions, 2 – mouth shape, 3 – lowering of the lower edge of the last turn before the mouth. Scale 1 mm

Найденные в районе исследований экземпляры *Columella* cf. *aspera* имеют ряд отличий от экземпляров из европейских популяций. К таковым можно отнести: резкое опускание нижнего края последнего оборота перед устьем, большую глубину шва (особенно это заметно на последнем обороте) и прохождение по периферии последнего оборота светлой ленты (рис. 3).

Эти отличия позволяют нам в дальнейшем уточнить систематическое положение найденных в Западной Сибири популяций. При этом по внешней морфологии сибирские *C. aspera* ближе к европейской форме этого вида, нежели к другим видам рода *Columella* Westerlund, 1878. В связи с этим мы именуем наши экземпляры *Columella* cf. *aspera*. Их размеры немного меньше размеров европейских

C. aspera: высота раковины (ВР) меняется у взрослых особей в пределах от 1.80 до 2.30 мм; ширина раковины (ШР) меняется в пределах от 1.35 до 1.50 мм. По данным Вальдена (Walden, 1966), высота раковины (ВР) *C. aspera* редко превышает 2.50 мм, ширина раковины (ШР) обычно составляет 1.30–1.45 мм. Размеры голотипа *C. aspera*: ВР 2.30, ШР 1.37 мм. Покрышко (Pokryszko, 1990) для этого вида указывает следующие размеры: ВР 2.28–2.40, ШР 1.38–1.43 мм.

По данным Хорсака и Читри (Horsák, Chytrý, 2014), *V. extima* на Западно-Сибирской равнине обитает в зоне лесотундры (67° с.ш.). С учетом сведений Седельникова (1907) по распространению *Pupa arctica* на побережье Обской губы и далее к северу, к ареалу этого вида можно также добавить и зону западносибирской тундры – в том случае, если под *Pupa arctica* подразумевалась форма *Pupa (Vertigo) arctica* Wallenb. var. *extima*, описанная Вестерлюндом (Westerlund, 1877). Местонахождение в окрестностях пос. Покур Сургутского района Тюменской области расположено уже в подзоне средней тайги (61° с.ш.). Окрестности пос. Ягодное (58° с.ш.) Верхнекетского р-на Томской обл. находятся фактически на границе южной тайги и подтайги. Как отмечает Хромых (1988), для данной территории (Прикетский природный район) характерны леса, производные от темнохвойных южно-таежных, а также незначительное количество массивов болот. Южнее предыдущего находится только местонахождение в окрестностях бывшей деревни Басово (55° с.ш.) Усть-Кутского района Иркутской области, где, согласно данным Вите и др. (White et al., 2008), экземпляры *V. extima* присутствуют в голоценовых пойменных отложениях р. Лена. Окрестности деревни Басово расположены, согласно сведениям Мельниковой (2010), в подзоне южной тайги. Оптимальными местами обитания для *V. extima* являются влажные речные долины с богатой растительностью, включающей такие виды ив, как *Salix lapponum* L. и *S. lanata* L. При этом *V. extima* может жить и на известковых болотах, а также в прибрежной растительности – на участках со значительной долей ив. Улитки были найдены даже в березовых лесах – на участках с влажной почвой, там, где хорошо развит покров из папоротников и трав (Walden, 1986). Широкому распространению вида в Сибири, вероятно, способствовали богатство региона водно-болотными угодьями и сглаженность градиентов климатических факторов в интразональных биотопах.

Экземпляры *V. geyeri* были обнаружены в окрестностях с. Филимоновка (57° с.ш.) Асиновского р-на Томской обл., находящихся, согласно данным Хромых (1988), в Притомском природном районе, который относится к подтайге; здесь

значительные территории заняты вторичными хвойно-лиственными лесами и глубоко врезанными долинами мелких рек. Второе местонахождение *V. geyeri* обнаружено в окрестностях с. Киреевск (56° с.ш.) Кожевниковского р-на Томской обл., которые расположены, по данным Хромых (1988), в Обско-Томском природном районе, который также относится к подтайге. Для данного района характерны доминирование сосново-березовых разнотравно-вейниковых лесов и наличие болот в недренированных понижениях ложбин стока и террас. Второе местонахождение можно отнести также к Обскому припойменному району, который был выделен Григором с соавторами (1962) и который имеет интразональный характер. Находку раковины в береговых обнажениях можно объяснить тем, что она была вынесена из прибрежного фитоценоза паводковыми потоками. Благоприятными для обитания *V. geyeri* на Западно-Сибирской равнине являются, вероятно, те же факторы, что и для *V. extima*. Хорсак и др. (Horsák et al., 2007) характеризуют *V. geyeri* как чрезвычайно влаголюбивый вид, который населяет многие типы водно-болотных угодий. При этом его распространение коррелирует с распространением *Carex dioica* L. По данным Неколы и др. (Necola et al., 2018), *V. geyeri* населяет болота, топи и другие водно-болотные угодья с высоким содержанием азота.

Экземпляры *V. substriata* были обнаружены в окрестностях д. Аркашево Томского р-на Томской обл. (56° с.ш.), находящихся, исходя из данных Хромых (1988) в Притомском природном районе, относящемся к зоне подтайги. Моллюски из локалитета, расположенного в окрестностях пос. Ягодное Верхнекетского р-на Томской обл. (58° с.ш.), были обнаружены примерно на границе южной тайги и подтайги. По данным Хорсака и Читри (Horsák, Chytrý, 2014), *V. substriata* на западносибирской равнине распространен в пределах подтайги и южной тайги (57.0°–59.5° с.ш.). Вероятно, *V. substriata* продвигается к северу со стороны Алтае-Саянской горной области (где находится его изолированный участок), используя переходы от равнинной тайги к низкогорной. Вид был найден пока только в лесных фитоценозах, в дальнейшем можно ожидать регистрации и его околводных местонахождений. По сведениям Неколы с соавторами (Necola et al., 2018), основными местообитаниями *V. substriata* являются как влажные леса, так и водно-болотные угодья.

Ранее *V. angustior* на территории Западной Сибири считали вымершим (Архипов и др., 1970). На юге Западной Сибири его находили в плиоценовых и эоплейстоценовых отложениях (Николаев, 1967; Присяжнюк, 1987). Позднее на данной территории стали находить и рецентные экземпляры

V. angustior. Эти находки связаны с зонами степи, лесостепи и подтайги (Увалиева, 1990, Удалой, Новиков, 2005; Удалой, Новиков, 2007; Horsák M, Chytrý M, 2014). Новый локалитет *V. angustior* в окрестностях пос. Весёлая Дубрава Новичихинского р-на Алтайского края (52° с.ш.) также расположен в степной зоне – в ее Южноприалейской провинции, согласно данным Винокурова с соавторами (2005). Моллюск был зарегистрирован как в лесных, так и в луговых местообитаниях, что подтверждает мнение Ксёнжкевич и др. (Książkiewicz et al., 2015) о том, что этот вид предпочитает умеренно влажные местообитания. По мнению Неколы и др. (Necola et al., 2018) *V. angustior* населяет листовую опад самых разных увлажненных местообитаний с высоким уровнем содержания кальция: от болот, лугов и берегов озер до горных лесов.

Большая часть зарегистрированных нами местонахождений *Columella cf. aspera*, согласно данным Березовского (2011), а также Апостоловой и Тузовского (2015), связана с таежным поясом растительности Алтае-Саянской горной области. К таежным можно отнести местонахождения, расположенные в окрестностях пос. Коммунар Ширинского р-на Республики Хакасия и в окрестностях бывшего пос. Которово Тогучинского р-на Новосибирской области. Обнаружение *Columella cf. aspera* на границе горных и равнинных районов в зоне подтайги свидетельствует о продвижении этого вида к северу, чему, по всей видимости, способствуют растительные переходы от низкогорной тайги к равнинной. Как отмечают Григор

и др. (1962), данная территория является переходной от темнохвойной тайги и сосновых лесов к березовым лесам и лесным лугам. Темнохвойная тайга здесь сохранилась в виде островов, основными же лесообразующими породами являются береза и осина. Эти леса принято рассматривать как вторичные, сменившие хвойную тайгу (в прошлом соединявшую равнинную тайгу с горной тайгой Кузнецкого Алатау). По мнению Вальдена (Walden, 1966), а также Хорсака и др. (Horsák et al., 2013), *C. aspera* предпочитает хвойные леса, произрастающие на бедных кальцием и кислых почвах, например, такие как ельники на торфяной почве. По нашим данным *Columella cf. aspera* населяет преимущественно те фитоценозы, где в древостое преобладают лиственные породы деревьев, чаще всего осина. Это, по нашему мнению, не противоречит данным Вальдена (Walden, 1966) и Хорсака с соавторами (Horsák et al., 2013), так как и в примеси, и в составе подроста наших фитоценозов (из окрестностей д. Аркашево, пос. Коммунар и бывшего пос. Которово) присутствуют хвойные породы (главным образом пихта).

Таким образом, из всех перечисленных видов наземных моллюсков обитателем бореальной области Палеарктики можно считать *Vertigo extima*. Вид распространен на обширной территории, простирающейся от Скандинавии до Чукотки и от зоны тундры до южной тайги включительно. Все другие перечисленные виды можно отнести к группе европейско-сибирских.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Апостолова Н.А., Тузовский Е.В., 2015. Салаирский кряж / Методическое пособие по краеведению. Белово. С. 8–41. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://kuztur42.narod.ru/_private/akademia/Apostolova_Tuzovski_Salairski_krag.pdf. Дата обновления: 28.10.2025.
2. Архипов С.А., Вдовин В.В., Мизеров Б.В., Николаев В.А., 1970. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Западно-Сибирская равнина. М.: Наука. С. 68–71.
3. Березовский А.Я., 2011. Природа Ширинского района Республики Хакасия. Физико-географический очерк. Абакан. С. 144–147. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://meridian90.ru/images/geograf/pshr/pshr.pdf?ysclid=mhekngsd4q150137802>. Дата обновления: 25.10.2025.
4. Винокуров Ю.И., Цимбалей Ю.М., Красноярова Б.А., 2005. Физико-географическое районирование Сибири как основа разработки региональных систем природопользования // Ползуновский вестник. № 4. Ч. 2. С. 3–10.
5. Григор Г.Г., Коженкова З.П., Тюменцев Н.Ф., 1962. Физико-географическое районирование Томской области // Вопросы географии Сибири. № 4. Томск: ТГУ. С. 13–25.
6. Кокарева М.А., Кузменкин Д.В., Шарый-оол М.О., 2021. Дополнение к фауне и первые данные по численности наземных моллюсков в низкогорной лесостепи Тигирекского заповедника // Труды Тигирекского заповедника. Вып. 13. Барнаул. С. 100–106.
7. Мельникова Л.А., 2010. Заповедные места Прибайкалья. Тайшет: Библиотечное объединение. С. 2–8. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://bibliotaishet.ru/izdaniya/zapovednye_mesta_pribajkalja.pdf?ysclid=mhelg0vxdq314830885. Дата обновления: 10.10.2025.
8. Николаев В.А., 1967. Эоплейстоценовые моллюски Западно-Сибирской низменности и их стратиграфическое значение / Архипов С.А., Волкова В.С., Волков И.А., Мизеров Б.В., Николаев В.А.,

- Троицкий С.А. Материалы к обоснованию стратиграфической схемы четвертичных отложений Западно-Сибирской низменности. Новосибирск: Наука. С. 63–73.
9. *Присяжнюк В.А.*, 1987. Наземные моллюски плиоцена юга Западной Сибири и Северного Казахстана // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Сб. 8. Л.: Наука. С. 180–182.
 10. *Прозорова Л.А., Засыпкина М.О., Кавун К.В.*, 2007. Виды рода *Columella* Westerlund, 1878 (Gastropoda, Pulmonata, Truncatellinidae) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 11. С. 75–81.
 11. *Седельников А.Н.*, 1907. Растительный и животный мир / Западная Сибирь // Россия. Полное географическое описание нашего Отечества. Настольная и дорожная книга для русских людей. Под ред. В.П. Семенова-Тян-Шанского. Т. 16. С.-Петербург: издание А.Ф. Девриена. С. 146–147.
 12. *Увалиева К.К.*, 1990. Наземные моллюски Казахстана и сопредельных территорий. Алма-Ата: Наука Казахской ССР. С. 32–116.
 13. *Увалиева К.К., Жусупова А.К.*, 1985. Наземные моллюски степных биоценозов Северо-Восточного Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. биол. № 3. С. 28–31.
 14. *Удалой А.В., Новиков Е.А.*, 2005. Новые сведения о распространении наземных моллюсков семейства Vertiginidae (Pulmonata, Geophila) на юге Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 84. № 4. С. 507–509.
 15. *Удалой А.В., Новиков Е.А.*, 2007. К фауне наземных моллюсков равнинного Алтая // Актуальные проблемы экологии и природопользования Сибири в глобальном контексте. Сборник статей в двух частях. Часть 2. Томск: ТПУ. С. 385–388.
 16. *Хромых В.С.*, 1988. Природное районирование // География Томской области. Под ред. А.А. Земцова. Томск: ТГУ. С. 137–170.
 17. *Шарый-оол М.О., Кругова Т.М.*, 2015. Новые сведения по фауне наземных моллюсков (Pulmonata: Stylommatophora) Тигирекского заповедника // Труды Тигирекского заповедника. Вып. 7. Барнаул. С. 49–50.
 18. *Шиков Е.В.*, 2025. Определитель наземных улиток и слизней. Тверь: издатель Е.В. Шиков. С. 87–96.
 19. *Шилейко А.А.*, 1984. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. Т. 3. Вып. 3. Л.: Наука. С. 198–218.
 20. *Шилейко А.А., Рымжанов Т.С.*, 2013. Фауна наземных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata terrestria) Казахстана и сопредельных территорий. М. – Алматы: Товарищество научных изданий КМК. С. 67–68.
 21. *Cameron R.A., Colville B.E., Falkner G., Holyoak G.A., Hornung E., Killeen I.J., Moorkens E.A., Pokryszko B.M., Proschwitz T., Tattersfield P., Valorvirta I.*, 2003. Species Accounts for snails of the genus *Vertigo* listed in Annex II of the Habitat Directive: *V. angustior*, *V. genesii*, *V. geyeri* and *V. moulinsiana* (Gastropoda, Pulmonata: Vertiginidae) // Helderia. Vol. 5. Sonderheft 7. P. 151–170.
 22. *Horsák M., Hájek M., Dítě D., Tichý L.*, 2007. Modern distribution patterns of snails and plants in the western Carpathian spring fens: is it a result of historical development? // Journal of Molluscan Studies. Vol. 73. I. 1. P. 53–60.
 23. *Horsák M., Chytrý M.*, 2014. Unimodal Latitudinal Pattern of Land-Snail Species Richness across Northern Eurasian Lowlands // PLOS ONE. Vol. 9. I. 8, e104035. P. 1–10. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.sci.muni.cz/botany/chytry/Horsak-Chytry2014_PLOS-ONE_with-appendix.pdf. Дата обновления: 15.07.2025.
 24. *Horsák M., Juříčková L., Pícková J.*, 2013. Molluscs of the Czech and Slovak Republics. Zlín: Nakladatelství Kabourek. P. 76–77.
 25. *Książkiewicz Z., Bierežnoj-Bazille U., Krajewski Ł., Gołdyn B.*, 2015. New records of *Vertigo geyeri* Lindholm, 1925, *V. moulinsiana* (Dupuy, 1849) and *V. angustior* Jeffreys, 1830 (Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae) in Poland // Folia Malacologica. Vol. 23. I. 2. Poznań. P. 121–136.
 26. *Meng S.*, 2008. Neue Daten zur Verbreitung der Vertiginidae (Gastropoda: Pulmonata) in Zentralasien // Mollusca. Vol. 26. I. 2. P. 207–219.
 27. *Nekola J.C., Chiba S., Coles B.F., et al.*, 2018. A Phylogenetic Overview of the Genus *Vertigo* O.F. Müller, 1773 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae: Vertigininae) // Malacologia. Vol. 62. I. 1. P. 21–80.
 28. *Pokryszko B.M.*, 1990. The Vertiginidae of Poland (Gastropoda: Pulmonata: Pupilloidea) – a systematic monograph // Annales Zoologici. Vol. 43. I. 8. P. 133–257.
 29. *Sysoev A.V., Schileyko A.A.*, 2009. Land Snails and Slugs of Russia and Adjacent Countries. Sofia-Moscow: Pensoft. P. 201–213.
 30. *Walden H.W.*, 1966. Einige Bemerkungen zum Ergänzungsband zu Ehrmann's "Mollusca", in "Die Tierwelt Mitteleuropas" // Archiv für Molluskenkunde. Bd. 95. H. 1/2. P. 53–55.
 31. *Walden H.W.*, 1986. Über Variation, Verbreitung und Ökologie von *Vertigo extima*, einer für Europa neuen und bisher als selbständiges Taxon übersehenen Art // Archiv für Molluskenkunde. Bd. 117. H. 1/3. P. 39–59.
 32. *Westerlund C.A.*, 1877. Sibiriens Land- och Sötvatten- Mollusker. I. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bandet 14. № 2. Stockholm. P. 32–107.
 33. *White D., Preece R.C., Shchetnikov A.A., et al.*, 2008. A Holocene molluscan succession from floodplain sediments of the upper Lena River (Lake Baikal region), Siberia // Quaternary Science Reviews. Vol. 27. P. 962–971.

Сведения об авторах

Удалой Альберт Викторович – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Российская Федерация;

E-mail: udaloj@mail.ru;

ORCID <https://orcid.org/0009-0000-6313-5605>

Курьина Ирина Владимировна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Российская Федерация;

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru;

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-5587-6972>

Лукьянцев Сергей Владимирович – кандидат биологических наук, доцент кафедры защиты растений Томского государственного университета, Томск, Российская Федерация;

E-mail: lukiantsev.sv@gmail.com;

ORCID <https://orcid.org/0009-0000-0549-2938>

Представлена научным сотрудником ИМКЭС СО РАН А.В. Удалым 12.11.2025

Поступила в редакцию 14.11.2025

После доработки 24.12.2025

Принята к публикации 25.12.2025

About the authors

Udaloi Albert Viktorovich – Candidate of Biological Sciences, Researcher at the Institute of Monitoring of Climate and Environmental Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation;

E-mail: udaloj@mail.ru;

ORCID <https://orcid.org/0009-0000-6313-5605>

Kurina Irina Vladimirovna – Candidate of Biological Sciences, Research Fellow at the Institute of Monitoring of Climate and Environmental Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation;

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru;

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-5587-6972>

Lukyantsev Sergey Vladimirovich – Candidate of Biology, Assistant Professor at the Plant Protection Department, Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation;

E-mail: lukiantsev.sv@gmail.com;

ORCID <https://orcid.org/0009-0000-0549-2938>

Presented by A.V. Udaloi, Research Fellow of the IMCES SB RAS November 12, 2025

Received November 14, 2025

Revised December 24, 2025

Accepted December 25, 2025

УДК 574.1/2/52+594.117(262.5)

DOI: 10.7868/S3034545626020028

Оригинальная статья

Эпибиоз гладкого гребешка (*Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758), *Bivalvia*, *Pectinidae*) в Черном море у берегов Крыма

И.П. Бондарев

Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН (ФИЦ ИнБЮМ), Севастополь, Российская Федерация

e-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

e-mail: bondarev@ibss-ras.ru

Аннотация. Единственный представитель семейства морских гребешков в Черном море *Flexopecten glaber* приведен в Красной книге Республики Крым и Красной книге г. Севастополя как вид, сокращающийся в численности. По современным данным популяция *F. glaber* находится в процессе восстановления, таким образом, повышается экологическая значимость вида в Черном море и возникает необходимость изучения его биоценологических связей. На примере локальных популяций гребешка залива Донузлав, бухт Казачья и Яшмовая полуострова Крым рассмотрены основные особенности биоценологических связей *F. glaber*, приведен список его симбионтов. Количественная оценка показателей развития симбионтов проведена на 100 экземплярах гребешка из каждого района исследований, собранных в июне–июле 2023 г. Сведения о Cyanobacteria, водорослевых обрастаниях и подвижных формах зообентоса эпибиоза *F. glaber* приводятся впервые. Список основных водорослей-эпифитов гребешка включает 25 видов (Chlorophyta – 6, Ochrophyta – 8, Rhodophyta – 11). На раковинах *F. glaber* были обнаружены 39 видов зообентоса, представляющих 7 биологических типов: Porifera – 3 вида, Cnidaria – 1, Bryozoa – 2, Annelida – 7, Mollusca – 19, Arthropoda – 6 и Chordata – 1 вид. Гребешок рассматривается как ядро консорции, связанных с ним организмов.

Ключевые слова: зообентос, макрофиты, морской гребешок, экология, эпибионты

Финансирование. Данная работа финансировалась за счет средств бюджета по теме государственного задания Федерального Государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения», Государственная регистрация № 124022400148-4. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Конфликт интересов. Автор данной работы декларирует отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Благодарности. Автор благодарен анонимным рецензентам за конструктивные рекомендации, следование которым позволило повысить качество текста статьи, а также зав. редакцией “Зоологического журнала” Л.Л. Случевской.

Ссылка для цитирования: Бондарев И.П. Эпибиоз гладкого гребешка (*Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758), *Bivalvia*, *Pectinidae*) в Черном море у берегов Крыма // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 2. С. 15–35. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020028>

Epibiosis of the Smooth Scallop (*Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758), Bivalvia, Pectinidae) off the Coasts of Crimea, Black Sea

I.P. Bondarev

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas. Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

E-mail: bondarev@ibss-ras.ru

Abstract. The only representative of the scallop family in the Black Sea, *Flexopecten glaber*, is listed in the Red Book of the Republic of Crimea and in the Red Book of the city of Sevastopol as a species declining in numbers. According to modern data, the *F. glaber* population is in the process of recovery, this increasing the ecological importance of the species in the Black Sea and warranting the need in studying its biocenotic relationships. Using the scallop local populations of Donuzlav Bay, Kazachya Bay, and Yashmovaya Bay on the Crimean Peninsula as examples, the key features of the biocenotic relationships of *F. glaber* are examined, and a list of its symbionts is provided. A quantitative assessment of symbiont development indicators was conducted using 100 scallop specimens from each study area, collected in June–July 2023. Information on Cyanobacteria, algal fouling and mobile forms of zoobenthos of the *F. glaber* epibiosis is presented for the first time. The list of the main epiphytic algae of the scallop includes 25 species (Chlorophyta – 6, Ochrophyta – 8, Rhodophyta – 11). Thirty-nine species of zoobenthos, representing 7 biological phyla, were found on the shells of *F. glaber*: 3 species of Porifera, 1 species of Cnidaria, 2 species of Bryozoa, 7 species of Annelida, 19 species of Mollusca, 6 species of Arthropoda, and 1 species of Chordata. The scallop is considered the core of a consortium of associated organisms.

Keywords: zoobenthos, macrophytes, scallop, ecology, epibionts

Funding. This work was funded from the budget under the topic of the state assignment of the Federal State Budgetary Institution of Science Federal Research Center “A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences” “Biodiversity as a basis for sustainable functioning of marine ecosystems, criteria and scientific principles of its conservation”, State Registration No. 124022400148-4. No additional grants were received to conduct or supervise this particular study.

Conflict of interests. The author of this work declares the absence of obvious and potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Acknowledgements. The author is grateful to the anonymous reviewers for constructive recommendations, following which improved the quality of the text of the article, and also the head of the editorial board of the Zoological Journal, L.L. Sluchevskaya.

For Citation: Bondarev I.P. Epibiosis of the Smooth Scallop (*Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) Bivalvia, Pectinidae) off the Coast of Crimea. *Zoologicheskij zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 2. pp. 5–35. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626020028>

Двустворчатый моллюск *Flelopecten glaber* (Linnaeus, 1758) — единственный представитель семейства морских гребешков (Pectinidae) в Черном море. Он является элементом комплекса фильтраторов, который играет важную роль в экосистеме Черного моря. Гладкий гребешок в начале XX века был массовым видом и объектом промысла [21] и до середины XX века *F. glaber* являлся ведущей, а также характерной формой для ряда биоценозов двустворчатых моллюсков Черного моря [24]. К 1960-м годам произошла значительная депопуляция гладкого гребешка в Черном море и его скопления у берегов Крыма остались только в Каркинитском заливе [17]. Это послужило причиной занесения *F. glaber* в Красную книгу Республики Крым [26] и Красную книгу г. Севастополя [27] как вида, сокращающегося в численности. В последние годы в печати стали появляться сведения о восстановлении популяции *F. glaber* в Черном море [2; 4; 5; 25; 28; 33; 34; 36; 38; 45; 48]. Судя по имеющимся данным, восстановление популяции может вернуть гладкого гребешка в число не только ценозообразующих видов [28], но даже перспективных промысловых объектов [36]. Тем не менее состояние популяция *F. glaber* является неустойчивым, и вид нуждается в охране. В свою очередь, для разработки мер охраны популяции гребешка требуется тщательное изучение его биоценологических связей [2; 5].

Наиболее тесные, длительные и разнообразные биоценологические связи формируются у моллюсков с эпибионтами. Комплексы эпибионтов (эпибиозы) *Bivalvia* изучаются достаточно давно и представителям семейства Pectinidae, которые являются ценными объектами промысла и культивирования, уделено особое внимание [1; 14; 23; 39; 46]. Сообщества эпибионтов моллюсков, формирующиеся в водной среде, состоят из таксономически разнообразных сидячих, малоподвижных и подвижных организмов. Совокупность организмов, обитающих на раковине каждого конкретного моллюска, принято считать консорцией [4; 6; 7; 8–10; 23; 35].

Эпибиозы морских гребешков рассматриваются как источник увеличения биоразнообразия на рыхлых грунтах в различных районах Мирового океана [1; 14; 23; 46]. Основными зооэпибионтами морских гребешков являются губки, мшанки, полихеты и усонogie раки [39], эти таксономические группы организмов характерны и для эпибиоза черноморского гребешка [21; 24]. Детализированная информация по эпибионтам *F. glaber* до последнего времени практически отсутствовала, и недостаток данных по биологии и экологии *F. glaber* отмечался ранее. Данные, полученные при исследовании поселения *F. glaber* в бухте Казачьей,

Крым [2], отчасти восполнили этот пробел для черноморского гребешка.

Главной целью данной работы является представление новой информации о биоценологических связях *F. glaber*, которая дополнит сведения об экологии вида и будет полезной как для охраны, так и для перспективного культивирования и возможного промысла гребешка в Черном море. Для достижения цели определен таксономический состав эпибиоза гребешка в районах исследования, дана количественная оценка вклада эпибионтов в консорцию, рассмотрены позитивные и негативные аспекты воздействия эпибиоза на отдельные особи и популяцию *F. glaber*, а также роль гребешка в сохранении биоразнообразия экосистемы Черного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследований экстенсивности и интенсивности эпибиоза гребешков собран в июне — июле 2023 г. на глубинах 1.0–17.0 м в трех районах: 1 — залив Донузлав, 2 — бухта Казачья и 3 — бухта Яшмовая Крыма (рис. 1).

Залив Донузлав расположен на северо-западном побережье Крыма, ограничивая с юга Тарханкутский полуостров. Длина залива около 30 км, самое широкое место — 9 км в устье. От Черного моря залив отделяет песчаная коса, сквозь которую прорыт узкий канал шириной около 200 м (рис. 1, 1). На большей части акватории залива преобладают глубины менее 4–5 м, и лишь в районе центральной котловины глубина достигает 28 м.

Бухта Казачья расположена в юго-западной части полуострова Крым и представляет собой открытую на север полузамкнутую акваторию (рис. 1, 2),



Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб: 1 — залив Донузлав, 2 — бухта Казачья, 3 — бухта Яшмовая

Fig. 1. Map of sampling areas: 1 — Donuzlav Bay, 2 — Kazachya Bay, 3 — Yashmovaya Bay

ее максимальная длина 2.8 км, ширина 1.1 км, глубина 22 м. Берега бухты сложены известняками, которые формируют невысокие уступы.

Бухта Яшмовая расположена на юго-юго-западной оконечности Крымского полуострова к востоку от мыса Фиолент. Ее полностью открытая на юг акватория (рис. 1, 3) обрамлена с севера галечным пляжем протяженностью около 800 м в окружении скальных берегов. По мере увеличения глубины размер гальки уменьшается и на глубине от 10–12 м до 20 м дно покрыто гравийными отложениями с примесью песка и мелкой гальки.

Исследованные акватории, несмотря на разную степень открытости, имеют свободный водообмен с открытым морем, благодаря чему соленость воды в местах отбора проб соответствовала средней черноморской солености – 17.8–18.2‰.

В каждом из районов (в местах скоплений) водозабор безвыборочно собрано по 100 живых особей гребешка с эпибионтами: в Донузлаве и Казачьей бухте на глубинах 2–6 м, в бухте Яшмовой – 15–17 м. Пробы *F. glaber* помещали в пластиковый пакет с указанием глубины и биотопа. Распределение гребешка оценивалось визуально, оценка плотности производилась с помощью мерной рамки 1×1 м.

У гребешков – двустворчатых моллюсков, ориентированных по отношению к поверхности грунта горизонтально, видовой состав обрастателей на разных створках гребешков различается, что позволяет разделить консорцию связанных гидробионтов на два яруса – верхний и нижний [23]. Совокупность организмов, обитающих на раковине каждого конкретного моллюска, рассматривается как консорция. Для каждого вида консорции гребешка, по методике, предложенной Наумовым [23], оценивались показатели развития: частота встречаемости (экстенсивность), численность и/или проективное покрытие на створках (интенсивность седвазии).

Цианопрокарियोты (Cyanobacteria) включены в список эпифитов на уровне типа. Видовой состав

макрофитобентоса определялся по Зиновой [15] с учетом современных таксономических ревизий [40].

Диагностика таксонов зообентоса производилась на основе соответствующих разделов «Определителя фауны Черного и Азовского морей» под редакцией Водяницкого [11–13] с учетом современных работ, приведенных в списке литературы.

Для диагностики эпибионтов использован микроскоп-бинокляр МБС-10. Основные размерные показатели гребешков (высота Н – расстояние от верхней части макушки до нижнего (вентрального) края раковины, длина L – расстояние от переднего до заднего края раковины и линейные размеры других объектов) измерялись штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Объекты исследования после осушения фильтровальной бумагой взвешивались на электронных весах WLM-200 с точностью до 0.01 г, в отдельных случаях – до 0.0001 г. Возраст особей гребешка определяли по нерестовым линиям, в соответствии с методикой Бондарева [34]. Диск створок раковины *F. glaber* округлый, но чаще незначительно вытянут в длину, и с возрастом аллометрия увеличивается [3]. Поэтому при определении площади поверхности створки гребешка (S) по известной формуле для площади круга использовался средний диаметр диска створки – (H+L)/2. Проективное покрытие водорослей вычислялось по измерениям мерной лентой *in situ*. Вычисление площадей, средних значений (M) и стандартного отклонения (SD) выполнено с помощью программ пакета MS Office Excel–v10.

Основные параметры размера и возраста особей *F. glaber* из районов отбора проб приведены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Местообитания *F. glaber* в районах исследования

В заливе Донузлав *F. glaber* обитает на глубинах от 0.5 м до 17 м, а основные скопления

Таблица 1. Основные параметры размера и возраста особей *F. glaber* из районов отбора проб

Table 1. Main parameters of size and age of *F. glaber* individuals from sampling areas

Район	Н, мм			L, мм			S, см ²			Возраст	
	Max	M	SD	Max	M	SD	Max	M	SD	Max	M
1	58.8	39.7	9.47	65.0	41.8	12.33	30.1	13.0	4.1	5	2
2	55.7	39.1	7.37	59.5	39.4	9.93	26.0	12.1	3.1	4	2
3	50.2	34.2	8.35	52.2	36.7	8.96	20.6	9.8	2.2	3	2

Примечание. Район: 1 – залив Донузлав, 2 – бухта Казачья, 3 – бухта Яшмовая. Н – высота раковины, L – длина раковины, S – площадь поверхности створки раковины, Max – максимальное значение параметра, M – среднее значение, SD – стандартное отклонение.

Note. Region: 1 – Donuzlav Bay, 2 – Kazachya Bay, 3 – Yashmovaya Bay. H – shell height, L – shell length, S – shell valve surface area, Max – maximum parameter value, M – mean value, SD – standard deviation.

с плотностью до 12 экз./м² обнаружены на глубинах 2–4 м. Скопления гребешка приурочены к ракушечным, каменистым и песчаным окнам среди зарослей *Chara* sp. и других водорослей, являющихся основой соответствующих биоценозов. Наличие толщ песчаных отложений на дне и берегах залива Донузлав, а также его орография способствуют периодической мобилизации песчаных частиц с поверхности дна штормовыми волнами. Песчинки обнаружены в мантийной полости у 15% гребешков.

В прибрежной зоне бухты Казачьей под водой до глубины 1–2 м доминируют прикрепленные бурые водоросли *Treptacantha barbata* (Stackhouse) Orellana, Sansón и *Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy (субдоминант). Гребешок в бухте Казачьей населяет глубины от 1 м до 8 м, плотность его распределения изменяется от 0.1–3.0 до 10 экз./м² в ядре поселения. На глубинах 1–2 м до 4.5 м расположены песчано-ракушечные грунты с зарослями водорослей, среди которых доминирует морская трава *Zostera noltei* Hornemann. По мере увеличения глубины количество раковин в грунте уменьшается, песчаные частицы становятся мельче, появляется примесь ила и увеличивается ее количество. В зоне илистого песка на глубине 4–8 м водоросли встречаются разреженно, преимущественно это формы, прикрепленные на раковинах живых моллюсков.

В бухте Яшмовой *F. glaber* обитает глубже 12 м на гравийно-песчаном грунте, располагаясь преимущественно во впадинах рифелей, которые сформированы придонными течениями. Наиболее плотные скопления в этом районе (до 10 экз./м²)

гребешок формирует на глубинах 15–17 м. На рыхлых грунтах отсутствуют макроводоросли, за исключением обрастаний раковин моллюсков и редких валунов скальных пород.

Эпибионты

Cyanobacteria в исследованных районах встречаются на раковинах *F. glaber*, проникая внутрь створки, разрушая и обесцвечивая поверхность и придавая ей специфический, не присущий гладкому гребешку сине-зеленый (рис. 2А) либо редкий для гладкого гребешка розовый окрас (рис. 2Б). Проникая в толщу створки по ходам, просверленным губкой *Pione vastifica* (Hancock, 1849), они способны дойти до ее внутренней поверхности (рис. 2В).

Cyanobacteria встречались на поверхности раковин в зал. Донузлав у 52% особей *F. glaber* на верхних створках и у 12% на нижних, где они обнаружены у более чем 80% гребешков старше двух лет и у 15% более молодых гребешков. Интенсивность седвазии и инвазии цианобактериями возрастает по мере увеличения возраста гребешков, достигая 90% поверхности у некоторых старых особей. На раковинах *F. glaber* бухты Казачьей цианобактерии были обнаружены реже всего (28% / 3% — здесь и далее в числителе указываются значения экстенсивности для верхних, а в знаменателе — для нижних створок), а у гребешков бухты Яшмовой экстенсивность эпибиоза *Cyanobacteria* была максимальной, 68% / 5% (табл. 2).

Fungi. Патологические изменения внутренней поверхности створок гребешка, как верхней (Рис. 2Г), так и нижней, в виде характерных

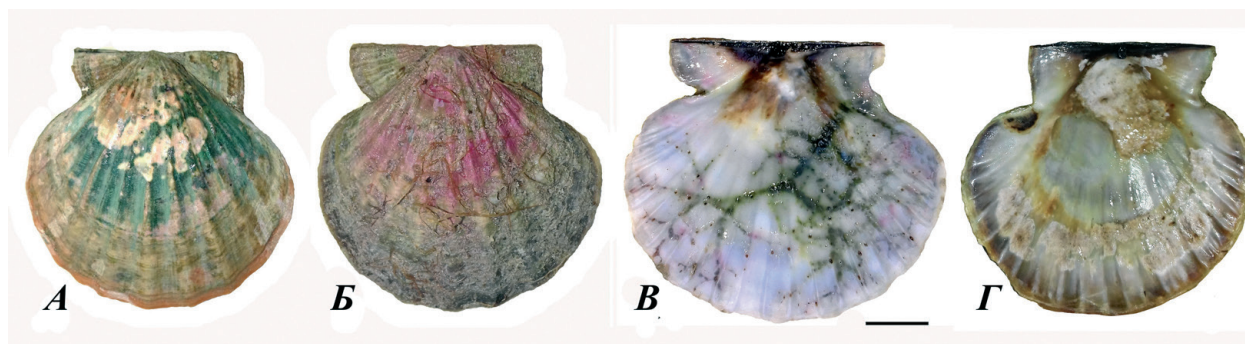


Рис. 2. Створки раковин *F. glaber* из залива Донузлав, глубина 2.5–3.0 м с эпибионтами: А, Б — внешняя поверхность верхней створки оранжевой морфы гребешка (А — измененная синезелеными *Cyanobacteria* и зеленой водорослью *Gomontia polyrhiza*, Б — измененная розовыми *Cyanobacteria*); В, Г — внутренняя поверхность (В — нижняя створка с *Cyanobacteria* и *G. polyrhiza*, проникающими по ходам сверлящей губки *Pione vastifica*; Г — верхняя створка с известковыми наплывами — следствием раковинной болезни, вызываемой паразитическим грибом *Ostracoblabe implexa*). Масштабная линия 1 см

Fig. 2. *F. glaber* shell valves from Donuzlav Bay, depth 2.5–3.0 m with epibionts: А, Б — outer surface of the upper valve of the orange morph of the scallop (А — modified by blue-green *Cyanobacteria* and the green alga *Gomontia polyrhiza*, Б — modified by pink *Cyanobacteria*); В, Г — inner surface (В — lower valve with *Cyanobacteria* and *G. polyrhiza* penetrating through the passages of the boring sponge *Pione vastifica*; Г — upper valve with calcareous calluses — a consequence of shell disease caused by the parasitic fungus *Ostracoblabe implexa*). Scale bar 1 cm

Таблица 2. Перечень таксонов основных эпифитов на раковинах *F. glaber* и экстенсивность (%) обрастания их верхних/нижних створок в районах исследования

Table 2. List of taxa of the main epiphytes on *F. glaber* shells and the extensiveness (%) of fouling of their upper/lower valves in the study areas

Таксоны	Цикл развития	Встречаемость, % по районам		
		1	2	3
Цианобактерия	Однолетний	52/12	28/3	68/5
Plantae, Chlorophyta				
<i>Chaetophoropsis pistiformis</i> (Roth) B. Wen Liu, Qian Xiong, X. Dong Liu, Z. Yu Hu & G. Xiang Liu	Однолетний	–	22/6	–
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing	Однолетний	3/–	6/–	–
<i>Cladophora liniformis</i> Kützing	Однолетний	–	9/–	–
<i>Gomontia polyrhiza</i> (Lagerheim) Bornet & Flahault	Однолетний	64/8	44/6	–
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus	Однолетний	–	5/–	–
<i>Ulvella viridis</i> (Reinke) Nielsen, O’Kelly & Wysor	Однолетний	–	8/–	–
Plantae, Rhodophyta				
<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby	Однолетний	–	4/–	3/–
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth	Однолетний	–	10/–	4/–
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh	Однолетний	5/–	12/–	2/1
<i>Dasya baillouviana</i> (S.G. Gmelin) Montagne	Сезонный	–	8/–	–
<i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamouroux) Penrose & Y.M. Chamberlain	Многолетний	36/15	23/7	31/8
<i>Gracilaria dura</i> (C. Agardh) J. Agardh	Многолетний	1/–	4/–	1/–
<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh	Многолетний	1/–	12/–	1/–
<i>Laurencia obtusa</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	Многолетний	4/–	18/–	1/–
<i>Lophosiphonia obscura</i> (C. Agardh) Falkenberg	Многолетний	12/3	5/1	1/–
<i>Peyssonnelia dubyi</i> P. Crouan & H. Crouan	Многолетний	1/1	2/1	2/–
<i>Vertebrata reptabunda</i> (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs	Многолетний	10/3	6/1	–
Chromista, Ochrophyta (Phaeophyceae)				
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	Сезонный	15/–	17/–	–
<i>Dictyota fasciola</i> (Roth) J.V. Lamouroux	Сезонный	24/–	7/–	–
<i>Dictyota spiralis</i> Montagne	Сезонный	–	3/–	2/–
<i>Nereia filiformis</i> (J. Agardh) Zanardini	Многолетний	–	3/–	2/–
<i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy	Сезонный	–	32/–	–
<i>Spermatocnus paradoxus</i> (Roth) Kützing	Сезонный	2/–	3/–	–
<i>Treptacantha barbata</i> (Stackhouse)	Многолетний	–	11/–	–
<i>Zanardinia typus</i> (Nardo) P.C. Silva	Многолетний	–	4/2	5/1

Примечания. Район: 1 – залив Донузлав, 2 – бухта Казачья, 3 – бухта Яшмовая.

Notes. Region: 1 – Donuzlav Bay, 2 – Kazachya Bay, 3 – Yashmovaya Bay.

известковых наплывов на внутренней поверхности являются следствием раковинной болезни, вызываемой паразитическим грибом *Ostracoblabe implexa* Vorn & Flahault [43]. Результаты воздействия поражающего грибка обнаружены у 17% особей из Донузлава и только у 2% особей из бухты Казачьей, а у гребешка бухты Яшмовой признаки раковинной болезни не обнаружены. Экстенсивность и интенсивность проявления раковинной

болезни повышается по мере увеличения возраста особей. В Донузлаве среди гребешков возраста до 1 года особи не имеют признаков поражения грибом, в возрасте 2 лет 7% особей имеют признаки поражения грибом, 3 лет – 16%, 4 лет – 34%, 5 лет – 66%. Интенсивность поражения увеличивается от едва заметных проявлений у молодых до 60% площади поверхности створки у 4-5-летних особей.

Водорослевые обрастания. Таксономический список основных эпифитов исследованного гребешка включает 25 видов трех типов (отделов) царств Plantae и Chromista (табл. 2). Эпифиты гребешков залива Донузлав представлены 13 видами (Chlorophyta – 2, Ochrophyta – 3, Rhodophyta – 8). В бухте Казачьей на раковинах *F. glaber* были обнаружены все 25 видов (Chlorophyta – 6, Ochrophyta – 8, Rhodophyta – 11), а в бухте Яшмовой – 12 видов (Ochrophyta – 3, Rhodophyta – 9) (табл. 2).

Зеленые водоросли (Chlorophyta) представлены в эпибиозе гребешка шестью видами с однолетним жизненным циклом. Все они обнаружены в бухте Казачьей, 2 из них найдены в заливе Донузлав (табл. 2). Наиболее часто встречалась сверлящая водоросль *Gomontia polyrhiza* (Lagerheim) Bornet, Flahault. Проникая в поверхностные слои раковины (рис. 2А) и достигая внутренних слоев по ходам губки *P. vastifica* (рис. 2С), она может покрывать до 50% поверхности створок *F. glaber*. Максимальная экстенсивность заселения гребешка *G. polyrhiza* отмечена в Донузлаве (64% / 8%), на створках гребешка бухты Казачьей она была ниже (44% / 6%). К сверлящим водорослям относятся и *Ulvella viridis* (Reinke) R. Nielsen, O'Kelly, Wysor, обнаруженная только на гребешке бухты Казачьей с экстенсивностью 8%. Также только в бухте Казачьей встречалась *Chaetophoropsis pisiformis* (Roth) B. Wen Liu, Qian Xiong, X. Dong, формирующая бугристый слизистый покров до 40% поверхности створки и 22% гребешков. Кустовые формы представлены *Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kützing и *Cladophora liniformis* Kützing, единичные кустики которых высотой до 5 см обнаружены, соответственно, с экстенсивностью до 6 и 9% на верхних створках гребешков. Единичные узкие пластинчатые слоевища *Ulva intestinalis* Linnaeus длиной до 7 см обнаружены на верхней створке у 5% гребешков Казачьей бухты (табл. 2).

Красные водоросли (Rhodophyta) имеют наибольшее видовое разнообразие в эпибиозе гребешка: 8 – в Донузлаве, 11 – в Казачьей бухте и 9 видов в бухте Яшмовой. Среди них 7 многолетних видов, 3 однолетних и один сезонный вид (табл. 2).

Многолетник *Gracilaria dura* (C. Agardh) J. Agardh обнаружен в обрастаниях гребешка во всех трех исследованных районах. *G. dura* с высотой куста до 12 см и весом до 1.2 г чаще всего (4%) встречался в бухте Казачьей. В двух других районах ее экстенсивность составляла 1% (табл. 2). *Laurencia coronopus* J. Agardh с экстенсивностью 12% развита на верхних створках створок *F. glaber* Казачьей бухты и редко (по 1%) в двух других районах (табл. 2). Высота кустиков составляет 5–10 см, масса – до 1.25 г. *Laurencia obtusa* (Hudson) J.V. Lamouroux довольно часто (18%)

присутствовала в эпибиозе гребешка бухты Казачьей, реже – 4% – в зал. Донузлав и 1% – в бухте Яшмовой (табл. 2). Высота кустиков составляет 5–7 см, масса – до 0.8 г.

Стелющиеся по поверхности створок гребешка основания слоевищ *Lophosiphonia obscura* (C. Agardh) Falkenberg и *Vertebrata reptabunda* (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs покрывают до 20% их площади при экстенсивности до 12% и массе до 1.0 г в заливе Донузлав. В бухте Казачьей покрытие створок гребешка не превышало 10% при экстенсивности 5%, а в бухте Яшмовой таллом длиной 2.5 см отмечен единично (табл. 2). Вертикальные побеги этих видов не превышали по высоте 1.5 см.

Многолетняя корковая водоросль *Hydrolithon farinosum* (J.V. Lamouroux) Penrose & Y.M. Chamberlain – наиболее часто встречающийся вид Rhodophyta – обнаружен во всех исследованных популяциях гребешка преимущественно на верхней створке с экстенсивностью 36, 23 и 31%, в районах 1, 2 и 3 соответственно (табл. 2). Этот вид способен распространяться и на нижнюю створку, где его экстенсивность несколько ниже – 15, 7 и 8% соответственно. Площадь покрытия верхних створок гребешка *H. farinosum* в среднем составляет 3–5%, у отдельных особей – до 25–30%, а на нижних створках покрытие не превышает 5% (табл. 2). Биомасса *H. farinosum* на отдельной особи *F. glaber* не превышает 0.015 г. Еще одна корковая многолетняя красная водоросль – *Peyssonnelia dubyi* P. Srouan & H. Srouan – с экстенсивностью 1–2% обнаружена на раковинах гребешка во всех районах (табл. 2). Площадь покрытия створок гребешка *P. dubyi* не превышает 3–5%, а масса – 0.001 г.

Однолетние виды – *Ceramium deslongchampsii* Chauvin ex Duby и *Ceramium diaphanum* (Lightfoot) Roth – обнаружены в эпибиозе гребешка районов 2 и 3 с экстенсивностью от 3 до 10%. Их одиночные кустики не превышали в высоту 5 см при весе до 0.35 г. Кустики однолетника *Chondria dasyphylla* (Woodward) C. Agardh массой до 1.35 г достигали 8 см в высоту, а их проективное покрытие – 10 см².

Сезонный вид *Dasya baillouviana* (S.G. Gmelin) Montagne (рис. 3А, 3Б) обнаружен с экстенсивностью 8% в эпибиозе гребешка только бухты Казачьей. Высота его куста достигает 39.5 см (рис. 3А), масса 33 г, биомасса 3.5 г/см². При площади подошвы куста менее 1 см² (рис. 3А) проективное покрытие *D. baillouviana* может достигать 700 см², что более чем в 80 раз превышает площадь поверхности гребешка и создает максимальный маскировочный эффект (рис. 3Б).

Бурые водоросли (Ochrophyta) эпибиоза *F. glaber* представлены восемью видами: пятью сезонными и тремя многолетними (табл. 2). Сезонные виды *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V. Lamouroux



Рис. 3. Экземпляры *F. glaber* с эпифитами: *A, Б* – с красной водорослью *Dasya baillouviana* (*Б* – in situ в бухте Казачьей, глубина 4.5 м), *В* – комплекс эпифитов с преобладанием *Padina pavonica*. Масштабные линии 1 см

Fig. 3. Specimens of *F. glaber* with epiphytes: *A, B* – with the red alga *Dasya baillouviana* (*B* – in situ in Kazachya Bay, depth 4.5 m), *B* – a complex of epiphytes with a predominance of *Padina pavonica*. Scale bars 1 cm

и *Dictyota fasciola* (Roth) J.V. Lamougeux имеют наибольшие показатели экстенсивности (15 и 17%, 24 и 7%) в мелководных популяциях Донузлава и бухты Казачьей, соответственно, а на более глубоководных гребешках бухты Яшмовой не обнаружены. Кусты *D. fasciola* не превышают 10 см по высоте и 2.2 г по суммарному весу. Подошвы кустов *D. dichotoma* высотой до 15 см могут покрывать до 10% площади поверхности гребешка, а их

проективное покрытие может в 5 раз превышать площадь створки. Суммарный вес талломов на одном гребешке достигает 8.2 г. Спиральные талломы *Dictyota spiralis* Montagne длиной до 8 см обнаружены с экстенсивностью 3 и 2% в эпибиозе гребешка бухт Казачьей и Яшмовой соответственно. В этих двух районах такие же экстенсивность и высота кустов установлены для *Nereia filiformis* (J. Agardh) Zanardini. Проективная площадь покрытия

у последних двух видов может превышать площадь поверхности створки гребешка, а вес на отдельной особи достигает 2.1 г.

Наибольшая среди всех эпифитов гребешка экстенсивность (32%) отмечена у *Padina pavonica* в эпилбиозе *F. glaber* бухты Казачьей, где часто является доминирующим видом (рис. 3B). Масса *P. pavonica* на отдельном гребешке достигает 6.1 г при высоте куста 14 см. Площадь подошвы этой водоросли составляет около 2 мм², при этом площадь проективного покрытия ее куста может в 4 раза и более превышать площадь поверхности створки *F. glaber*.

Одиночные кусты *Treptacantha barbata* обнаружены только на гребешке бухты Казачьей, при экстенсивности 11% могут достигать 25 см в высоту и массы 28.6 г на отдельной особи. Однако на раковинах *F. glaber* присутствуют преимущественно проростки *T. barbata* высотой до 5–6 см и суммарной массой до 2.1 г. Площадь проективного покрытия одиночного куста *T. barbata* может многократно превышать площадь поверхности гребешка, при площади подошвы до 0.5 см².

Zanardinia typus (Nardo) P.C. Silva с кожистым слоевищем чаще (5%) встречается на раковинах относительно глубоководной популяции *F. glaber* бухты Яшмовой. Это один из немногих видов водорослей, которые распространяются и на нижнюю створку гребешка. В эпилбиозе гребешков бухты Казачьей это каждый второй случай (4 и 2%). Вес слоевищ *Z. typus* на отдельной особи гребешка достигает 1.06 г.

Количественные показатели водорослевых обрастаний *F. glaber* варьируют в широких пределах. На раковинах отдельных особей *F. glaber* количество видов эпифитов редко превышает 7–8, обычно их 2–4 с доминированием 1–2 видов. При 30% покрытии створки гребешка биомасса корковых водорослей может составлять 0.015 г/см², а биомасса одиночного куста, подошва которого составляет 3% площади створки, может достигать 3.52 г/см². Средняя биомасса водорослей эпилбиоза отдельной особи *F. glaber* в Донузлаве составляла 0.011 г/см², в бухте Казачьей – 0.044 г/см², а в бухте Яшмовой – 0.003 г/см².

Зообентос. В консорции *F. glaber* обнаружено 39 видов беспозвоночных, принадлежащих семи биологическим типам. В консорции гребешка в Донузлаве обнаружено 21, в бухте Казачьей – 35, а в бухте Яшмовой – 12 видов беспозвоночных (табл. 3).

Тип Porifera, класс Demospongia представлен тремя видами (табл. 3). Представитель семейства Clionidae *Pione vastifica* (Hancock, 1849) – широко распространенный паразит раковинных моллюсков – чаще всего (у 25%)

встречается на раковинах гребешка залива Донузлав. При этом сверлящая губка *P. vastifica* поражает преимущественно нижнюю створку (рис. 2C), на верхней створке обнаружена только у 6% этих же особей. Значительно реже (1% / 4%) она поражает створки гребешка бухты Казачьей, на раковинах *F. glaber* бухты Яшмовой эта губка не обнаружена. Два вида губок – *Dysidea fragilis* (Montagu, 1814) (рис. 4A) и *Haliclona* sp. (рис. 4B) – присутствовали только на раковинах *F. glaber* залива Донузлав (табл. 3). Располагались эти губки преимущественно на задней части диска и на задних ушках нижних створок гребешка (рис. 4A, 4B), примыкая к зоне вывода воды и продуктов жизнедеятельности из мантийной полости. Обе губки встречаются раздельно и покрывают до 40% площади створки, масса губок на отдельном гребешке достигает 0.94 г.

Тип Cnidaria на раковинах гребешка представлен актинией *Diadumene lineata* (Verrill, 1869). В бухте Яшмовой вид встречен на створках гребешков суммарно у 3% (2% / 1%) особей, и единственный случай находки зафиксирован на *F. glaber* бухты Казачьей (табл. 3). На верхних створках гребешка актиния обнаружена ближе к заднему краю диска (рис. 4C), на нижней створке – на заднем ушке. Сырой вес самой крупной особи *D. lineata* составил 0.22 г.

Тип Bryozoa в консорции *F. glaber* представлен двумя видами – *Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803) и *Conopseum seurati* (Carr, 1928). Оба вида мшанок обнаружены в седвации гребешка только бухты Казачьей при небольшой экстенсивности – 1–3% (табл. 3) и площади покрытия – до 10% поверхности створок. Наибольшая экстенсивность (30%) – у *C. pallasiana* на створках *F. glaber* бухты Яшмовой, где площадь покрытия мшанкой также преимущественно составляет до 10%, но у некоторых особей достигает 90% поверхности верхней створки (рис. 4B). На нижней створке мшанки чаще приурочены к задней части диска и заднему ушку. Масса мшанок на отдельном гребешке достигает 0.47 г.

Тип Annelida представлен в консорции гребешка семью видами класса Polychaeta, среди которых 5 седентарных и 2 эррантных вида. Седентарные виды являются преимущественно фильтраторами – 4 вида семейства Serpulidae; один вид семейства Opheliidae *Polyophthalmus pictus* (Dujardin, 1839) – детритофаг. Наибольшая экстенсивность (42%) у Spirorbinae – *Janua heterostropha* (Montagu, 1803). Спиральные известковые трубочки *J. heterostropha* чаще встречаются на нижней створке *F. glaber* (табл. 3), где они могут покрывать до 40% площади створки, располагаясь преимущественно во впадинах между радиальными ребрами (рис. 4Г). Другой вид Spirorbinae – *Pileolaria militaris* Claparède, 1870 – чаще присутствует на верхнем

Таблица 3. Перечень таксонов зооэпибионтов *F. glaber*, их трофическая специализацияTable 3. List of taxa of zoepibionts of *F. glaber*, their trophic specialization

Таксоны	Тип питания	Встречаемость, % по районам		
		1	2	3
Porifera, Demospongia				
<i>Pione vastifica</i> (Hancock, 1849)	F	6/25	1/4	–
<i>Dysidea fragilis</i> (Montagu, 1814)	F	1/3	–	–
<i>Haliclona</i> sp.	F	–/2	–	–
Cnidaria, Anthozoa				
<i>Diadumene lineata</i> (Verrill, 1869)	C, D	–	–/1	2/1
Bryozoa, Gymnolaemata				
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	F	–	2/3	30/21
<i>Conopeum seurati</i> (Canu, 1928)	F	–	1/1	–
Annelida, Polychaeta				
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	C	–	1/2	–/1
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873)	F	2/2	8/5	–
<i>Janua heterostropha</i> (Montagu, 1803)	F	2/2	26/42	12/3
<i>Pileolaria militaris</i> Claparède, 1870	F	1/1	7/2	–
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne–Edwards, 1834)	H, O	4/2	5/2	1/2
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	D	–	3/–	–
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	F	1/1	10/3	18/3
Mollusca, Polyplacophora				
<i>Acanthochitona crinita</i> (Pennant, 1777)	H	3/1	1/1	–
<i>Lepidochitona bondarevi</i> Sirenko, 2023	H	–/1	3/2	3/2
<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	H	–	1/1	–
Mollusca, Bivalvia				
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	F	–	2/–	–
<i>Flexopecten glaber</i> (Linnaeus, 1758)	F	2/1	4/2	2/–
<i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819	F	1/1	3/1	–
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	F	72/6	28/3	1/–
<i>Mytilus galloprovincialis</i> (Lamarck, 1819)	F	2/–	3/1	–
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	F	7/–	–	–
Mollusca, Gastropoda				
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	H, D	10/4	14/4	–
<i>Pusillina lineolata</i> (Michaud, 1830)	H	–	4/–	–
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	C	–	2/1	2/–
<i>Rissoa splendida</i> Eichwald, 1830	H	–	3/–	–
<i>Rissoa parva</i> (da Costa, 1778)	H, D	2/–	3/–	–
<i>Steromphala adriatica</i> (Philippi, 1844)	H, D	–	3/–	–
<i>Steromphala albida</i> (Gmelin, 1791)	H, D	–	4/–	–
<i>Steromphala divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	H, D	–	4/2	–
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	H	3/–	7/1	–
<i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758)	O	–	3/1	–
Arthropoda, Crustacea, Malacostraca				
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	H	–	12/–	–
<i>Elaphognathia bacescoi</i> (Kussakin, 1969)	(C)	–	2/–	–
<i>Idotea baltica</i> Pallas, 1772	O	1/–	5/2	–
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1837)	H	–	6/–	–
<i>Pisidia bluteli</i> (Risso, 1816)	F, D	?/3	–	–
Arthropoda, Crustacea, Thecostraca				
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	F	36/18	10/4	6/–
Chordata, Ascidiacea				
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)	F	–	2/1	4/3

Примечание. Трофическая специализация эпибионтов: С – плотоядные, D – детритофаги, F – фильтраторы, H – растительноядные, O – полифаги. Встречаемость (%) на створках (верхней/нижней) в районах исследования: 1 – зал. Донузлав, 2 – бухта Казачья, 3 – бухта Яшмовая.

Note. Trophic specialization of epibionts: C – carnivores, D – detritivores, F – filter feeders, H – herbivores, O – polyphages. Frequency (%) on valves (upper/lower) in the study areas: 1 – Donuzlav Bay, 2 – Kazachya Bay, 3 – Yashmovaya Bay.

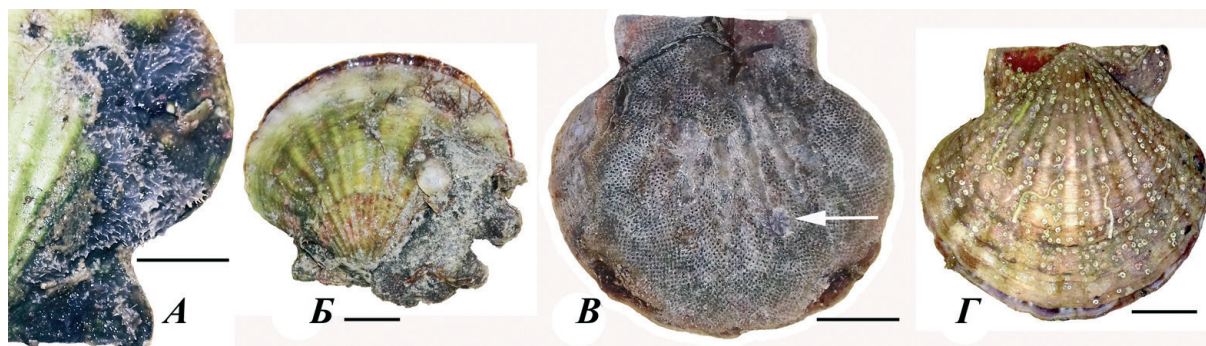


Рис. 4. Раковины *F. glaber* с эпибионтами: А, Б – губки на нижних створках, залив Донузлав, глубина 3.0 м (А – *Dysidea fragilis*, Б – *Haliclona* sp.); В – актиния *Diadumene lineata* (показана стрелкой) поверх мшанки *Cryptosula pallasiana* на верхней створке, бухта Яшмовая, глубина 15 м; Г – полихеты *Hydroides dianthus* и *Janua heterostropha* на нижней створке, бухта Казачья, глубина 3.5 м). Масштабные линии 1 см

Fig. 4. Shells of *F. glaber* with epibionts: А, Б – sponges on the lower valves, Donuzlav Bay, depth 3.0 m (А – *Dysidea fragilis*, Б – *Haliclona* sp.); В – sea anemone *Diadumene lineata* (shown by arrow) above the bryozoan *Cryptosula pallasiana* on the upper valve, Yashmovaya Bay, depth 15 m; Г – polychaetes *Hydroides dianthus* and *Janua heterostropha* on the lower valve, Kazachya Bay, depth 3.5 m). Scale bars 1 cm

ярус консорции, где более приурочен к водорослевым обрастаниям гребешка, а на створках его экстенсивность не превышает 7%. Serpulinae *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) и *Spirobranchus triqueter* (Linnaeus, 1758) чаще присутствуют на верхних створках гребешка (табл. 3). Экстенсивность *H. dianthus* не превышает 8% на верхних створках и 5% на нижних у гребешка бухты Казачьей, на створках гребешков Донузлава его экстенсивность ниже, но одинакова на обоих ярусах (2% / 2%). *S. triqueter* реже (3%) встречается на нижней створке, а на верхней – 1–3 трубочки встречаются у 10% особей гребешка. Детритофаг *P. pictus* обнаружен на 3% верхних створок гребешков бухты Казачьей. Бродячие полихеты (*Eggrantia*) – хищник *Genetyllis tuberculata* (Bobretzky, 1868) и преимущественно растительоядный *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne–Edwards, 1834) – присутствуют как на верхнем, так и на нижнем ярусе консорции. При этом плотоядный *G. tuberculata* чаще укрывается на нижней створке *F. glaber*, а полифаг *P. dumerilii* в основном встречается на верхней створке гребешка (табл. 3) среди водорослей, где находит укрытие и пищу. Бродячие полихеты, в особенности *P. dumerilii*, в большинстве случаев обнаружены в кожистых трубках, армированных мелкими раковинами *Bivalvia* и их обломками.

Все 7 видов полихет обнаружены в консорции *F. glaber* бухты Казачьей, 5 видов – у гребешка Донузлава и 4 – у гребешка бухты Яшмовой (табл. 3). Размер особей полихет в консорции *F. glaber* варьировал от 0.5 (молодь Spirorbinae) до 45.2 мм (*P. dumerilii*), а масса изменялась от 0.0001 до 0.01 г. Площадь покрытия поверхности

раковины гребешка полихетами может достигать 45%, а масса полихет – 0.0128 г.

Моллюски, представленные 19 видами трех классов, являются одними из наиболее массовых эпибионтов *F. glaber*.

Растительоядные виды Polyplacophora, Chitonida встречаются единично и довольно редко (до 5%). Несколько чаще, чем в других районах, хитоны были обнаружены в бухте Казачьей, где присутствовали все 3 черноморских вида. Достаточно редкий в Черном море *Acanthochitona crinita* (Pennant, 1777) длиной 6.0–14.0 мм и массой до 0.015 г встречался преимущественно на верхних створках гребешка, на нижних створках обнаружен в месте примыкания ушка к диску (рис. 5А). Наиболее распространенным видом Polyplacophora в консорции гребешка является *Lepidochitona bondarevi* Sirenko, 2023, который с экстенсивностью до 5% обнаружен в районах 2 и 3 во впадинах между радиальными ребрами створок (рис. 5Б, 5В), и единично – в Донузлаве. Экстенсивность второго представителя рода – *L. cinerea* (Linnaeus, 1767) – составляла 2% в Казачьей бухте (табл. 3). Размер особей *Lepidochitona* достигал 9.5 мм, масса – 0.006 г.

Bivalvia, преимущественно молодь шести видов четырех семейств, чаще располагаются во впадинах между радиальными ребрами створок (рис. 5Г). Наибольшая экстенсивность отмечена для представителя семейства Mytilidae *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791) (рис. 5Г), который с экстенсивностью 72% встречался в заливе Донузлав. В Казачьей бухте экстенсивность составляла 28%, а в Яшмовой вид обнаружен единично. Число особей *M. lineatus* на отдельном гребешке достигало

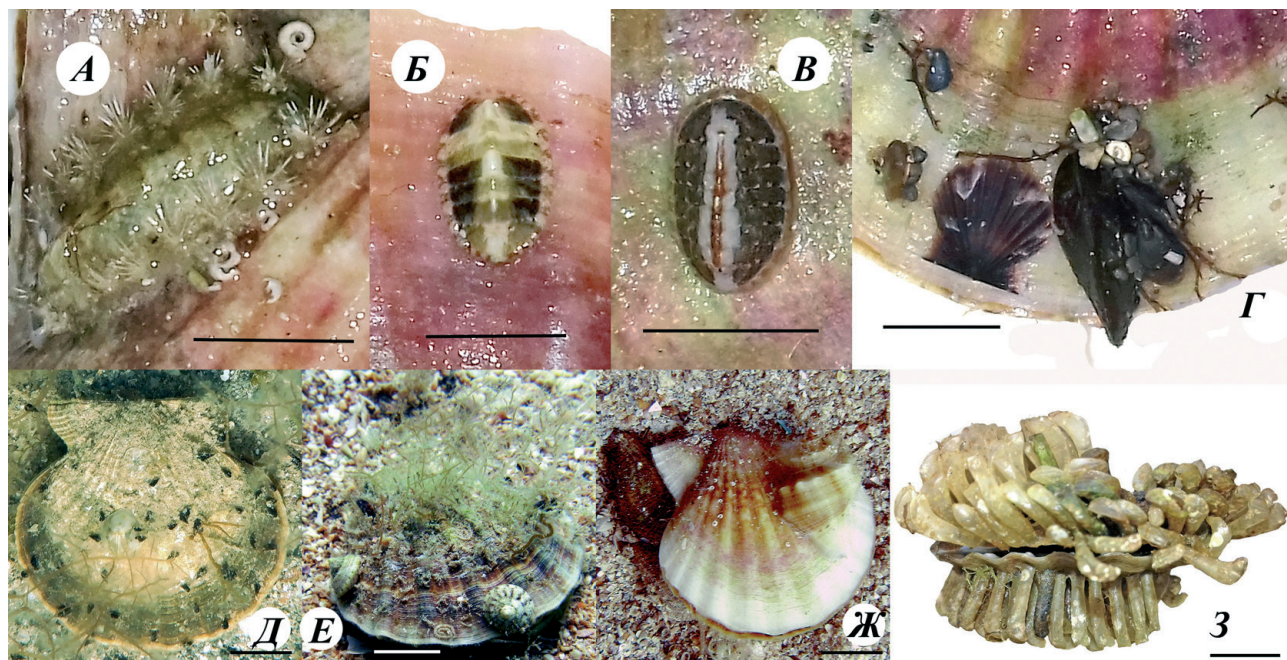


Рис. 5. Моллюски-консорты *F. glaber*: *A* – *Acanthochitona crinita*, бухта Казачья, глубина 3.0 м; *B, B'* – *Lepidochitona bondarevi* бухта Яшмовая, глубина 15 м; *Г* – молодь *F. glaber*, *Mytilaster lineatus*, Донузлав, глубина 2.8 м; *Д* – скопления *Bittium reticulatum*, Донузлав, глубина 2.8 м; *Е* – две питающиеся особи *Steromphala albida*; *Ж* – молодь *R. venosa* в процессе сверления створки; *З* – кладка яйцевых капсул *Rapana venosa* на обеих створках гребешка (*Д–Ж* – in situ, *Е–З* – бухта Казачья, глубина 3 м). Масштабные линии, см: *A–Г* – 0.5, *Д–З* – 1

Fig. 5. Consort mollusks of *F. glaber*: *A* – *Acanthochitona crinita*, Kazachya Bay, depth 3.0 m; *B, B'* – *Lepidochitona bondarevi*, Yashmovaya Bay, depth 15 m; *Г* – juvenile *F. glaber*, *Mytilaster lineatus*, Donuzlav, depth 2.8 m; *Д* – aggregation of *Bittium reticulatum*, Donuzlav, depth 2.8 m; *Е* – two feeding individuals of *Steromphala albida*; *Ж* – juvenile *R. venosa* in the process of drilling a valve; *З* – clutch of *Rapana venosa* egg capsules on both valves of the scallop (*Д–Ж* – in situ, *Е–З* – Kazachya Bay, depth 3 m). Scale bars, cm: *A–Г* – 0.5, *Д–З* – 1

22 экз., максимальный размер особи 17 мм, средний – 2.9 мм, а их совокупный вес не превышал 2.4 г. Две другие митилиды – *Modiolus adriaticus* Lamarck, 1819 и *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) – встречаются гораздо реже – до 3% (табл. 3). Митилиды обычно встречаются небольшими группками по несколько экземпляров, формируют друзы и скопления молоди. Наибольший вес – 3.25 г – был отмечен у одиночной особи *M. galloprovincialis* длиной 35 мм, прикрепленной к *F. glaber* длиной 50.8 мм и весом 13.9 г, из залива Донузлав.

Во всех исследованных районах в консорции с экстенсивностью до 6% присутствует молодь *F. glaber* (рис. 6Г) длиной до 22 мм. В эпибиозе гребешка бухты Казачьей дважды обнаружена молодь Arcidae *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), длиной до 12 мм, весом 0.41 г. Одиночные особи моллюски Cardiidae *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791) длиной до 6 мм, весом до 0.01 г и экстенсивностью 7% отмечены на гребешке только в Донузлаве (табл. 3).

Представители Gastropoda среди моллюсков таксономически наиболее разнообразны – 10 видов шести семейств. Преобладают растительноядные виды и частичные детритофаги, один плотоядный вид семейства Muricidae – *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и один всеядный семейства Nassariidae *Tritia reticulata* (Linnaeus, 1758) (табл. 3). Растительноядные гастроподы – Cerithiidae *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), Phasianellidae *Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758), Rissoidae *Pusillina lineolata* (Michaud, 1830), *Rissoa splendida* Eichwald, 1830, *R. parva* (da Costa, 1778) и Trochidae *Steromphala adriatica* (Philippi, 1844), *S. albida* (Gmelin, 1791), *S. divaricata* (Linnaeus, 1758) – чаще присутствуют в консорции *F. glaber* в составе эпифитона водорослевых обрастаний. На крупных кустах эпифитов гребешка они могут образовывать скопления в несколько десятков, а в отдельных случаях более 150 особей общей массой 3.5 г. Массовые скопления преимущественно создает *B. reticulatum*, который имеет и наибольшую экстенсивность (до 15%). Непосредственно на раковине гребешка количество гастропод обычно не превышает 30 особей (рис. 5Д), чаще они присутствуют в количестве 1–3 экз. Наибольший индивидуальный

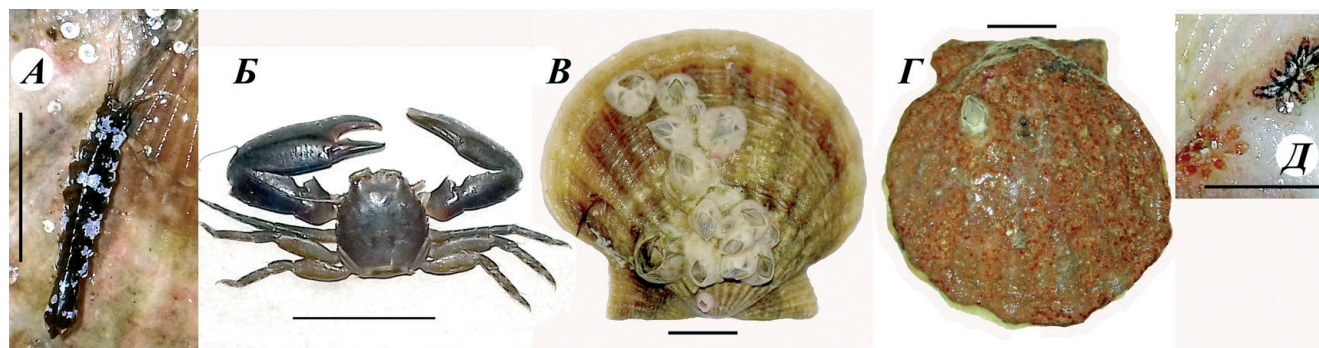


Рис. 6. Crustacea (A–Г) и Ascidiacea (Г, Д) консорции *F. glaber*: А – *Idotea baltica*, бухта Казачья, глубина 3 м; Б – *Pisidia bluteli*, Донузлав, глубина 2.5 м; В – кластер *Amphibalanus improvisus* на верхней створке, Донузлав, глубина 3.3 м; Г – одиночный *A. improvisus* и колониальная асцидия *Botryllus schlosseri*, покрывающая > 95% верхней створки; Д – две цветные морфы *B. schlosseri* на заднем ушке нижней створки *F. glaber* (Г, Д – бухта Яшмовая, глубина 15 м). Масштабные линии 1 см

Fig. 6. Crustacea (A–Г) and Ascidiacea (Г, Д) of the *F. glaber* consortium: А – *Idotea baltica*, Kazachya Bay, depth – 3 m; Б – *Pisidia bluteli*, Donuzlav, depth – 2.5 m; В – *Amphibalanus improvisus* cluster on the upper valve, Donuzlav, depth – 3.3 m; Г – single *A. improvisus* and colonial ascidian *Botryllus schlosseri* covering > 95% of the upper valve; Д – two color morphs of *B. schlosseri* on the posterior auricle of the lower valve of *F. glaber* (Г, Д – Yashmovaya Bay, depth – 15 m). Scale bars 1 cm

вес (0.58 г) отмечен у особи *S. albida* (рис. 5Е) высотой 10.2 мм. Масса растительноядных видов гастропод на раковине отдельного гребешка достигала 1.2 г. Молодь хищного моллюска *R. venosa* размером до 25.3 мм и весом 1.8 г обнаружена одиночными особями, сверлящими створку гребешка (рис. 5Ж). Рапана и *T. reticulata* могут использовать гребешка в качестве субстрата для кладки яйцевых капсул (рис. 5З). В бухте Казачьей яйцевые капсулы *R. venosa* и *T. reticulata* на створках были обнаружены у 4% *F. glaber*.

Тип Arthropoda представлен в консорции *F. glaber* шестью видами четырех отрядов двух классов ракообразных (Crustacea) (табл. 3). Из Malacostraca наиболее часто (12%) встречалась Amphipoda *Amphipoe ramondi* Audouin, 1826. Этот растительноядный вид приурочен к водорослевым обрастаниям гребешка бухты Казачьей, присутствовал чаще небольшими группами по 3–4 особи, реже одиночно. Размер особей *A. ramondi* не превышал 6 мм, средний вес составлял 0.005 г.

Отряд Isopoda представлен тремя видами различной трофической специализации. На верхней створке гребешка бухты Казачьей дважды были обнаружены по одной взрослой особи эктопаразита рыб *Elaphognathia bacescoi* (Kussakin, 1969) весом по 0.001 г.

Полифаг *Idotea baltica* Pallas, 1772 (рис. 6А) одиножды обнаружен на гребешке Донузлава и 7 раз одиночные особи встречены в консорции *F. glaber* бухты Казачьей, преимущественно на верхней створке (5% / 2%). Размер особей *I. baltica* не превышал 15 мм, а вес – 0.02 г. Растительноядный *Stenosoma capito* (Rathke, 1837) размером до 12 мм

и весом до 0.01 г с экстенсивностью 6% присутствовал только в водорослевых обрастаниях гребешка бухты Казачьей.

Decapoda. Особи крабоида *Pisidia bluteli* (Risso, 1816) (рис. 6Б) с шириной карапакса до 6 мм и весом до 0.21 г обнаружены с частотой 3% только на нижних створках гребешка в заливе Донузлав.

Класс Thecostraca, отряд Balanomorpha представлен единственным видом *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) (рис. 6В–6Г), являющимся самым распространенным ракообразным консорции и одним из самых распространенных эпибионтов *F. glaber*. Усоногий рак *A. improvisus* присутствует во всех исследованных районах, обычно прикрепляется к верхней створке раковины *F. glaber* (табл. 3). Баянусы на раковинах гребешка обычно встречаются небольшими группками по 2–3 особи или одиночно (рис. 6Г). Реже баянусы формируют кластеры по 10–20 особей (рис. 6В), в отдельных случаях живые *A. improvisus* и их пустые домики могут покрывать до 90% поверхности створки гребешка. Наибольшая экстенсивность (36%) баянусов отмечена для консорции гребешка в Донузлаве (табл. 3). Размер раковин *A. improvisus* не превышает 5 мм в высоту, вес отдельных особей составляет в среднем 0.15 г, а совокупная масса баянусов на отдельной особи гребешка достигает 5.5 г.

Chordata, Ascidiacea. Колонии асцидии *Botryllus schlosseri* (Pallas, 1766) (рис. 6Г, 6Д) обнаружены в консорции *F. glaber* бухт Казачья и Яшмовая с экстенсивностью до 4%, преимущественно на верхней створке гребешка (табл. 3). В бухте Яшмовой фильтратор *B. schlosseri* может покрывать створку более чем на 95% (рис. 6Г), обычно площадь

колонии не превышает 10%. На нижней створке небольшие колонии располагаются на заднем ушке раковины *F. glaber* (рис. 6Д). Биомасса *B. schlosseri* на отдельном гребешке может достигать 1.8 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Водные растения *Chara* и *Zostera* являются основой биоценозов в заливе Донузлав и Казачьей бухте, имеют важное экологическое значение, создавая естественное укрытие многим представителям донной и придонной фауны и сохраняя биоразнообразие [16]. Они стабилизируют донные осадки, снижают энергию волн и осуществляют сепарацию взвешенных механических частиц, а также служат субстратом для оседания спата гребешка. Вышеупомянутые качества способствуют развитию черноморской популяции *F. glaber* и обуславливают приуроченность гребешка к водорослевым биоценозам на мелководье [2].

Песчаные частицы, мобилизованные с поверхности дна залива Донузлав штормовыми волнами, попадают в мантийную полость и являются причиной образования «жемчужин» в тканях мантии и блистеров на внутренней поверхности раковин у 15% особей гребешка в этом районе. У *F. glaber* бухты Казачьей, где размеры акватории не позволяют формироваться штормовым волнам, инородные внутренние образования единичны, а в бухте Яшмовой, где популяция обитает на глубинах за пределами волнового воздействия, — не обнаружены. Большое количество инородных тел в мантийной полости оказывает ингибирующее воздействие на организм гребешка [5] и способствует седвации и инвазии паразитов — сверлящей губки *Pione vastifica* и патогенного грибка *Ostracoblabe implexa*. При этом в целом условия обитания *F. glaber* в заливе Донузлав можно считать благоприятными, поскольку особи этого района достигают наибольшего размера и возраста (табл. 1). Именно старые (4–5 лет) особи, которые в Донузлаве составляют 17% популяции, максимально подвержены паразитарному поражению. В бухте Казачьей особи четырех лет составляют около 1%, а в бухте Яшмовой гребешки старше трех лет — не обнаружены.

Развитие эপিбиоза тесно связано с размерной и возрастной структурой популяции — наиболее подвержены обрастаниям особи старших возрастов. Поверхность створок особей *F. glaber* возрастом до 1 года чаще всего свободна от *Cyanobacteria*, макрофитов и других эпибионтов. Покров фотофильных эпифитов естественным образом сконцентрирован на экспонированной потоку света верхней створке гребешка и лишь иногда может заходить на периферию поверхности нижней створки. В Черном море *Cyanobacteria* обычно наиболее

многочисленны около нижней границы зоны фотосинтеза [29]. Поэтому в популяции бухты Яшмовой их экстенсивность покрытия створок выше, чем у гребешков в мелководных популяциях.

Помимо химического разложения верхнего слоя раковин гребешка цианобактериями, эти бактерии оказывают токсическое воздействие на ряд организмов. Выделяемые *Cyanobacteria* вещества играют роль своеобразного «химического оружия», с помощью которого они подавляют ростовые процессы альгофлоры. Наиболее сильному ингибированию со стороны сине-зеленых водорослей подвергаются зеленые водоросли [30]. Вероятно, поэтому таксономический состав эпифитов гребешка, обитающего преимущественно на мелководье на одинаковых глубинах (1–6 м), в районах 1 и 2 в значительной степени различается. В заливе Донузлав и бухте Казачьей диапазон обитания *F. glaber* в основном совпадает с верхним I этажом горизонта фотофильной растительности (1–5 м), где максимально развиты *Chlorophyta* [16]. Но в заливе Донузлав, где седвация *Cyanobacteria* на гребешке имеет высокие показатели развития (экстенсивность 52%, интенсивность до 90%), зеленые водоросли представлены только двумя видами. Высокие показатели экстенсивности (64/8%) характерны только для сверлящей водоросли *Gomontia polyrhiza*, которая, очевидно, устойчива к токсинам *Cyanobacteria* и способна конкурировать с ними. А в бухте Казачьей, где экстенсивность *Cyanobacteria* на раковинах *F. glaber* составляет 28%, *Chlorophyta* представлены пятью видами, экстенсивность которых составляет от 5 до 44%, а покрытие ими поверхности створок гребешка достигает 45%.

В бухте Яшмовой, где встречаемость *Cyanobacteria* на гребешке максимальна (68%), зеленые водоросли в эпибиозе не обнаружены, что вероятно, связано и с глубиной обитания. Здесь *F. glaber* обитает преимущественно на глубинах 15–17 м, соответствующих границе II и III этажей фотофильной растительности. В этом горизонте отсутствует подавляющее большинство видов зеленых водорослей, характерных для Черного моря, а преобладают красные водоросли, способные использовать для фотосинтеза зеленые и синие лучи, глубже других проникающие в толщу воды [16].

Несмотря на то, что большинство эпифитов гребешка являются однолетними, ежегодная колонизация раковины проходит более активно и успешно на ранее уже заселявшейся более шероховатой поверхности. Поэтому старшие особи гребешка чаще покрыты водорослями и другими эпибионтами и имеют более интенсивное обрастание. Водоросли иногда перекрывают *F. glaber* талломами, длина которых может многократно превышать размеры раковины (рис. 4), маскируя и защищая его

от хищников и не повреждая поверхность створки. Но сверлящие зеленые водоросли способны оказывать негативное воздействие, разрушая структуру поверхности раковины гребешка и обесцвечивая ее (рис. 2А).

Видовой состав водорослей эпибиоза гребешка в определенном районе зависит от флористического разнообразия макрофитов бентали и определяется наличием того или иного вида водорослей в составе фитоценозов. Бурая водоросль *Padina pavonica*, наиболее часто (32%) встречающаяся в консорции *F. glaber* бухты Казачьей, широко распространена на скалах литорали в этом районе и не обнаружена в Донузлаве. Аналогичная ситуация наблюдается и с *Treptacantha barbata*, которая является доминирующим видом биоценоза цистозир и сравнительно часто (11%) встречается среди эпибионтов гребешка. В бухте Казачьей гребешок обитает в средней части небольшой бухты, где гидродинамические процессы не препятствуют развитию водорослевых обрастаний. Водорослевые обрастания в районах с активной гидродинамикой способствуют смещению и транспортировке моллюсков в прибрежной зоне, вплоть до выброса на берег, что приводит к их гибели и влияет на донные сообщества [42]. Однако в акваториях исследованных нами районов такие явления не зафиксированы.

В значительной мере количество видов эпибионтов определяется площадью поверхности доступной обрастателям [22; 23]. В то же время экстенсивность и интенсивность обрастания существенно различаются в разных заливах, т.е. акваториях с резко различающимся характером гидрологических, эдафических и экологических условий [23], что подтверждают результаты наших предыдущих исследований [5] и результаты, изложенные в данной работе.

Для самого крупного из дальневосточных гребешков *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) известны 57 видов макроводорослей-эпифитов [19; 20]. Список макроводорослей эпибиоза трех видов гребешков, включая *M. yessoensis*, в водах южного Приморья совокупно составляет 87 видов [1]. Раковины дальневосточных видов гребешков крупнее, чем у *F. glaber*: *Azumapecten farreri* (Jones, Preston, 1904) имеет раковину высотой до 12 см, *Swiftopecten swiftii* (Bernardi, 1858) — 12.7 см, *M. yessoensis* — до 24 см [32]. Соответственно, площадь поверхности раковин этих гребешков многократно превышает площадь створок *F. glaber*. Существенно выше и предельный возраст приведенных выше видов — 9, 15 и 22 года соответственно [32]. При этом в эпибиозе *A. farreri* встречено 15 видов водорослей, а на раковинах *S. swiftii* — 9 видов [1], что сопоставимо с количеством видов альгофлоры *F. glaber* бухты Яшмовой. В Южном Приморье, где среди эпибионтов

доминируют водоросли, биомасса эпибионтов варьировала в диапазоне 0.15–35.52 г/дм² [1]. Средние показатели биомассы одних только эпифитов *F. glaber* у берегов Крыма составляет 0.003–0.044 г/см², а максимальный показатель — 3.52 г/см², что превышает показатели для гребешков Южного Приморья.

Прикрепленные виды макрофитов на раковине *F. glaber* получают дополнительные возможности для расселения на рыхлые грунты, где существует дефицит необходимого твердого субстрата. В зоне рыхлых грунтов гребешок служит субстратом для их развития и распространения, способствуя сохранению биоразнообразия. На рыхлых грунтах может формироваться специфический биоценоз — моллюски, обросшие макрофитами [4]. Гребешок в биоценозе такого типа служит ядром консорции и является одним из наиболее значимых видов — эдификаторов.

Наличие водорослевых обрастаний на поверхности раковины *F. glaber* является важнейшим фактором привлечения в консорцию подвижных форм зообентоса, среди которых преобладают растительноядные — 14 видов, часть из них (6 видов) являются одновременно и детритофагами. Самым многочисленным и часто встречающимся видом гастропод в водорослевых биоценозах Черного моря является моллюск *Bittium reticulatum* [16; 31], такое же место он занимает в консорции рапаны [10] и гребешка. Водоросли способствуют накоплению детрита на поверхности створок гребешка и служат укрытием для мобильных организмов, создавая условия и для детритофагов, полифагов и хищников. Наибольшее количество (35) видов зообентоса обнаружено в консорции гребешка бухты Казачьей, где самая высокая экстенсивность и интенсивность развития эпифитов на раковинах. Некоторые седентарные формы (мшанки, полихета *Pileolaria militaris*, асцидия *Botryllus schlosseri*) также часто используют водоросли в качестве субстрата. Седентарные формы в консорции *F. glaber* представлены преимущественно фильтраторами. Эти формы приурочены преимущественно к верхнему ярусу консорции, а на нижней створке располагаются на поверхности заднего ушка и задней части диска близ места выхода потока воды из мантийной полости гребешка. Вероятно, эта часть фильтраторов (губки *Dysidea fragilis* и *Haliclona* sp., мшанки, серпулиды, двустворки, баянусы, асцидия) получает пищу частично из выводного водного потока гребешка. То есть фильтраторы консорции имеют не только топическую связь с гребешком, но и трофическую связь, как у комменсалов.

Трофическую связь с гребешком можно предполагать у крабоида *Pisidia bluteli* (= *P. longimana* (Risso, 1816)) [37] (рис. 6Б), который преимущественно

питается за счет фильтрации, но частично является сборщиком-детритофагом. Ток воды, создаваемый гребешком при фильтрации, вероятно, приносит объекты питания и для крабоида. Этот вид обнаружен только на нижних створках гребешка, но учитывая его высокую подвижность, можно предположить, что крабоид может перемещаться сюда с верхней створки при потенциальной опасности.

Представляет интерес обнаружение на раковине гребешка взрослой особи эктопаразита рыб изоподы *E. bacescoi*, которую ранее обнаруживали на раковине *R. venosa* [7]. Молодые *E. bacescoi* хорошо плавают и существуют за счет паразитирования на морских рыбах, а взрослые особи не питаются и ведут донный образ жизни в убежищах, образованных, например, пустыми раковинами баянусов или губками [41]. Предполагается, что *E. bacescoi* может паразитировать и на моллюсках [7].

Тесная связь с *F. glaber* существует и у таких подвижных видов бентоса, как бродячие полихеты — *Genetyllis tuberculata* и *Platynereis dumerilii*, которые обитают в кожистых трубках-жилищах, прикрепленных к поверхности створок гребешка, что отмечалось и для консорции *R. venosa* [6].

Растительоядные панцирные моллюски, экологически связанные с биотопами твердых грунтов, в зоне распространения рыхлых донных отложений преимущественно приурочены к раковинам моллюсков [9; 44; 47]. В эпibiозе гребешка, как и в консорции рапаны, обнаружены три вида *Polysacphora* [9]. *A. crinita* встречался преимущественно на гребешках Донузлава, реже — в бухте Казачьей (табл. 3). Наиболее распространенным видом *Polysacphora* в консорции гребешка является *L. bondarevi* (табл. 3, рис. 6Б–6В). Экстенсивность второго представителя рода *Lepidochitona* Gray, 1821 — *L. cinerea* — в тех же районах в 5 раз ниже и составляет 1%. Приблизительно такое же соотношение по количеству экземпляров (>600 / >110) в рандомно сформированной за много лет выборке музейной коллекции, на которой основана современная ревизия черноморских *Lepidochitona* [47]. Очевидно, такое совпадение не случайно, и отражает реальное соотношение количества этих видов в бентосе Черного моря.

Предпочитающие твердые грунты молодые особи фильтраторов *Bivalvia*, используют поверхность створок гребешка в качестве субстрата, распространяя с помощью *F. glaber* зону обитания на рыхлые грунты. При изучении консорции *Anadara kagoshimensis* выяснено предположение, что совместно формируемый моллюсками поток воды при фильтрации не только способствует формированию более устойчивых агрегаций, но и обуславливает более эффективное извлечение питательной взвеси и ее потребление. При этом молодь

различных видов, находящаяся на раковине взрослого моллюска-ядра консорции, получает за счет создаваемого им тока воды больше питания, чем при самостоятельной фильтрации на водорослевом или грунтовом субстрате [4]. Это предположение можно сделать по отношению ко всему комплексу фильтраторов консорции *F. glaber*.

До настоящего времени специальных исследований зообрастания *F. glaber* не было, а подвижные формы вообще не регистрировались. По данным Милашевича [21], у севастопольских экземпляров гребешка верхняя створка на всей поверхности густо усажена баянусами. Невесская [24], упоминая среди обрастающих форм черноморского гребешка червей, вероятнее всего имела в виду именно серпулид. Баянусы также приводятся ею как обрастатели, а наиболее распространенной формой названы мшанки [24]. В морях Мирового океана губки, мшанки, полихеты и усонogie раки являются основными зооэпibiонтами у гребешков [39]. По нашим данным на *F. glaber* баянус *A. improvisus* из ракообразных имеет наибольшую встречаемость (табл. 3). Полихеты семейства *Serpulidae*, особенно *Janua heterostropha*, имеют самые высокие показатели интенсивности и экстенсивности среди эпibiонтов во многом за счет способности осваивать нижнюю створку гребешка (рис. 5Г). Экстенсивность полихет подсемейства *Spirorbinae* у *F. glaber* достигает максимума в бухте Казачьей — 33 и 44% соответственно на верхней и нижней створке (табл. 3). Близкие показатели экстенсивности обрастания спирорбинами указаны для *Chlamys islandica* (Müller, 1776) из Белого моря — 34 и 41% соответственно [23]. Экстенсивность развития мшанок (58% / 36%) и губок (28% / 13%) у *C. islandica* [23] выше, чем у *F. glaber* в исследованных нами районах. Однако в наиболее глубоководной популяции гребешка бухты Яшмовой для мшанки *Cryptosula pallasiana* характерна наиболее высокая (30% / 21%) встречаемость среди всех зооэпibiонтов (табл. 3). Этот индекс ближе к показателям для *C. islandica* [23] и соответствует данным Невесской [24] для глубоководных *F. glaber*.

Губки *Dysidea fragilis* и *Haliclona* sp. редко встречались в консорции *F. glaber* и обнаружены только в заливе Донузлав. Там же чаще, чем в других районах, встречалась сверлящая губка *P. vastifica* (табл. 3). Взаимоотношение сверлящая губка-моллюск представляет собой один из типов паразитизма, когда паразит *P. vastifica* использует моллюска-хозяина как среду обитания (среду первого порядка), нанося ему вред. Раковина, являясь эктосоматическим органом, выполняет различные функции, важнейшая из которых — механическая защита, а сильно поврежденные губкой участки раковины подвержены риску разрушения

от внешнего воздействия. Кроме того, поражение сверлящей губкой раковин моллюсков приводит к замедлению роста и снижению общей массы и массы мягких тканей [18]. Все другие зооэпibiонты консорции *F. glaber* не оказывают негативного влияния на поверхность раковины гребешка и даже наоборот, защищают ее от внешнего воздействия или консервируют ее.

Видовой состав эпibiонтов, их встречаемость и численность на разных створках *F. glaber* различаются, что позволяет разделить консорцию гребешка на верхний и нижний ярусы [23]. Фототфильные формы редко заходят на нижнюю створку, чаще ограничиваясь периферией нижнего яруса. Некоторые организмы обнаружены только на нижней створке *F. glaber* (губки *Dysidea fragilis* (рис. 5А) и *Haliclona* sp. (рис. 5Б)) либо встречаются заметно чаще на нижнем ярусе консорции (*Pione vastifica*, *Janua heterostropha*). Большая часть видов консорции характерна для верхнего яруса, а на нижнем ярусе встречается реже (табл. 3), как и у *C. islandica* [23].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Раковины живого гребешка служат благоприятным субстратом для развития прикрепленных форм зообентоса, фитобентоса и эпифитона,

при этом *F. glaber* является ядром консорции, которая имеет сложную структуру. Взаимодействия с эпibiонтами носят и негативный, и позитивный для гребешка характер. Заметную роль в эпibiозе гребешка играют Cyanobacteria, которые широко распространены на раковинах во всех исследованных популяциях. Список основных водорослей-эпифитов гребешка включает 25 видов (Chlorophyta – 6, Ochrophyta – 8, Rhodophyta – 11). На раковинах *F. glaber* были обнаружены 39 видов зообентоса, представляющих 7 биологических типов: Porifera – 3 вида, Cnidaria – 1, Bryozoa – 2, Annelida – 7, Mollusca – 19, Arthropoda – 6 и Chordata – 1 вид. Приведенный список видов-симбионтов *F. glaber*, очевидно, не является полным, но предоставленные сведения дают общее представление о таксономическом разнообразии и разнообразии взаимосвязей с ядром консорции и между собой. В биотопах рыхлых грунтов *F. glaber*, вероятно, является видо-эпификатором и участвует в формировании специфического биоценоза. Выполняя функцию твердого субстрата при его общем дефиците на рыхлых грунтах, *F. glaber* способствует расширению зоны распространения многих видов бентоса и сохранению видового разнообразия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баранов А.Ю., Левенец И.Р., Сабитова Л.И., Лебедев Е.Б. Макроэпibiоз трех видов гребешка в водах южного Приморья. *Известия ТИНРО*. 2017. Т. 191. С. 196–209.
2. Бондарев И.П. Новые данные о биологии и экологии *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) в Черном море. *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2019. Т. 2. № 2. С. 36–44.
3. Бондарев И.П. Новые данные о морфологической изменчивости раковины *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) в Черном море. *Ruthenica: Русский малакологический журнал*. 2020. Т. 30. № 2. С. 103–113. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30\(2\).4](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30(2).4)
4. Бондарев И.П. Особенности биоценологических связей *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) в бухте Кача Чёрного моря. *Российский журнал биологических инвазий*. 2020а. Т. 13. № 2. С. 10–22.
5. Бондарев И.П. Особенности биологического состояния гладкого гребешка (*Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758), Bivalvia, Pectinidae) в районе добычи песка в Черном море. *Зоологический журнал*. 2025. Т. 104. № 6. С. 26–35. <https://doi.org/10.31857/S0044513425060025>
6. Бондарев И.П., Болтачева Н.А. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Черного моря. Ч. V: Annelida (Polychaeta). *Морской биологический журнал*. 2020. Т. 6. № 2. С. 18–32. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.2.02>
7. Бондарев И.П., Бондаренко Л.В. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Черного моря. Ч. IV: Arthropoda. *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4. № 2. С. 11–22. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.02>
8. Бондарев И.П., Ревков Н.К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Черного моря. Ч. I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata. *Морской биологический журнал*. 2017. Т. 2. № 2. С. 21–34.
9. Бондарев И.П., Ревков Н.К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Черного моря. Ч. II: MOLLUSCA (Polyplacophora, Bivalvia). *Морской биологический журнал*. 2017а. Т. 2. № 3. С. 12–22.
10. Бондарев И.П., Ревков Н.К. Консорты брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в северной части Черного моря. Ч. III: MOLLUSCA (Gastropoda). *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3. № 1. С. 3–14. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.03>

11. Водяницкий В.А. (ред.). *Определитель фауны Черного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные. Т. 1. Простейшие, губки, кишечнорастворимые, черви, щупальцевые*. Киев: Наукова думка, 1968.
12. Водяницкий В.А. (ред.). *Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2 Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные*. Киев: Наукова думка, 1969.
13. Водяницкий В.А. (ред.). *Определитель фауны Черного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные. Т. 3. Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые*. Киев: Наукова думка, 1972.
14. Денисенко С.Г., Савинов В.М. Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана. В кн.: В.Н. Семенов (ред.). *Бентос Баренцева моря*. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1984. С. 102–112.
15. Зинова А.Д. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. М.–Л.: Наука, 1967.
16. Калугина–Гутник А.А. *Фитобентос Черного моря*. Киев: Наукова Думка, 1975.
17. Каракатица Т.Ф. Распределение и запасы гребешка *Pecten ponticus* V.D. et D. (Mollusca, Bivalvia) в Черном море. *Зоологический журнал*. 1972. Т. 51. № 1. С. 136–138.
18. Лебедевская М.В. Морфометрические и микробиологические показатели гигантской устрицы *Crassostrea gigas* при поражении сверлящей губкой *Pione vastifica*. *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12. № 1. С. 48–51.
19. Левенец И.Р. *Макроводоросли сообществ обрастания на мелководье южного Приморья*. Владивосток: Дальнаука, 2011.
20. Левенец И.Р., Овсянникова И.И., Лебедев Е.Б. Состав макроэпифитоза приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* в зал. Петра Великого Японского моря. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*. 2005. № 9. С. 155–168.
21. Милашевич К.О. *Моллюски Черного и Азовского морей. Фауна России и сопредельных стран. Моллюски русских морей*. Т. 1. Петроград, 1916.
22. Митяева Н.А., Максимова О.В., Георгиев А.А. Флора макроводорослей северной части Российского побережья Черного моря. *Экология моря*. 2003. № 64. С. 24–28.
23. Наумов А.Д. *Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа*. СПб, 2006.
24. Невеская Л.А. *Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря. Их систематика и экология*. М.: Наука, 1965.
25. Переладов М.В. Структура биотопа и современное состояние поселений устриц (*Ostrea edulis*) в озере Догузлав п-ов Крым, Черное море. Промысловые виды и их биология. *Труды ВНИРО*. 2016. № 163. С. 36–47.
26. Ревков Н.К. Гребешок черноморский *Flexopecten glaber ponticus* Bucquois, Dautzenberg et Dollfus, 1889. В кн.: С.П. Иванов и А.В. Фатерыга (ред.) *Красная книга Республики Крым. Животные*. Симферополь: АРИАЛ, 2015. С. 39.
27. Ревков Н.К. Гребешок черноморский *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758). В кн.: И.В.Довгаль, В.В.Корженевский (ред.) *Красная книга города Севастополя*. Калининград–Севастополь: РОСТ-ДООАФК, 2018. С. 347.
28. Ревков Н.К., Болтачева Н.А. Восстановление биоценоза черноморского гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) у берегов Крыма (район Ласпи). *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2022. № 4. С. 90–103. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2022-4-90-103>
29. Токарев Ю.Н., Финенко З.З., Шадрин Н.В. (Ред.). *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008.
30. Топачевский А.В., Сиренко Л.А., Сакевич А.И. Роль летучих выделений синезеленых водорослей в формировании биоценозов «цветения». *Гидробиологический журнал*. 1968. Т.4. № 2. С. 42–50.
31. Чухчин В.Д. *Экология брюхоногих моллюсков Черного моря*. Киев: Наукова думка, 1984.
32. Явнов С.В. *Атлас двустворчатых моллюсков дальневосточных морей России*. Владивосток: Дюма, 2000.
33. Bondarev I.P. Taxonomic status of *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquois, Dautzenberg & Dollfus, 1889) – the Black Sea *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae). *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3. № 4. С. 29–35. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.03>
34. Bondarev I.P. Cyclicity in ontogeny and age determination of *Flexopecten glaber* (Bivalvia, Pectinidae) in the Black Sea. *Nature Conservation Research*. 2024. Vol. 9, № 4. Pp. 1–8. <https://doi.org/10.24189/ncr.2024.024>
35. Bondarev I.P., Milchakova N.A. Macroalgal Fouling of Shells of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Northern Black Sea. *International Journal of Marine Science*. 2018. Vol. 8, № 15. Pp. 127–137. <https://doi.org/10.5376/ijms.2018.08.0015>
36. Danilov C., Nenciu M., Tiganov G. et al. From Isolated Valves to a Potential Marine Living Resource: History, Documented Distribution and Sustainable Population Enhancement Possibilities of the Smooth Scallop (*Flexopecten glaber*) on the Romanian Coast. *Sustainability*. 2024. Vol. 16, № 10. 3924. <https://doi.org/10.3390/su16103924>
37. Ferreira L.A.A., Tavares M. *Pisidia longimana* (Risso, 1816), a junior synonym of *P. bluteli* (Risso, 1816) (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae) and a species distinct from *P. longicornis* (Linnaeus, 1767). *Papeis Avulsos de Zoologia*. 2020. Vol. 60: e20206036. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2020.60.36>
38. Filimon A. First Record of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) from the Romanian Black Sea Shelf. *Cercetări Marine*. 2020. № 50. Pp. 186–191.

39. Gosling E.M. *Bivalve mollusks: biology, ecology and culture*. Cornwall: Fishing News Books, 2004.
40. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2025. URL: <http://www.algaebase.org>. [дата обращения: 25.10. 2025].
41. Lester R.J.G. *Isopoda (isopods)*. In: K. Rohde (ed.). *Marine Parasitology*. Chapter. 4. Wallingford, UK: CSIRO Publishing, 2005. Pp. 138–144.
42. Lutaenko K.A., Levenets I.R. Observations on seaweed attachment to bivalve shells in Peter the Great Bay (East Sea) and their taphonomic implications. *The Korean Journal of Malacology*. 2015. Vol. 31(3). Pp. 221–232.
43. McGladdery S.E., Deinnan R.E., Stephenson M.F. Oyster parasites, pest and diseases. Shell Disease (*Ostracoblabe implexa*). In: *A Manual of Parasites, Pest and Diseases of Canadian Atlantic Bivalves*. 1993. Pp. 59–61.
44. Mitov P.G. A new record and redescription of *Acanthochitona crinita* (Pennant, 1777) from the Bulgarian Black Sea coast (Mollusca, Polyplacophora). *Spixiana*. 2015. Vol. 38(2). Pp. 169–185.
45. Revkov N., Revkova T. Long-term variations in the Black Sea Population of Smooth Scallop, *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae): A Review. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2023. Vol. 23(6): TRJFAS22610. <https://doi.org/10.4194/TRJFAS22610>
46. Schejter L., Bremec C.S. Epibionts on *Flexopecten felipponei* (Dall, 1922), an uncommon scallop from Argentina. *American Malacological Bulletin*. 2007. Vol. 22(1). Pp. 75–82.
47. Sirenko B.I. *Lepidochitona bondarevi* sp. nov. (Mollusca: Polyplacophora) from the Black Sea and its relatives. *Ruthenica: Русский малакологический журнал*. 2023. Т. 33. № 4. С. 149–165. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33\(4\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33(4).2)
48. Todorova V.R., Panayotova M.D., Bekova R.I., Prodanov B.K. Recovery of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) in the Bulgarian Black Sea Waters: Recent Distribution, Population Characteristics and Future Perspectives for Protection and Commercial Utilisation. *Acta Zoologica Bulgarica*. 2022. Vol. 749(3). Pp. 437–444.

REFERENCES

1. Baranov A.Yu., Levenets I.R., Sabitova L.I., Lebedev E.B. Makroepibioz trekh vidov grebeshka v vodah yuzhnogo Primor'ya [Macroepibiosis of three species of scallops in the waters of southern Primorye]. *Izv. TINRO*. 2017; 191: 196–209. (In Russ.).
2. Bondarev I.P. Novye dannye o biologii i ekologii *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) v Chernom more [New data on biology and ecology of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) in the Black Sea]. *Aquatic Bioresources & Environment*. 2019; 2(2):36–44. (In Russ.).
3. Bondarev I.P. Novye dannye o morfoloicheskoy izmenchivosti rakoviny *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) v Chyornom more [New data on the morphological variability of the shell of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) in the Black Sea]. *Ruthenica: Russian Malacological Journal*. 2020; 30(2): 103–113. (In Russ.) [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30\(2\).4](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.30(2).4)
4. Bondarev I.P. Features of Biocenotic Relations of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) in the Kazachya Bay of the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2020; 11(3):198–207. <https://doi.org/10.1134/S2075111720030030>
5. Bondarev I.P. Features of the Biological State of the Smooth Scallop (*Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758), Bivalvia, Pectinidae) in a Sand Mining Area in the Black Sea. *Biology Bulletin*. 2025; 52. Art. no. 427 (9 p.). <https://doi.org/10.1134/S1062359026700020>
6. Bondarev I.P., Boltachova N.A. Consorts of gastropod mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the northern Black Sea. Part V: Annelida (Polychaeta). *Morskoj biologicheskij zhurnal / Marine Biological Journal*. 2021; 6(2):18–32. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.2.02>
7. Bondarev I.P., Bondarenko L.V. Konsorty bryuhonogogo mollyuska *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) v severnoj chasti Chyornogo morya. Ch. IV: Arthropoda [Consorts of gastropod mollusk *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the northern part of the Black Sea. Part IV: Arthropoda]. *Morskoj biologicheskij zhurnal*. 2019; 4(2):11–22. (In Russ.) <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.02>
8. Bondarev I.P., Revkov N.K. Konsorty bryuhonogogo mollyuska *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) v severnoj chasti Chyornogo morya. Ch. I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata [Consorts of the gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the northern Black Sea. Part I: Porifera, Cnidaria, Bryozoa, Chordata]. *Morskoj biologicheskij zhurnal*. 2017; 2(2): 21–34. (In Russ.).
9. Bondarev I.P., Revkov N.K. Konsorty bryuhonogogo mollyuska *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) v severnoj chasti Chyornogo morya. Ch. II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia) [Consorts of the gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the northern Black Sea. Part II: Mollusca (Polyplacophora, Bivalvia)]. *Morskoj biologicheskij zhurnal*. 2017a; 2(3): 12–22. (In Russ.).
10. Bondarev I.P., Revkov N.K. Konsorty bryuhonogogo mollyuska *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) v severnoj chasti Chyornogo morya. Ch. II: Mollusca (Gastropoda) [Consorts of the gastropod *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the northern Black Sea. Part II: Mollusca (Gastropoda)]. *Morskoj biologicheskij zhurnal*. 2018; 3(1):3–14. (In Russ.) <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.03>

11. Vodyanickij V.A. (Ed.). *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morej. Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. T. 1. Prostejshie, gubki, kishhechnopolostnye, chervi, shchupal'cevye* [A Guide to the Fauna of the Black and Azov Seas. Free-living Invertebrates. Vol. 1. Protozoa, Sponges, Coelenterates, Worms, and Tentacles]. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1968. (In Russ.).
12. Vodyanickij V.A. (Ed.). *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morej. Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. T. 2. Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. Rakoobraznye* [A Guide to the Fauna of the Black and Azov Seas. Free-living Invertebrates. Vol. 2. Free-living invertebrates. Crustaceans]. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1969. (In Russ.).
13. Vodyanickij V.A. (Ed.). *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morej. Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. T. 3. Chlenistonogie (krome rakoobraznyh), mollyuski, iglokozhe, shchetinkochelyustnye, hordovyje* [A Guide to the Fauna of the Black and Azov Seas. Free-living Invertebrates. Vol. 3. Arthropods (except crustaceans), mollusks, echinoderms, chaetognaths, chordates]. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1972. (In Russ.).
14. Denisenko S.G., Savinov V.M. Obrastaniya islandskogo grebeshka v rajone Semi Ostrovov Vostochnogo Murmana [Fouling of Icelandic scallops in the area of the Seven Islands of Eastern Murmansk]. In.: V.N. Semenov (red.). *Bentos Barenceva moray [Benthos of the Barents Sea]*. Apatity: Kol'skij filial AN SSSR; 1984, pp. 102–112. (In Russ.).
15. Zinova A.D. *Opredelitel' zelenyh, buryh i krasnyh vodoroslej yuzhnyh morej SSSR* [Identification of green, brown, and red algae of the southern seas of the USSR]. Moskva –Leningrad: Nauka Publ.; 1967. (In Russ.).
16. Kalugina–Gutnik A.A. *Fitobentos Chernogo moray* [Phytobenthos of the Black Sea]. Kiev: Naukova Dumka Publ.; 1975. (In Russ.).
17. Karakatitsa T.F. Raspredelenie i zapasy grebeshka *Pecten ponticus* B.D. et D. (Mollusca, Bivalvia) v Chernom more [Distribution and stocks of the scallop *Pecten ponticus* B.D. et D. (Mollusca, Bivalvia) in the Black Sea]. *Zoologicheskij zhurnal*. 1972; **51**(1):136–138. (In Russ.).
18. Lebedovskaya M.V. Morfometricheskie i mikrobiologicheskie pokazateli gigantskoj ustricy *Crassostrea gigas* pri porazhenii sverlyashchej gubkoj *Pione vastifica* [Morphometric and microbiological characteristics of the giant oyster *Crassostrea gigas* infected with the boring sponge *Pione vastifica*]. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*. 2013; **12**(1):48–51. (In Russ.).
19. Levenets I.R. *Makrovodorosli soobshchestv obrastaniya na melkovod'e yuzhnogo Primor'ya* [Macroalgae of fouling communities in shallow waters of southern Primorye]. Vladivostok: Dal'nauka Publ.; 2011. (In Russ.).
20. Levenets I.R., Ovsyannikova I.I., Lebedev E.B. Sostav makroepibioza primorskogo grebeshka *Mizuhopecten yessoensis* v zal. Petra Velikogo Yaponskogo moray [Composition of the macroepibiosis of the Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis* in Peter the Great Bay, Sea of Japan]. *Byulleten' Dal'nevostochnogo malakologicheskogo obshchestva*. 2005; (9):155–168. (In Russ.).
21. Milashevich K.O. *Mollyuski Chernogo i Azovskogo morej. Fauna Rossii i sopredel'nyh stran. Mollyuski russkih morej. T. I* [Mollusks of the Black and Azov Seas. Fauna of Russia and Adjacent Countries. Mollusks of the Russian Seas]. Petrograd; 1916. (In Russ.).
22. Mityaseva N.A., Maksimova O.V., Georgiev A.A. Flora makrovodoroslej severnoj chasti Rossijskogo poberezh'ya Chernogo moray [Macroalgal flora of the northern part of the Russian Black Sea coast]. *Ekologiya morya*. 2003; (64):24–28. (In Russ.).
23. Naumov A.D. *Dvustvorchatye mollyuski Belogo morya. Opyt ekologo-faunisticheskogo analiza* [Clams of the White Sea: Ecological and Faunistic Analysis]. St. Petersburg; 2006. (In Russ.).
24. Nevesskaya L.A. *Pozdnechetvertichnye dvustvorchatye mollyuski Chernogo morya. Ih sistematika i ekologiya* [Late Quaternary Bivalves of the Black Sea: Their Taxonomy and Ecology]. Moskva: Nauka Publ.; 1965. (In Russ.).
25. Pereladov M.V. Struktura biotopa i sovremennoe sostoyanie poselenij ustric (*Ostrea edulis*) v ozere Donuzlav p-ov Krym, Chernoe more. Promyslovyje vidy i ih biologiya [Biotope structure and modern status of oyster (*Ostrea edulis*) settlement in Donuzlav lake, Crimea peninsula, the Black Sea]. *Trudy VNIRO*. 2016; (163): 36–47. (In Russ.).
26. Revkov N.K. Grebeshok chernomorskij *Flexopecten glaber ponticus* Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1889. In.: S.P. Ivanov i A.V. Fateryga (eds.) *Krasnaya kniga Respubliki Krym. Zhivotnye* [The Red Data Book of the Republic of Crimea. Animals]. Simferopol': ARIAL Publ.; 2015, p. 39. (In Russ.).
27. Revkov N.K. Grebeshok chernomorskij *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) [Black Sea scallop *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758)]. In.: I.V. Dovgal', V.V. Korzhenevskij (eds.) *Krasnaya kniga goroda Sevastopolya* [The Red Book of the city of Sevastopol]. Kaliningrad–Sevastopol': ROST-DOAFK Publ.; 2018, p. 347. (In Russ.).
28. Revkov N.K., Boltacheva N.A. Vosstanovlenie biocenoza chernomorskogo grebeshka *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) u beregov Kryma (rajon Laspj) [Restoration of the biocenosis of the Black Sea scallop *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) off the coast of Crimea (Laspj region)]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoj i shel'fovoj zon moray*. 2022; (4):90–103. (In Russ.).
29. Tokarev Yu.N., Finenko Z.Z., Shadrin N.V. (Eds.). *Mikrovodorosli Chernogo morya: problemy sohraneniya bioraznoobraziya i biotekhnologicheskogo ispol'zovaniya* [Microalgae of the Black Sea: problems of biodiversity conservation and biotechnological use]. Sevastopol': EKOSI-Gidrofizika Publ.; 2008. (In Russ.).
30. Topachevskij A.V., Sirenko L.A., Sakevich A.I. Rol' letuchih vydelenij sinezelenyh vodoroslej v formirovanii biocenzov «cveteniya» [The role of volatile emissions of blue-green algae in the formation of biocenoses “blooms”]. *Gidrobiologicheskij zhurnal*. 1968; **4**(2):42–50. (In Russ.).

31. Chuhchin V.D. *Ekologiya bryuhonogih mollyuskov Chernogo morya* [Ecology of gastropods of the Black Sea]. Kiev: Naukova dumka Publ.; 1984. (In Russ.).
32. Yavnov S.V. *Atlas dvustvorchatykh mollyuskov dal'nevostochnykh morej Rossii* [Atlas of bivalve mollusks of the Russian Far Eastern seas]. Vladivostok: Dyuma Publ.; 2000. (In Russ.).
33. Bondarev I.P. Taxonomic status of *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889) – the Black Sea *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae). *Morskoy biologicheskij zhurnal*. 2018; **3**(4):29–35. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.03>
34. Bondarev I.P. Cyclicity in ontogeny and age determination of *Flexopecten glaber* (Bivalvia, Pectinidae) in the Black Sea. *Nature Conservation Research*. 2024; **9**(4):1–8. <https://doi.org/10.24189/ncr.2024.024>
35. Bondarev I.P., Milchakova N.A. Macroalgal Fouling of Shells of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Muricidae) in the Northern Black Sea. *International Journal of Marine Science*. 2018; **8**(15):127–137. <https://doi.org/10.5376/ijms.2018.08.0015>
36. Danilov C., Nenciu M., Tiganov G. et al. From Isolated Valves to a Potential Marine Living Resource: History, Documented Distribution and Sustainable Population Enhancement Possibilities of the Smooth Scallop (*Flexopecten glaber*) on the Romanian Coast. *Sustainability*. 2024; **16**(10): 3924 <https://doi.org/10.3390/su16103924>
37. Ferreira L.A.A., Tavares M. *Pisidia longimana* (Risso, 1816), a junior synonym of *P. bluteli* (Risso, 1816) (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae) and a species distinct from *P. longicornis* (Linnaeus, 1767). *Papeis Avulsos de Zoologia*. 2020; **60**: e20206036. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2020.60.36>
38. Filimon A. First Record of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) from the Romanian Black Sea Shelf. *Cercetări Marine*. 2020; **50**: 186–191.
39. Gosling E.M. *Bivalve mollusks: biology, ecology and culture*. Cornwall: Fishing News Books; 2004.
40. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2025. Available at: <http://www.algaebase.org>. [Accessed: 25.10. 2025].
41. Lester R.J.G. *Isopoda (isopods)*. In: K. Rohde (ed.). *Marine Parasitology*. Chapter. 4. Wallingford, UK: CSIRO Publishing; 2005, pp. 138–144.
42. Lutaenko K.A., Levenets I.R. Observations on seaweed attachment to bivalve shells in Peter the Great Bay (East Sea) and their taphonomic implications. *The Korean Journal of Malacology*. 2015; **31**(3):221–232.
43. McGladdery S.E., Deinnan R.E., Stephenson M.F. *Oyster parasites, pest and diseases. Shell Disease (Ostracoblabe implexa)*. In: A Manual of Parasites, Pest and Diseases of Canadian Atlantic Bivalves; 1993, pp.59–61.
44. Mitov P.G. A new record and redescription of *Acanthochitona crinita* (Pennant, 1777) from the Bulgarian Black Sea coast (Mollusca, Polyplacophora). *Spixiana*. 2015; **38**(2): 169–185.
45. Revkov N., Revkova T. Long-term variations in the Black Sea Population of Smooth Scallop, *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae): A Review. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2023; **23**(6): TRJFAS22610. <https://doi.org/10.4194/TRJFAS22610>
46. Schejter L., Bremec C.S. Epibionts on *Flexopecten felipponei* (Dall, 1922), an uncommon scallop from Argentina. *American Malacological Bulletin*. 2007; **22**(1):75–82.
47. Sirenko B.I. *Lepidochitona bondarevi* sp. nov. (Mollusca: Polyplacophora) from the Black Sea and its relatives. *Ruthenica: Russian Malacological Journal*. 2023; **33**(4):149–165. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33\(4\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2023.33(4).2)
48. Todorova V.R., Panayotova M.D., Bekova R.I., Prodanov B.K. Recovery of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) in the Bulgarian Black Sea Waters: Recent Distribution, Population Characteristics and Future Perspectives for Protection and Commercial Utilisation. *Acta Zoologica Bulgarica*. 2022; **749**(3):437–444.

Сведения об авторе

Игорь Петрович Бондарев – канд. биол. наук, вед. науч. сотр., ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”, Севастополь, Российская Федерация
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com,
bondarev@ibss-ras.ru
<https://orcid.org/0000-0003-3614-0630>

About the author

Igor P. Bondarev – Cand. Sc. (Biology), Head Scientist Researcher, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com,
bondarev@ibss-ras.ru
<https://orcid.org/0000-0003-3614-0630>

Поступила в редакцию 17.11.25
После доработки 06.02.26
Принята к публикации 12.02.26

Received November 11, 2025
Revised February 6, 2026
Accepted February 12, 2026

УДК 595.763.33

DOI: 10.7868/S3034545626020034

Оригинальная статья

Новый вид рода *Planeustomus* Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Камбоджи

О.И. Семионенков, М.Ю. Гильденков*

Смоленский государственный университет (СмолГУ), Смоленск, Российская Федерация

*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Аннотация. Описан новый вид *Planeustomus assingi* sp. n. из Камбоджи. От известных из Восточной биогеографической области видов новый вид хорошо отличается трехчлениковой булавой антенн и размерами: он значительно мельче *Planeustomus bengalensis* Champion, 1919, *P. longiceps* Champion, 1919 и *P. indicus* Fauvel, 1904 и крупнее *P. subcarinatus* Champion, 1919.

Ключевые слова: жуки-стафилиниды, *Planeustomus*, таксономия, Восточная биогеографическая область

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Анализ данных литературы – ГМЮ, СОИ; написание рукописи – СОИ, ГМЮ; редактирование – ГМЮ; работа со списком литературы – ГМЮ, СОИ; работа с рисунками – СОИ.

Благодарности. Авторы выражают сердечную благодарность своему коллеге, Фолкеру Ассингу (ГанOVER), предоставившему материалы для изучения. Особую благодарность авторы выражают Кириллу Макарову (Московский педагогический государственный университет, Москва) за фотографии.

Ссылка для цитирования: Семионенков О.И., Гильденков М.Ю. Новый вид рода *Planeustomus* Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Камбоджи // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105, № 2. С. 36–40. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020034>

A New Species of the Genus *Planeustomus* Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Cambodia

O.I. Semionenkov, M.Yu. Gildenkova*

Smolensk State University (SmolSU), Smolensk, Russian Federation

*e-mail: mgildenkova@mail.ru

Abstract. A new species, *Planeustomus assingi* sp. n., is described from Cambodia. The new species is reliably distinguished from all known species from the Oriental Biogeographic Region in its three-segmented antennal club and body size, the latter being significantly smaller than in *Planeustomus bengalensis* Champion, 1919, *P. longiceps* Champion, 1919, and *P. indicus* Fauvel, 1904, but larger than in *P. subcarinatus* Champion, 1919.

Keywords: Staphylinidae, *Planeustomus*, taxonomy, Oriental Biogeographic Region

Funding. The study was conducted without additional funding.

Ethics declarations. This work does not involve studies with humans or animals that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interest. The authors declare no obvious or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. Literature data analysis – GMYu, SOI; manuscript writing – SOI, GMYu; editing – GMYu; working with the bibliography – GMYu, SOI; working with figures – SOI.

Acknowledgements. The authors express their heartfelt gratitude to their colleague, [Volker Assing](#) (Hanover), who provided the materials for study. The author expresses special gratitude to Kirill Makarov (Moscow State Pedagogical University, Moscow) for help in providing photographs.

For Citation: Semionenkov O.I., Gildenkova M. Yu. A New Species of the Genus *Planeustomus* Jacquelin du Val, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Cambodia // *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 2. pp. 36–40. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626020034>

До настоящего времени для рода *Planeustomus* Jacquelin du Val, 1857 было известно всего 25 видов, 16 из которых распространены в Палеарктике, 5 – в Тропической Африке и 4 – в Восточной биогеографической области. Для Восточной биогеографической области было известно [1,2] только четыре вида: *Planeustomus bengalensis* Champion, 1919 и *Planeustomus subcarinatus* Champion, 1919 из Индии и Бангладеш; *Planeustomus longiceps* Champion, 1919 из Индии и *Planeustomus indicus* Fauvel, 1904 из Мьянмы. Из Камбоджи *Planeustomus* не были известны, и нахождение нового вида представляет определенный интерес.

В исследованиях использованы стандартные методы по таксономии насекомых, препарирование

и измерения выполнены с использованием микроскопа МБС-10, снабженного окуляр-микрометром. Препарат гениталий обработан 10% КОН и зафиксирован в эупарале. Этикетки приведены в оригинальной транскрипции. Фотография изготовлена на Canon EOS5D Mark III с объективом Canon MP-E65 mm, использована технология extended focus.

Места хранения материала обозначены следующим образом: сMG – личная коллекция одного из авторов, Смоленск, Россия (private collection of Mikhail Gildenkova, Smolensk); сOS – личная коллекция одного из авторов, Смоленск, Россия (private collection of Oleg Semionenkov, Smolensk); NHMW – Венский музей естествознания, Австрия (Naturhistorisches Museum Wien).

Planeustomus assingi Semionenkov & Gildenkov sp. n.

(рис. 1а–1б)

Изученный материал. Голотип, самец, Камбоджа “CAMBODIA – Banteay Meanchey prov., Sisophon, Mean Chey Univ. campus, light trap, 20.X.-23.XI.2019, leg. Bun & Kong” (NHMW).

Паратипы: 3♂♂, 4♀♀, 3 эк. Камбоджа “CAMBODIA – Banteay Meanchey prov., Sisophon, Mean Chey Univ. campus, light trap, 20.X.–23.XI.2019, leg. Bun & Kong” (1♀, 3 эк. – NHMW; 1♂, 2♀♀ – cOS; 2♂♂, 1♀ – cMG).

Описание. Голотип. Самец. Размеры, мм: общая длина (от основания губы до вершины брюшка) 2.9, максимальная ширина головы, включая глаза, 0.39, длина головы (от основания губы до сужения шеи вдоль средней линии головы) 0.41, длина антенны 0.73, продольная длина глаза 0.15, длина виска (от заднего края глаза до сужения шеи) 0.15; длина переднеспинки 0.42; максимальная ширина переднеспинки 0.34, длина надкрылий в области шва (от вершины щитка до заднего края шовного угла) 0.56, максимальная ширина надкрылий 0.48, максимальная ширина брюшка 0.38, длина эдеагуса (от основания срединной лопасти до вершины парамер) 0.31, длина передней части тела (от основания губы до вершины надкрылий) 1.5.

Тело желто-бурое; голова, переднеспинка, вершина брюшка и антенны немного темнее, надкрылий, ног и основной части брюшка; покровы довольно блестящие. Тело покрыто короткими, редкими, светлыми щетинками.

Голова продольная. Глаза небольшие, слабо выпуклые, их длина примерно равна длине висков (рис. 1а). Поверхность головы довольно блестящая, со слабо выраженной, местами отсутствующей изодиаметрической микроскульптурой и разбросанными, довольно крупными, но не очень глубокими точками, их диаметр более чем в 1.5 раза превосходит диаметр фасетки глаза; от переднего края наличника к основанию головы проходит сужающаяся область, лишенная пунктировки, со следами микроскульптуры и очень слабо выраженным продольным вдавлением по центру. Антенны довольно короткие, 1-й членик удлинённый, его длина более чем в 2 раза превосходит ширину; 2-й цилиндрический, его длина слегка превосходит ширину; 3-й – конический, примерно в 1.5 раза длиннее ширины; 4-й – небольшой и лишь слегка поперечный; 5–6-й – несколько крупнее 4-го, поперечные; 7–8-й заметно больше (шире и длиннее), чем 5–6-й, отчетливо поперечные; 9 и 10-й – конические, массивные и отчетливо поперечные, немного менее чем в 1.5 раза шире, чем 7 и 8-й; 11-й имеет ширину, равную ширине 9 и 10-го, но его длина примерно в 1.5 раза превышает длину 10-го.

Последние три членика образуют массивную, ярко выраженную булаву (рис. 1а).

Переднеспинка продольная, узкая, значительно уже головы, наибольшей ширины достигает у переднего края, немного сужаясь к основанию. Поверхность переднеспинки довольно блестящая, пунктировка сходна с пунктировкой на голове, микроскульптура выражена очень слабо и почти незаметна; вдоль медиальной линии переднеспинки имеется область, практически лишенная пунктировки и микроскульптуры, со слабо выраженным прерывистым продольным вдавлением; по обе стороны от этой области расположены два неровных ряда точек (рис. 1а).

Надкрылья узкие и длинные. Пунктировка надкрылий образует несколько нечетко выраженных рядов из частично слившихся точек, разделенных слабо выпуклыми продольными килями (рис. 1а); ближе к заднему краю надкрылий гладкие продольные кили не выражены, пунктировка нечеткая и разбросанная; диаметр точек примерно в 1.5 раза превосходит диаметр фасетки глаза, микроскульптура нечеткая.

Брюшко немного уже надкрылий, заметно менее блестящее, чем голова и переднеспинка; поверхность с тонкой, плотной и отчетливой изодиаметрической микроскульптурой; пунктировка чрезвычайно тонкая, едва заметная.

Эдеагус имеет характерное строение (рис. 1б, 1в).

Самка (паратипы). Имеет сходную с самцом окраску и пропорции тела, размеры в целом несколько крупнее, чем у самцов, половой диморфизм не выражен.

Изменчивость. Длина тела (от основания губы до вершины брюшка) паратипов от 2.8 до 3.3 мм; длина передней части тела (от основания губы до вершины надкрылий) от 1.48 до 1.80; длина переднеспинки от 0.40 до 0.47.

Сравнительные замечания. От известных из Восточной биогеографической области видов (*P. bengalensis*, *P. subcarinatus*, *P. longiceps* и *P. indicus*) отличается булавой антенн, состоящей всего из трех члеников, тогда как у перечисленных видов булава состоит из пяти члеников. От *P. bengalensis* (3.7 мм), *P. indicus* (4–5 мм) и *P. longiceps* (3.8–4.2 мм) новый вид хорошо отличается значительно более мелкими размерами (2.8–3.3 мм). От *P. subcarinatus* (2.5 мм), напротив, отличается более крупными размерами. От *P. bengalensis*, кроме того, отличается значительно большей относительной длиной висков и существенно большей относительной длиной переднеспинки. От *P. longiceps* новый вид отличается не затемненными вершинами надкрылий, от *P. subcarinatus* – более удлиненной головой,



Рис. 1. *Planeustomus assingi* sp. n.: *a* – самец, голотип, дорсально; *б* – голотип, эдеагус вентрально; *в* – паратип, эдеагус латерально. Масштаб, мм: *a* – 1; *б*, *в* – 0.25

Fig. 1. *Planeustomus assingi* sp. n.: *a* – male, holotype, dorsal; *б* – holotype, aedeagus ventral; *в* – paratype, aedeagus lateral. Scale bar, mm: *a* – 1; *б*, *в* – 0.25

от *P. miles* (W. Scriba, 1868), который был описан из Италии и с которым при описании сравнивали все виды из Восточной биогеографической области, новый вид надежно отличается значительно меньшими размерами и строением антенн [3]. От всех указанных видов отличается деталями строения эдеагуса.

Распространение — Камбоджа, провинция Бантеаймеантьей. Экология неизвестна, весь материал собран на свет.

Этимология. Назван именем известного специалиста в области изучения жуков семейства Staphylinidae, нашего доброго знакомого, безвременно ушедшего из жизни Фолкера Ассинга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Champion G. C.* On some new species of the Staphylinid-genus *Planeustomus* Duv. from India, with notes on certain allied forms // *The Entomologist's Monthly Magazine*. 1919. Vol. 55. Pp. 154–156.
2. *Fauvel A.* Staphylinides exotiques nouveaux. 2e Partie // *Revue d'Entomologie*. 1904. Vol. 23. Pp. 76–112.
3. *Peyerimhoff P. M. de Fontenelle.* Coléoptères nouveaux ou mal connus de Berbérie V. Le genre *Planeustomus* J. du V. (Staphylinidae) // *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 1936. Vol. 41. Pp. 233–236.

REFERENCES

1. *Champion G. C.* On some new species of the Staphylinid-genus *Planeustomus* Duv. from India, with notes on certain allied forms. *The Entomologist's Monthly Magazine*. 1919;55:154–156.
2. *Fauvel A.* Staphylinides exotiques nouveaux. 2e Partie. *Revue d'Entomologie*. 1904;23:76–112. (In French).
3. *Peyerimhoff P. M. de Fontenelle.* Coléoptères nouveaux ou mal connus de Berbérie. V. Le genre *Planeustomus* J. du V. (Staphylinidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 1936;41:233–236. (In French).

Сведения об авторах

Михаил Юрьевич Гильденков — доктор биологических наук, заведующий кафедрой биологии и химии Смоленского государственного университета, Смоленск, Российская Федерация,
e-mail: mgildenkov@mail.ru,
<https://orcid.org/0000-0001-5752-1411>.
SPIN: 9079–8238;
Scopus Author ID: 8677040800

About the authors

Mikhail Yuryevich Gildenkov — Doctor of Biological Sciences, Head of the Department of Biology and Chemistry, Smolensk State University, Smolensk, Russian Federation,
e-mail: mgildenkov@mail.ru,
<https://orcid.org/0000-0001-5752-1411>.
SPIN: 9079–8238;
Scopus Author ID: 8677040800

Олег Игоревич Семионенков — старший преподаватель кафедры биологии и химии Смоленского государственного университета, Смоленск, Российская Федерация,
e-mail: osemionenkov@yandex.ru,
<https://orcid.org/0000-0003-0130-3321>.
SPIN: 7501–8922;
Scopus Author ID: 57194710756.

Oleg Igorevich Semionenkov — Senior Lecturer of the Department of Biology and Chemistry, Smolensk State University, Smolensk, Russian Federation,
e-mail: osemionenkov@yandex.ru,
<https://orcid.org/0000-0003-0130-3321>.
SPIN: 7501–8922; Scopus Author ID: 57194710756.

Поступила в редакцию 09.02.2026
После доработки 02.03.2026
Принята к публикации 03.03.2026

Received February 09, 2026
Revised March 02, 2026
Accepted March 03, 2026

УДК 359.78-157.28

DOI: 10.7868/S3034545626020047

Оригинальная статья

Четыре новых вида выемчатокрылых молей рода *Helcystogramma* Zeller, 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) из Филиппин, с островов Лусон и Минданао

М.М. Омелько*, Н.В. Омелько

Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

*e-mail: mmomelko@mail.ru

Аннотация. Из Филиппин, с островов Лусон и Минданао, описано четыре вида выемчатокрылых молей из рода *Helcystogramma* Zeller, 1877 – *H. connexa* sp. n., *H. bataanensis* sp. n., *H. zonatopalpa* sp. n. и *H. sororia* sp. n. Новые виды отнесены к группам *trijunctum*, *perelegans* и *hibisci* по предложенному делению рода *Helcystogramma* Zeller на группы видов для фауны Китая. *H. connexa* sp. n. из группы *trijunctum* по внешнему виду имаго не отличается от *H. delocosma* (Meurick, 1936) с островов Ява и Борнео и *H. similigena* M. Omelko et N. Omelko, 2021 из Лаоса, но хорошо отличается каплевидными вальвеллами и небольшими конусовидными ветвями саккулусов с зубцевидным отростком. *H. sororia* sp. n. из группы *hibisci* близок к *H. ornata* M. Omelko et N. Omelko, 2021 с острова Борнео по внешнему виду имаго и гениталиям самца, но может быть отличим по ширококонусовидной, не заостренной и не изогнутой крючковидно, вершине эдеагуса. Передние крылья *H. bataanensis* sp. n. и *H. zonatopalpa* sp. n. из группы *perelegans* окрашены в темные цвета в отличие от всех известных видов этой группы, рисунок передних крыльев которых образуют серебристые и оранжевые полосы и пятна.

Ключевые слова: *Helcystogramma*, новые виды, Филиппины

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200183-8).

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

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

Вклад авторов. Написание рукописи, работа с рисунками – ОММ; редактирование, подготовка препаратов – ОНВ.

Ссылка для цитирования: Омелько М.М., Омелько Н.В. Четыре новых вида выемчатокрылых молей рода *Helcystogramma* Zeller, 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) из Филиппин, с островов Лусон и Минданао // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105, № 2. С. 41–49. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020047>

Four New Species of Gelechiid Moths of the Genus *Helcystogramma* Zeller, 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) from the Philippines, Luzon and Mindanao Islands

M.M. Omelko*, N.V. Omelko

Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

*e-mail: mmomelko@mail.ru

Abstract. Four species of the genus *Helcystogramma* Zeller, 1877 are described from the Philippines (Luzon and Mindanao Islands): *H. connexa* sp. n., *H. bataanensis* sp. n., *H. zonatopalpa* sp. n., and *H. sororia* sp. n. The new species are assigned to the *trijunctum*, the *perelegans*, and the *hibisci* species groups, based on the species-group classification of *Helcystogramma* proposed for the Chinese fauna. The new species *H. connexa* sp. n. (the *trijunctum* species group) is externally indistinguishable from *H. delocosma* (Meyrick, 1936), from Java and Borneo, and from *H. similigena* M. Omelko et N. Omelko, 2021, from Laos, but it differs well by the teardrop-shaped valvella and the small conical branches of the sacculi bearing a tooth-like process. The new species *H. sororia* sp. n. (the *hibisci* species group) is closely related to *H. ornata* M. Omelko et N. Omelko, 2021, from Borneo, being similar to the latter species both in external morphology and male genitalia, but it can be distinguished by the broadly conical apex of the aedeagus, which is neither pointed nor curved hook-like. The forewings of *H. bataanensis* sp. n. and *H. zonatopalpa* sp. n. from the *perelegans* group are dark colored, in contrast to all previously known species of this group, whose forewing pattern is formed by silvery and orange bands and spots.

Keywords: *Helcystogramma*, new species, Philippines

Funding. This work was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 124012200183-8).

Ethical aspects. This work does not include studies involving humans or animals that fall under the criteria of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interest. The authors declare that they have no conflict of interest.

Author contributions. Manuscript writing and work with figures – OMM; editing and preparation of specimens – ONV.

For Citation: Omelko M.M., Omelko N.V. Four New Species Gelechiid Moths of the Genus *Helcystogramma* Zeller, 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) from the Philippines, Luzon and Mindanao Islands. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 2, pp. 41–49. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626020047>

В настоящей работе нами продолжено описание новых видов рода *Helcystogramma* Zeller, 1877 Юго-Восточной Азии. По результатам ранее проведенных исследований в Лаосе (2013, 2016 и 2017 гг.) и в Малайзии на острове Борнео (2018 и 2019 гг.) нами было описано 4 новых вида, описана морфология гениталий ранее неизвестной самки *H. augusta* (Meyrick, 1911) [1] и самца *H. hoplophorum* Meyrick, 1916 [2, 3, 4]. Описываемые в этой работе виды собраны на Филиппинах в 2024 г. на острове Минданао в окрестностях природного парка хребта горы Китанглад (Mount Kitanglad Range Natural

Park) и на острове Лусон в окрестностях природного парка Батаан (Bataan National Park) и Мемориального национального парка Аврора (Auroga Memorial National Park). Бабочки привлекались на свет ультрафиолетовой LepiLED1.5s и ртутно-кварцевой (250 Вт) ламп. Изображения имаго сняты камерой Nikon D300 с 50 мм макрообъективом. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата PA-7У. Типовой материал хранится в Биоресурсной коллекции ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН (регистрационный номер 2797657).

Helcystogramma connexa M. Omelko
et N. Omelko sp. n.

(рис. 1а–1б; 2а–2б)

Материал. Голотип, самец: Филиппины, о-в Лусон, окрестности национального парка Батаан (Bataan National Park, 14°44'N120°25'E), 19.02.2024 (М. Омелько). Паратип, 1♂: Филиппины, о-в Лусон, окрестности Мемориального Национального парка Аврора (Aurora Memorial National Park, 15°39'N121°16'E), 14.02.2024 (М. Омелько).

Описание. Внешний вид (рис. 1а–1б). Длина переднего крыла 5.0–5.3 мм. Голова беловатая или бежевая. Усики дымчатые или беловатые со слабым светло-бежевым оттенком. Нижнегубные щупики беловатые или охристо-желтые. Грудь сверху беловатая или бежевая. Патагии и тегулы беловатые. Основной фон переднего крыла черный, вдоль его заднего края беловатая или беловатая со слабым охристо-желтым оттенком полоса, дистальнее середины крыла широкая беловатая перевязь, перед вершиной белое костальное пятно. Бахромка на вершине крыла беловатая с вкраплением черных чешуек, на внешнем и заднем краях беловатая. Заднее крыло и бахромка темно-дымчатые. Передние и средние ноги беловатые с интенсивным черновато-бурым затемнением или слабым буроватым затемнением на вертлугах, бедрах и голенях. Задние ноги в основном беловатые, голени (дистальнее средней пары шпор) с черным или буроватым затемнением, сверху голеней щетка из недлинных волосовидных чешуек.

Гениталии самца (рис. 2а–2б). Ункус большой, продолговатый, с небольшой округлой дистальной лопастью. Медиальный склерит гнатоса большой, изогнутый дуговидно, плавно суженный к острой вершине. Кукуллусы лопастевидные, продолговатые, плавно расширенные к закругленной вершине. Вальвеллы небольшие, пластинчатые, в проекции сбоку каплевидные. Саккулусы сросшиеся с винкулумом, их ветви пластинчатые, конусовидные, с зубцевидным отростком около основания, покрыты короткими редкими щетинками. Эдеагус с овальной базальной частью, перед серединой с перехватом, дистально раздвоен на две желобовидные лопасти: конусовидную с крючком на вершине и лопасть с оттянутой и изогнутой крючком вершинной частью и вершиной в виде небольшой округлой и зубчатой по краю пластинки. Анеллус сросшийся с эдеагусом, с длинным трубчатым перепончатым придатком с кольцами из чешуевидных отростков снаружи. Ветви винкулума узкие, саккус широкий, лопатовидный.

Самка неизвестна.

Диагноз. Вид из группы *trijunctum*. Внешне не отличается от *H. delocosma* (Meyrick, 1936) [5]

с островов Ява и Борнео и *H. similigena* M. Omelko et N. Omelko, 2021 из Лаоса. По гениталиям самца новый вид ближе к *H. delocosma* формой продолговатого ункуса с небольшой округлой дистальной лопастью, но хорошо отличается от этого вида и *H. similigena* каплевидными вальвеллами и небольшими конусовидными ветвями саккулусов с зубцевидным отростком около основания.

Распространение – Филиппины, о-в Лусон.

Этимология. Название вида “*connexa*” (связанный) обусловлено сходством этого вида с *H. delocosma* и *H. similigena*.

Helcystogramma bataanensis
M. Omelko et N. Omelko sp. n.

(рис. 1в–1г; 2в–2е)

Материал. Голотип, самец: Филиппины, о-в Лусон, окрестности национального парка Батаан (Bataan National Park, 14°44'N120°25'E), 20.02.2024 (М. Омелько). Паратипы, 1♂: там же, 20.02.2024 (М. Омелько).

Описание. Внешний вид (рис. 1в–1г). Длина переднего крыла 4.0–4.5 мм. Голова грязно-буровато-желтая. Базальный членик усиков сверху оливково-серый, снизу бежевый. Жгутики усиков снизу бежевые, сверху, в проксимальной их половине, чередуются оливково-серые и бежевые с продольной оливково-серой полоской, в дистальной половине – оливково-серые и бежевые членики. Нижнегубные щупики блестящие, базальный их членик короткий, темно-серый, средний – длинный, темно-серый, с приподнятыми удлиненными чешуйками сверху, вершинный членик длинный, сверху белый, снизу черноватый. Грудь, патагии и тегулы оливково-серые. Основной фон переднего крыла, от костального края до анального ствола, черноватый с блестящими серыми мазками; в средней части крыла нечеткие черные пятна – крупное трапециевидное и небольшое овальное. Дистальнее середины крыла костальный косой белый штрих. Задняя часть крыла, от анального ствола, буроватая. Перед вершинной частью крыла нечеткая блестящая серая перевязь; вершинная часть буроватая или светло-бежевая с буроватым костальным краем и тремя черноватыми или черновато-бурыми продольными полосками. Чешуйки бахромок на костальном крае вершинной части крыла белые в проксимальной части и буроватые в дистальной, на внешнем и заднем краях крыла беловатые. Заднее крыло буроватое с темно-серой бахромкой. Вертлуги ног беловатые, бедра, голени и лапки беловатые с внутренней стороны. С внешней стороны передние ноги беловатые с темно-серым, на лапках черноватым,

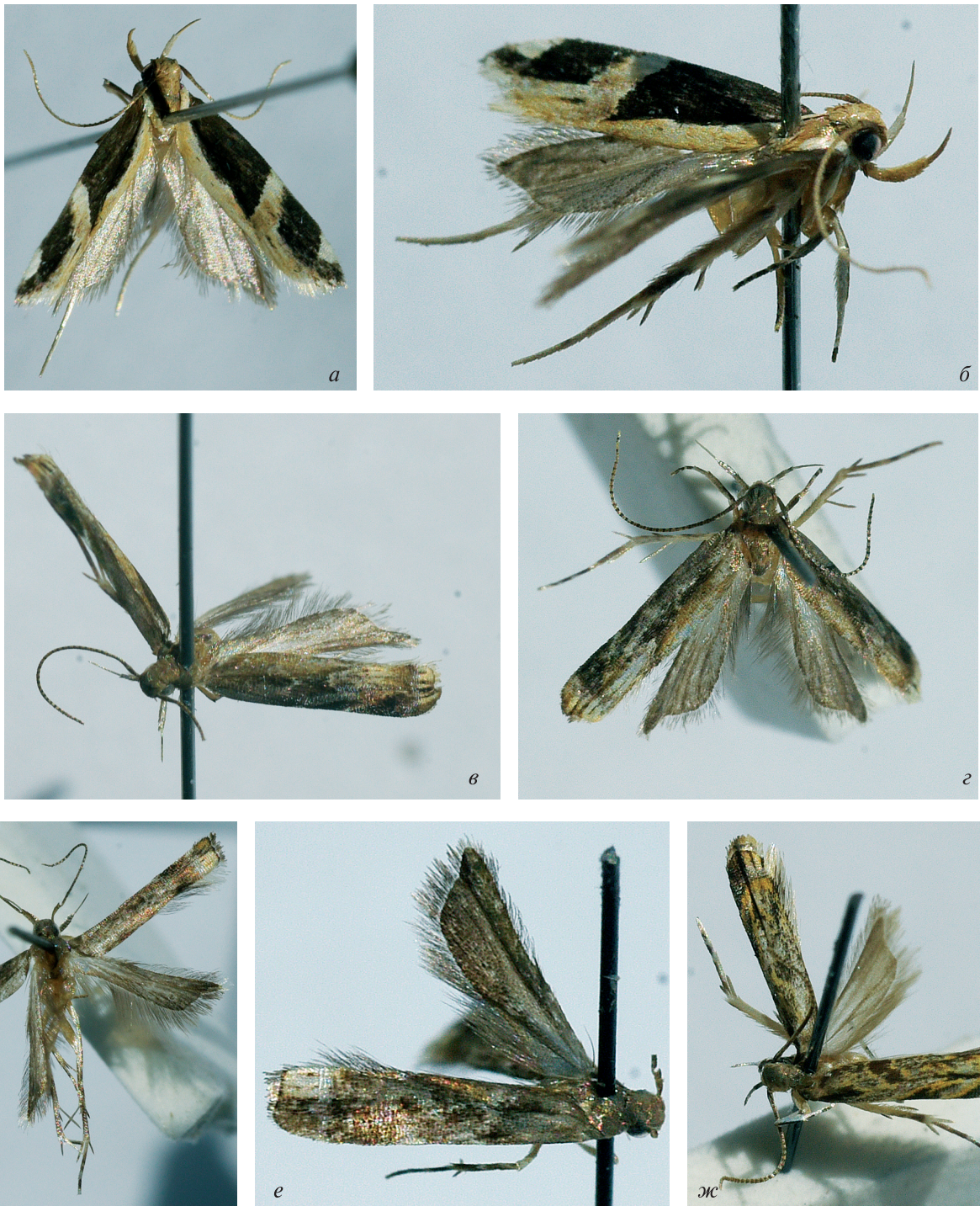


Рис. 1. *Helcystogramma* spp., внешний вид бабочек: а, б – *H. connexa* M. Omelko et N. Omelko sp. n.; в, з – *H. bataanensis* M. Omelko et N. Omelko sp. n.; д, е – *H. zonatopalpa* M. Omelko et N. Omelko sp. n.; ж – *H. sororia* M. Omelko et N. Omelko sp. n.

Fig. 1. *Helcystogramma* spp., adults: а, б – *H. connexa* M. Omelko et N. Omelko sp. n.; в, з – *H. bataanensis* M. Omelko et N. Omelko sp. n.; д, е – *H. zonatopalpa* M. Omelko et N. Omelko sp. n.; ж – *H. sororia* M. Omelko et N. Omelko sp. n.

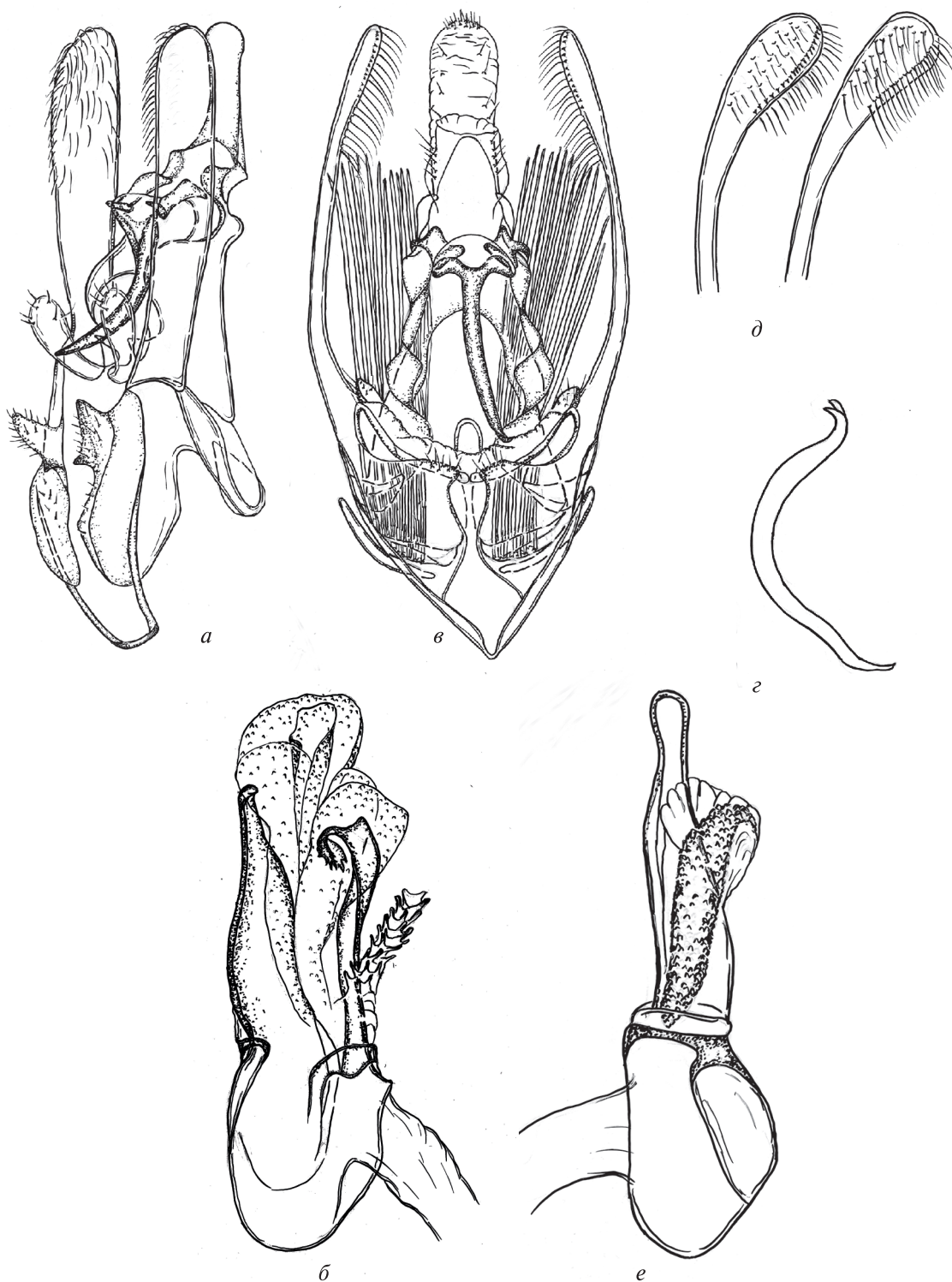


Рис. 2. *Helcystogramma* spp., гениталии самцов: *a, б* – *H. connexa* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*a* – общий вид сбоку, *б* – эдеагус); *в–е* – *H. bataanensis* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*в* – общий вид снизу, *з* – медиальный склерит гнатоса, *д* – дистальная часть кукуллусов вальв, *е* – эдеагус)

Fig. 2. *Helcystogramma* spp., male genitalia: *a, б* – *H. connexa* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*a* – general view, lateral, *б* – aedeagus); *в–е* – *H. bataanensis* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*в* – general view, ventral; *з* – medial sclerite of gnathos; *д* – distal part of the valval cucullus; *е* – aedeagus)

затемнением, членики лапок с белой вершиной; средние и задние ноги беловатые с бурым, на лапках – черновато-бурым затемнением и белой вершиной; на голеньях средних ног косая белая перевязь в средней части, на голеньях задних ног сверху щетка из недлинных волосовидных беловатых чешуек, членики лапок с белой вершиной.

Гениталии самца (рис. 2*а*–2*е*). Ункус продолговатый, пластинчатый, вентрально желобовидный, с закругленной вершиной. Медиальный склерит гнатоса большой, плавно дуговидно изогнутый, к заостренной вершине оттянутый (рис. 2*г*). Кукулусы вальв с длинной тонкой шейкой и небольшой обратнотелостной дистальной лопастью, покрытой с внутренней стороны щетинками. Саккулусы вальв сросшиеся с винкулумом, их ветви ширококонусовидные, с короткими редкими щетинками. Вальвеллы небольшие, зубцевидные, несут щетинки. Эдеагус с неправильно овальной базальной частью и пальцевидной дистальной, суженной перед округлой булавовидной вершиной. Анеллус сросшийся с эдеагусом, с длинной продолговатой перепончатой лопастью с мелкобугорчатой скульптурой. Ветви винкулума узкие, саккус ширококонусовидный.

Самка неизвестна.

Д и а г н о з. Вид из группы *perelegans*. Передние крылья *H. bataanensis* sp. n. как и ниже описанного вида *H. zonatopalpa* sp. n. окрашены в темные цвета в отличие от известных видов этой группы *H. augusta* (Meyrick, 1911), *H. hoplophorum* Meyrick, 1916, *H. pelelegas* (Omelko, 1993) и *H. flavifuscum* Li & Zhen, 2011, рисунок передних крыльев которых образуют серебристые и оранжевые полосы и пятна [1, 2, 6, 7]. От близкого вида *H. zonatopalpa* sp. n. хорошо отличается по гениталиям самца продолговатым унксом с закругленной вершиной и маленькими зубцевидными вальвеллами.

Р а с п р о с т р а н е н и е – Филиппины, о-в Лусон.

Э т и м о л о г и я. Название вида «*bataanensis*» образовано от названия национального парка Bataan, в окрестностях которого были собраны бабочки.

Helcystogramma zonatopalpa
M. Omelko et N. Omelko sp. n.

(рис. 1*д*–1*е*; 3*а*–3*г*)

М а т е р и а л. Голотип, самец: Филиппины, о-в Минданао, окрестности природного парка хребта горы Китанглад (Mount Kitanglad Range Natural Park, 8°1'N124°5'E), 06.02.2024 (М. Омелько). Паратипы, 2♂♂: там же, 05, 06.02.2024 (М. Омелько).

О п и с а н и е. Внешний вид (рис. 1*д*–1*е*). Длина переднего крыла 4.0 мм. Голова темно-песочная. Базальный членик усиков снизу бежевый, сверху

темно-песочный с бурым затемнением, на жгутике бурые членики чередуются с темно-песочными с бурым затемнением сверху. Базальный членик нижнегубных щупиков короткий, беловатый, средний членик длинный в многочисленных поперечных полосках беловатого и темно-бежевого цвета, вершинный членик едва короче среднего, сверху и с боков беловатый, снизу черный. Грудь, падагии и тегулы темно-песочные. Основной фон переднего крыла бурый с размытыми блестящими серыми мазками. В средней части крыла две узкие прерывистые беловатые перевязи. Между этими перевязями овальное коричневое пятно, вытянутое вдоль заднего края крыла. Вдоль внешнего края крыла узкая бурая линия. Перед вершинной частью крыла узкая беловатая перевязь. Вершинная часть беловатая с тремя продольными бурыми полосками и охристым костальным краем. На вершине крыла чешуйки бахромки белые в проксимальной половине и бурые в дистальной; на внешнем крае бахромка светло-дымчатая, блестящая; на заднем крае крыла бахромка в основном грязно-бурая, ближе к внешнему краю белая. Заднее крыло и бахромка в основном бурые, на вершине крыла бахромка белая. Вертлуги и бедра всех ног беловатые, голени и лапки с черноватым и черным затемнением; на голеньях средних и задних ног белая перевязь в средней части, вершина голеней и члеников лапок белая, сверху голень задних ног щетка из недлинных волосовидных чешуек.

Гениталии самца (рис. 3*а*–3*г*). Ункус длинный, от основания к средней части плавно сужен, дистально расширен и имеет вид треугольной лопасти с прямо обрезанной вершиной. Медиальный склерит гнатоса большой, плавно дуговидно изогнутый, с заостренной вершиной (рис. 3*б*). Кукулусы вальв с длинной тонкой шейкой и небольшой ложковидной дистальной лопастью, покрытой с внутренней стороны щетинками. Саккулусы вальв сросшиеся с винкулумом, их ветви широкие, тупоконусовидные, с короткими редкими щетинками. Вальвеллы в виде небольших продолговатых лопастей, покрытых щетинками. Эдеагус с почти шаровидной базальной частью и пальцевидной дистальной, оттянутой к едва булавовидной вершине. Анеллус сросшийся с эдеагусом, с двумя перепончатыми лопастями с мелкобугорчатой скульптурой. Ветви винкулума узкие, саккус широкий, закругленный.

Самка неизвестна.

Д и а г н о з. Вид из группы *perelegans*. По внешнему виду имаго хорошо отличается от *H. bataanensis* sp. n. средним члеником нижнегубных щупиков в многочисленных поперечных полосках беловатого и темно-бежевого цвета. В гениталиях самца нового вида, в отличие от *H. bataanensis* sp. n., ункус

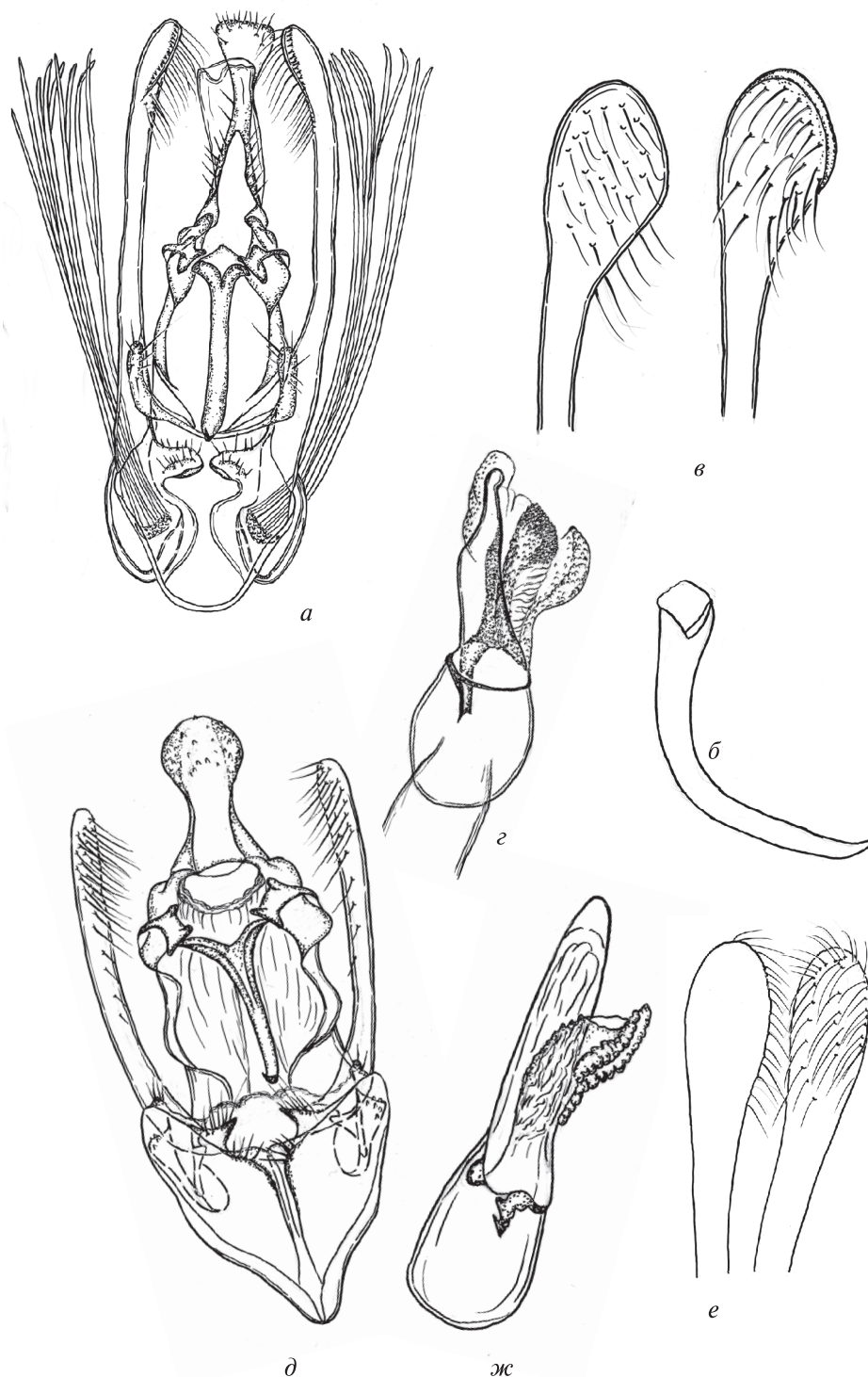


Рис. 3. *Helcystogramma* spp., гениталии самцов: *a–z* – *H. zonatopalpa* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*a* – общий вид снизу, *b* – медиальный склерит гнатоса, *v* – дистальная часть кукуллусов вальв, *z* – эдеагус); *д–ж* – гениталии самца *H. sororia* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*д* – общий вид снизу, *e* – дистальная часть кукуллусов вальв, *ж* – эдеагус)

Fig. 3. *Helcystogramma* spp., male genitalia: *a–z* – *H. zonatopalpa* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*a* – general view, ventral; *b* – medial sclerite of gnathos; *v* – distal part of the valval cucullus; *z* – aedeagus); *д–ж* – male genitalia of *H. sororia* M. Omelko et N. Omelko sp. n. (*д* – general view, ventral; *e* – distal part of the valval cucullus; *ж* – aedeagus)

дистально расширен и имеет вид треугольной лопасти с прямо обрезанной вершиной, вальвеллы в виде небольших продолговатых лопастей, не зубцевидные.

Распространение — Филиппины, о-в Минданао.

Этимология. Название вида «*zonatopalpa*» — производное от слов «*zonata*» (полосатый) и «*palpa*» (щупик), что соответствует окраске нижнегубных щупиков.

Helcystogramma sororia M. Omelko
et N. Omelko sp. n.

(рис. 1ж; 3д–3ж)

Материал. Голотип, самец: Филиппины, о-в Лусон, окрестности национального парка Батаан (Bataan National Park, 14°44'N120°25'E), 20.02.2024 (М. Омелько).

Описание. Внешний вид (рис. 1ж). Длина переднего крыла 3.5 мм. Лоб и темя темно-дымчатые, вокруг глаз чешуйки дымчатые. Базальный членик усиков бежевый с черной продольной полосой по бокам, в основной части жгутика чередуются бежевые и бурые членики, в вершинной части — бежевые и черноватые; в основной части жгутика по бокам бурая полоса. Базальный членик нижнегубных щупиков короткий, буровато-серый; средний членик длинный, его проксимальная часть буровато-серая, средняя буроватая, дистальная черноватая; вершинный членик несколько короче среднего, узкий, сверху белый, снизу и в вершинной части черный. Грудь, патагии и тегулы темно-дымчатые. Общий фон передних крыльев дымчатый с желто-оранжевыми мазками и полосами, темно-бурыми пятнами и вкраплением темно-бурых чешуек. В средней части крыла, около его заднего края, два округлых темно-бурых пятна. Перед вершинной частью крыла узкая темно-бурая перевязь с желто-оранжевым окаймлением с внутренней стороны и темно-дымчатым окаймлением с внешней стороны. Вершинная часть крыла дымчатая с рыжеватым оттенком и тремя продольными темно-бурыми полосками, костальный край темно-бурый с двумя беловатыми штрихами. Бахромка на вершине крыла и внешнем крае из кроющих и подстилающих чешуек — дымчатых в проксимальной части и темно-бурых в дистальной. Вертлуги и бедра передних ног кремовые,

голени и лапки с внутренней стороны белые, с внешней стороны голени черноватые, членики лапок темно-бурые и черные с белой вершиной, последний членик белый. Окраска вертлугов всех ног, бедер средних и задних ног кремовая; голени средних ног с внутренней стороны беловатые, с внешней стороны с двумя косыми черными перевязями и белым воротничком на вершине; голени задних ног беловатые с бурым затемнением с внешней стороны и щеткой волосовидных дымчатых чешуек сверху; лапки средних и задних ног с внутренней стороны беловатые, с внешней стороны членики лапок темно-бурые и черные с белой вершиной, последние два членика белые.

Гениталии самца (рис. 3д–3ж). Ункус в средней части сужен, дистальная его часть лопастевидная, округлая. Медиальный склерит гнатоса большой, крюковидный. Кукуллусы плавно расширены дистально в продолговатую лопасть с округлой вершиной. Вальвеллы маленькие, зубцевидные, с щетинками на вершине. Саккулусы сросшиеся с винкулумом, их ветви небольшие, зубцевидные, несут длинные щетинки. Базальная часть эдеагуса ампуловидная, дистальная — пальцевидная, с округлой вершиной. Анеллус сросшийся с эдеагусом, перепончатый, складчатый. Ветви винкулума узкие, саккус широко конусовидный.

Самка неизвестна.

Диагноз. Вид из группы *hibisci*. По окраске имаго и строению гениталий самца близок к *H. ornata* M. Omelko et N. Omelko с острова Борнео [4]. В отличие от *H. ornata*, у нового вида в средней части переднего крыла не одно, а два округлых темно-бурых пятна, мазки и полосы желто-оранжевые, а не оранжевые и рыжеватые; в гениталиях самца кукуллусы дистально расширены в небольшую лопасть с округлой вершиной, не ланцетовидные, ветви саккулусов плавно суженные, не скошенные к вершине, вершина эдеагуса ширококонусовидная, не заостренная и не изогнутая крючковидно.

Распространение — Филиппины, о-в Лусон.

Этимология. Название вида «*sororia*» (сестринский) дано по сходству этого вида с *H. ornata* с острова Борнео.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Meyrick E. Description of Indian Microlepidoptera XIII. *Journal of the Bombay Natural History Society*. 1911. Vol. 20. P. 706–736.
2. Meyrick E. *Exotic Microlepidoptera*. London: Taylor and Francis, Marlborough, 1916. Vol. 1, Pt. 19. P. 577–608.
3. Омелько М.М., Омелько Н.В. Два новых вида выемчатокрылых молей из рода *Helcystogramma* Zeller 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) из Лаоса. Группы видов perelegans и hibisci. *Зоологический журнал*. 2019. Т. 98. № 7. С. 785–791. <https://www.doi.org/10.1134/S0044513419070080>
4. Омелько М.М., Омелько Н.В. Новые и интересные виды выемчатокрылых молей рода *Helcystogramma* Zeller 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) из Лаоса и Малайзии. *Амурский зоологический журнал*. 2021. Т. 13. № 3. С. 418–422. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-3-418-422>
5. Meyrick E. *Exotic Microlepidoptera*. London: Taylor and Francis, Marlborough. 1936. Vol. 5 (1–2). P. 1–64.
6. Омелько М.М. Сем. Gelechiidae – выемчатокрылые моли. *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Ручейники и чешуекрылые*. Лер П.А. (ред.). Владивосток: Дальнаука. 1999. Т. 5. Ч. 2. С. 102–194.
7. Li H., Zhen H. Review of the genus *Helcystogramma* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae: Dichomeridinae) from China. *Journal of Natural History*. 2011. Vol. 45. № 17–18. P. 1035–1087. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2011.552798>

REFERENGES

1. Meyrick E. Description of Indian Microlepidoptera XIII. *Journal of the Bombay Natural History Society*. 1911; **20**: 706–736.
2. Meyrick E. *Exotic Microlepidoptera*. London: Taylor and Francis, Marlborough. 1916; **1** (19): 577–608.
3. Omelko M.M., Omelko N.V. Two new species of gelechiid moths from the genus *Helcystogramma* Zeller 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) from Laos. The perelegans and hibisci group. *Zoological Journal*. 2019; **98** (7): 785–791. (In Russ.). <https://www.doi.org/10.1134/S0044513419070080>
4. Omelko, M. M., Omelko, N.V. New and interesting species of gelechiid moths of the genus *Helcystogramma* Zeller 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) from Laos and Malaysia. *Amurian Zoological Journal*. 2021; **13** (3): 418–422. (In Russ.). <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2021-13-3-418-422>
5. Meyrick E. *Exotic Microlepidoptera*. London: Taylor and Francis, Marlborough. 1936; **5** (1–2): 1–64.
6. Omelko M.M. Famili Gelechiidae. *Key to the insects of the Russian Far East. Lepidoptera and Trichoptera*. P.A. Lerh (ed). Vladivostok. Dalnauka. 1999; **5** (2): 102–194. (In Russ.).
7. Li H., Zhen H. Review of the genus *Helcystogramma* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae: Dichomeridinae) from China. *Journal of Natural History*, 2011; **45** (17–18): 1035–1087. <http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2011.552798>

Сведения об авторах

About the authors

Михаил Михайлович Омелько – канд. биол. наук, заведующий лабораторией, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация
 E-mail: mmomelko@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0782-5411>

Mikhail Michailovich Omelko – Cand. Sc. (Biology), Head of the Laboratory, FSC of Biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
 E-mail: mmomelko@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0782-5411>

Наталья Викторовна Омелько – мл. науч. сотр., ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация
 E-mail: nomelko@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2991-7544>

Natalia Viktorovna Omelko – Research Assistant, FSC of Biodiversity FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
 E-mail: nomelko@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2991-7544>

Поступила в редакцию 30.12.2025
 После доработки 07.02.2026
 Принята к публикации 11.02.2026

Revised December 30, 2025
 Revised February 7, 2026
 Accepted February 11, 2026

УДК 597.8: 591.185.1: 591.513: 591.52

DOI: 10.7868/S3034545626020057

Оригинальная статья

Взрослые серые жабы (*Bufo bufo* L.) способны запомнить местоположение цели в лабиринте без использования ближних зрительных ориентиров

С.В. Огурцов*, Ю.А. Цой, В.С. Громова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных, Москва, Российская Федерация

*e-mail: sergei.v.ogurtsov@yandex.ru

Аннотация. Вне сезона размножения серые жабы (*Bufo bufo*), перемещаясь в окрестностях своих летних участков обитания, преимущественно используют локальные ориентиры для определения своего местоположения. Как показано на млекопитающих, роли ближних и дальних локальных ориентиров в запоминании местоположения цели в пространстве существенно различаются. Однако на амфибиях эта проблема совершенно не изучена. Мы протестировали взрослых особей серой жабы в прямоугольном лабиринте, состоявшем из одной центральной и четырех боковых комнат. На полу центральной комнаты были расставлены ближние зрительные ориентиры. Также в поле зрения животных находились дальние зрительные ориентиры, располагавшиеся за пределами лабиринта. В первом опыте амфибии имели возможность свободно обследовать лабиринт и найти комнату с “ресурсами” (с водой, подвижной пищей и укрытием). Во втором опыте, проводившемся через 30 мин после первого, “ресурсы” были удалены из лабиринта, чтобы проверить запоминание жабами комнаты, где ранее находились “ресурсы”. Группа 1 (11 самцов и 11 самок) была протестирована во втором опыте без изменения положения ближних зрительных ориентиров на полу лабиринта. Для Группы 2 (14 самцов и 17 самок) во втором опыте расположение ближних зрительных ориентиров повернули на 180°. Положение дальних зрительных ориентиров во всех опытах оставалось постоянным. Путь и время, проведенные жабами в каждой из боковых комнат лабиринта, показали, что в обоих опытах амфибии предпочитали комнату, где непосредственно находились или же ранее находились “ресурсы”. Изменение в расположении ближних зрительных ориентиров в лабиринте никак не повлияло на выбор комнаты. Половые различия в поведении были обнаружены только в большей исследовательской активности самцов по сравнению с самками. Таким образом, серые жабы способны запомнить местоположение комнаты с “ресурсами” в лабиринте в ходе исследовательского обучения, и ближние зрительные ориентиры либо вовсе не используются ими, либо не являются основными при поиске комнаты. Также показано, что в летний период серые жабы, подвергшиеся обучению, не стремятся быстрее достигнуть выученной цели, а, скорее, периодически проверяют ее положение в пространстве.

Ключевые слова: амфибии, обучение, пространственная ориентация

Финансирование. В работе использовано оборудование и программное обеспечение, приобретенное ранее на средства гранта Российского научного фонда № 14-50-00029 “Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем” в рамках Программы развития МГУ. Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова (проект 17-4-21 “Надорганизменные системы различных уровней и механизмы их функционирования у позвоночных животных”).

Соблюдение этических стандартов. При содержании и обращении с амфибиями во время экспериментов руководствовались “Европейской Конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях” (ETS № 123, 1986 г.), рекомендованной к использованию Комиссией по биоэтике Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, а также “Руководством по обращению с животными в поведенческих исследованиях и в преподавании”, регулярно публикуемом Ассоциацией по изучению поведения животных (Association for the Study of Animal Behavior) и Обществом по поведению животных (Animal Behavior Society) (ASAB Ethical Committee/ABS Animal Care Committee, 2023). Никакого

мечения, физиологического воздействия или социальных экспериментов, которые могли бы нанести вред животным, не проводили. Для наблюдения за свободно передвигающимися животными были использованы видеокамеры, поэтому контакт с животными во время эксперимента был минимизирован. Степень потери влаги амфибиями во время опытов находилась в пределах допустимых физиологических значений (Wells, 2007).

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Концепция статьи – ОСВ, ГВС; анализ данных литературы – ОСВ, ГВС; сбор данных – ЦЮА, ОСВ, ГВС; анализ экспериментальных данных – ОСВ, ГВС, ЦЮА; написание рукописи – ОСВ, ГВС; работа со списком литературы и рисунками – ОСВ, ГВС; редактирование текста – ОСВ, ГВС.

Благодарности. Авторы благодарны директору Звенигородской биостанции МГУ В.М. Гаврилову и заведующему кафедрой биохимии А.Г. Катрухе за обновление лабораторного фонда и создание условий для проведения научных исследований на биостанции; А.Б. Коржавину и В.Л. Трунову за помощь в решении хозяйственных вопросов, а также доценту кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ В.В. Шахпаронову за ценные замечания по ходу проведения исследования и помощь в отлове части животных для эксперимента.

Ссылка для цитирования: Огурцов С.В., Цой Ю.А., Громова В.С. Взрослые серые жабы (*Bufo bufo* L.) способны запомнить местоположение цели в лабиринте без использования ближних зрительных ориентиров // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том. 105, № 2. С. 50–73. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020057>

DOI: 10.7868/S3034545626020057

Original Article

Adult Common Toads, *Bufo bufo*, Are Capable of Learning the Goal Location in a Maze without Using Proximal Visual Landmarks

S.V. Ogurtsov*, Iu.A. Tsoi, V.S. Gromova

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Vertebrate Zoology, Moscow, Russia

*e-mail: sergei.v.ogurtsov@yandex.ru

Abstract. During a nonbreeding season, common toads, *Bufo bufo*, primarily use local cues to navigate while moving in the vicinity of their home ranges. The relative importance of proximal and distant local landmarks in learning the location of the goal in the environment differs greatly in mammals, but remains completely unstudied in amphibians. We tested adult individuals of the common toad in a rectangular maze with a central compartment and 4 peripheral rooms. Proximal visual landmarks were positioned on the floor of the central compartment. Distant visual landmarks were also available outside the maze. In the 1st trial, toads explored the maze and had an opportunity to find the room with resources (water, moving prey and shelter). In the 2nd trial, 30 min later, the resources were removed from the maze in order to test the ability of toads to memorize the location of the room that previously contained the resources. Group 1 (11 males and 11 females) was tested in the second trial without any changes in the position of local visual landmarks on the floor of the maze. For Group 2 (14 males and 17 females) the position of proximal visual landmarks on the floor of the central compartment was rotated 180° in the second trial. Distant visual landmarks were not altered in any of the trials. The route length and the time spent in each room of the maze showed that in both trials the toads more often visited the room that contained or previously contained the resources. The changes in the position of proximal landmarks did not alter the room preference. The only sex differences in behaviour were found in increased exploratory activity in males as compared to females. Thus, common toads could learn the location of the room with resources during exploratory learning, and proximal visual landmarks were either not used or could not be crucial for finding the location of the goal. We also showed that during the summer period learning did not stimulate common toads to reach the goal more quickly, but rather it made them periodically monitor the location of the goal.

Keywords: amphibians, behaviour, spatial orientation

Funding. The research utilized equipment and software previously obtained with the support of the Russian Science Foundation, grant № 14–50–00029 “Scientific Basis of the National Biobank – Depository of the Living Systems” within the Program of Moscow State University Development. The study was conducted under the state assignment of Lomonosov Moscow State University (project 17-4-21 “Supraorganismic Systems of Various Levels and Mechanisms of Their Functioning in Vertebrate Animals”).

Ethics declarations. Housing and animal care requirements followed those for amphibians described in “European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and other Scientific Purposes” (ETS No. 123) as recommended by the Committee for BioEthics of Lomonosov Moscow State University, and the “Guidelines for the treatment of animals in behavioral research and teaching” produced by the Association for the Study of Animal Behavior and the Animal Behavior Society (ASAB Ethical Committee/ABS Animal Care Committee, 2023). No tagging or any harmful mechanical, physiological or social manipulations were used. During the experiment the behavior of free-moving animals was recorded distantly via videocamera, so that the handling time was minimized. The extent of water loss of amphibians during a test was within permissible range (Wells, 2007).

Conflict of interests. Authors declare no obvious and potential conflict of interest associated with the publication of the current paper.

Authors contribution. Paper concept – OSV, GVS; analysis of literature – OSV, GVS; data acquisition – TIA, OSV, GVS; experimental data analysis – OSV, GVS, TIA; manuscript writing – OSV, GVS; references and figures preparation – OSV, GVS; text editing – OSV, GVS.

Acknowledgements. Authors are thankful to the director of Zvenigorog Biological Station of MSU V.M. Gavrilov and to the head of the Department of Biochemistry A.G. Katruha for the renewal of laboratory facilities for conducting research at the biological station; to A.B. Korjavin and V.L. Trunov for the help with laboratory equipment; to associate professor of the Department of Vertebrate Zoology of MSU V.V. Shakhparonov for valuable comments on the research and for the partial help in catching animals.

For Citation: Ogurtsov S.V., Tsoi Iu.A., Gromova V.S. Adult Common Toads, *Bufo bufo*, Are Able to Learn the Location of the Goal in a Maze without the Use of Proximal Visual Landmarks. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 2. pp. 50–73. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626020057>

ВВЕДЕНИЕ

Пространственная ориентация является одним из важнейших элементов поведения животного, который обеспечивает сбор информации об окружающей обстановке в ходе обучения и дальнейшее ее использование для перемещения между жизненно важными участками местности, включающими места размножения, зимовки, кормления, водопоя, убежища и т.п. (Chamizo, Rodrigo, 2019). Среди позвоночных животных пространственная ориентация на дальних дистанциях изучается преимущественно на мигрирующих птицах (Чернецов, 2016; Mouritsen, 2018), а на ближних дистанциях – главным образом на млекопитающих, для большинства из которых дальние миграции не характерны (Poulter et al., 2018). Другие группы позвоночных исследованы в этом плане значительно хуже. Среди них амфибии могут оказаться удобной группой для комплексного изучения механизмов пространственной ориентации, учитывая удобство обращения с амфибиями, их способность использовать широкий спектр ориентиров самой разной модальности (Adler, 1982), наличие как сезонных миграций (Кузьмин, 2012), так и привязанности к своим

участкам обитания (Dole, 1968; Sinsch, 1987; Pašukonis et al., 2014).

Задачи, решаемые амфибиями во время летних перемещений на своих участках обитания, принципиально отличаются от таковых в период весенних миграций к местам размножения. В сезон нерестовых миграций взрослым земноводным необходимо за короткий период и с относительно больших расстояний найти на местности водоем, подходящий для размножения. Такой водоем – относительно редкий ресурс на суше, а потому адаптивно было бы заранее выяснить и запомнить его местоположение. Действительно, для ряда видов амфибий показано возвращение на нерест в водоем, где они когда-то родились (Blair, 1953; Breden, 1987; Reading et al., 1991). Для быстрого перемещения на большие расстояния целесообразно использовать глобальные ориентиры. Амфибии обычно перемещаются направленно к своему нерестовому водоему с расстояния в несколько сотен метров (Oldham, 1966; Trasy, Dole, 1969; Sinsch, 1987a, 1988, 1992), в том числе используя компасную ориентацию по глобальным ориентирам, в частности по магнитному полю Земли

(Shakhparonov, Ogurtsov, 2017; Shakhparonov et al., 2024) и небесным ориентирам (Ferguson, Landreth, 1966; Landreth, Christensen, 1971). Приблизившись к водоему на расстояние до 300 м, земноводные могут скорректировать свое движение по локальным ориентирам, связанным с водоемом. При этом ведущую роль среди локальных ориентиров в сезон размножения чаще играют обонятельные стимулы, а не зрительные (Oldham, 1966; Tracy, Dole, 1969; Sinsch, 1987a; Ogurtsov, 2004; Sinsch, Kirst, 2016). Предполагается, что компасное направление на будущий нерестовый водоем (Ferguson, Landreth, 1966; Goodyear, Altig, 1971), как и локальные обонятельные стимулы (Ogurtsov, 2004), связанные с ним, по-видимому, запоминаются амфибиями в раннем возрасте в результате импринтинга, когда они находятся непосредственно в месте рождения.

Пространственное поведение амфибий в период нахождения на своих летних участках обитания заметно отличается от поведения в период размножения. По сравнению с периодом размножения перемещения на летних участках становятся очень ограниченными, до нескольких метров в день. Животные придерживаются относительно небольших участков обитания, которые могут включать несколько центров активности (Dole, 1965, 1965a; Forrester et al., 2006; Огурцов, 2008; Daversa et al., 2012). Так, в естественных условиях в нерестовый период перемещения серой жабы (*Bufo bufo*) в сторону водоема размножения носят относительно прямолинейный характер на расстояниях до 420 м от водоема. В летний же период, удалившись после размножения на расстояние до 1.6 км от нерестового пруда, эти амфибии придерживаются небольших участков обитания, по которым передвигаются относительно криволинейными маршрутами, часто возвращаясь на одни и те же места (Sinsch, 1987, 1988). Дальность перемещений у серой жабы в этот период составляет в среднем, по данным одних авторов (Огурцов, 2008), 5 м за 12 ч, по данным других авторов (Daversa et al., 2012), 29 м в неделю. Летний участок обитания у данного вида оценивается в среднем около 2000 м² и включает несколько центров активности размером порядка 100 м² каждый (Sinsch, 1987; Огурцов, 2008; Daversa et al., 2012). Размер участка и дальность летних перемещений бесхвостых амфибий определяются локальными условиями местообитания: распределением пищи, укрытий и влажных участков (Dole, 1965). Расположение центров активности отдельных особей тоже привязано к удобным убежищам и оптимальным по влажности участкам грунта (Dole, 1965a).

В летний сезон амфибии мотивированы вернуться на свои летние участки обитания (Dole, 1965, 1965a, 1968, 1972; Sinsch, 1987). Это верно и для серой жабы, которая по крайней мере

в течение двух лет может встречаться на одном и том же участке обитания и сохранять при этом структуру его использования: расположение дневных укрытий, ночных мест охоты и маршрутов между ними (Огурцов, 2008). Стремление амфибий вернуться летом на одни и те же участки говорит о том, что привязанность к знакомым участкам местности дает им адаптивное преимущество. Даже через полтора месяца содержания в лаборатории амфибии способны к хомингу на свой участок, что показано на примере леопардовой лягушки (*Rana pipiens* (= *Lithobates pipiens*)) (Dole, 1968).

В отличие от механизмов пространственной ориентации во время миграций, способность амфибий вернуться на участок обитания в летний период гораздо сильнее зависит от знания окружающей местности (Dole, 1968; Sinsch, 1987). Для серой жабы известно, что те особи, которые дольше живут на своих летних участках обитания и имеют больше времени на исследование окружающего пространства, возвращаются на участок с больших расстояний, чем те, кто провел на участке мало времени. Таким образом, в летний период амфибии используют для пространственной ориентации знание локальных ориентиров (Sinsch, 1987). Для *Rana pipiens* (= *Lithobates pipiens*) и *Bufo americanus* (= *Anaxyrus americanus*) показано, что в летний период в отличие от весеннего ни обонятельные, ни зрительные, ни слуховые стимулы по отдельности не являются ключевыми ориентирами для возвращения на свой участок. Возможно, животные используют различные по модальности ориентиры как параллельные дублирующие механизмы поиска своего участка (Dole, 1968, 1972, 1972a).

Механизмам ориентации амфибий во время миграций посвящено немало публикаций, в которых обсуждаются используемые ориентиры, периоды их запоминания, а также иерархия ориентиров (Ferguson, Landreth, 1966; Oldham, 1966; Sinsch, 1987a, 1992; Ogurtsov, 2004; Sinsch, Kirst, 2016; Shakhparonov, Ogurtsov, 2017; Shakhparonov et al., 2022, 2024). Какие локальные ориентиры используют земноводные на своем участке обитания в летний период, насколько быстро они запоминают их и какова может быть иерархия в использовании этих ориентиров — известно значительно меньше. Ввиду большого разнообразия доступных в природе локальных ориентиров и, по-видимому, их взаимозаменяемости в пространственной ориентации амфибий (Dole, 1968, 1972, 1972a) результаты исследований в полевых экспериментах в летний период не всегда легко интерпретировать.

В ряде статей описаны лабораторные эксперименты, в которых амфибии вне сезона размножения показывают способность использовать в качестве локальных ориентиров зрительные стимулы,

которые находятся в непосредственной близости от животного внутри арены или лабиринта и с которыми особь может напрямую контактировать (Crane, Mathis, 2011; Daneri et al., 2011, 2015; Liu et al., 2016; Liu, Burmeister, 2017). В исследованиях на млекопитающих такие ориентиры принято называть “проксимальными”, или ближними, в противовес “дистантным”, или дальним, ориентирам, которые обычно располагаются за пределами арены или лабиринта, и с которыми животное не может напрямую иметь контакт (Parron et al., 2004). Для амфибий показано, что чем ближе зрительный стимул находится к цели, тем с большей вероятностью он будет использован животным для запоминания ее местоположения (Daneri et al., 2015). Отметим, что в перечисленных выше работах в арене или в лабиринте амфибиям были доступны только ближние зрительные ориентиры. Нам известна всего одна работа, в которой амфибиям в лабораторных опытах вне периода размножения предлагали бы решить локальную пространственную задачу только с помощью дальних зрительных ориентиров. В этой работе на примере древолаза *Dendrobates auratus* показано, что при наличии только дальних ориентиров амфибии способны использовать их для запоминания местоположения цели в пространстве по типу построения “когнитивной карты” (Liu et al., 2019) подобно тому, как это происходит у млекопитающих (Redish, 1999). Тема иерархии в использовании ближних и дальних зрительных ориентиров при решении амфибиями пространственных задач обсуждается, насколько нам известно, тоже только в одной работе. В ней на примере лягушки *Rana clamitans* (= *Lithobates clamitans*) для решения локальной задачи амфибиям предложили одновременно и ближний (темный вход в укрытие), и дальний (лампа как источник света) зрительные ориентиры. В результате выявили большую индивидуальную изменчивость в механизмах ориентации. Разные особи использовали разные ориентиры: только ближние, только дальние, сочетание ближних и дальних, а также параллельно и ближние, и дальние ориентиры как независимые взаимозаменяемые способы нахождения цели в пространстве (Adler, 1980). В отличие от работ, проведенных на амфибиях, в исследованиях на млекопитающих проблема иерархии в использовании ближних и дальних зрительных ориентиров в значительной мере решена. Во-первых, известно, что у млекопитающих обработка информации при навигации с использованием ближних и дальних ориентиров осуществляется в разных структурах головного мозга (Parron et al., 2004). Во-вторых, при наличии выбора между ближними и дальними ориентирами для решения локальных пространственных задач млекопитающие полагаются

в ориентации на дальние ориентиры, видимо, как на более надежные (Chapillon, Rouillet, 1996; Hébert et al., 2017).

Для амфибий ближние ориентиры, как более изменчивые в течение сезона (например, меняющаяся в течение лета высота травяного покрова, появляющийся периодически валежник), представляются потенциально менее надежными для запоминания своего местоположения или маршрута передвижения по сравнению с дальними ориентирами, заметными на больших расстояниях и более постоянными во времени (например, контуры крон деревьев на краю леса или просеки, геометрия окружающих стволов деревьев, контуры построек человека). Опираясь на более многочисленные сведения в литературе об использовании амфибиями ближних ориентиров, в данной работе мы сначала поставили задачу оценить ведущую роль именно ближних ориентиров в запоминании местоположения цели амфибиями.

Несмотря на хорошо известные различия в пространственном поведении у самцов и самок млекопитающих (Jones et al., 2003; Cahill, 2006), в лабораторных экспериментах с амфибиями возможные половые различия в поведении часто игнорируют (Brattstrom, 1990; Crane, Mathis, 2011; Daneri et al., 2011; Liu et al., 2016). Тем не менее в нашем предыдущем исследовании мы обнаружили половые особенности в характере исследовательской активности у серой жабы, которые заставляют обратить более пристальное внимание на поведение самцов и самок амфибий при решении пространственных задач (Ogurtsov et al., 2018).

В редких публикациях авторы объясняют соответствие используемых методов биологии того или иного вида амфибий или этапу жизненного цикла. Нередко методы просто копируют из исследований, выполненных на совершенно другой группе позвоночных — на млекопитающих (Brattstrom, 1990; Liu et al., 2019). Поэтому дополнительной методической задачей в нашей работе было сравнить результаты, получаемые разными методами оценки пространственных предпочтений амфибий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования

В летний период для эксперимента отловили две группы взрослых серых жаб в окрестностях Звенигородской биологической станции Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Одинцовский район Московской области). Группу 1 (11 самок и 11 самцов) отловили и протестировали в июне—июле 2023 и 2024 гг.; Группу 2 (14 самцов и 17 самок) — в июле 2018 и 2020 гг.

До тестирования животных не менее недели содержали в лаборатории, чтобы они привыкли к новым условиям. Амфибии находились в аквариумах площадью 60 × 30 см, в которых, кроме подстилки из мха, располагались прямоугольная емкость с водой и темное укрытие в виде картонной коробки с прорезанным в ней отверстием. Кормили жаб каждые два дня личинками жуков *Zophobas morio*. Точно такие же элементы (емкость с водой, темное укрытие и подвижная пища) позднее служили положительным подкреплением для обучения амфибий в лабиринте. Для создания у животных пищевой мотивации в эксперименте за два дня до тестирования их не кормили. До эксперимента амфибий содержали при естественном световом освещении.

Отловленных жаб фотографировали со спины и с брюха для последующего индивидуального распознавания по геометрии бугров на спине и характерному узору на брюхе. После эксперимента животных возвращали на место поимки, на свои участки обитания. Также у амфибий определяли пол по характерному звуку, издаваемому самцами данного вида при взятии их за подмышечную область (самки при этом молчат) (Wells, 2007). Поскольку размер (и потенциально возраст) амфибии может повлиять на ее двигательную активность, измеряли длину тела каждого животного. В эксперименте использовали только взрослых жаб размером более 6 см.

До и после каждого опыта животных взвешивали при помощи лабораторных весов MASSA-K BK 600.1. Взвешивание необходимо было для контроля потери веса в ходе эксперимента, когда животное надолго оставалось без воды, и степень влагопотери могла также сказаться на его двигательной активности (Putnam, Hillman, 1977; Schmajuk, Segura, 1982).

Установка для тестирования животных

Жаб тестировали в прямоугольном лабиринте площадью 160 × 96 см и высотой стен 50 см. Внутри лабиринта более низкими стенками, высотой 25 см, были разграничены центральная комната размерами 96 × 96 см и четыре боковые комнаты 48 × 32 см, которые соединялись с центральной проходами 8 × 8 см (рис. 1а).

В одной из боковых комнат располагали жизненно важные для амфибий “ресурсы”: открытый контейнер с водой, закрытый прозрачный контейнер с четырьмя подвижными личинками жуков *Zophobas morio* с длиной тела 4–5 см и укрытие в виде картонной коробки (рис. 1а). Эти “ресурсы” служили положительным подкреплением для запоминания амфибиями местоположения соответствующей комнаты. Так, находясь напротив входа в эту комнату, жаба могла заметить подвижную добычу и зайти туда. При нахождении в лабиринте все

подопытные животные проявляли интерес к подвижной добыче. Поскольку контейнер с личинками был закрыт, съесть добычу амфибия не могла, но она достаточно долго пыталась на нее охотиться. Поскольку в естественных условиях места расположения источников влаги имеют для амфибий важное значение (Dole, 1965, 1965a), контейнер с водой был оставлен открытым и доступ к воде дополнительно стимулировал животных запоминать данную комнату. Примерно половина особей при нахождении в лабиринте заходила в воду при посещении комнаты с “ресурсами”. Темное укрытие посещалось жабами гораздо реже по сравнению с контейнерами с пищей и водой.

Стены лабиринта были изготовлены из белого пластика. Пол лабиринта был выстлан прозрачным полиэтиленом, под полиэтиленом находилась белая бумага, разлинованная на квадраты координатной сетки размером 16 × 16 см. Белый фон лабиринта делал жабу более заметной для наблюдателя и стимулировал ее передвижение, не давая ей возможности затаиться — известно, что темные участки пространства воспринимаются амфибиями как потенциальные укрытия (Recktenwald et al., 2014). Прямоугольная сетка на полу лабиринта, с одной стороны, удобна наблюдателю для фиксации передвижений животного, с другой стороны, такая структурированность фона дает возможность самим жабам использовать ее для правильного определения расстояния до окружающих зрительных объектов и их размеров (Бастаков, 1987).

Внутри лабиринта на полу центральной комнаты были расставлены зрительные ориентиры, которые условно называли “ближними ориентирами” (рис. 1а). С ними животные могли непосредственно контактировать в ходе своих перемещений между боковыми комнатами. “Ближние ориентиры” специально подобрали более разнообразными и многочисленными, что соответствует их характеру в естественных условиях. Однако в качестве ориентиров умышленно использовали предметы искусственного происхождения из пластика, стекла и обработанной сухой древесины и располагали их таким образом, чтобы не образовывались какие-либо влажные и темные ниши, заведомо привлекающие животных и снижающие их двигательную активность. Искусственные предметы также позволяют стандартизировать обстановку для возможности последующего повторения эксперимента.

Ранее в предварительных опытах нами было замечено, что при отсутствии предметов в прямоугольной арене амфибии передвигаются только вдоль стен установки, по ее периметру. На млекопитающих показано (Whishaw et al., 2006), что разнообразие зрительных ориентиров

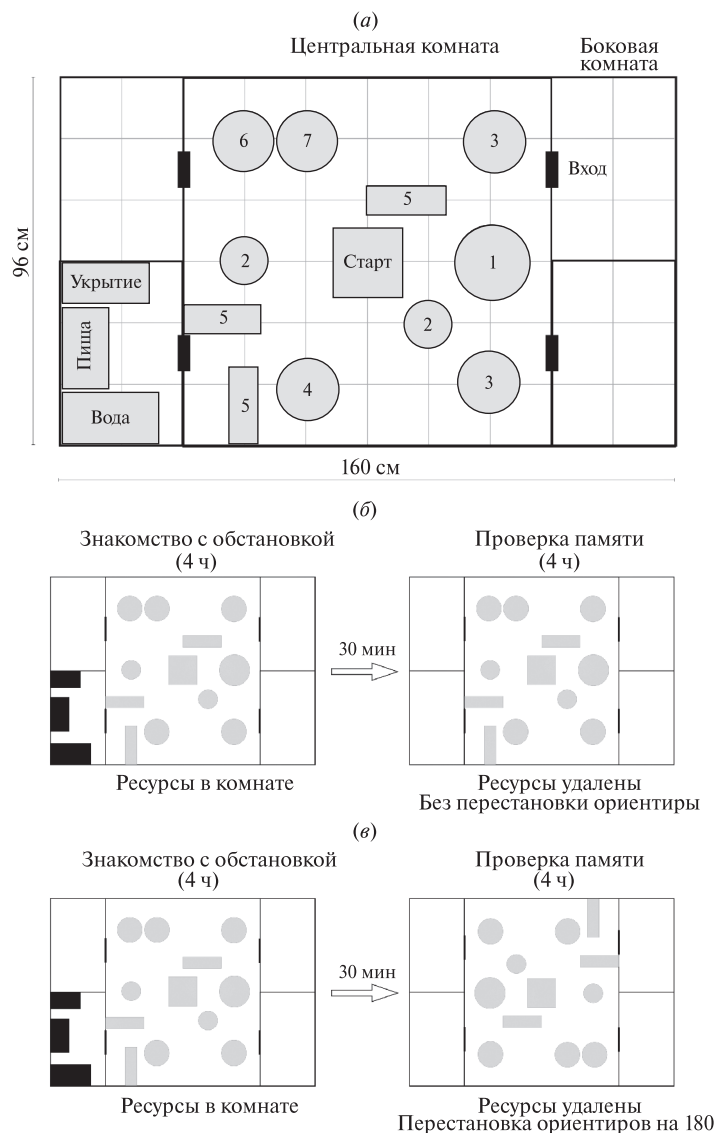


Рис. 1. Схема лабиринта (а) и схемы проведения Эксперимента № 1 “Без перестановки ориентиров” (б) и Эксперимента № 2 “Перестановка ориентиров” (в), иллюстрирующие расположение “ресурсов” (черные прямоугольники) и ближних зрительных ориентиров (серые фигуры) в двух последовательных опытах “Знакомство с обстановкой” и “Проверка памяти”. На схеме лабиринта (а) отмечена координатная сетка с квадратами 16×16 см, нанесенная на пол лабиринта. Цифрами обозначены предметы-ориентеры на полу лабиринта: 1 – красный пластиковый цилиндр 16×11 см (диаметр \times высота); 2 – зеленая стеклянная бутылка 6.7×26 см; 3, 6, 7 – перевернутая пластиковая миска 16.5×6 см (3 – красная, 6 – желтая, 7 – зеленая); 4 – коричневый пластиковый цилиндр 14×16.3 см; 5 – деревянный брусок $20 \times 4.5 \times 4.5$ см (длина \times ширина \times высота). “Старт” – место высадки жабы в лабиринт под кусок белой ткани 20×20 см; “Укрытие” – коробка $20 \times 9 \times 6$ см с отверстием 5×9 см, “Пища” – закрытый прозрачный пластиковый контейнер $15 \times 10 \times 4$ см с четырьмя подвижными личинками жуков *Zophobas morio* длиной по 4–5 см; “Вода” – открытая пластиковая кювета $25 \times 17 \times 4$ см с 0.5 л водопроводной воды; “Вход” – проход 8×8 см

Fig. 1. Scheme of the maze (a) and the schemes of Experiment № 1 “No landmarks translocation” (b) and Experiment № 2 “Landmarks translocation” (v), that describe the location of “resources” (black rectangles) and proximal visual landmarks (grey figures) in two consecutive trials “Exploration” and “Memory test”. A grid with 16×16 cm cells is depicted over the floor at the scheme of the maze (a). Numbers indicate landmarks on the floor of the maze: 1 – red plastic cylinder 16×11 cm (diameter \times height); 2 – green glass bottle 6.7×26 cm; 3, 6, 7 – plastic plate turned upside down 16.5×6 cm (3 – red, 6 – yellow, 7 – green); 4 – brown plastic cylinder 14×16.3 cm; 5 – wooden brick $20 \times 4.5 \times 4.5$ cm (length \times width \times height). “Старт” – start position of the toad under the piece of white cloth 20×20 cm; “Укрытие” – box $20 \times 9 \times 6$ cm with a hole 5×9 cm; “Пища” – closed transparent plastic container $15 \times 10 \times 4$ cm with four moving larvae of the beetle *Zophobas morio* with body length of 4–5 cm; “Вода” – open plastic container $25 \times 17 \times 4$ cm with 0.5 l of tap water; “Вход” – entrance 8×8 cm

в экспериментальной арене, создает для животного более открытые и, как следствие, более безопасные для передвижения участки пространства. В результате животное активнее перемещается по большей площади арены. Соответственно, в нашей работе расположение предметов было выбрано такое, чтобы они, с одной стороны, были относительно равномерно расставлены по всей площади центральной комнаты, а с другой — создавали визуальную неоднородность пространства по геометрии предметов (рис. 1а). Как мы показали ранее, такая расстановка ориентиров успешно стимулировала перемещение серых жаб по всей площади лабиринта в процессе запоминания местоположения комнаты с “ресурсами” (Ogurtsov et al., 2018).

В данной работе “ресурсы” всегда размещали в одной и той же боковой комнате относительно положения ближних зрительных ориентиров, расставленных в центральной части лабиринта (рис. 1). В нашем предыдущем исследовании, меняя для каждой жабы положение боковой комнаты с “ресурсами” относительно ближних зрительных ориентиров, мы показали, что жабы способны запомнить местоположение комнаты с “ресурсами”, находящейся в любом положении относительно предметов, расставленных в центральной части лабиринта (Ogurtsov et al., 2018).

Амфибий выпускали в лабиринт в середину центральной комнаты под кусок сухой белой ткани размером 20 × 20 см, чтобы в момент выпуска экспериментатор успевал отойти от установки и не мог повлиять на выбор первоначального направления движения животного. Жаб сажали под кусок ткани каждый раз в одном и том же положении. Обычно амфибия вылезала из-под куска ткани в течение 5–10 мин и начинала свободно перемещаться по лабиринту. Такой метод выпуска был предложен и успешно опробован нами в предыдущей работе (Ogurtsov et al., 2018).

Серые жабы в природе активны в темное время суток, поэтому эксперимент проводили при сумеречном освещении. Единственным источником света в лаборатории во время опытов была лампа мощностью 40 Вт, которая находилась со стороны одной из узких стен лабиринта и создавала рассеянное освещение. Освещенность в центре лабиринта, измеренная люксметром Sonel LXP-10, составляла 0.3 лк. Как показали наши опыты, такое сумеречное освещение стимулировало высокую двигательную активность серых жаб (Ogurtsov et al., 2018).

Для отслеживания перемещения жаб при сумеречном освещении над лабиринтом на высоте 195 см находилась аналоговая видеокамера с инфракрасной подсветкой ActiveCam AC-TA283IR4. Сигнал с камеры выводили на компьютер с помощью карты видеозахвата AverMedia DVD EZMaker 7

и записывали в программе Video Inspector 1.2 в формате MJPEG с частотой 2 кадра в секунду, что при относительной медлительности жаб давало возможность получать очень компактные видеофайлы.

Для лучшего отслеживания положения амфибии на видеоизображении зрительные ориентиры на полу лабиринта подбирали таким образом, чтобы в инфракрасном спектре освещения видеокамеры предмет-ориентир всегда был светлее силуэта жабы на случай, если животное залезет сверху на этот предмет.

В отличие от предыдущего нашего эксперимента (Ogurtsov et al., 2018), кроме “ближних ориентиров” животным были доступны для восприятия также “дальние зрительные ориентиры”, которые находились за пределами лабиринта и с которыми амфибии напрямую не могли контактировать. Чтобы ограничить число таких ориентиров за пределами лабиринта, с помощью белой ткани скрывали контуры части окружающих объектов. В качестве основных “дальних ориентиров” использовали две темные геометрические фигуры высотой 1.5 м, расположенные асимметрично относительно лабиринтов. Отметим также, что асимметрично расположенные источники освещения потенциально могли служить дополнительными “дальними ориентирами” для амфибий при запоминании ими местоположения комнаты с “ресурсами”. Видеокамера также располагалась асимметрично относительно лабиринта (она снимала происходящее в двух соседних лабиринтах), а потому потенциально могла служить дополнительным “дальним ориентиром” для амфибий при запоминании ими местоположения комнаты с “ресурсами”.

Поскольку амфибии могут использовать наклон поверхности для ориентации (Sotelo et al., 2017), наклон пола в лабиринте контролировали с помощью лазерного дальномера Bosch GLM 80 с функцией угломера.

Как полагается при работе с холоднокровными животными, до и после каждого опыта измеряли температуру воздуха и относительную влажность воздуха с помощью электронного термометра-гигрометра RST 06018 и регистрировали атмосферное давление барометром “Утес” БТК-СН 14.

Схема эксперимента

Было проведено два эксперимента (Эксперимент № 1 “Без перестановки ориентиров” с Группой 1 и Эксперимент № 2 “Перестановка ориентиров” с Группой 2), каждый из которых состоял из двух последовательных опытов (рис. 1б, 1в). Вследствие медлительности амфибий каждый опыт длился 4 ч. В ходе первого опыта “Знакомство с обстановкой” жабе предоставляли возможность самостоятельно обследовать лабиринт и обнаружить

боковую комнату, в которой в ходе всего опыта находились “ресурсы” (источник воды, подвижной пищи и укрытие). Как показали наши предыдущие эксперименты, за время опыта серые жабы успевают найти и запомнить местоположение этой комнаты (Ogurtsov et al., 2018). Далее следовал короткий перерыв, примерно 30 мин, в ходе которого жабу отсаживали из лабиринта в темный контейнер. За это время из лабиринта удаляли “ресурсы”, оставляя все боковые комнаты пустыми. После этого выпускали амфибию снова в лабиринт на 4 ч. Этот опыт назывался “Проверка памяти” (рис. 1б, 1в), и в нем проверяли, помнит ли жаба боковую комнату, где ранее в опыте “Знакомство с обстановкой” находились “ресурсы”.

Сначала обе экспериментальные группы животных прошли опыт “Знакомство с обстановкой”. Далее Группа 1 была протестирована в опыте “Проверка памяти” с тем же расположением зрительных ориентиров на полу лабиринта (“ближних ориентиров”), что и в опыте “Знакомство с обстановкой” (Эксперимент № 1 “Без перестановки ориентиров”; рис. 1б). Для Группы 2 в опыте “Проверка памяти” расположение “ближних ориентиров” повернули на 180° (и Эксперимент № 2 “Перестановка ориентиров”; рис. 1в). В этом опыте предполагали, что, если животное использует “ближние ориентиры” для поиска комнаты, где ранее находились “ресурсы”, то оно будет больше времени проводить в комнате, расположенной в лабиринте по диагонали от комнаты с “ресурсами”. Если же “ближние ориентиры” не являются основными при поиске комнаты, амфибия будет по-прежнему чаще посещать комнату, где ранее были “ресурсы”. Возможен и третий вариант, когда “ближние ориентиры” используются в комплексе с “дальними ориентирами”. В этом случае поворот только “ближних ориентиров” вызовет конфликт ориентиров, и животное вынуждено будет проявить повышенную исследовательскую активность и перемещаться по всем комнатам лабиринта равномерно. При проверке данных гипотез Группа 1 служила в качестве контрольной для Группы 2.

Половина особей каждой экспериментальной группы была протестирована в лабиринте с одной с расстановкой “ближних ориентиров” и “ресурсов” относительно зрительных ориентиров, находящихся за пределами лабиринта (“дальних ориентиров”), а для другой половины особей эта расстановка была развернута на 180° относительно “дальних ориентиров”. Таким образом, можно было проконтролировать, есть ли у животных предпочтение в выборе комнат лабиринта относительно сторон света или относительно каких-либо предметов в лаборатории (“дальних ориентиров”)

вне зависимости от расположения комнаты с “ресурсами”.

Известно, что амфибии могут ориентироваться по градиенту влажности (Lázár, Brändle, 1994; Reshetnikov, 1998). Они также могут использовать в летний период запахи субстратов из мест обитания (Хмелевская, Деулина, 1972), однако использование взрослыми особями запахов сородичей как социального компонента для пространственной ориентации известно лишь для небольшого числа видов бесхвостых амфибий и для очень специфических ситуаций (Lee, Waldman, 2002). Чтобы удалить остатки влаги в лабиринте и возможные запаховые следы, после каждого опыта пол лабиринта протирали влажной тряпкой и насухо вытирали его туалетной бумагой.

Амфибии также способны ориентироваться по кинестетической памяти, запоминая маршрут по последовательности своих движений (Endler, 1970; Adler, 1980). Нарушить эту память у земноводных можно путем раскручивания животного в контейнере, но точных данных о количестве необходимых вращений для убедительного нарушения памяти не приводится (Endler, 1970). Такие данные известны для млекопитающих: для нарушения кинестетической памяти требуется не менее трех вращений на 360° в одном направлении (Etienne et al., 1988). Соответственно, перед началом каждого нашего опыта, до выпуска жабы в лабиринт, мы раскручивали амфибию в непрозрачном контейнере вращательными движениями не менее 6 раз в разные стороны. Это делали для того, чтобы нарушить возможную кинестетическую память животного о направлении предшествовавшего переноса их в лабораторию, которая потенциально могла повлиять на выбор первоначального направления движения в лабиринте.

Анализ данных

Видеозаписи перемещений амфибий в лабиринте предварительно контрастировали в программе VideoPad 4.31. Затем видеофайлы анализировали в программе Noldus EthoVision XT 11. Эта программа автоматически отрисовывала траекторию движения и выводила следующие показатели для каждой особи: (1) общий путь, пройденный в лабиринте, (2) время, проведенное в каждой комнате, (3) длину пути в каждой комнате, а также (4) время до первого входа в каждую боковую комнату. Визуально при быстром просмотре видеофайла определяли последовательность посещения боковых комнат лабиринта, а именно первый, второй и третий выбор комнаты.

По общему пути, пройденному в лабиринте, судили об изменении общей двигательной активности животного между двумя последовательными

опытами: “Знакомство с обстановкой” и “Проверка памяти”. Поскольку на двигательную активность амфибий может влиять не только индивидуальный опыт, но и такие факторы, как температура воздуха, длина тела и степень влагопотери животного (Wells, 2007; Yagi, Green, 2017), необходимо было проконтролировать влияние погодных факторов (температуры воздуха, относительной влажности воздуха и атмосферного давления), длины тела особей, а также доли потери массы тела в ходе опыта (преимущественно за счет испарения влаги с поверхности тела) на длину пройденного в лабиринте пути. Значимость влияния факторов на двигательную активность статистически анализировали с помощью метода общих линейных моделей (GLM). Нормальность распределения остатков в модели оценивали по графику нормальной вероятности остатков (Q-Q plot).

Известно, что абсолютное расстояние, пройденное животным за единицу времени, обратно пропорционально его линейным размерам (Шмидт-Ниельсен, 1987). Чтобы исключить влияние длины тела на двигательную активность особи, мы делили пройденный путь на длину тела особи, представляя таким образом путь в корпусах тела животного.

Поскольку ранее нами были обнаружены половые различия в двигательной активности серых жаб при освоении лабиринта (Ogurtsov et al., 2018), во все статистические модели, проверяемые методом общих линейных моделей (GLM), мы также добавляли фактор “ПОЛ”.

Чтобы оценить изменение мотивации жаб к посещению боковых комнат после удаления из лабиринта “ресурсов”, с помощью общих линейных моделей проанализировали влияние факторов “ЭКСПЕРИМЕНТ”, “ОПЫТ” и “ПОЛ” на общее время, проводимое амфибией в боковых комнатах, а также на общий путь, пройденный в этих комнатах.

Для описания предпочтений жаб к тем или иным боковым комнатам относительно положения комнаты с “ресурсами” в последовательных опытах оценили влияние факторов “КОМНАТА” (комнаты по их расположению относительно комнаты с “ресурсами”: “ресурсы”, “смежная”, “противоположная” и “диагональная”), “ЭКСПЕРИМЕНТ”, “ОПЫТ”, “ПОЛ” и их взаимодействия на время, проведенное в каждой боковой комнате, и на длину пути, пройденного в каждой боковой комнате. Согласно нашим предыдущим исследованиям, предпочтение к боковым комнатам наиболее четко характеризуется проведенным в них временем. Менее показательным параметром является длина пути, пройденного в этих комнатах. И совсем не показательной характеристикой является частота посещений комнат (Ogurtsov et al., 2018).

После оценки влияния перечисленных факторов на предпочтение к комнатам по методу общих линейных моделей для парного сравнения времени, проведенного в боковых комнатах, и длины пути, пройденного в боковых комнатах, у самцов и самок или между разными опытами в качестве *post-hoc* анализа использовали критерий Тьюки (Tukey HSD).

Поскольку многие исследователи полагают, что первый выбор амфибией стимула всегда характеризует ее предпочтения (Adler, 1980; Daneri et al., 2011, 2015; Sotelo et al., 2015; Liu et al., 2016), мы проверили влияние факторов “ЭКСПЕРИМЕНТ”, “ОПЫТ”, “ПОЛ”, “КОМНАТА” и влияние взаимодействия этих факторов на время до первого входа жаб в боковые комнаты с помощью общих линейных моделей. Это давало нам возможность оценить, в какие комнаты раньше, в какие — позже заходили жабы, а также уменьшается ли время достижения местоположения цели (комнаты с “ресурсами”) в двух последовательных опытах. Изменение времени достижения цели может служить показателем успешности обучения.

С целью описания последовательности принятия решения амфибиями о выборе той или иной боковой комнаты в лабиринте для каждой жабы описывали последовательность первых трех посещений комнат. Эти посещения мы называли первым, вторым и третьим выбором комнаты. Сначала мы подсчитали количество особей, вошедших в каждую из четырех комнат лабиринта при первом выборе. Далее мы суммировали количество особей, выбравших в первую очередь две смежные комнаты, находившиеся на одной стороне лабиринта (комнаты “Ресурсы” и “Смежную”), и сравнивали их с количеством особей, выбравших две противоположные смежные комнаты (“Противоположную” и “Диагональную”). Для сравнения числа особей в противоположных парах комнат использовали биномиальный критерий. Такие же сравнения выполнили для второго и третьего выбора комнат животными.

Все статистические вычисления были выполнены в программе Statistica 8.0 (StatSoft Inc., 1984–2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Факторы, определяющие двигательную активность жаб в лабиринте

Исходно в Группе 1 протестировали 22 серые жабы (11 самцов и 11 самок). Из них 1 самец в опыте “Проверка памяти” проявил очень низкую двигательную активность и не зашел ни в одну из боковых комнат, а поэтому был исключен из дальнейшего анализа. Таким образом, в итоговую статистическую обработку в Группе 1 вошла только

21 жаба: 10 самцов и 11 самок. В Группе 2 исходно протестировали 31 серую жабу (14 самцов и 17 самок). Из них 2 самки в опыте “Знакомство с обстановкой” проявили очень низкую двигательную активность и не зашли ни в одну из боковых комнат, поэтому продолжать их тестирование в следующем опыте “Проверка памяти” не было смысла. Аналогично в опыте “Проверка памяти” 2 самца не зашли ни в одну из боковых комнат, поэтому их исключили из дальнейшего анализа. Таким образом, в итоговую статистическую обработку в Группе 2 вошли только 27 особей: 12 самцов и 15 самок.

Длина тела серых жаб не различалась между Группами 1 и 2 ($F(1, 44) = 0.37, P = 0.54$). Длина тела различалась у самцов и самок ($F(1, 44) = 17.3, P = 0.0001$), но при этом отличий между Группами по размеру самцов и самок не было ($F(1, 44) = 1.67, P = 0.2$). Длина тела самцов составляла от 6.4 до 8.6 см, а самок – от 6.5 до 10 см.

При оценке влияния различных факторов на общую двигательную активность жаб в лабиринте выяснили, что температура воздуха ($F(1, 87) = 0.14, P = 0.71$), относительная влажность воздуха ($F(1, 87) = 0.36, P = 0.55$) и атмосферное давление ($F(1, 87) = 1.51, P = 0.22$) не влияли на активность. Температура воздуха в ходе опытов составляла в среднем $21.2 \pm 0.2^\circ\text{C}$ (среднее \pm стандартная ошибка), относительная влажность воздуха – $61.5 \pm 0.4\%$, атмосферное давление – 754.2 ± 0.7 мм рт. ст.

На двигательную активность серых жаб оказывало влияние изменение массы тела в ходе опыта ($F(1, 87) = 8.39, P = 0.005$): двигательная активность возрастала с увеличением потери массы. Потеря массы происходила преимущественно за счет испарения воды с поверхности тела животного или за счет опорожнения мочевого пузыря. В опыте “Знакомство с обстановкой”, когда жабам была доступна вода, изменение массы тела амфибий составляло от -9.4% до $+29.8\%$ (некоторые особи могли набрать вес путем поглощения воды через кожные покровы при контакте с водой в открытом контейнере (Wells, 2007)). В опыте “Проверка памяти”, в котором воду убирали из лабиринта, изменение массы тела составляло от -16.6 до -1.2% . В связи с этим мы проверили влияние изменения массы тела в опыте “Проверка памяти” обоих экспериментов на время и путь, пройденный амфибиями в комнате, где ранее находились “ресурсы”. На время, проведенное в комнате, где ранее находились “ресурсы”, ни изменение массы тела ($F(1, 44) = 1.17, P = 0.28$), ни тип эксперимента ($F(1, 44) = 0.006, P = 0.94$), ни сочетание этих факторов ($F(1, 44) = 0.66, P = 0.42$) влияния не оказывали. Не было обнаружено влияния этих факторов и на путь, пройденный в комнате, где ранее были “ресурсы” (изменение массы тела $F(1, 44) = 0.82, P = 0.37$; тип эксперимента $F(1, 44) =$

$2.64, P = 0.11$; сочетание этих факторов $F(1, 44) = 0.25, P = 0.62$).

На двигательную активность оказывал влияние фактор “ПОЛ” ($F(1, 87) = 3.98, P = 0.049$): двигательная активность у самцов была примерно в 1.5 раза выше, чем у самок. Самки проходили в среднем за опыт расстояние 689.1 ± 72.7 корпусов тела, а самцы – 964.7 ± 112.65 корпусов тела.

Наибольшее влияние на двигательную активность, судя по доле объяснимой дисперсии данных, оказывал фактор “ОПЫТ” ($F(1, 87) = 26.2, P = 0.000002$). При этом сочетания факторов “ОПЫТ \times ПОЛ” ($F(1, 87) = 0.59, P = 0.45$) и “ОПЫТ \times ЭКСПЕРИМЕНТ \times ПОЛ” ($F(1, 87) = 1.2, P = 0.28$) не влияли на активность. Независимо от типа эксперимента (от наличия перестановки ориентиров в лабиринте) в опыте “Знакомство с обстановкой” жабы проходили в среднем расстояние 424.8 ± 43.2 корпусов тела. В опыте “Проверка памяти”, в котором “ресурсы” удаляли из лабиринта, пройденное расстояние возрастало почти в 3 раза, до 1205.9 ± 96.4 корпусов тела.

Предпочтение жабами комнат в разных опытах

При удалении из лабиринта “ресурсов”, вне зависимости от изменения положения ориентиров, в опыте “Проверка памяти” у жаб наблюдается снижение интереса к пребыванию в боковых комнатах лабиринта. Так, с помощью метода общих линейных моделей (GLM) показано, что фактор “ОПЫТ” статистически значимо влияет на долю времени, проводимого жабами во всех боковых комнатах лабиринта ($F(1, 90) = 60.8, P = 0.0000001$). Факторы “ЭКСПЕРИМЕНТ” и “ПОЛ”, а также их сочетания с фактором “ОПЫТ” не оказывают влияния на долю времени в боковых комнатах. Аналогично, на долю пути, пройденного во всех боковых комнатах, влияет только фактор “ОПЫТ” ($F(1, 90) = 88.7, P = 0.0000001$), а факторы “ЭКСПЕРИМЕНТ” и “ПОЛ”, а также их сочетания с фактором “ОПЫТ” не оказывают влияния на долю пути в боковых комнатах. Таким образом, в опыте “Проверка памяти” время, проводимое жабами в боковых комнатах лабиринта, снижается почти в 2 раза (доля времени в боковых комнатах в опыте “Знакомство с обстановкой” составила в среднем $76.6 \pm 2.7\%$, в опыте “Проверка памяти” – $46.2 \pm 2.8\%$). Длина пути, пройденного во всех боковых комнатах, также снижается почти в 2 раза (доля пути в боковых комнатах в опыте “Знакомство с обстановкой” составила в среднем $61.5 \pm 2.8\%$, в опыте “Проверка памяти” – $30.9 \pm 1.4\%$).

Чтобы описать изменения в предпочтении жабами боковых комнат относительно местоположения “ресурсов” в лабиринте в разных опытах, с помощью общих линейных моделей (GLM) мы

оценили влияние следующих факторов на долю времени и долю пути, пройденного в каждой боковой комнате: “КОМНАТА”, взаимодействие факторов “ОПЫТ × КОМНАТА”, “ОПЫТ × ПОЛ × КОМНАТА”, “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × КОМНАТА”, “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × ПОЛ × КОМНАТА”. И для доли времени, и для доли пути, пройденного в комнатах, значимыми оказались факторы “КОМНАТА” (по доле времени: $F(3, 368) = 726.87$, $P = 0.0000001$; по доле пути: $F(3, 368) = 303.19$, $P = 0.0000001$) и “ОПЫТ × КОМНАТА” (по доле времени: $F(3, 368) = 70.99$, $P = 0.0000001$; по доле пути: $F(3, 368) = 33.17$, $P = 0.0000001$). Из приведенной статистики следует, что именно фактор “КОМНАТА” объясняет подавляющую долю дисперсии данных о перемещениях животных по комнатам. Во всех опытах комната, где находятся или

ранее находились “ресурсы”, статистически значимо предпочитается жабами всем остальным как по проведенному в ней времени (например, по критерию Тьюки для опыта “Проверка памяти” в Эксперименте № 1 “Без перестановки ориентиров”: смежная – $P = 0.00003$, противоположная – $P = 0.00003$, диагональная – $P = 0.00003$; для опыта “Проверка памяти” в Эксперименте № 2 “Перестановка ориентиров”: смежная – $P = 0.00003$, противоположная – $P = 0.00003$, диагональная – $P = 0.00003$), так и по пройденному в ней пути (например, для опыта “Проверка памяти” в Эксперименте № 1 “Без перестановки ориентиров”: смежная – $P = 0.003$, противоположная – $P = 0.003$, диагональная – $P = 0.003$; для опыта “Проверка памяти” в Эксперименте № 2 “Перестановка ориентиров”: смежная – $P = 0.00003$,

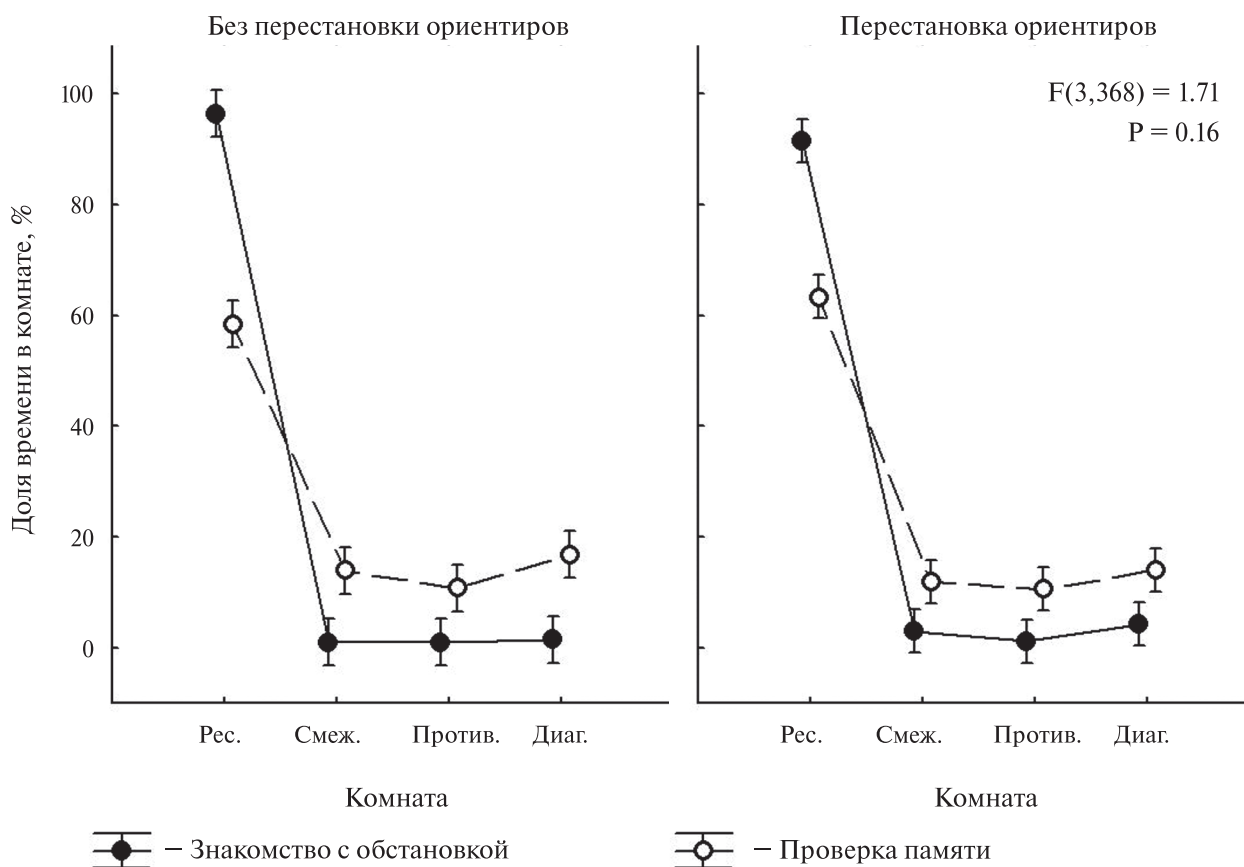


Рис. 2. Влияние перестановки ближних ориентиров (типа эксперимента) и наличия “ресурсов” в лабиринте (типа опыта) на долю времени, проводимого жабой в разных боковых комнатах относительно расположения комнаты с “ресурсами”. Комнаты: Рес. – “Ресурсы”, Смеж. – “Смежная”, Против. – “Противоположная”, Диаг. – “Диагональная”. Представлены среднее значение и 95%-доверительный интервал. Приведена статистика о значимости влияния фактора “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × КОМНАТА” на проводимое время в рамках модели GLM, описанной в тексте

Fig. 2. Effect of proximal landmarks translocation (the type of experiment) and of the presence of “resources” in a maze (the type of the trial) on the proportion of time spent by toad in different side rooms in reference to the position of the room with “resources”. Rooms: Рес. – “Resources”, Смеж. – “Adjacent”, Против. – “Opposite”, Диаг. – “Diagonal”. Mean and 95%-confidence interval are presented. GLM results, that test the effect of the factor “Experiment × Trial × Room” on the spent time, are provided

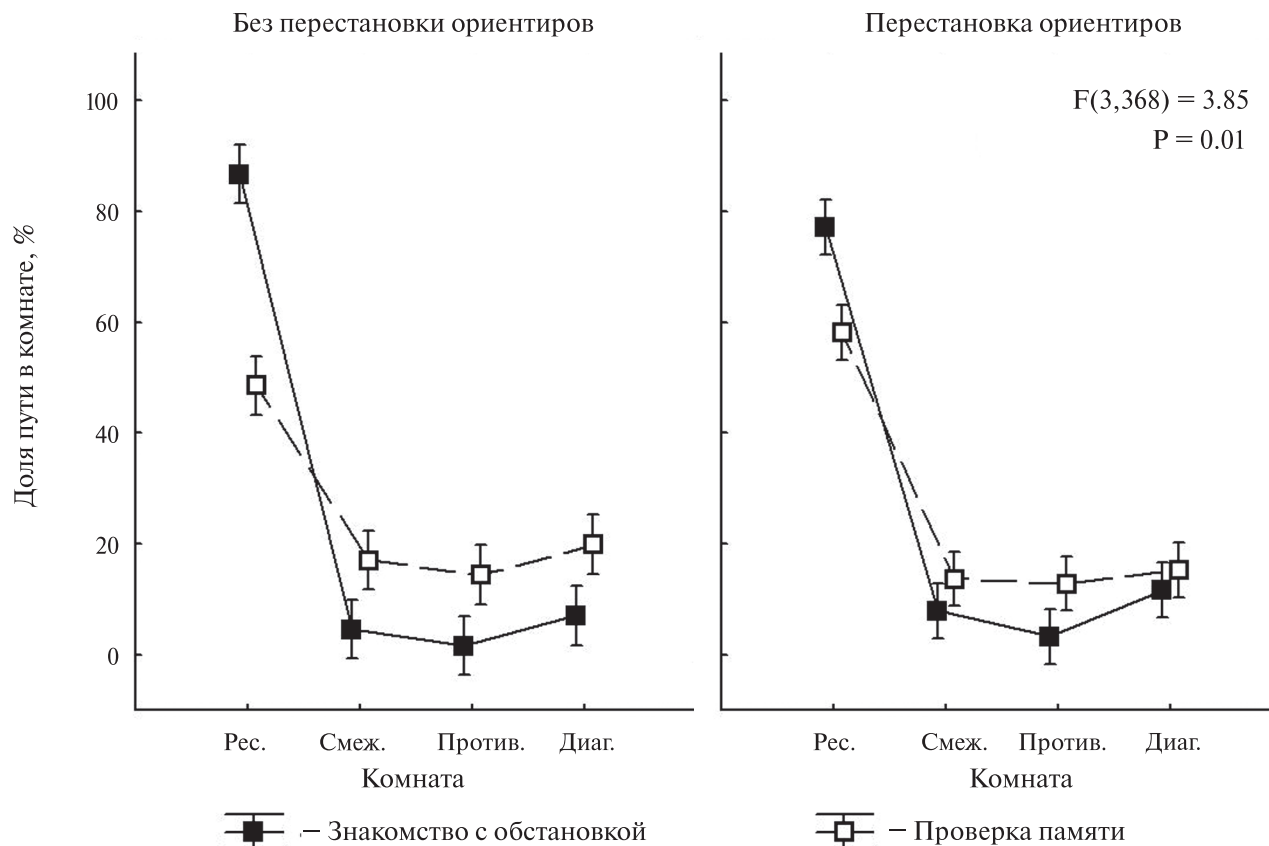


Рис. 3. Влияние перестановки ближних ориентиров (типа эксперимента) и наличия “ресурсов” в лабиринте (типа опыта) на долю пути, пройденного жабой в разных боковых комнатах относительно расположения комнаты с “ресурсами”. Обозначения как на рис. 2

Fig. 3. Effect of proximal landmarks translocation (the type of experiment) and of the presence of “resources” in a maze (the type of the trial) on the proportion of the route travelled by toad in different side rooms in reference to the position of the room with “resources”. Legend as on Fig. 2

противоположная – $P = 0.00003$, диагональная – $P = 0.00003$) (рис. 2 и 3).

Половых особенностей в предпочтении к комнатам по доле времени и доле пути, а также различий в выборе комнат по доле времени между разными экспериментами (различающимися по перестановке ориентиров) не обнаружено. Так, факторы “ОПЫТ × ПОЛ × КОМНАТА” (по доле времени: $F(3, 368) = 0.65$, $P = 0.58$; по доле пути: $F(3, 368) = 0.21$, $P = 0.89$), “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × КОМНАТА” (по доле времени: $F(3, 368) = 1.71$, $P = 0.16$; рис. 2) и “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × ПОЛ × КОМНАТА” (по доле времени: $F(3, 368) = 1.39$, $P = 0.25$; по доле пути: $F(3, 368) = 0.26$, $P = 0.85$) оказались незначимыми. Только по доле пути фактор “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × КОМНАТА” показал значимость ($F(3, 368) = 3.85$, $P = 0.01$): по-прежнему, во всех опытах комната, где находятся или ранее находились “ресурсы”, предпочитается всем остальным, но степень

предпочтения немного меняется между экспериментами в опыте “Проверка памяти” (рис. 3).

Таким образом, по проведенному в комнатах времени и по длине пройденного в них пути можно заключить, что как у самцов, так и у самок предпочтение к комнате, где ранее находились “ресурсы”, сохраняется после изменения расположения ближних зрительных ориентиров на полу лабиринта.

Последовательность выбора жабами комнат в ходе опытов

Используя метод общих линейных моделей (GLM), мы показали, что время до первого входа в разные боковые комнаты лабиринта, включая комнату с “ресурсами”, не меняется между экспериментами и между последовательными опытами (фактор “ОПЫТ × КОМНАТА” – $F(3, 271) = 0.75$, $P = 0.52$; “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × КОМНАТА” – $F(3, 271) = 0.3$, $P = 0.82$) (рис. 4). Половых различий в скорости достижения разных боковых

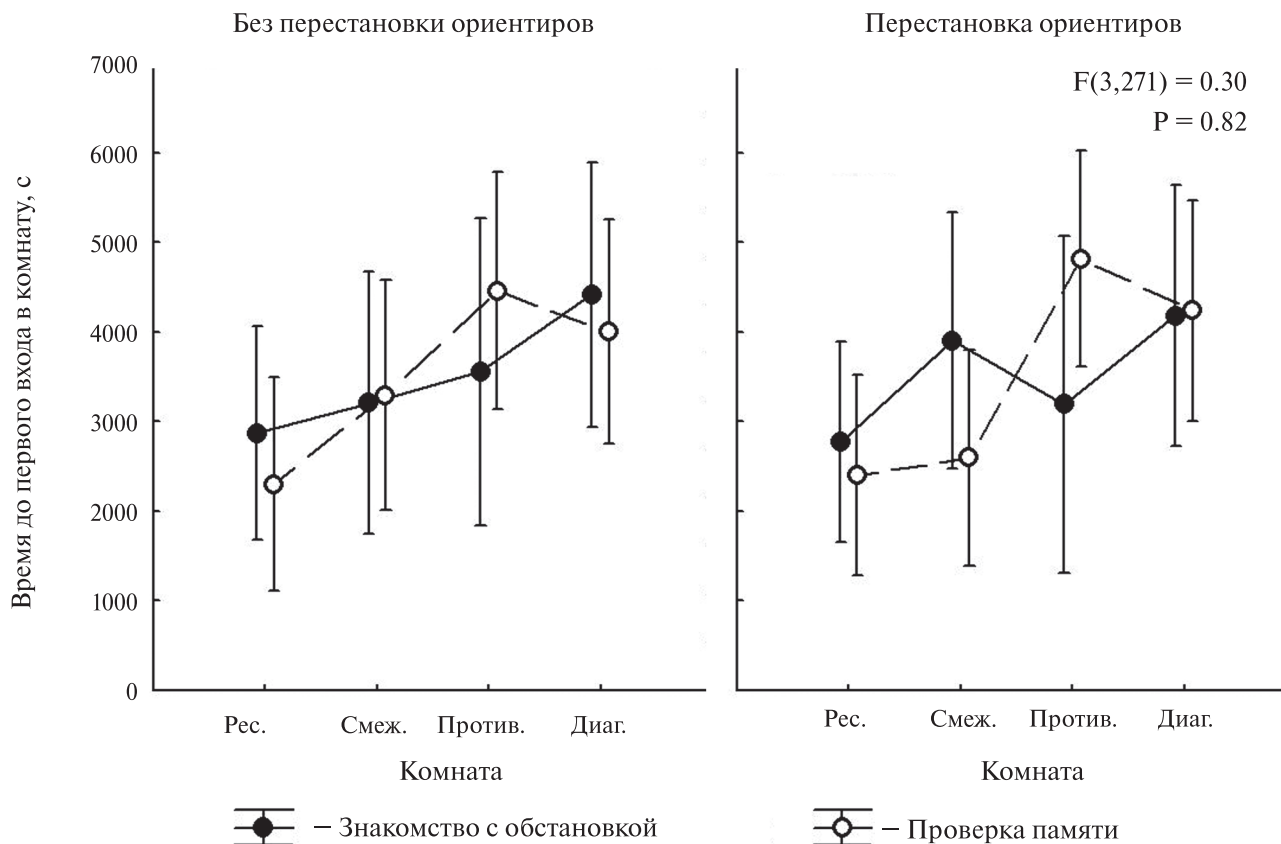


Рис. 4. Время до первого входа жаб в боковые комнаты после выпуска в лабиринт в разных экспериментах и опытах. Обозначения как на рис. 2

Fig. 4. Time between the start of the trial and the first visit to each of the side rooms in different experiments and trials. Legend as on Fig. 2

комнат также не обнаружено (фактор “ПОЛ × КОМНАТА” – $F(3, 271) = 0.26$, $P = 0.86$; “ОПЫТ × ПОЛ × КОМНАТА” – $F(3, 271) = 0.07$, $P = 0.97$; “ЭКСПЕРИМЕНТ × ОПЫТ × ПОЛ × КОМНАТА” – $F(3, 271) = 0.58$, $P = 0.63$). Время до первого входа жаб в боковые комнаты определяется только фактором “КОМНАТА”, т.е. положением комнаты относительно местонахождения “ресурсов” ($F(3, 271) = 3.39$, $P = 0.02$). Вне зависимости от пола животного, типа эксперимента и опыта комната, где находятся или ранее находились “ресурсы”, значительно раньше достигается жабами, чем комнаты, наиболее удаленные от положения “ресурсов” – “противоположная” (критерий Тьюки: $P = 0.01$) и “диагональная” ($P = 0.02$). При этом различий во времени достижения комнаты “ресурсы” от ближайшей к ней “смежной” комнаты не наблюдается ($P = 0.77$). Отметим также очень большой индивидуальный разброс у серых жаб по данному параметру (рис. 4).

Оценивая последовательность посещения боковых комнат жабами, можно увидеть, что

в Эксперименте № 1 “Без перестановки ориентиров” в опыте “Знакомство с обстановкой”, несмотря на наличие в лабиринте “ресурсов”, и самцы, и самки первые три посещенные комнаты выбирают случайно, по-видимому, обследуя лабиринт (рис. 5). Объединение данных по самцам и самкам для увеличения выборки не приводит к выявлению каких-либо предпочтений в выборе комнаты. В опыте “Проверка памяти” того же эксперимента, когда “ресурсы” были удалены из лабиринта, но ближние ориентиры не были переставлены, и самцы, и самки по-прежнему первые три посещенные комнаты выбирали случайно (рис. 5). При объединении данных по самцам и самкам для увеличения выборки в этом опыте обнаруживаются значимые различия в первом посещении противоположных пар комнат. Жабы сразу направляются в комнату, где ранее были “ресурсы”, или в смежную с ней комнату (при первом выборе соотношение числа особей в ближайших к “ресурсам” двух комнатах по сравнению с двумя противоположными составило 15:5, биномиальный критерий – $P =$

	Знакомство с обстановкой		Проверка памяти																									
	Самцы	Самки	Самцы	Самки																								
Первый выбор	<table border="1"><tr><td>4</td><td>3</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>2</td><td>1</td></tr></table>	4	3			2	1	<table border="1"><tr><td>4</td><td>1</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>2</td><td>4</td></tr></table>	4	1			2	4	<table border="1"><tr><td>2</td><td>5</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>1</td><td>2</td></tr></table>	2	5			1	2	<table border="1"><tr><td>4</td><td>4</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>0</td><td>3</td></tr></table>	4	4			0	3
4	3																											
2	1																											
4	1																											
2	4																											
2	5																											
1	2																											
4	4																											
0	3																											
Второй выбор	<table border="1"><tr><td>2</td><td>0</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>2</td><td>2</td></tr></table>	2	0			2	2	<table border="1"><tr><td>3</td><td>3</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>0</td><td>2</td></tr></table>	3	3			0	2	<table border="1"><tr><td>5</td><td>2</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>0</td><td>3</td></tr></table>	5	2			0	3	<table border="1"><tr><td>3</td><td>1</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>3</td><td>4</td></tr></table>	3	1			3	4
2	0																											
2	2																											
3	3																											
0	2																											
5	2																											
0	3																											
3	1																											
3	4																											
Третий выбор	<table border="1"><tr><td>1</td><td>3</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>0</td><td>0</td></tr></table>	1	3			0	0	<table border="1"><tr><td>1</td><td>2</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>0</td><td>3</td></tr></table>	1	2			0	3	<table border="1"><tr><td>1</td><td>3</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>3</td><td>3</td></tr></table>	1	3			3	3	<table border="1"><tr><td>3</td><td>4</td></tr><tr><td> </td><td> </td></tr><tr><td>0</td><td>4</td></tr></table>	3	4			0	4
1	3																											
0	0																											
1	2																											
0	3																											
1	3																											
3	3																											
3	4																											
0	4																											

Рис. 5. Последовательность выбора боковых комнат самцами и самками в разных опытах Эксперимента № 1 “Без перестановки ориентиров”. Цифры изображены на фоне схем лабиринта, где ячейка, обведенная жирной линией (верхняя левая ячейка на каждой схеме), маркирует положение комнаты с “ресурсами”. Цифры отражают количество особей, выбравших ту или иную комнату в качестве первой, второй или третьей посещенной. Серыми прямоугольниками помечены случаи, в которых количество особей, выбравших комнату с “ресурсами” и смежную комнату, по биномиальному критерию статистически значимо превышает количество особей в двух других противоположных комнатах

Fig. 5. Sequence of room choice by males and females in different trials of Experiment № 1 “No landmarks translocation”. Numbers are depicted over the scheme of the maze, where the cell with solid line (the upper left cell on each scheme) marks the location of the room with “resources”. Numbers indicate the amount of individuals, that chose rooms during 1st, 2nd and 3rd visits to them. Grey rectangles indicate the cases, when the summarized number of individuals in the room with “resources” and in adjacent room is statistically different from the number of toads in two opposite rooms according to binomial test

0.01; рис. 5). Второй и третий выбор комнат, судя по объединенным данным по самцам и самкам, амфибии делают случайным образом (рис. 5)

Оценивая последовательность посещения боковых комнат в Эксперименте № 2 “Перестановки ориентиров” в опыте “Знакомство с обстановкой”, можно увидеть, что самцы первые три посещенные комнаты выбирают случайно, по-видимому, широко обследуя лабиринт (рис. 6). Самки в этом опыте, наоборот, сразу направляются в сторону комнаты с “ресурсами”, по-видимому, будучи привлеченными находящейся там подвижной добычей, а уже затем обследуют оставшиеся комнаты (при первом выборе отношение числа особей, зашедших в пару комнат, ближних к местоположению “ресурсов”, к числу особей, выбравших пару противоположных комнат, составляет 14:1; $P = 0.0005$; рис. 6). В опыте “Проверка памяти” этого эксперимента, несмотря

на то, что “ресурсы” удалены из лабиринта, а расположение зрительных ориентиров на полу развернуто на 180°, и самцы, и самки сразу направляются в комнату, где ранее были “ресурсы”, или в смежную с ней комнату (при первом выборе отношение числа самцов в ближайших к “ресурсам” двух комнатах к числу самцов в двух противоположных комнатах составило 9:3, $P = 0.05$; аналогичное соотношение для самок – 14:1, $P = 0.0005$; рис. 6). Самцы повторяют свой выбор комнаты с “ресурсами” при втором входе в комнату и только потом начинают обследовать остальную часть лабиринта. Самки же чередуют смещение в сторону комнат, ближних к “ресурсам”, с обследованием остальной части лабиринта (рис. 6).

Таким образом, сравнивая первые посещения комнат жабами в двух экспериментах, мы видим, что в опытах “Знакомство с обстановкой” амфибии

	Знакомство с обстановкой		Проверка памяти																	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки																
Первый выбор	<table border="1"><tr><td>6</td><td>1</td></tr><tr><td>1</td><td>4</td></tr></table>	6	1	1	4	<table border="1"><tr><td>10</td><td>4</td></tr><tr><td>0</td><td>1</td></tr></table>	10	4	0	1	<table border="1"><tr><td>5</td><td>4</td></tr><tr><td>1</td><td>2</td></tr></table>	5	4	1	2	<table border="1"><tr><td>9</td><td>5</td></tr><tr><td>0</td><td>1</td></tr></table>	9	5	0	1
6	1																			
1	4																			
10	4																			
0	1																			
5	4																			
1	2																			
9	5																			
0	1																			
Второй выбор	<table border="1"><tr><td>1</td><td>3</td></tr><tr><td>1</td><td>3</td></tr></table>	1	3	1	3	<table border="1"><tr><td>5</td><td>0</td></tr><tr><td>1</td><td>2</td></tr></table>	5	0	1	2	<table border="1"><tr><td>6</td><td>3</td></tr><tr><td>0</td><td>3</td></tr></table>	6	3	0	3	<table border="1"><tr><td>4</td><td>5</td></tr><tr><td>1</td><td>5</td></tr></table>	4	5	1	5
1	3																			
1	3																			
5	0																			
1	2																			
6	3																			
0	3																			
4	5																			
1	5																			
Третий выбор	<table border="1"><tr><td>4</td><td>1</td></tr><tr><td>1</td><td>1</td></tr></table>	4	1	1	1	<table border="1"><tr><td>2</td><td>2</td></tr><tr><td>2</td><td>0</td></tr></table>	2	2	2	0	<table border="1"><tr><td>3</td><td>2</td></tr><tr><td>5</td><td>2</td></tr></table>	3	2	5	2	<table border="1"><tr><td>10</td><td>4</td></tr><tr><td>0</td><td>1</td></tr></table>	10	4	0	1
4	1																			
1	1																			
2	2																			
2	0																			
3	2																			
5	2																			
10	4																			
0	1																			

Рис. 6. Последовательность выбора боковых комнат самцами и самками в разных опытах Эксперимента № 2 “Перестановка ориентиров”. Обозначения как на рис. 5

Fig 6. Sequence of room choice by males and females in different trials of Experiment № 2 “Landmarks translocation”. Legend as on Fig. 5

сначала перемещаются, скорее, случайным образом, широко обследуя лабиринт. Охарактеризовать предпочтение жаб к комнатам по этому параметру в полностью незнакомой для животных обстановке затруднительно. В опытах “Проверка памяти”, вне зависимости от перестановки ближних ориентиров на полу лабиринта, первый выбор жабами делается в пользу двух комнат, ближайших к той, где в предыдущем опыте находились “ресурсы”. После этого жабы переходят к более широкому перемещению по комнатам лабиринта (рис. 5 и 6).

Сравнивая траектории движения разных особей, можно заметить, что есть жабы, которые в опыте “Знакомство с обстановкой” активно осматривают почти весь лабиринт, по несколько раз входят и выходят из комнаты, где находятся “ресурсы” и позднее демонстрируют предпочтение к этой комнате в опыте “Проверка памяти” (рис. 7*в*, 7*и*, 7*е*, 7*м*; 8*б*, 8*з*, 8*е*, 8*м*). В то же время есть особи, которые в опыте “Знакомство с обстановкой” заходят в комнату с “ресурсами” только один раз, причем после очень короткого перемещения в центральной части лабиринта, и больше не выходят из этой

комнаты. Тем не менее эти особи позднее также демонстрируют предпочтение к комнате с “ресурсами” в опыте “Проверка памяти” (рис. 7*а*, 7*ж*; 8*в*, 8*и*, 8*г*, 8*к*, 8*д*, 8*л*). Таким образом, для формирования предпочтения к местоположению комнаты с “ресурсами” серым жабам потенциально достаточно однократного посещения этой комнаты.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мотивационные факторы, определяющие двигательную активность жаб в лабиринте

В нашей работе мы предварительно проверили влияние ряда факторов на двигательную активность серых жаб, по которой в нашем эксперименте мы судим о запоминании ими местоположения “ресурсов” в лабиринте. Значения температуры и относительной влажности воздуха, находящиеся в пределах физиологического оптимума данного вида (Кузьмин, 2012), а также атмосферное давление во время опытов не влияли на уровень двигательной активности животных. На общую

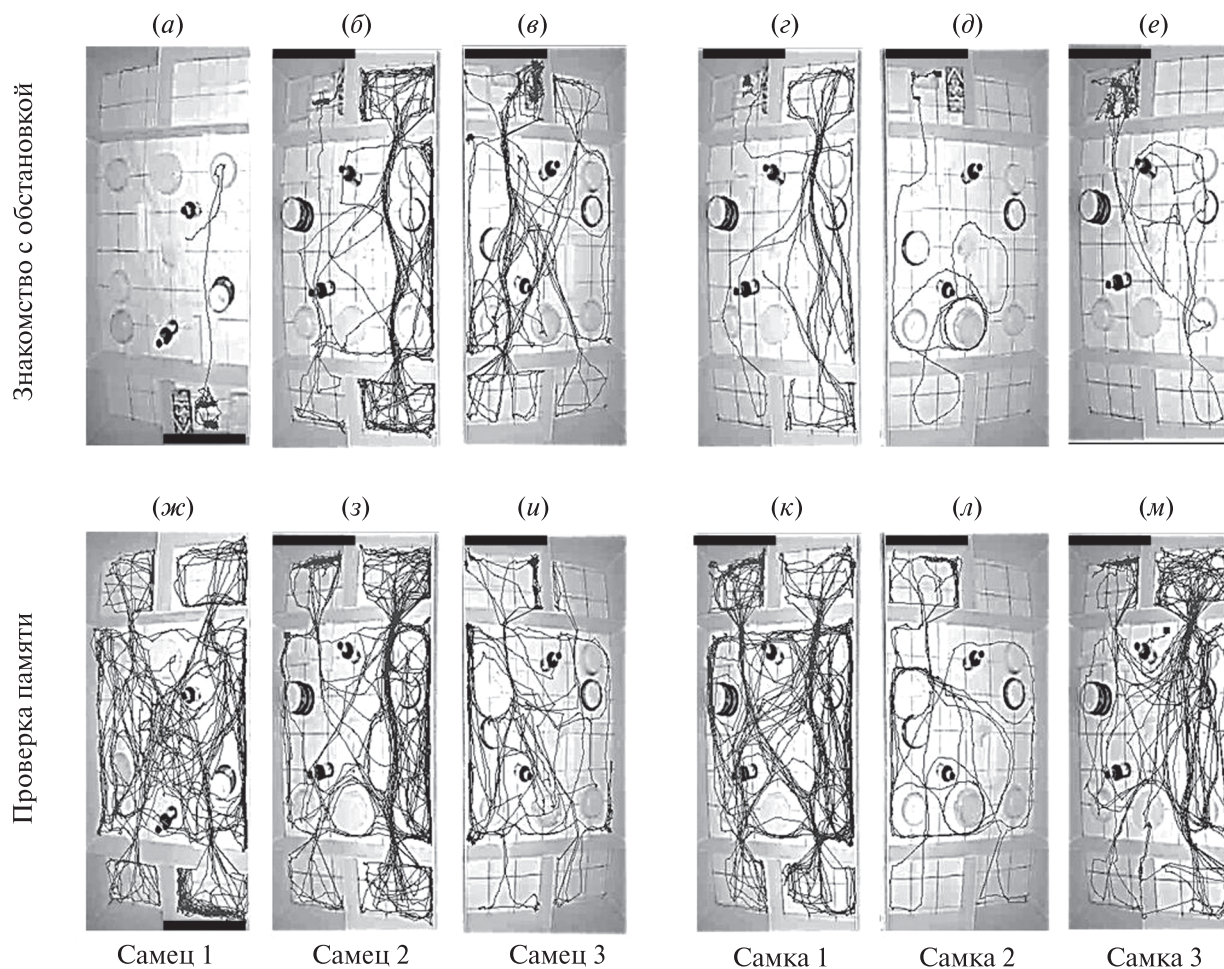


Рис. 7. Примеры траекторий движения самцов (*a–в, ж–и*) и самок (*г–е, к–м*) в лабиринте в опытах “Знакомство с обстановкой” (*a–e*) и “Проверка памяти” (*ж–м*) в Эксперименте № 1 “Без перестановки ориентиров”. В вертикально расположенных парах рисунков (например, *a* и *ж*) представлены траектории одной и той же особи. Местоположение комнаты, где находятся или ранее находились “ресурсы”, отмечено черным прямоугольником

Fig. 7. Examples of the trajectories of males (*a–в, ж–и*) and females (*г–е, к–м*) in a maze in trials “Exploration” (*a–e*) and “Memory test” (*ж–м*) in Experiment № 1 “No landmarks translocation”. Vertical pairs of pictures (for example, *a* and *ж*) represent trajectories of the same individual. The location of room, that contains or that previously contained “resources”, is marked by black rectangle

двигательную активность жаб оказывало влияние изменение массы их тела в ходе опыта, которую можно объяснить преимущественно потерей влаги организмом: чем больше влаги (массы тела) теряли амфибии, тем активнее они передвигались в лабиринте. Амфибии могут без физиологических последствий терять влагу до 20–25% от веса своего тела (Burggren, Vitalis, 2005; Wells, 2007). При этом амфибии, включая представителей жаб *Bufo arenarum* (= *Rhinella arenarum*) и *Bufo boreas* (= *Anaxyrus boreas*), при незначительных потерях влаги, порядка 10% от веса тела, увеличивают свою двигательную активность, видимо, в целях поиска источника влаги (Putnam, Hillman, 1977; Schmajuk, Segura, 1982). В наших опытах серые жабы

теряли до 16.6% от массы тела, что могло стимулировать их двигательную активность и потенциально привести к более частому посещению комнаты, где ранее находились жизненно важные для них “ресурсы”, включавшие в том числе источник воды. Тем не менее в опыте “Проверка памяти”, в котором в лабиринте полностью отсутствовал источник воды и по результатам которого мы оценивали успешность запоминания местоположения комнаты с “ресурсами”, общее увеличение активности в лабиринте не было сопряжено с увеличением доли времени или пути, проходимого в этой комнате. Таким образом, увеличение двигательной активности можно связать, скорее, с ростом исследовательской активности жаб, которая

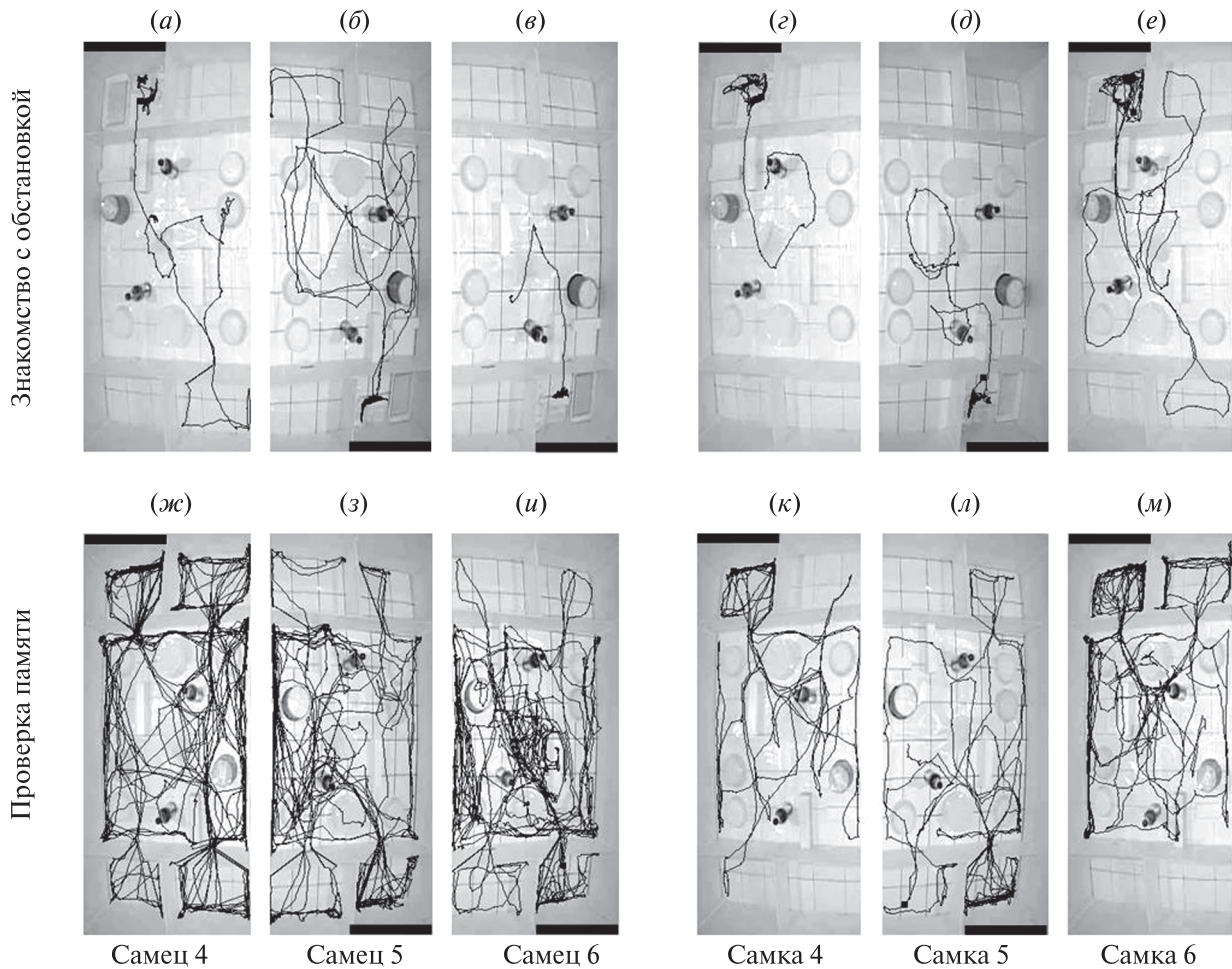


Рис. 8. Примеры траекторий движения самцов (*а–в, ж–и*) и самок (*г–е, к–м*) в лабиринте в опытах “Знакомство с обстановкой” (*а–е*) и “Проверка памяти” (*ж–м*) в Эксперименте № 2 “Перестановка ориентиров”. Обозначения как на рис. 7

Fig. 8. Examples of the trajectories of males (*a–b, ж–и*) and females (*г–е, к–м*) in a maze in trials “Exploration” (*a–e*) and “Memory test” (*ж–м*) in Experiment № 2 “Landmarks translocation”. Legend as on Fig. 7

никак не влияла на запоминание местоположения “ресурсов”. Действительно, ведущим фактором, определявшим наибольший разброс данных о двигательной активности, был фактор опыта. Независимо от типа эксперимента, т.е. независимо от изменения положения ближних ориентиров на полу лабиринта, в опыте “Проверка памяти” жабы в 3 раза увеличивали свою активность по сравнению с опытом “Знакомство с обстановкой”. Эти опыты отличались только отсутствием “ресурсов”, в том числе источника воды, в опыте “Проверка памяти”, в котором амфибии как раз и теряли большее количество влаги (массы тела). Поскольку в опыте “Проверка памяти” путь в комнате, где ранее были “ресурсы”, не увеличивался (рис. 3), то увеличение исследовательской активности амфибий, по-видимому, было вызвано исчезновением “ресурсов” как набора зрительных ориентиров в одной из комнат,

т.е. это был поведенческий ответ на изменение зрительной обстановки между последовательными опытами. Дополнительным подтверждением этому служит снижение интереса жаб к посещению всех боковых комнат в опыте “Проверка памяти”, что свидетельствует об их более широких перемещениях по лабиринту. На млекопитающих показано, что увеличение двигательной активности в эксперименте по пространственной ориентации обычно интерпретируют как усиление исследовательского поведения, направленного на так называемое “перекатирование” пространства в мозге животного, связанное с изменениями в окружающей знакомой обстановке (Poulter et al., 2018). Наоборот, повторное помещение земноводных в одну и ту же зрительную обстановку приводит к снижению двигательной активности в ходе знакомства с обстановкой, что было описано на примере жабы-аги

(*Rhinella marina*) из Панамы (Miller et al., 2018) (возможно, в статье речь идет о *Rhinella horribilis*, обитающей в Центральной Америке (Menendez-Guerrero et al., 2024)).

Значительно меньшее влияние на двигательную активность оказывала половая принадлежность особей. Вне зависимости от эксперимента и опыта самцы проходили в лабиринте в среднем в 1.5 раза больший путь, чем самки. Известно, что размер тела земноводных определяет соотношение поверхности тела к его объему, может оказывать влияние на скорость влагопотери через кожу и потенциально влиять на двигательную активность (McClanahan, Baldwin, 1969). У исследуемого вида, серой жабы, самки обычно крупнее самцов (Mopnet, Cheryu, 2002). Отсюда можно ожидать большей двигательной активности именно у самцов. Однако в нашей предыдущей работе, проведенной в том же лабиринте, самцы и самки в пределах выборки не различались по длине тела, но при этом самцы также показали большую двигательную активность, чем самки (Ogurtsov et al., 2018). Таким образом, половые различия в двигательной активности серой жабы, по-видимому, не связаны с различиями в размерах самцов и самок. В нашей предыдущей работе, опираясь на уровень двигательной активности и широту перемещений по лабиринту, мы охарактеризовали самцов как “активных исследователей”, а самок как “медленных исследователей” (Ogurtsov et al., 2018). Анализ первых посещений комнат в полностью незнакомой для животных обстановке (в опыте “Знакомство с обстановкой”) в настоящей работе действительно свидетельствует в пользу высокой исследовательской активности самцов – первые три посещения боковых комнат лабиринта самцы делали случайным образом, по-видимому, широко исследуя лабиринт, несмотря на наличие привлекательных “ресурсов” в одной из них (рис. 5 и 6). Тем не менее в опыте “Проверка памяти” и самцы, и самки проявили предпочтение к комнате, где ранее были “ресурсы”, как по времени пребывания в этой комнате, так и по пройденному в ней пути. Несмотря на разницу в исследовательской активности, самцы и самки одинаково успешно запоминали местоположение этой комнаты. В одной из многочисленных работ, в которой анализируются причины различий в пространственном поведении самцов и самок амфибий, на примере трех видов тропических бесхвостых земноводных (*Allobates femoralis*, *Dendrobates tinctorius* и *Oophaga sylvatica*) делается вывод, что сложность пространственного поведения в естественных условиях определяет широту перемещений на участке обитания, но никак не связана с навигационными способностями при хоминге (Pašukonis et al., 2022). Более вероятным оказывается гипотеза о том, что успешность

в решении пространственных задач является следствием повышенного уровня гормонов-андрогенов (Clint et al., 2012). Предполагают, что по этой причине самцы трех обсуждаемых видов тропических бесхвостых амфибий проявляют большую исследовательскую активность, выраженную в площади обследуемого незнакомого пространства при дальнейшем хоминге, по сравнению с самками (Pašukonis et al., 2022).

Возможность запоминания местоположения “ресурсов” в пространстве дает животному ряд преимуществ при последующем их поиске. Так, жаба-ага при повторных посещениях в обстановку со сложным зрительным окружением с каждым разом все успешнее находит добычу, расположенную в постоянных точках экспериментальной установки (Miller et al., 2018). Судя по данным нашего исследования, для запоминания в лабиринте комнаты с жизненно важными “ресурсами”, по крайней мере, некоторым особям серой жабы достаточно всего один раз пройти путь к ее входу (рис. 7 и 8). Это означает, что предложенная нами ранее методика создает для амфибий в летний период очень сильный мотивационный фактор для быстрого запоминания местоположения цели в пространстве (Ogurtsov et al., 2018). Опираясь на нее, можно выяснить, на какие из окружающих ориентиров земноводные обращают внимание для запоминания цели в пространстве.

Ориентиры, используемые для запоминания местоположения комнаты с «ресурсами»

Вне зависимости от расположения ближних зрительных ориентиров, размещенных на полу лабиринта, серые жабы отдают предпочтение только комнате, где находятся или же ранее находились “ресурсы”. Это одинаково хорошо выражено как при анализе доли времени, проводимого амфибиями в этой комнате, так и по доле пройденного в ней пути (рис. 2 и 3). Это говорит о том, что, во-первых, серые жабы в ходе четырехчасового знакомства с лабиринтом успешно запоминают местоположение комнаты с “ресурсами”, а во-вторых, “ближние ориентиры” не являются для жаб основными при поиске этой комнаты. Отметим также, что тип эксперимента, т.е. изменение положения ближних ориентиров, не влиял на исследовательскую (общую двигательную) активность серых жаб, что свидетельствует о том, что на зрительные ориентиры в центральной комнате лабиринта амфибии, по-видимому, не обращали внимания.

Поскольку мы умышленно оставили для жаб возможность видеть предметы за пределами лабиринта (“дальние ориентиры”), то, возможно, амфибии воспользовались для запоминания комнаты именно ими. Среди потенциальных “дальних

ориентиров” могли быть: две темные геометрические фигуры высотой полтора метра, расположенные асимметрично относительно лабиринтов, асимметрично расположенная подсветка лабиринта, а также видеочасть на потолке лаборатории, которая также располагалась асимметрично относительно лабиринта. Напомним, что в каждом эксперименте половина особей была протестирована в лабиринте с одной расстановкой “ближних ориентиров” и “ресурсов” относительно зрительных ориентиров, находящихся за пределами лабиринта, а вторая половина особей – с другой расстановкой, развернутой на 180° относительно “дальних ориентиров”. Поэтому проявляемое всеми жабами в опыте “Проверка памяти” предпочтение к комнате, где ранее находились “ресурсы”, не может быть следствием предпочтения амфибиями каких-либо дальних ориентиров до начала обучения. Являются ли дальние ориентиры ведущими для запоминания амфибиями местоположения комнаты с “ресурсами” – пока не известно. В одной из публикаций на примере древолаза *Dendrobates auratus* показано, что при наличии в экспериментальной установке только дальних зрительных ориентиров амфибии используют их для запоминания местоположения цели по типу “когнитивной карты” (Liu et al., 2019). Когда в установке земноводным доступны и ближние, и дальние зрительные ориентиры, на примере лягушки *Rana clamitans* (= *Lithobates clamitans*) продемонстрировано, что разные особи могут использовать разные комбинации этих ориентиров для решения пространственной задачи (Adler, 1980).

Наша методика также не исключает использования амфибиями кинестетической памяти при выборе комнаты в повторном опыте, так как мы высаживали жаб в установку всегда в одном и том же положении относительно лабиринта. Это было сделано умышленно, чтобы в дальнейшем иметь возможность анализировать этот потенциальный механизм ориентации. Однако, по нашим наблюдениям, жабы нередко поворачивались на месте выпуска под куском ткани, которым их изначально накрывали, и в двух последовательных опытах выходили из-под него в разных направлениях, что заставляет сомневаться в ведущей роли кинестетической памяти для нахождения выученной комнаты.

Использование серыми жабами обонятельных стимулов, например возможных запаховых следов кожных выделений, оставленных в лабиринте в предыдущем опыте, исключалось – после каждого опыта производилась влажная уборка лабиринта. Авторам неизвестны публикации о возможности взрослых особей отечественных видов амфибий использовать запах сородичей или свой собственный запах для ориентации в пространстве.

Привлекательная роль запаха знакомого корма описана для амфибий (Хмелевская, Деулина, 1972), однако, в нашей работе корм присутствовал в лабиринте только на этапе обучения в опыте “Знакомство с обстановкой” и находился при этом в закрытом прозрачном контейнере. В опыте “Проверка памяти” корм полностью убирался из лабиринта вместе с контейнером, в котором он находился. Таким образом, возможность обонятельной ориентации при поиске комнаты, где ранее находились “ресурсы”, была исключена.

Обсуждая половые различия в поведении серых жаб в лабиринте в настоящей работе, можно заключить, что самцы и самки вели себя преимущественно сходным образом: все особи успешно запоминали местоположение цели в лабиринте и для последующего поиска этой цели не использовали ближние зрительные ориентиры на полу лабиринта в качестве основных. В предыдущей нашей работе кроме предпочтения в лабиринте к комнате с “ресурсами” у самок было описано также предпочтение к противоположной относительно “ресурсов” комнате, что обсуждалось как возможные половые различия в механизмах ориентации данного вида (Ogurtsov et al., 2018). Различия в поведении серых жаб в двух работах могут быть связаны с тем, что в предыдущем нашем исследовании жабы имели доступ только к “ближним ориентирам”: лабиринт был полностью экранирован от окружающих предметов (“дальних ориентиров”) ширмой, а его подсветка осуществлялась с нижней стороны лабиринта и была симметричной (Ogurtsov et al., 2018). Не исключено, что в экспериментах, проведенных нами в прошлой работе, самки, не имея возможности использовать “дальние ориентиры”, дополнительно ориентировались по геометрии стен прямоугольного лабиринта, что описано в литературе для другого вида жаб, *Rhinella marina* (Sotelo et al., 2015).

Сравнение разных методов оценки успешности обучения

Многие исследователи в своих экспериментах с амфибиями опираются на первый выбор животного как показатель пространственных предпочтений в ходе обучения, никак не объясняя применение этого методического подхода (Adler, 1980; Daneri et al., 2011, 2015; Sotelo et al., 2015; Liu et al., 2016). В нашей работе ни первый, ни второй, ни третий выбор животными комнаты в новой для них обстановке (в опыте “Знакомство с обстановкой”) в большинстве случаев не показал каких-либо пространственных предпочтений в лабиринте, несмотря на то, что в одной из комнат находились привлекательные для жаб “ресурсы”. Только в последующем опыте, при помещении амфибий в уже знакомую обстановку (в опыте “Проверка памяти”), они проявили в первом выборе

предпочтение к комнате, где ранее были “ресурсы” (рис. 5 и 6). Таким образом, при тестировании амфибий в незнакомой для них обстановке пространственные предпочтения животных могут “маскироваться” широкими перемещениями, связанными с исследовательской активностью особей.

Такой параметр, как время достижения комнаты в лабиринте, позволял в нашем эксперименте описать пространственные предпочтения серых жаб в лабиринте, но в связи со значительным индивидуальным разбросом в значениях данного показателя, он не очень точно характеризовал выбор конкретной комнаты (рис. 4). Изменение времени достижения животным цели часто используют как показатель успешности обучения при решении животным пространственных задач: в ходе обучения время достижения цели уменьшается (Chapillon, Rouillet, 1996; Parron et al., 2004). В нашей экспериментальной ситуации такой показатель не работал. В двух последовательных опытах (“Знакомство с обстановкой” и “Проверка памяти”) время достижения комнаты, где ранее находились “ресурсы”, не менялось (рис. 4). Животные всегда заходили в эту комнату несколько раньше, чем в другие, в соответствии с удаленностью комнаты от местоположения “ресурсов”.

В отличие от двух других методов, метод учета времени, проведенного в боковых комнатах, или общего пути, пройденного в них, в нашей экспериментальной ситуации четко демонстрирует пространственные предпочтения серых жаб к конкретной комнате, где находятся или ранее находились “ресурсы”, вне зависимости от степени знакомства с окружающей обстановкой. Таким образом, для серой жабы в данной экспериментальной ситуации метод оценки времени и пути, пройденного в комнате, является более показательным для характеристики обучения в лабиринте, чем метод оценки первого выбора и метод учета времени решения задачи (времени достижения цели). Похожий результат был получен нами и в предыдущем эксперименте с серой жабой (Ogurtsov et al., 2018), где было высказано мнение, что амфибии не сразу направляются к выученной цели, а, скорее, периодически проверяют место, где ранее были ресурсы. В другой работе, выполненной на жабе-аге вне сезона размножения, было показано, что при

повторном помещении жаб в уже знакомую обстановку они съедали пищу из большего числа контейнеров, что свидетельствует о запоминании ими местоположения этих контейнеров. Однако, как и в нашей работе, скорость достижения местоположения добычи в повторных опытах не менялась. Таким образом, время достижения цели не являлось показателем обучения амфибий (Miller et al., 2018). Получается, что для амфибий в летний период в перечисленных экспериментальных ситуациях первый выбор той или иной части установки, скорее, отражает исследовательскую активность животных или же серьезно от нее зависит. Более показательной чертой обучения амфибий является периодическая проверка ими предпочитаемых участков пространства, приводящая к тому, что общее время, проводимое в этих участках, можно использовать как показатель выбора. Отметим, что именно в летний период такое поведение земноводных представляется наиболее адаптивным для отслеживания ими таких жизненно важных и часто не постоянных в пространстве ресурсов, как источники влаги или кормные места. С методической же точки зрения, параллельная оценка разных характеристик поведения животного в ходе эксперимента позволяет полнее понять его мотивацию.

ВЫВОДЫ

1. Самцы и самки серой жабы одинаково успешно запоминают местоположение цели в лабиринте после 4 ч знакомства с новой обстановкой и сохраняют память о ее местоположении, по крайней мере, в пределах последующих 4 ч.
2. Ни для самцов, ни для самок серой жабы ближние зрительные ориентиры, находящиеся на полу лабиринта, не являются основными для запоминания местоположения цели.
3. Самцы серой жабы проявляют большую исследовательскую активность, чем самки, что выражается в повышенной двигательной активности и в широте обследуемого пространства.
4. В летний период обучение серых жаб запоминать местоположение жизненно важных ресурсов приводит к тому, что амфибии не стремятся быстрее достичь выученной цели, а, скорее, периодически проверяют ее положение в пространстве.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бастаков В.А., 1987. Оценка жабами дистанций до движущихся объектов и их истинных размеров: нейротоологические и сравнительные аспекты // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 23. № 1. С. 92–97.
2. Кузьмин С.Л., 2012. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.
3. Огурцов С.В., 2008. Использование пространства взрослыми особями серой жабы, *Bufo bufo*, в летний период // Вопросы герпетологии. Материалы III съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Санкт-Петербург: Изд-во СПбГУ. С. 319–327.
4. Хмелевская Н.В., Деулина Т.О., 1972. О роли обоняния в жизни бесхвостых амфибий // Зоологический журнал. Т. 51. № 5. С. 764–767.
5. Чернецов Н.С., 2016. Ориентация и навигация мигрирующих птиц // Зоологический журнал. Т. 95. № 2. С. 128–146.
6. Шмидт-Нюельсен К., 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
7. Adler K., 1980. Individuality in the use of orientation cues by green frogs // Anim. Behav. Vol. 28. P. 413–425.
8. Adler K., 1982. Sensory aspects of amphibian navigation and compass orientation // Vertebrata Hungarica. Vol. 21. P. 7–18.
9. ASAB Ethical Committee/ABS Animal Care Committee, 2023. Guidelines for the ethical treatment of nonhuman animals in behavioural research and teaching // Anim. Behav. Vol. 195. P. I–XI: 10.1016/j.anbehav.2022.09.006
10. Blair W.F., 1953. Growth, dispersal and age at sexual maturity of the Mexican toad (*Bufo valliceps* Wiegmann) // Copeia. № 4. P. 208–212.
11. Brattstrom B.H., 1990. Maze learning in the fire-bellied toad, *Bombina orientalis* // J. Herpetol. Vol. 24. № 1. P. 44–47.
12. Breden F., 1987. The effect of post-metamorphic dispersal on the population genetic structure of Fowler's toad, *Bufo woodhousei fowleri* // Copeia. P. 386–394.
13. Burggren W.W., Vitalis T.Z., 2005. The interplay of cutaneous water loss, gas exchange and blood flow in the toad, *Bufo woodhousei*: adaptations in a terrestrially adapted amphibian // J. Exp. Biol. Vol. 208. P. 105–112.
14. Cahill L., 2006. Why sex matters for neuroscience // Nat. Rev. Neurosci. Vol. 7. P. 477–484.
15. Chamizo V.D., Rodrigo T., 2019. Spatial orientation / Encyclopedia of animal cognition and behavior. J. Vonk and T.K. Shackelford (eds.). New York: Springer. P. 1–11. https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_1416-1
16. Chapillon P., Rouillet P., 1996. Use of proximal and distal cues in place navigation by mice: changes during ontogeny // Dev. Psychobiol. Vol. 29. № 6. P. 529–545.
17. Clint E.K., Sober E., Garland T., Rhodes J.S., 2012. Male superiority in spatial navigation: Adaptation or side effect? // Quart. Rev. Biol. Vol. 87. № 4. P. 289–313.
18. Crane A.L., Mathis A., 2011. Landmark learning by the Ozark zigzag salamander *Plethodon angusticlavius* // Curr. Zool. Vol. 57. P. 485–490.
19. Daneri M.F., Casanave E., Muzio R.N., 2011. Control of spatial orientation in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*) // J. Comp. Psychol. Vol. 125. P. 296–307.
20. Daneri M.F., Casanave E., Muzio R.N., 2015. Use of local visual cues for spatial orientation in terrestrial toads (*Rhinella arenarum*): the role of distance to a goal // J. Comp. Psychol. Vol. 129. P. 247–255.
21. Daversa D.R., Muths E., Bosch J., 2012. Terrestrial movement patterns of the common toad (*Bufo bufo*) in central Spain reveal habitat of conservation importance // J. Herpetol. Vol. 46. P. 658–664.
22. Dole J.W., 1965. Spatial relations in natural populations of the Leopard frog, *Rana pipiens* Schreber, in Northern Michigan // Amer. Mid. Nat. Vol. 74. № 2. P. 464–478.
23. Dole J.W., 1965a. Summer movements of adult Leopard frogs, *Rana pipiens* Schreber, in Northern Michigan // Ecology. Vol. 46. № 3. P. 236–255.
24. Dole J.W., 1968. Homing in leopard frogs, *Rana pipiens* // Ecology. Vol. 49. P. 386–399.
25. Dole J.W., 1972. The role of olfaction and audition in the orientation of leopard frogs, *Rana pipiens* // Herpetologica. Vol. 28. P. 258–260.
26. Dole J.W., 1972a. Homing and orientation of displaced toads, *Bufo americanus*, to their home sites // Copeia. № 1. P. 151–158.
27. Endler J., 1970. Kinesthetic orientation in the California newt, *Taricha torosa* // Behaviour. Vol. 37. P. 15–23.
28. Etienne A.S., Maurer R., Saucy F., 1988. Limitations in the assessment of path dependent information // Behaviour. Vol. 106. № 1/2. P. 81–111.
29. Ferguson D.E., Landreth H.F., 1966. Celestial orientation of Fowler's toad *Bufo fowleri* // Behaviour. Vol. 26. № 1/2. P. 105–123.
30. Forester D.C., Snodgrass J.W., Marsalek K., Lanham Z., 2006. Post-Breeding Dispersal and Summer Home Range of Female American Toads (*Bufo americanus*) // Northeast. Nat. Vol. 13. № 1. P. 59–72.
31. Goodyear C.P., Altig R., 1971. Orientation of bullfrogs, *Rana catesbeiana*, during metamorphosis // Copeia. № 2. P. 362–364.

32. Hébert M., Bulla J., Denis Vivien, Agin V., 2017. Are distal and proximal visual cues equally important during spatial learning in mice? A pilot study of overshadowing in the spatial domain // *Front. Behav. Neurosci.* Vol. 11. Article 109. 8 p.
33. Jones C.M., Braithwaite V.A., Healy S.D., 2003. The evolution of sex differences in spatial ability // *Behav. Neurosci.* Vol. 117. P. 403–411.
34. Landreth H.F., Christensen M.T., 1971. Orientation of the plains spadefoot toad, *Scaphiopus bombifrons*, to solar cues // *Herpetologica*. Vol. 27. № 4. P. 454–461.
35. Lázár G., Brändle K., 1994. Hydrotactic orientation of frogs in the laboratory // *Amph.-Rept.* Vol. 15. № 3. P. 285–295.
36. Lee J.S.F., Waldman B., 2002. Communication by fecal chemosignals in an archaic frog, *Leiopelma hamiltoni* // *Copeia*. № 3. P. 679–686.
37. Liu Y., Burmeister S.S., 2017. Sex differences during place learning in the túngara frog // *Anim. Behav.* Vol. 128. P. 61–67.
38. Liu Y., Day L.B., Summers K., Burmeister S.S., 2016. Learning to learn: advanced behavioural flexibility in a poison frog // *Anim. Behav.* Vol. 111. P. 167–172.
39. Liu Y., Day L.B., Summers K., Burmeister S.S., 2019. A cognitive map in a poison frog // *J. Exp. Biol.* Vol. 222: jeb197467. 8 p.
40. McClanahan L., Baldwin R., 1969. Rate of water uptake through the integument of the desert toad, *Bufo punctatus* // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 28. P. 381–389.
41. Menendez-Guerrero P.A., Lima dos Santos S.P., Salazar-Nicholls M.-J., Green D.M., Ron S.R., 2024. Cryptic diversity in toads of the *Rhinella marina* species group (Anura, Bufonidae) with a subjectively beautiful new species from Western Ecuador // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 202. № 3. P. 1–26.
42. Miller A.J., Page R.A., Bernal X.E., 2018. Exploratory behavior of a native anuran species with high invasive potential // *Anim. Cogn.* Vol. 21. P. 55–65.
43. Monnet J.-M., Cherry M.I., 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proc. R. Soc. Lond. B.* Vol. 269, P. 2301–2307.
44. Mouritsen H., 2018. Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals // *Nature*. Vol. 558. № 7708. P. 50–59.
45. Oldham R.S., 1966. Spring movements in the American toad, *Bufo americanus* // *Canad. J. Zool.* Vol. 44. № 1. P. 63–100.
46. Ogurtsov S.V., 2004. Olfactory orientation in anuran amphibians // *Russ. J. Herp.* Vol. 11. № 1. P. 35–40.
47. Ogurtsov S.V., Antipov V.A., Permyakov M.G., 2018. Sex differences in exploratory behavior of the common toad, *Bufo bufo* // *Ethol. Ecol. Evol.* Vol. 30. № 6. P. 543–568.
48. Parron C., Poucet B., Save E., 2004. Entorhinal cortex lesions impair the use of distal but not proximal landmarks during place navigation in the rat // *Behav. Brain Res.* Vol. 154. P. 345–352.
49. Pašukonis A., Serrano-Rojas Sh.J., Fischer M.-Th., Loretto M.-C., Shaykevich D.A., Rojas B., Ringler M., Roland A.-B., Marcillo-Lara A., Ringler E., Rodríguez C., Coloma L.A., O'Connell L.A., 2022. Contrasting parental roles shape sex differences in poison frog space use but not navigational performance // *eLife*. 11: e80483. <https://doi.org/10.7554/eLife.80483>
50. Pašukonis A., Warrington I., Ringler M., Hödl W., 2014. Poison frogs rely on experience to find the way home in the rainforest // *Biol. Lett.* Vol. 10: 20140642
51. Poulter S., Hartley T., Lever C., 2018. The neurobiology of mammalian navigation // *Curr. Biol.* Vol. 28. № 17. P. R1023–R1042.
52. Putnam R.W., Hillman S.S., 1977. Activity responses of anurans to dehydration // *Copeia*. № 4. P. 746–749.
53. Reading J., Loman J., Madsen T., 1991. Breeding pond fidelity in the common toad, *Bufo bufo* // *J. Zool.* Vol. 225. P. 201–211.
54. Recktenwald E.W., Skorina L.K., Neeb C.N., Dudkin E.A., Gruberg E.R., 2014. Light and shadow: visual recognition of the stationary environment by leopard frogs // *Behav. Processes*. Vol. 107. P. 127–132.
55. Redish A.D., 1999. Beyond the cognitive map: from place cells to episodic memory. Cambridge, Mass.: MIT Press. 420 p.
56. Reshetnikov A.N., 1998. Searching for water by the common treefrog (*Hyla arborea*) and the green toad (*Bufo viridis*): the perception of odours or air humidity // *Adv. Amph. Res. Form. Sov. Union*. Vol. 3. P. 105–112.
57. Schmajuk N.A., Segura E.T., 1982. Behavioral regulation of water balance in the toad *Bufo arenarum* // *Herpetologica*. Vol. 38. P. 296–301.
58. Shakhparonov V.V., Bolshakova A.A., Koblikova E.O., Tsoi J.A., 2024. European common frogs determine migratory direction by inclination magnetic compass and show diurnal variation in orientation // *J. Exp. Biol.* Vol. 227. № 4: jeb246150. P. 1–15.
59. Shakhparonov V.V., Golovlev A.P., Grytsyshina E.E., Bolshakova A.A., 2022. Orientation in the European common frog *Rana temporaria* during the first wintering migration // *J. Exp. Biol.* Vol. 225. № 17: jeb243761. P. 1–13.
60. Shakhparonov V.V., Ogurtsov S.V., 2017. Marsh frogs, *Pelophylax ridibundus*, determine migratory direction by magnetic field // *J. Comp. Physiol. A.* Vol. 203. № 1. P. 35–43.

61. *Sinsch U.* 1987. Migratory behaviour of the toad *Bufo bufo* within its home range and after displacement / In: van Gelder JJ, et al., eds. Proc. 4th Ord. Gen. Meet. Soc. Eur. Herpetol. Nijmegen (Holland). P. 361–364.
62. *Sinsch U.*, 1987a. Orientation behaviour of toads (*Bufo bufo*) displaced from the breeding site // J. Comp. Phys. A. Vol. 161. № 5. P. 715–727.
63. *Sinsch U.*, 1988. Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements // Oecologia. Vol. 76. P. 390–398.
64. *Sinsch U.*, 1992. Amphibians / In: Animal Homing. Ed. Papi F. London: Chapman & Hall. P. 213–233.
65. *Sinsch U.*, *Kirst C.*, 2016. Homeward orientation of displaced newts (*Triturus cristatus*, *Lissotriton vulgaris*) is restricted to the range of routine movements // Ethol. Ecol. Evol. Vol. 28. P. 312–328.
66. *Sotelo M.I.*, *Bingman V.P.*, *Muzio R.N.*, 2015. Goal orientation by geometric and feature cues: spatial learning in the terrestrial toad *Rhinella arenarum* // Anim. Cogn. Vol. 18. P. 315–323.
67. *Sotelo M.I.*, *Bingman V.P.*, *Muzio R.N.*, 2017. Slope-Based and Geometric Encoding of a Goal Location by the Terrestrial Toad (*Rhinella arenarum*) // J. Comp. Psych. Vol. 131. № 4. P. 362–369.
68. *Tracy C.R.*, *Dole J.W.*, 1969. Orientation of displaced California toads, *Bufo boreas*, to their breeding sites // Copeia. № 4. P. 693–700.
69. *Wells K.D.*, 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago and London: The University of Chicago Press. 1148 p.
70. *Whishaw I.Q.*, *Gharbawie O.A.*, *Clark B.J.*, *Lehmann H.*, 2006. The exploratory behavior of rats in an open environment optimizes security // Behav. Brain Res. Vol. 171. P. 230–239.
71. *Yagi K.T.*, *Green D.M.*, 2017. Performance and movement in relation to post-metamorphic body size in a pond-breeding amphibian // J. Herpetol. Vol. 51. P. 482–489.

Сведения об авторах

About the authors

Сергей Викторович Огурцов – канд. биол. наук, доцент биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация;
E-mail: sergei.v.ogurtsov@yandex.ru;

Sergei Viktorovitch Ogurtsov – PhD, Associate Professor, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation;
E-mail: sergei.v.ogurtsov@yandex.ru;

Юлия Андреевна Цой – аспирант, биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация;
E-mail: lazarevajul@gmail.com;

Iuliia Andreevna Tsoi – post-graduate student, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation;
E-mail: lazarevajul@gmail.com;

Валентина Сергеевна Громова – аспирант, биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация;
E-mail: gromovav911@gmail.com;
<https://orcid.org/0009-0005-4928-3501>

Valentina Sergeevna Gromova – post-graduate student, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation;
E-mail: gromovav911@gmail.com;
<https://orcid.org/0009-0005-4928-3501>

Поступила в редакцию 24.11.2025
После доработки 29.12.2025
Принята к публикации 26.01.2026

Received November 24, 2025
Revised December 29, 2025
Accepted January 26, 2026

УДК 591.524.23+598.279.2

DOI: 10.7868/S3034545626020061

Оригинальная статья

Пространственная структура гнездовых поселений зимняка (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriformes) в тундрах северо-западного Таймыра

С.П. Харитонов

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
e-mail: serpkh@gmail.com

Аннотация. Проанализирован материал по гнездовым поселениям зимняка за 1996–2007, 2012 и 2014–2020 гг. в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.), северо-запад п-ова Таймыр. В данном районе зимняки гнездились в большинстве рассматриваемых сезонов, исключая лишь сезоны 1998 и 2006 гг. Кроме того, в 2000 г. были брошены все гнезда, в которые в начале сезона были отложены яйца. Пространственное распределение точек гнездовой активности зимняков (гнезда с кладками, пустые готовые гнезда и заготовки гнезд разной степени готовности), собранные за весь период работы, оказалось групповым (конгрегационным). Это означает, что зимняки, несмотря на биотопические предпочтения каменных гряд, реже поверхности плакоров тундры для гнездования, в пространственной структуре своих популяций имеют значительное количество постоянных мест гнездования – территориальных ячеек. Однако сами эти территориальные ячейки в пространстве тундры располагаются равномерно. Хотя основным кормом зимняков в большинстве сезонов являются лемминги, в отдельные сезоны эти птицы могут практически полностью переключаться на питание птицами, а птенцов выкармливать слётками воробьиных и куликов. Зимняки демонстрируют выраженную тенденцию гнездиться в местах, использовавшихся в предыдущие годы, часто занимая одно и то же гнездо. При смене места гнездования в пределах территориальной ячейки (при этом неясно, это те же особи или нет) они обычно перемещаются на малое расстояние, в пределах 50 м от прежнего гнезда. Если происходят перемещения на большие расстояния от точек предыдущего гнездования, то эти расстояния не случайны, а в пределах однородного биотопа эти расстояния можно условно объединить в некие группы определенных, видимо, по какой-то неясной причине и предпочтительных расстояний от мест прошлых гнездований.

Ключевые слова: зимняк, тундра, пространственная структура, балл численности леммингов, территориальная ячейка

Финансирование. В 2000–2007 гг. работа проводилась в рамках совместной российско-голландской экспедиции на станцию им. Виллема Баренца, исследование поддержано Министерством сельского хозяйства, природы и качества продуктов питания Нидерландов. В 2012 г. работа проводилась на личные средства автора, в 2014–2020 гг. исследование частично финансировалось ФГБУ «Заповедники Таймыра» по программе «Характеристики размножения и пространственное распределение птиц тундры в окрестностях станции им. Виллема Баренца». Обработка и анализ собранного материала проводился за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют и экспериментальные, и лабораторные исследования человека и животных.

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

Вклад авторов. Работа полностью выполнена автором.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность директору заповедника «Большой Арктический» В.Л. Чупрову и директорам «Объединенной дирекции заповедников Таймыра» В.В. Матасову и К.А. Просекину за предоставленную возможность работать на северо-западном

Таймыре и поддержку данных исследований. Большую признательность выражаем инспекторам отдела охраны вышеуказанных заповедников – С.А. Дудко, А.А. Белешову и И.Н. Корниенко, которые в разные годы непосредственно помогли нашим исследовательским группам во время полевых сезонов 2000–2020 гг. Без их помощи и поддержки данное исследование едва ли было возможно.

Большое спасибо всем товарищам по экспедиции: российско-голландской (2000–2007), затем коллегам из разных организаций. Особая благодарность Hans Schekkerman, Ingrid Tulp, Damian Nowak, Даниилу Осипову, Ольге Натальской, Виктору Головному, Михаилу Соловьеву, Анастасии Поповкиной, с которыми шел постоянный обмен информацией во время совместных экспедиций с базой на станции им. Виллема Баренца.

Ссылка для цитирования: Харитонов С.П. Пространственная структура гнездовых поселений зимняка (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriormes) в тундрах северо-западного Таймыра // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105, № 2. С. 74–90. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020061>

DOI: 10.7868/S3034545626020061

Original Article

Spatial Structure of Breeding Settlements of the Rough-legged Buzzard (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriiformes) in the Tundra of Taimyr Peninsula

S.P. Kharitonov

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
e-mail: serpkh@gmail.com*

Abstract. Data on Rough-legged Buzzard breeding settlements in the tundra were analyzed in the periods of 1996–2007, 2012, 2014–2020 in the vicinities of the Medusa Bay (73°21' N, 80°32' E), northwestern Taimyr Peninsula. Breeding of these Buzzards took place in most seasons during the study, except 1998 and 2006. Besides that, in 2000 all nests with eggs were then abandoned. The spatial distribution of the breeding activity of the Rough-legged Buzzard (nests with clutches, empty nests and not completely finished nests), summarized for all study years, appears to be grouped (clustered). This means that the spatial structure of Buzzard populations, in spite of special habitat preferences in these birds, like stone ridges or, to a lesser extent, the surface of flat interflues, mostly consists of permanent breeding territories, or territorial cells. However, the distribution of these cells in the tundra area is uniform. The main foraging objects of Rough-legged Buzzards in this area are lemmings. However, in some seasons these birds can totally change the diet to birds, feeding their brood with chicks of passerines and fledglings of waders. Rough-legged Buzzards show a pronounced tendency to breeding at sites where they bred in previous seasons. They often use the same nest. When they shift a nesting site within the territorial cell (it might be either the same birds or other ones), they usually move to a new breeding site only a little distance away, not longer than 50 m from the previous one. Anyway, in case they shift the breeding place for a longer distance, these distances are remarkably not random. These distances of shifts in breeding sites within the same habitat form some groups of definite distances, probably preferable ones. The reasons for such group formation are not known yet.

Keywords: The Rough-legged Buzzard, nesting site variation, lemming score, territorial cells, Siberia

Funding. In 2000–2007 the study was conducted within the frame of the Joint Russian-Dutch expedition to the Willem Barents Station, the study was supported by “Zapovedniki Taimyra” according to the program “Characteristics of the reproduction and spatial distribution of tundra birds in the vicinities of the Willem Barents Station”. Data treatment and the analysis of material were performed by budget financing of the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS.

Ethics declaration. The study does not contain experimental and laboratorian investigations of human and animals.

Conflict of interests. The author declared that he has no conflict of interests.

Author contribution. The study is fully completed by the author.

Acknowledgements. The author expresses sincere gratitude to the director of the “Great Arctic” Nature Reserve V.L. Chuprov and to directors of the Nature Reserves “Zapovedniki Taimyra” V.V. Matasov and K.A. Prosekin for the possibility to work at the north-western Taimyr and for the support of these studies. I express great appreciation to the game wardens of the Nature Reserves: S.A. Dudko, A.A. Beleshov and I.N. Kornienko. They help for the work performance in years of 2000–2020. This study was hardly possible without their help. Many thanks to the participants of the Russian-Dutch expedition (2000–2007) and all colleagues from different organizations. A special gratitude is to Hans Schekkerman, Ingrid Tulp, Damian Nowak, Daniil Osipov, Olga Natal'skaya, Viktor Golovnyuk, Mikhail Soloviev, Anastasiya Popovkina, with whom I performed the permanent exchange of the information during joint expeditions to the Willem Barents Station.

For Citation: Kharitonov S.P. Spatial structure of breeding settlements of the Rough-legged Buzzard (*Buteo lagopus*, Accipitridae, Accipitriormes) in tundra of the Taimyr Peninsula. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 2. pp. 74–90. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626020061>

ВВЕДЕНИЕ

Зимняк, или мохноногий канюк (*Buteo lagopus*), является типичным представителем авифауны обширных просторов тундровой зоны, даже более типичным, чем белая сова (*Bubo scandiacus*). Зимняк считается миофагом, и численность его зависит от численности леммингов (в районах южных тундр — и полевков), но эта зависимость слабее, чем у белых сов. Биология гнездования зимняка хорошо изучена (Минеев, Естафьев, 1987; Жуков, 2002), однако детали пространственного распределения в тундре, а именно — закономерности формирования и функционирования поселений (совокупности гнездящихся особей на определенной территории) зимняков почти не изучены. Данные о многолетнем прослеживании гнездового сообщества птиц этого вида на одной и той же территории практически отсутствуют.

Задача данного исследования — выяснение характера пребывания зимняков на обширном участке арктических тундр и описание пространственно-экологической структуры популяции (термин из: Шилов, 1977) этого вида с учетом уровня численности леммингов в конкретные сезоны. Данная проблема рассмотрена здесь более подробно и на значительно более обширном материале, чем в предыдущих сообщениях (Харитонов, 2019, 2002, 2003). Кроме того, это сообщение представляет собой продолжение описания пространственной структуры популяций крупных птиц тундры, которое было начато в статьях о длиннохвостом (*Stercorarius longicaudus*) и среднем (*S. pomarinus*) поморниках (Харитонов, 2022), белой сове (Харитонов, 2024) и белолобом гусе (*Anser albifrons*) (Харитонов, 2025).

Гнездо зимняка, где бы оно ни находилось, всегда хорошо заметно. Птицы строят его из веточек карликовой ивы и, если есть, — карликовой березы (последнее отмечено нами в более южных

районах тундры, в окрестностях рек Пуры и Агапы, центральный Таймыр), а также из кусков (щепок и дощечек) плавника. Лоток обильно выстилается травой и мхами. На основании результатов более ранних исследований считается, что начать строить гнездо может птица любого пола, которая первая прилетает и облюбовывает некий участок тундры. Одинокая птица может построить гнездо полностью, хотя чаще всего его достраивает уже сформировавшаяся пара (Минеев, Естафьев, 1987). Приносить в гнездо новые ветки, преимущественно с распустившимися листьями, птицы продолжают весь сезон размножения даже при довольно крупных птенцах (наши наблюдения). Факт гнездования и плотность гнездования этих птиц в большинстве случаев являются индикаторами высокой численности леммингов, хотя и менее четким, чем факты гнездования белых сов (Харитонов и др., 2008).

Кроме собственно построения гнезд, для зимняков оказалась характерна спонтанная гнездо-строительная активность. Данная активность выражается в том, что если даже одинокая птица долго присутствует в каком-то районе тундры, она начинает охранять некую территорию, на которой кормится и начинает укладывать веточки карликовых ив в каком-нибудь месте. Такие наборы веточек — от двух-трех до десятка и более — мы считали заготовкой гнезда. В этом месте в течение последующих сезонов могло быть построено полноценное гнездо, в котором птицы начинали размножаться.

По мере накопления материала стала видна следующая закономерность: гнезда зимняков в разные годы обнаруживались примерно в одних и тех же местах, даже после целого сезона негнездования. Наличие многолетних данных по одному и тому же району позволяет в данном сообщении проанализировать повторяемость использования одних и тех же мест гнездования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2000–2007, 2012, 2014, 2016, 2018–2020 гг. в рамках многолетнего мониторинга динамики численности крупных птиц арктических тундр и песцов в окрестностях бухты Медуза (73°21' с.ш., 80°32' в.д.) Диксонского р-на Таймырского Долгано-ненецкого муниципального района (Харитонов, 2015). Кроме того, использованы опубликованные данные исследований в этом районе в сезоны 1996–1999 и 2015–2017 гг. (Tulp et al., 1997; Khomenko et al., 1999; Willems et al., 2002; Головнюк и др., 2018), а также сведения о местоположении гнезд, найденных участниками совместных экспедиций в данном районе Таймыра в 2000–2007 и 2016 гг. Наблюдения проводили с начала июня до конца июля каждого сезона.

Координаты найденных гнезд определяли при помощи GPS-навигаторов: Garmin-12 и Garmin-72. Кроме реальных «живых гнезд» картировали точки тундры, где удавалось распознать места расположения гнезд зимняков в прошлом, поскольку в условиях тундры старые гнезда зимняков обычно хорошо видны многие годы после гнездования. Точность измерения координат в данном районе достигала 1.85 м по широте и 1.08 м по долготе (Харитонов и др., 2011). Плотность гнездования зимняков вычисляли используя расстояния между ближайшими соседями, подробно способ изложен в публикации Харитонova (2007).

Численность леммингов оценивали в баллах от 1 до 5, при этом применяли еще и промежуточные, половинные баллы (методика оценки численности леммингов подробно описана в статье Харитонova и др. (2008)). Хотя балльная оценка численности леммингов является довольно субъективной, ничего лучшего на данный момент не придумано. Показано, что правильно оценить численность леммингов по какому-либо одному критерию крайне сложно и надо стараться использовать несколько показателей, но на практике это выполнить не всегда возможно. Очень неплохую оценку можно получить учитывая число встреченных в тундре леммингов на человека в день (Головнюк и др., 2018, подробнее описано в: Харитонов, 2024). В оценке численности леммингов всегда есть элемент интерпретации, поскольку ни один из методов не дает полного представления. На основании ряда показателей выводили результирующую оценку — балл численности леммингов. Численность леммингов считалась высокой в годы, когда балл был не менее 3. В основном именно в такие сезоны гнездились белые совы. Зимняки могли приступать к гнездованию в любой сезон, даже при численности леммингов, оцениваемой в 1 балл («очень мало»), хотя происходило это не всегда — в 1998 и 2006 годы гнездование не отмечено. В 2015

и 2017 гг. не было возможности надежно определить балл численности леммингов, поэтому эти сезоны использовали не во всех анализах, а только там, где необходимо было оценить изменчивость расстояний между гнездами в разные сезоны.

Гнезда зимняков обнаружить бывает труднее, чем гнезда белых сов, поскольку сами птицы менее заметны на фоне тундры. О наличии гнезда неплохо свидетельствует окрикивание человека: одиночная птица или пара начинают кружить над наблюдателем, издавая характерные крики. Однако окрикивать зимняки могут и при отсутствии гнезда, просто если птиц побеспокоили в том районе тундры, где они в настоящее время присутствовали. В любом случае, при наличии окрикивающей птицы приходилось тщательно обследовать место встречи на предмет возможного гнезда. Иногда встречались «умные» зимняки, которые не издавали тревожных криков до тех пор, пока человек не приближался к гнезду вплотную. Но при неоднократном посещении исследователем одних и тех же районов тундры такие пары зимняков все равно обнаруживали себя криками.

При находке каждого гнезда записывали его содержимое: количество яиц и птенцов, если удавалось — и даты начала вылупления птенцов. Значительную часть гнезд, особенно расположенных недалеко от стационара, посещали неоднократно. При этом дату вылупления каждого птенца удавалось определить нередко с точностью до дня, поскольку птенец может вылупляться примерно в течение трех дней от момента появления первых звездочек на тупом конце яйца до выхода из яйца. Если же во встреченном впервые гнезде находились птенцы, дату вылупления определяли примерно, исходя из возраста самых старших птенцов в гнезде. Определить возраст птенцов довольно просто — известно время, когда птенец еще покрыт белым пухом, спустя несколько дней появляются маховые, затем его пух становится серым. В отдельные сезоны удавалось зафиксировать начало откладки яиц. Однако нередко наблюдения начинали тогда, когда яйца в самые ранние гнезда уже были отложены. В таких случаях дату появления первых кладок определяли вычитанием 30 дней из даты вылупления птенцов (время насиживания яиц зимняками 28–30 дней (Рябицев, 2008), при этом допускали, что время насиживания первого яйца составляет 30 дней). Если же и дату вылупления установить не удавалось, дату откладки определяли ориентировочно — по наличию или отсутствию гнезд с яйцами на момент начала полевых работ экспедиции.

Все встречи гнезд и точек гнездовой активности (заготовки гнезд) в дальнейшем наносили на оцифрованные карты района исследований в программе

MapInfo различных версий. Математические характеристики пространственного распределения (плотность гнездования и тип распределения гнезд и других точек гнездовой активности) получены при помощи компьютерной программы «Карта колонии» («Colonmap») (Харитонов, 1999). Методика подробно описана нами ранее (Харитонов, 2007). Для статистического анализа использовали корреляционный и факторный анализы при помощи программ STATISTICA-10 и PAST-5. Площадь основной обследованной территории вокруг станции им. Виллема Баренца (далее – стационар), где базировалась экспедиция, составляла до 340 км², хотя в 1996 и 1999 гг. обследованная площадь была гораздо меньше (Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000).

Всего за годы работы в пределах обследуемой площади нами закартировано 289 гнезд зимняков с кладками или пустых, но на которых присутствовали пары этих птиц. Однако 12 гнезд были встречены к югу от реки Ефремова во время походов протяженностью до 75 км на юг от стационара. Эти несистематические находки в большинстве математических анализов нами не использовались из-за отрывочности данных сведений, хотя полученные на их основе локальные характеристики гнездования (биотоп гнездования, время откладки яиц) были использованы для сравнения с аналогичными данными из основного района исследования. В частности, в районах, расположенных на расстоянии 20–40 км к югу от стационара, каменных гряд практически нет, и зимняки здесь гнездятся на земле.

В ряде расчетов использованы сведения о 13 гнездах 1996, 1997 и 1999 гг., из литературных источников (Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002; Головнюк и др., 2018) заимствованы сведения о 18 гнездах 2015 и 2017 гг. В расчеты были включены также координаты 20 старых гнезд, в которых за весь период работы не было отмечено ни одного гнездования. За период работы закартировано 48 заготовок гнезд, которые не были доведены до состояния полноценного гнезда и в которых птицы так и не приступили к размножению. Таким образом, в разных расчетах использовано 363 точки гнездовой активности зимняков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности гнездования и расположения гнезд зимняков в отдельные сезоны

Хотя зимняк может гнездиться в широком спектре биотопов (Жуков, 2002, наши наблюдения), расположение его гнезд в нашем районе в большинство лет наблюдений имело биотопическую приуроченность: гнезда строились на небольших каменных грядах – низких отрогах, или так называемых интрузиях гор

Бырранга (Федотов и др., 2019), на отдельных высоких камнях или на крутых скальных берегах рек Лемберова, Максимовка и Ефремова. Эти каменные гряды достигали высоты 12 м над окрестной равнинной тундрой, причем каждая гряда составляла десятки и сотни метров в длину. В некоторые сезоны в основном районе работ было отмечено гнездование и непосредственно на земле, которое характерно для зимняков, обитающих на расстоянии 20–40 км южнее нашего основного района работ. Скорее всего, это связано с отсутствием здесь каменных гряд.

Интересен тот факт, что в районе работ в некоторые сезоны до 2012 г. на земле, а не на каменном основании отмечались лишь единичные заготовки. В 2012 на земле было найдено одно гнездо, а в 2014 г. на земле были построены два полноценных гнезда, правда, кладки в них так и не появились. В 2018 г. гнездование на земле (плакорах) носило массовый характер: 9 гнезд (почти половина всех найденных) располагались непосредственно на земле. Это наблюдалось даже в тех случаях, когда буквально рядом с гнездом находился вполне пригодный для размещения гнезда камень.

Плотность гнездования, выраженная как среднее расстояние до ближайшего соседа, сильно варьировала в разные сезоны (табл. 1). Минимальное расстояние между двумя гнездами, содержащими кладку, составило 528 м, причем в данном сезоне минимальное расстояние между гнездом с кладкой и старым гнездом без кладки, на котором находилась птица и это гнездо не принадлежало гнездящейся паре, составило 342 м (отмечено в 2003 г.). В некоторых случаях (например, в 2012 г.) наблюдатель, пересекая территорию гнездящейся пары на этой же территории в 100–150 м от гнезда, слышал окрикивание другой пары, которая не имела здесь гнезда. Агрессивных взаимодействий между этими зимняками не отмечено. Какие это были пары, неизвестно: возможно, соседи или родственники (такое отмечено или предполагается у некоторых видов гусей (Харитонов, 2024)). Если гнездование отмечается в условиях более сложного, чем в нашем районе, рельефа, например в извилистых речных долинах, расстояния между ближайшими гнездами могут быть другими. Например, в Республике Коми, где гнезда зимняков располагались вдоль извилистого речного русла, расстояния между активными гнездами вдоль русла реки достигали нескольких километров, а напрямую – всего 350 м (Естафьев, 1983).

В разные сезоны зимняки иногда оставляли гнезда даже с кладками. В 2000 г. это явление стало повсеместным: сезон начался со строительства небольшого числа гнезд, но к концу июня все они были покинуты. В период с 24 по 30 июня все пять пар птиц в окрестностях станции, у которых были кладки, полностью исчезли из района. После этого, с 30 июня по 6 июля включительно, зимняки не встречались.

Таблица 1. Характеристики распределения гнездящихся зимняков в пределах основной обследованной области 1996–2020 гг.

Table 1. Features of the spatial distribution of breeding Rough-legged Buzzards within the main study area in 1996–2020

Год	Число гнезд	Среднее расстояние до ближайшего соседа ± стандартная ошибка (м)	Минимальное расстояние до ближайшего соседа (м)	Дата появления первого яйца	Среднее число яиц в кладке	Коэффициент Кларка–Эванса (R)	P (достоверность коэффициента Кларка–Эванса)	Балл численности леммингов
1996*	3	2140 ± 177	1963	<6 июня	4.00	1.39	0.326959	5.0
1999*	7	2014 ± 239	1359	<6 июня	4.14	1.54	0.034327	4.0
2000	5	2807 ± 1090	1655	<6 июня	3.4	1.47	0.116298	2.0
2001	13	3795 ± 251	992	16 июня	2.25	1.36	0.043798	1.0
2002	21	2853 ± 597	936	10 июня	2.65	1.31	0.014483	3.0
2003	19	2320 ± 237	1131	30 мая	3.58	1.49**	0.001023	2.5
2004	31	1612 ± 127	672	<10 июня	2.81	1.33	0.001329	3.5
2005	40	1551 ± 92	528	1 июня	3.65	1.48	0.000017	5.0
2007	26	1732 ± 155	718	13 июня	3.92	1.19	0.069692	3.5
2012	18	2915 ± 444	1368	<9 июня	2.17	1.58	0.000278	1.0
2014	19	1649 ± 132	858	<8 июня	3.42	1.26**	0.044362	5.0
2016	25	3077 ± 579	843	11 июня	2.96	1.67	0.000015	2.5
2018	20	2174 ± 686	647	16 июня	3.28	1.36	0.007101	2.0
2019	14	1426 ± 104	1007	8 июня	3.36	1.31**	0.077163	3.0
2020	12	3353 ± 647	1806	27 мая	3.83	1.26	0.113074	1.0

Примечания. *За 1996 и 1999 гг. – данные взяты из статей Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002. **Из анализа исключены гнезда, удаленные на большие расстояния от остальных гнезд

Notes. *For 1996 and 1999 data were taken from the articles Tulp et al., 1997; Volkov et al., 2000; Willems et al., 2002. **Single outstanding nests were excluded from the analysis

Начиная с 7 июля стали изредка вновь встречаться одиночные птицы. По счастливой случайности удалось увидеть, куда предположительно переместилась, по крайней мере, основная часть зимняков. 8 августа наша экспедиционная группа следовала на корабле из поселка Диксон в Дудинку. По ходу следования судна проводили учет птиц, находящихся на берегу. На р. Енисей (70°23' с.ш.) на участке протяженностью 4 км было учтено 48 зимняков, на следующем участке в 6 км – 36 зимняков. Следовательно, вполне возможно, что эти зимняки прилетели сюда из других районов тундры, в том числе и из окрестностей Диксона, где не было леммингов, т.е. переместились на юг на 3°–4° широты в приенисейскую тундру и здесь остались.

Параметры биологии гнездования и пространственной структуры поселений зимняков в зависимости от численности леммингов

Зимняк – хищник-миофаг, основной пищей которого являются грызуны (Жуков, 2002). Однако, в отличие от белых сов, зимняки, пусть

и в небольшом количестве, могут гнездиться в местности, где грызуны отсутствуют вовсе. Основу питания зимняков в этом случае могут составлять птицы (Харитонов, 2002). Такое явление имеет место на о-ве Колгуев (Pokrovski et al., 2015; Куликова, Покровский, 2016). Поэтому изучение особенностей гнездования зимняков на местности невозможно без учета численности их основной пищевой базы леммингов. В этом плане интересно оценить возможную связь параметров пространственной структуры поселений зимняков в зависимости и балл численности леммингов (табл. 1). В ходе этого анализа коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена получились сходными. В связи с этим мы больше опираемся на коэффициенты Пирсона, поскольку они используются и в факторном анализе, но все же приводим оба коэффициента. Выяснилось, что плотность гнездования зимняков, выраженная как средняя дистанция до ближайшего соседа, в значительной степени коррелирует с баллом численности лемминга: $rp = -0.77$, $P = 0.0009$; $rs = 0.77$, $P = 0.0007$, $N = 15$ (табл. 1). Таким образом,

чем выше балл численности, тем меньше расстояние до ближайшего соседа. При этом формально корреляция получилась даже выше, чем у белых сов (Харитонов, 2024), хотя белые совы являются более строгими миофагами по сравнению с зимняками. Однако здесь имеет место чистая статистическая «наводка», связанная с тем, что эти два вида миофагов гнездятся при разных пределах колебания численности леммингов: зимняки могли гнездиться при любом балле численности леммингов, в то время как совы в норме начинали гнездиться при численности леммингов 3 балла (лишь в одном особом случае 2016 г. — при 2.5) (Харитонов, 2019, 2024), из-за чего значения численностей лемминга для подсчета корреляции у сов гораздо уже, чем у зимняков. Это и приводит к занижению этого коэффициента у белых сов. Ошибка среднего расстояния до ближайшего соседа тоже значительно коррелировала с численностью леммингов $rp = -0.57$, $P = 0.025$; $rs = -0.71$, $P = 0.003$, что указывает на уменьшение изменчивости расстояний между гнездами при более высоких баллах численности леммингов. Минимальное расстояние между гнездами в конкретном сезоне слабо и недостоверно коррелировало с баллом численности леммингов (табл. 1). Средний размер кладки зимняков коррелировал с численностью леммингов в меньшей степени ($rp = 0.54$, $P = 0.04$; $rs = 0.54$, $P = 0.037$), что по значению совпадало с подобным коэффициентом корреляции у белых сов (Харитонов, 2024). Однако диапазон значений баллов численности леммингов, при которых происходит гнездование, у зимняков шире, чем у сов, поэтому эта корреляция (размер кладки зимняков и численность леммингов) более слабая. Корреляция размера кладки со средним расстоянием до ближайшего соседа у зимняков была невелика $rp = -0.48$, $rs = -0.37$ и имеет низкую степень достоверности: $P = 0.07$, а по критерию Спирмена и вовсе недостоверна.

Еще одним параметром гнездования можно считать дату начала гнездования зимняков. Из других исследований известно, чем больше численность леммингов, тем раньше зимняки начинают гнездиться (Жуков, 2002). В районе работ, действительно, при высоком балле численности леммингов (5) зимняки начинали гнездиться рано — в самом начале июня, возможно даже в конце мая (табл. 1). Однако подобное могло иметь место и в некоторые сезоны с малой численностью леммингов (табл. 1). Корреляция между сроками начала гнездования зимняков и баллом численности леммингов была мала и недостоверна, однако самая минимальная дистанция между гнездами в сезоне на низком уровне достоверности отрицательно связана с датой начала гнездования: $rp = -0.49$, $P = 0.06$, $rs = 0.52$, $P = 0.049$. Средний размер кладки имеет тенденцию уменьшаться при позднем

начале гнездования: $rp = -0.51$, $P = 0.054$, $rs = 0.58$, $P = 0.024$.

Практически каждый год, даже при высокой численности леммингов, встречались пустые гнезда, а иногда отмечались случаи покидания гнезд с кладками. Однако отмечена и противоположная ситуация. Например, в 2020 г. — в год с низкой численностью леммингов — все найденные гнезда зимняков были с кладками, причем довольно большого размера. При этом зимняки загнездились рано, т.е. «ориентировались» на леммингов.

Несмотря на то что леммингов в 2001 г. практически не было, зимняков было больше, чем в 2000 г. Основу питания взрослых особей составляли птицы, а для птенцов — слётки воробьиных и куликов (Харитонов, 2002). Особенно отчетливо это проявилось в 2001 г. В этом сезоне отмечено сильное смещение сроков гнездования зимняка на более позднее время по сравнению с 2000 г. на 2, возможно, даже на 2.5 недели. При этом сроки вылупления птенцов у зимняка практически совпали с таковыми у сапсана (Харитонов, 2019). А о сапсане известно, что у него вылупление попадает как раз на период массового появления слётков куликов и воробьиных (Википедия, ru.wikipedia.org). Отсюда возникло предположение, что и зимняки в этом году ориентировались на слётков. В дальнейшем это подтвердилось: в одном из гнезд был найден полусъеденный птенец лапландского подорожника, в дальнейшем в том же гнезде — много перьев молодых куликов. Свежая, взятая 21 июля погадка содержала только перья слётков пуночек. Признаки питания зимняков леммингами в этот сезон отсутствовали.

При использовании таких параметров, как номер календарного года, среднее расстояние до ближайшего соседа, самое минимальное расстояние до ближайшего соседа в сезоне, примерная дата начала яйцекладки, считая от 27 мая (это самая ранняя дата, отмеченная в 2020 г.), среднее число яиц в кладке и балл численности лемминга (табл. 2), факторный анализ выявил две главные компоненты, которые объясняют 66.2% изменчивости указанных параметров. Первую компоненту можно определить как: «динамика гнездования зимняков по годам», вторую — как «детальные особенности размножения зимняков». Значение факторных нагрузок четырех из этих шести параметров превышает порог 0.7 в положительной области и меньше -0.7 в случае обратного (отрицательного) влияния, что свидетельствует о существенности этих влияний (Jeffers, 1978). Действительно, балл численности леммингов, а также в значительно степени связанные с этим баллом такие параметры, как размер кладки и плотность гнездования зимняков, негативно и существенным образом связаны

Таблица 2. Факторные нагрузки первой и второй главных компонент

Table 2. Factors loadings of the first and second principal components

Параметр гнездования зимняков	Факторная нагрузка параметра	
	Первая главная компонента	Вторая главная компонента
Календарный год	0.274684	0.244299
Среднее расстояние до ближайшего соседа	0.795333	-0.495335
Самое минимальное расстояние между гнездами	-0.022581	-0.924859
Дата начала откладки яиц, выраженная как число дней после 27 мая	0.484653	<u>0.669581</u>
Средний размер кладки	-0.817574	-0.282865
Балл численности леммингов	-0.878687	0.284308

Примечания. Жирным шрифтом выделены факторные нагрузки, чье влияние является существенным. Подчеркиванием выделено значение, весьма близкое к существенному

Notes. Essential loadings were highlighted with bold font. Value that is very close to be essential is underlined

со средним и минимальным расстояниями до ближайшего соседа (табл. 2). Факторная нагрузка даты начала гнездования лишь немного не доходит до величины 0.7 (табл. 2), однако, учитывая весьма близкую к достоверности корреляцию сроков начала гнездования с минимальной дистанцией и размером кладки, этот параметр также можно считать существенным (табл. 2).

Распределение точек гнездовой активности зимняков в течение последовательных сезонов гнездования

Расстояние между гнездами зимняков составляет от сотен метров до нескольких километров (табл. 1). Коэффициент Кларка–Эванса (R , Clark, Evans, 1954), характеризующий тип пространственного распределения объектов, в пределах отдельного года гнездования всегда был больше единицы и для многих сезонов достоверен (табл. 1). Коэффициент Кларка–Эванса при распределении гнезд на линии (Харитонов, 2007) вдоль русла больших рек (до $R = 1.48$) значительно больше единицы, поэтому распределение здесь тоже отклонялось от случайного в сторону равномерного (хотя и недостоверно), что, скорее всего, обусловлено очень небольшими выборками числа гнезд (не более шести) для отдельного сезона. Все это убедительно свидетельствует о характерной черте зимняков — формировать равномерное пространственное распределение гнезд. Равномерное распределение означает экологическое насыщение территории данным видом (Харитонов, 2007). В наших условиях это означало, что практически всегда зимняки стремились максимально использовать имеющиеся пищевые ресурсы. Действительно, если учесть все годы наблюдений, в районе исследований была отмечена высокая гнездовая активность зимняков (рис. 1).

Если нанести на карту все 295 гнезд зимняков за все сезоны наблюдений, добавив 20 старых гнезд, где не было гнездования, и 48 заготовок гнезд, то становится очевидно, что некоторые



Рис. 1. Карта-схема размещения точек гнездовой активности (гнезда с кладками, пустые готовые гнезда и заготовки гнезд разной степени достроенности) зимняков — красные точки. Окружности — территориальные ячейки зимняков

Fig. 1. Schematic map of the distribution of the points of nesting activity (nests with clutches, empty ready nests and not completed nest in different stage of built) in Rough-legged Buzzard — red dots. Circles represent territorial cells of Rough-legged Buzzards

районы тундры — пусты, и здесь зимняки никогда не гнездились, а в ряде районов, особенно вдоль каменных гряд, практически повсеместно встречаются как активные, так и неактивные гнезда (рис. 1). При этом — распределение всех гнезд, включая старые гнезда и заготовки, за все годы исследований — высокодостоверно групповое ($R = 0.49$, $P < 0.001$, $N = 363$). Локализация гнезд за все годы наблюдений вдоль русел двух больших рек Максимовка и Ефремова (реку Лемберова не рассматривали из-за малой выборки на этой реке) также имела групповой характер. Следовательно, у зимняков существуют определенные постоянные районы тундры, которые они занимают в случае гнездования, и в то же время другие районы ими никогда не используются. Таким образом, у зимняков также выявлены характерные территориальные ячейки, аналогичные описанным для ряда других видов птиц, в частности для длиннохвостых и средних поморников, а также для белых сов.

Пространственная структура поселений зимняков нами уже рассматривалась ранее (Харитонов, 2019, 2002, 2003). Уже тогда, хотя и после меньшего числа лет наблюдений, были выявлены такие территориальные ячейки и было ясно, что попытки гнездования в пределах этих ячеек предпринимались в точках, удаленных на большие расстояния одна от другой. По мере накопления материала становилось очевидным, что ячейки стали все интенсивнее заполняться точками гнездования. Это позволило говорить о меньшей определенности границ этих ячеек, чем представлялось ранее.

Поскольку расстояния между отдельными точками гнездования сильно варьируют от года к году, для выявления территориальных ячеек необходимо анализировать распределение гнезд именно в рамках отдельных гнездовых сезонов, когда проявляется территориальное поведение птиц. Оказалось, что такое распределение имеет три пика (рис. 2). Эти пики распределения расстояний между гнездами в сезоне — реальные «претенденты» на выявление территориальных ячеек. Поскольку пиков всего три, и они почти равнозначны — значит, территориальные ячейки зимняков разного размера и находятся в разных биотопах. Тем не менее, опираясь на эти результаты, мы можем попробовать нанести на карту ячейки всех трех размеров по всему поселению зимняков. При этом расстояние в 2300 м — это практически удвоенное расстояние в 1100 м, т.е. двух-ячеечный пик. Такой пик в норме характерен для многих, если не для всех поселений птиц, которые состоят из территориальных ячеек (Харитонов, 2022, 2024). Поэтому оперировать можно ячейками двух линейных размеров — 1100 и 1700 м. Накладывать на карту такие ячейки, отдавая приоритет ячейкам меньшего

размера, будем произвольно, ориентируясь прежде всего на те точки, где птицы гнездились чаще. Ячейки удобнее изображать в виде кружков, хотя во многих случаях они были линейными, поскольку гнезда гораздо чаще располагались на каменных грядах. А если их форма не линейная, как бывает при гнездовании на земле, то форма этих территориальных ячеек действительно близка к круговой.

Поскольку в течение сезона размножения в каждой территориальной ячейке в норме должно быть одно гнездо, диаметр ячейки в 1100 м оказался предпочтительнее диаметра 1700 м. Таким образом, будем считать это расстояние средним диаметром всех гнездовых ячеек у зимняков. У них, как и у белых сов, было зафиксировано одновременное гнездование двух пар в пределах одной территориальной ячейки (рис. 1). Однако это был лишь исключительный случай, в 2005 г., когда балл численности леммингов был равен 5 («очень много»), а гнезда находились в сильно пересеченной местности на берегу р. Ефремова. По всей видимости, это было связано с тем, что сильно пересеченная местность предотвращала или сильно ограничивала взаимную видимость соседних гнездящихся пар, поскольку между соседними гнездами могли быть возвышенности, перекрывающие видимость. Расстояние между гнездами в этом случае составляло 528 м. Это было самое минимальное расстояние между гнездами зимняков за все годы наблюдений

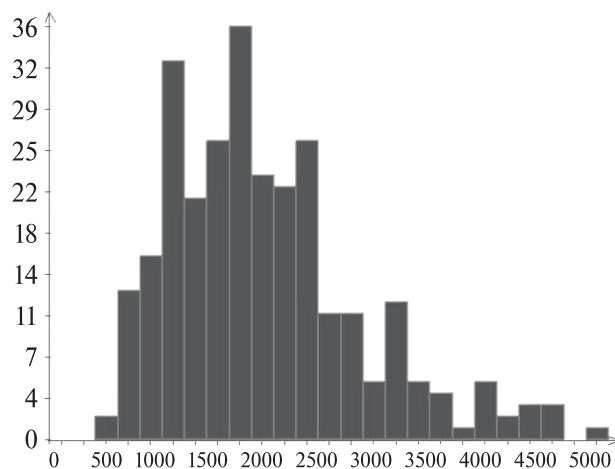


Рис. 2. Распределение расстояний между ближайшими соседними гнездами в течение отдельных сезонов гнездования. По оси абсцисс — расстояния между ближайшими соседями (м), по оси ординат — число расстояний

Fig. 2. Distribution of distances between nearest neighboring nests during different breeding seasons. X — axis represents distance between nearest neighbors (m). Y — axis represents number of distances

(табл. 1). В равнинной тундре минимальное расстояние между гнездами — 751 м — отмечено в 2017 г., оба гнезда располагались на камнях.

На рис. 1 показано, что в некоторых территориальных ячейках есть буквально вереницы точек, обозначающих активные гнезда и/или заготовки гнезд, расположенных на малом расстоянии друг от друга. Тем не менее в каждый отдельный сезон расстояния между гнездящимися парами значительно превышают расстояния между использовавшимися в разные годы местами гнездования в пределах одной ячейки. Это означает, что если в какой-либо из сезонов одна пара гнездится на краю некоей ячейки, то другая пара из соседней ячейки если и гнездится в данный сезон, то строит гнездо или использует гнездо прошлых лет, «отодвигаясь» от первой пары. Возможна и обратная ситуация: соседняя пара может «приблизить» свое гнездо к гнезду первой пары, если пространство между гнездами велико.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности гнездования зимняков в разные сезоны

В первые годы исследований особое внимание обращали на то, кто из партнеров первым прибывает на место гнездования и приступает к строительству гнезда. Самки зимняков заметно крупнее и обычно светлее самцов. Кроме того, голос у самок более «переливчатый» (В.М. Галушин, персональное сообщение). По этим признакам в ряде пар удавалось определить пол партнеров. Судя по окраске и голосу птиц, весной гнездовые территории занимают самцы, и они же в одиночку строят гнездо вплоть до его полной готовности. Из девяти случаев, когда за птицей, строившей гнездо, удалось провести наблюдения с самого начала строительства и пол птиц считался определенным, в девяти случаях это был самец, в одном — самка, которая начала строить гнездо в конце сезона, возможно, это была птица из известного разоренного гнезда. В другом случае это была пара птиц. Преобладание самцов статистически достоверно ($t = 3$, $P = 0.01$, $n = 8$).

Теперь рассмотрим биотоп гнездования зимняков. На рис. 1 хорошо видны пространственные хиатусы в тундре, где гнезд зимняков никогда не было (рис. 1). Это — обширные низины между плакорами, где никогда не гнездились зимняки, поскольку, даже если они и строят гнезда на земле, то на плакорах: либо просто на плоскости, либо на краю склона плакора.

Наблюдения выявили, что в данной местности гнездование в некоторые сезоны отличалось от характера гнездования, отмеченного в течение многих

предыдущих лет. В 2018 г. плотность гнездования зимняков не соответствовала численности леммингов. Практически половина гнезд находилась на земле. Количество отложенных яиц также не соответствовало численности леммингов. Гнездились поздно, ориентируясь на птенцов и слётков других птиц. Но пока птенцов и слётков воробьиных и куликов еще не было, зимняки питались имеющимися леммингами. Имеющегося количества леммингов явно не хватило, чтобы «дотянуть» до появления слётков, и родители оставляли бросали гнезда.

Кроме того, есть интереснейший вопрос: взаимодействие зимняков с белыми совами в сезоны гнездования белых сов. Проблема эта заслуживает отдельной статьи. Здесь мы на характере взаимодействия сов и зимняков подробно останавливаться не будем.

Вероятно, смена гнездового биотопа представляет для особей значительную трудность (в 2018 г. некоторые гнезда были устроены зимняками именно на земле, даже рядом с камнем). Вероятно, у зимняков есть экологические группы: способ гнездования той или иной частью популяции закрепляется в типах поведения птиц, образуя своеобразную «культуру». В один из сезонов, когда численность леммингов в соседнем районе, расположенном южнее района исследований, была ниже, чем в районе наших непосредственных работ, многие зимняки в районе проведения основных работ гнездились на земле. Это может свидетельствовать о прикочевке значительного количества зимняков с юга, которые, однако, не стали гнездиться на камнях, а сохранили свою «культуру» гнездиться на земле. Гнездование на земле происходило, несмотря на то, что гнездование на камнях предпочтительнее с точки зрения защиты от основного хищника тундры — песца (*Vulpes lagopus*). Кроме формирования экологических групп, у зимняков возможны такие явления, которым можно в виде метафоры дать названия “мода” или “манера”. При гнездовании на каменных грядах в большинстве случаев зимняки гнездились на восточном торце этих гряд или на камнях локальных вершин гряд. Однако в 2016 г. заметное число гнезд этих птиц были построены тоже на камнях, но на южных склонах этих гряд. Причина неочевидна и, возможно, была связана с особенностями таяния снега в данном году. В 2019 и 2020 гг. новые гнезда отмечались на северных склонах гряд.

Параметры гнездования зимняков при различной кормовой базе

Для зимняков, как и для белых сов отмечено, что характер их гнездования и/или присутствия не всегда соответствует численности леммингов. Например, в нашем исследовании для баллов

численности лемминга 2 и 1 число встреченных гнезд зимняков не соответствовало этим баллам. В 2001 г. численность леммингов по всем нашим показателям была меньше, чем в 2000, однако число жилых гнезд зимняков было больше. Кроме того, в данном районе в какой-либо сезон, кроме «собственных» зимняков, могут присутствовать зимняки другой категории. Подобное отмечено в 2018 г., когда в нашем районе появились зимняки с предпочтениями к месту гнездования которые отличались от требований зимняков в обследованном нами районе (Харитонов, 2019а).

Как показано ранее, с годами амплитуда колебаний численности леммингов в нашем районе затухала, при этом усилилась фрагментация небольших по площади районов с разной численностью леммингов, в то время как ранее численность леммингов была довольно равномерной по всему району следований. Подобное явление впервые отмечено с 2016 г. В 2016 г. показатель численности леммингов в пределах нашего района составлял примерно 2.5 балла. Однако южнее, начиная от долины реки Ефремова, их численность была несколько выше и достигала уже 3 баллов. Это отразилось на распределении гнездящихся зимняков: их было ощутимо больше на юге района работ (рис. 3). В 2018 г. — наоборот, численность леммингов была выше на севере района работ, что, как уже упоминалось, резко повлияло на численность зимняков на севере, включая возможный массовый приход гнездящихся пар с юга (рис. 3). В 2020 г. леммингов было больше в центре района работ, что соответствующим образом отразилось и на распределении гнезд зимняков с кладками (рис. 3).

Неполное соответствие между характером гнездования зимняков и численностью леммингов связано, в частности, с тем, что в отдельные сезоны эти хищники могут переходить на питание птицами. Возникает вопрос — это те же самые особи зимняка или другие. Судя по наблюдениям, это могут быть те же самые птицы. В течение нескольких лет одна приметная пара зимняков, состоящая из очень светлой самки и темного самца, гнездилась в одном и том же месте на расстоянии 10 км от станции. На примере этой пары было хорошо заметно, что в сезоны с высокой численностью леммингов у них в гнезде были эти грызуны, тогда как в годы низкой численности леммингов птицы начинали гнездиться позже, чем в сезоны с высокой численностью леммингов. В некоторые годы в мае—начале июня зимняки, вероятно, ловили мигрирующих пуночек, поскольку в это время погадки зимняков состояли только из их перьев. Однако не исключено, что не все пары зимняков могут менять свой спектр питания и не все настроены только на традиционных для данного вида грызунов.

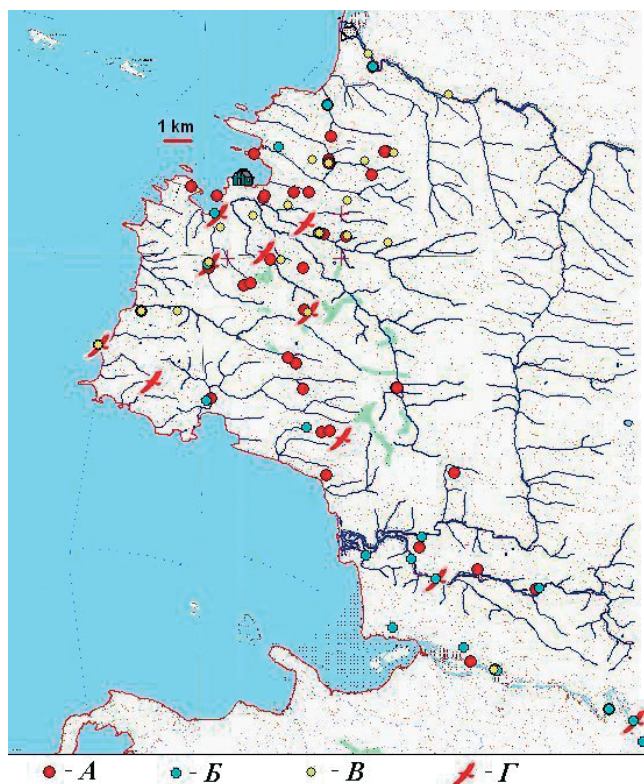


Рис. 3. Расположение гнезд зимняков в разные сезоны гнездования. А — 1996–2002 гг. (начальный период работ), Б — в 2016 г., В — 2018 г., Г — 2020 г.

Fig. 3. Locations of the Rough-legged Buzzard nest in different breeding seasons. А — in 1996–2002 (first years of the work), Б — 2016, В — in 2018, Г — in 2020

Возникает вопрос: почему зимняки далеко не всегда переключаются на питание слётками в сезоны низкой численности леммингов и почему в эти годы они гнездятся в меньшем количестве. А если загнездились, то потом могут бросить гнездо (например, в 2000 г. были брошены все гнезда в районе исследований). Дело в том, что для перехода на выкармливание птенцов слётками зимняки должны принять это решение в начале сезона размножения. Если гнездиться, ориентируясь на леммингов, начинать надо как можно раньше, поскольку численность леммингов в течение лета нередко уменьшается и добывать их становится труднее из-за разросшейся растительности. Поскольку грызуны для зимняков предпочтительнее, такое переключение происходит с большим трудом. Ситуация в начале сезона может показать, что если в этот период есть некое минимальное число леммингов, достаточное для питания прилетевших зимняков, переключения на другой корм не происходит. Массовое покидание гнезд происходит в тех случаях, когда зимняки, загнездившись рано в расчете на леммингов и уже привязавшись к этой территории, сталкиваются

с резким снижением численности грызунов при отсутствии слётков других птиц, что и приводит к оставлению гнезд. Например, в начале мая 2000 г. после сезона высокой численности леммингов в 1999 г. в тундре еще оставалось значительное количество леммингов. Однако после майской оттепели наступили морозы, которые привели к массовой гибели леммингов. В начале июня мы наблюдали выедание погибших леммингов таймырскими серебристыми чайками (*Larus argentatus taimyrensis*) по всей тундре. Эта массовая гибель леммингов обеспечила обильную весеннюю пищевую базу для зимняков, которые «приняли решение» загнестись рано. Однако в результате зимняки оказались обманутыми, что привело потом к оставлению гнезд. 2001 г. следовал после 2000 г. низкой численности леммингов. И хотя в течение сезона численность леммингов слегка возрастала, зимняки переключились на кормление птенцов слётками и загнездились на 2–2.5 недели позже, чем в 2000 г.

Не исключено также, что имеет место такое явление, как «ожидание»: после сезона высокой численности леммингов зимняки ожидают подобного в следующий сезон и «не ожидают» после сезона низкой численности (что вполне могло иметь место в 2001 г.) и легче переключаются на питание птицами. В 2003 г. «ожидания» зимняков вполне оправдались: после 2002 г. с относительно высокой численностью леммингов, в 2003 г. численность леммингов была лишь незначительно ниже, чем в 2002 г. Совы в этом сезоне не гнездились, а зимняки гнездились даже успешнее, чем в 2002 г., размер их кладок был ощутимо больше (табл. 1). Таким явлением, как «ожидание», можно объяснить появление самой ранней в наших исследованиях даты начала гнездования: 27 мая – в 2020 г., когда балл численности леммингов был 1 («очень мало»). Это произошло после 2019 – года средней численности леммингов, когда гнездились и зимняки, и белые совы. Эта ранняя дата в результате несколько смешала факторные нагрузки в факторном анализе: значение факторной нагрузки даты начала гнездования во второй компоненте ожидаемо идет с противоположным знаком относительно балла численности леммингов, однако влияние балла численности леммингов во второй компоненте является несущественным (табл. 2).

Тем не менее полное отсутствие гнездования зимняков в отдельные сезоны остается загадкой, если учитывать их способность переключаться с основного корма – леммингов – на питание птицами. В годы, когда зимняки совсем не гнездились, численность леммингов была очень низкой. Однако остается неясным, почему в 1998 и 2006-м они не перешли на питание птицами? Для 2006 это можно объяснить «ожиданиями» зимняков достаточной численности

леммингов после большого пика 2005 г. (хотя уже в конце этого сезона численность леммингов резко сократилась (Харитонов и др., 2008)). После сезона низкой численности 2000 г. зимняки переключились на питание птицами в 2001 г., тогда как аналогичного перехода после сезона 1997 г. в 1998 г. не произошло. Возможное объяснение заключается в том, что в 1997 г. все же отмечались успешные случаи гнездования, а в 2000 их не было вовсе.

Постоянные места многолетнего гнездования – «территориальные ячейки»

Конгрегационное (групповое) распределение точек гнездовой активности зимняков суммарно за все годы работ свидетельствует о том, что у них, как и у описанных нами ранее длиннохвостых и средних поморников и белых сов (Харитонов, 2022, 2024), в пространственной структуре гнездящихся популяций имеется значительное количество постоянных мест гнездования. Биотопы этих мест разные: скальные гряды, травянистые склоны тундровых неровностей, вершины крутых берегов рек. Таким образом, в пространственной структуре популяций зимняков есть постоянные территориальные ячейки, где в каждый конкретный год гнезда данного вида могут либо присутствовать, либо отсутствовать. Территориальная ячейка – это постоянный на протяжении ряда лет участок местности, на котором не обязательно ежегодно пара птиц образует гнездовую территорию. При этом гнездо в такой ячейке может находиться как в одном и том же месте, так и в разных местах. Постоянство территориальных ячеек состоит в том, что на протяжении ряда лет птицы занимают территорию в одном и том же ограниченном районе тундры. Поселение птиц может быть рассмотрено как совокупность таких ячеек. Ячейки существуют много лет и резко не меняют своего положения. Прилетающие птицы лишь «заполняют» эти территориальные ячейки. Численность и плотность гнездящихся или территориальных пар могут изменяться от сезона к сезону, но общее число вместилищ территорий в данной местности год от года постоянно. Такие ячейки в ходе исследования были выявлены, был определен даже примерный размер таких ячеек.

При гнездовании на земле зимняки «вписывались» в существующую в данной местности структуру территориальных ячеек. Хотя пространственная структура гнездящейся популяции зимняков состоит из таких территориальных ячеек, но выбор места в пределах этой структуры – несвободный, поскольку гнездились чаще всего там, где есть каменные гряды. А на земле выбор места более свободен, он и был осуществлен в 2018. Массовое гнездование на земле неожиданным образом выявило (а возможно, и создало) интереснейшую ситуацию, которая может оказаться важной в эволюционном смысле: у двух гнездящихся

на земле пар часть яиц кладки оказалась необычной криптической в данных условиях окраски — под цвет окружающего гнездо субстрата тундры. При этом анализ музейных сборов и фото кладок зимняков за все остальные годы работы в окрестностях бухты Медуза показал, что ранее подобная окраска яиц у зимняков не встречалась вовсе (Харитонов, 2019а).

Среднее расстояние смены места гнезда год от года внутри территориальной ячейки у зимняков за весь период исследований составило 140.0 ± 7.74 м, $N = 603$, что значительно меньше, чем диаметр этих ячеек (1100 м). Даже если рассматривать начальную точку гнездования гипотетически в центре ячейки, то среднее расстояние переселения получается почти в 4 раза меньше радиуса (550 м) ячейки. Это означает, что зимняки имеют сильную тенденцию гнездиться в местах прежних гнездований. Тем не менее с годами точки гнездования внутри ячейки очень медленно, но смещаются: коэффициенты корреляции очень малы. Коэффициент корреляции Пирсона близок к достоверности $r_p = 0.065$, $N = 603$, $P = 0.1095$, непараметрический коэффициент корреляции Спирмена является достоверным $r_s = 0.103$, $P = 0.011$. Максимальное число лет с гнездованием точно в том же месте, по нашим наблюдениям, составило 17 лет (1997 г. — 2014 г.). В действительности, таких случаев значительно больше, так как несовпадения координат в 1–2 м между локациями разных лет, иногда и более, попадают в пределы точности GPS и вполне могут считаться гнездованием точно в том же месте, где и в прошлый раз. Согласно нашим наблюдениям, постоянными в тундре являются именно определенные места, куда птицы (по-видимому, в основном это разные особи) прилетают в разные годы. Тем не менее они выбирают одни и те же места гнездования, хотя выбор места даже в пределах ограниченного биотопа гнездования большой.

Объем материала позволяет рассмотреть распределение расстояний смены мест гнездования в одной ячейке. Распределение всех расстояний от точки гнездования в первый год наблюдений в данной ячейке до каждого места в последующие годы имеет достоверно групповой характер: $R = 0.92$, $P = 0.04$, $N = 603$. Однако более половины переселений (347 из 603) происходит на расстояние до 50 м, для большей доказательности наличия групп расстояний исключим самую большую группу расстояний: от 0 до 50 м. Также уберем расстояния более 550 м (радиус ячейки), чтобы они не создавали дополнительный групповой эффект — таких расстояний всего 17. Распределение расстояний переселения все равно оказывается групповым, да еще и в большей степени, чем при учете всех переселений: $R = 0.82$, $P = 0.004$, $N = 256$. Значит, у зимняков наблюдается интересное явление: места последующих гнездований они

смещают либо на очень малое расстояние, либо происходят «скачки» расстояний (рис. 4).

Получается, что гнездование птиц внутри ячейки при смене места гнезда происходит не в любом месте внутри этой ячейки, а на каких-то относительно постоянных расстояниях от первоначального места. Если птицы гнездятся не в прошлогоднем гнезде и не рядом с ним на расстоянии, не превышающем 50 м, гнездо внутри ячейки строится в пределах некоего набора расстояний, на которые происходит «перескакивание» каждого следующего гнезда, между этими гнездами имеются пустые пространства («мертвые зоны»), которые зимняки почему-то не используют. Ранее, на основе ограниченного материала, автором было отмечено, что гнездование зимняков в пределах территориальной ячейки частично сосредоточено внутри некоего ядра в центре ячейки, радиус которого составляет примерно половину радиуса всей ячейки. Само расположение гнезд в ядре оказалось не равномерным по всему ядру, а — частично в центре ядра и частично — в пределах некоего «кольца» по краям ядра (Харитонов, 2019). По мере накопления данных стало очевидно, что при наличии подходящего биотопа (в нашем случае непрерывных каменных гряд) зимняки имеют реальную возможность гнездиться в любом месте вдоль такого биотопа. Однако, смещая гнездо по сравнению с местом прошлого года, зимняки либо строят гнездо совсем близко — на расстоянии первых десятков метров

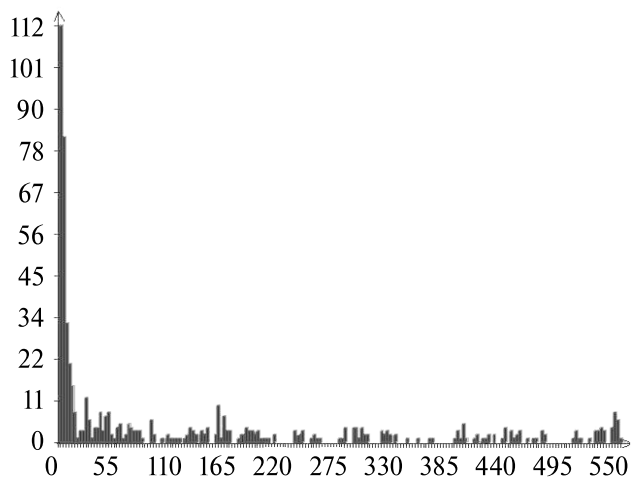


Рис. 4. Распределение расстояний переселения зимняков при гнездовании в пределах той же гнездовой ячейке от сезона к сезону. По оси абсцисс — расстояния переселения (м), по оси ординат — число расстояний

Fig. 4. Distribution of distance between Rough-legged Buzzard relocations within the same territorial cell. X — axis represents distance of relocations (m). Y — axis represents number of distances

от прошлогоднего гнезда, либо совершают указанные «скачки» расстояний. Отсюда ранее и возникло представление о «кольцевой зоне», где зимняки размещают свои гнезда.

Распределение пиков на расстоянии этих «скачков» оказалось достоверно равномерным (в качестве ключевого расстояния для выделения групп взято не среднее расстояние до ближайшего соседнего расстояния — 0.8 м (поскольку оно лежит за пределами точности GPS), а 2.0 м, как раз на предельной точности GPS по широте, что составляло в нашей работе 1.85 м (Харитонов и др., 2011)): $R = 1.28$, $P = 0.036$, $N = 58$ групп. Таким образом, больший по объему материал показал, что в пределах территориальной ячейки присутствует не одно, а несколько гнездовых «колец», причем они распределены равномерно. Почему зимняки при возможности свободного выбора места гнездования эту свободу не используют, а предпочитают определенные зоны внутри ячейки, остается для исследователей нерешенной проблемой и требует дальнейшего изучения.

В результате получается, что территориальные ячейки зимняков реально существуют в большинстве биотопов гнездования, кроме болотистых низин, где зимняки не гнездятся. На каменных грядках зимняки гнездятся не в любых местах, а с «соблюдением» ячеистой структуры пространства. И при гнездовании на земле они так же располагают гнезда в одних и тех же местах. В частности, во время дальних походов на юг от стационара на расстояние до 75 км, предпринятых в 2003, 2006, 2012, 2014 и 2016 годах, автор следовал примерно по одному и тому же маршруту. Гнезда зимняков встречались примерно в одних тех же местах, хотя тундра южнее 20 км от стационара была уже преимущественно плоской и однородной, а каменные гряды на большом протяжении отсутствовали.

Как оказалось, вдоль каменных гряд зимняки на протяжении многих лет могут представлять собой непрерывную вереницу случаев гнездования в разные годы. Однако, если имеется несколько гряд, которые в данной местности параллельны одна другой, и если по расстоянию какая-либо гряда расположена между соприкасающимися ячейками, расположенных по обе стороны от этой гряды, то на этой срединной гряде много лет может не отмечаться гнезд. Данное явление было зафиксировано в районе работ. Сначала это вызвало удивление, поскольку биотоп этой средней гряды также пригоден для гнездования. Со временем, однако, только дважды за все время нашей работы гнезда там появлялись, сформировав новую ячейку. Это произошло в те годы, когда ни одна из соприкасающихся ячеек не была занята. Зимняков сильно привлекают уже имеющиеся в ячейках старые

гнезда своего вида, в таких ячейках они гнездятся чаще, иногда прямо на месте старых гнезд, или строят новые гнезда рядом со старыми.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Численность и размер кладки зимняков достоверно положительно связаны с баллом численности леммингов. Однако в отдельные сезоны, когда численность леммингов мала с самого начала сезона, зимняки могут (однако не в каждый такой год) переходить на питание птицами и выкармливание птенцов слётками воробьиных и куликов.

Большое количество собранного материала по пространственной структуре дало возможность выявить весьма неординарные особенности гнездования этих птиц. В районе исследований зимняки имеют биотопическое предпочтение: строить гнезда на невысоких каменных грядках — отрогах (интрузиях) гор Бырранга или на отдельно стоящих в тундре камнях. В более южных районах, где нет каменных гряд, зимняки гнездятся на земле. Видимо, переход на другой биотоп гнездования для особей непросто (в 2018 г. часть зимняков гнездились именно на земле, даже рядом с камнем). Получается, что у зимняков есть экологические группы: способ гнездования в тех или иных частях популяции закрепляется в типах поведения птиц, образуя своеобразную «культуру». Кроме формирования экологических групп, у зимняков отмечены такие явления, которым в виде метафоры можно дать названия «мода» или «манера».

В пространственной структуре популяций зимняков в разных ландшафтах тундры северо-западного Таймыра существуют постоянные территориальные ячейки, где в конкретный год у данного вида гнездование может как происходить, так и отсутствовать. Структура отдельной территориальной ячейки зимняков оказалась сложнее, чем подобная структура поморников и белых сов (Харитонов, 2022, 2024). Для зимняков характерна явно выраженная тенденция гнездиться в месте гнездования прошлых лет, используя одно и то же гнездо. При смене места гнездования в пределах территориальной ячейки (при этом не ясно, это те же птицы или нет) они обычно перемещаются на малое расстояние, в пределах 50 м от прежнего гнезда. Если перемещение происходит на большие расстояния от места предыдущего гнездования, то эти расстояния не случайны. В пределах однородного биотопа расстояния переселений от мест прошлых гнездований относительно постоянны и, по какой-то неясной причине, являются для этих птиц более предпочтительными, чем другие расстояния.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Минеев Ю.Н., Естафьев А.А. Распределение, численность и особенности размножения зимняка на Европейском севере СССР. *Труды Коми филиала АН СССР*, Сыктывкар. 1987. № 86. С. 27–41.
2. Жуков В.С. *Птицы тундровой зоны Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск: СО РАН, 2020.
3. Шилов И.А. *Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных*. М.: МГУ, 1977.
4. Харитонов С.П. Биология гнездования и структура популяций зимняка *Buteo lagopus*, сапсана *Falco peregrinus* и белой совы *Nyctea scandiaca* в арктических тундрах. *Русский орнитологический журнал*. 2019. Т. 28. № 1847. С. 5277–5279.
5. Харитонов С.П. Структура поселений зимняка (*Buteo lagopus*) и стратегия гнездования этого вида при разной численности леммингов (на примере популяции окрестностей бухты Медуза, Таймырский АО). *Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения Европейского севера*. Тезисы докладов международной конференции, 27 ноября – 1 декабря 2002 г., Сыктывкар. Сыктывкар, 2002. С. 51–52, 75–76.
6. Харитонов С.П. Биология гнездования и структура популяций зимняка, сапсана и белой совы в арктических тундрах. *Материалы IV Конференции по хищным птицам Северной Евразии, Пенза, 1–3 февраля 2003 г.* Издательство Ростовского государственного педагогического университета, Ростов-на-Дону, 2003. С. 94–96.
7. Харитонов С.П. Пространственная структура гнездовых поселений длиннохвостого (*Stercorarius longicaudus*) и среднего (*Stercorarius pomarinus*) поморников (Charadriiformes, Stercorariidae) в тундрах Таймыра. *Зоологический журнал*. 2022. Т. 101. № 9. С. 1015–1031.
8. Харитонов С.П. Пространственная структура гнездовых поселений белой совы (*Bubo scandiacus*, Strigiformes, Strigidae) в тундрах северо-западного Таймыра. *Зоологический журнал*. 2024. Т. 103. № 5. С. 73–84.
9. Харитонов С.П. Пространственная структура гнездовых поселений белолобого гуся (*Anser albifrons*) и гусыни (*Anser fabalis*) в тундрах Таймыра. *Зоологический журнал*. 2025. Т. 104. № 7. С. 51–67.
10. Харитонов С.П., Волков А.Е., Виллемс Ф., и др. Колонии черных казарок возле белых сов: расстояния между гнездами в зависимости от численности леммингов и песцов. *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2008. № 3. С. 313–323.
11. Харитонов С.П. Птицы и млекопитающие окрестностей бухты Медуза, Диксонский район, северо-западный Таймыр. *Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения «Объединенная Дирекция заповедников Таймыра»*. Норильск: АПЕКС, 2015. Вып. 1. С. 173–200.
12. Tulp I., Bruinzeel L., Jukema J., Stepanova O. Breeding waders at Medusa Bay, Western Taimyr, in 1996. *WIWO-report 57*. Zeist: WIWO, 1997. 92 p.
13. Khomenko S., Rosenfeld S., Dyluk S. Birds of Medusa Bay, NW Taimyr, in 1997. *Results of a Russian-Ukrainian expedition*. WIWO-report-66. Zeist.: WIWO, 1999. P. 1–48.
14. Willems F., Turnhout C. van, Kleef H. van, Felix R. Breeding Birds of Medusa Bay, Taimyr, Russia. *Methods for biological monitoring in the Arctic, with results of 1998 and 1999*. WIWO-report 77. Zeist: WIWO, 2002. 177 p.
15. Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б. Характер пребывания и численность птиц в окрестностях арктической станции биологических исследований «Виллем Баренц» по наблюдениям 2015–2017 гг. *Научные труды Федерального государственного бюджетного учреждения «Объединенная Дирекция заповедников Таймыра»*. Вып. 2. Норильск: АПЕКС, 2018. С. 79–105.
16. Харитонов С.П., Иваненко Н.Ю., Чухарева И.П., Анисимов Ю.А. Использование GPS-навигатора для картирования колоний птиц: методическая проверка. *Поволжский экологический журнал*. 2011. № 1. С. 59–69.
17. Харитонов С.П. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии. *Методы и теоретические аспекты исследований морских птиц*. Материалы V Всероссийской школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Издательство ЮНЦ РАН, 2007. С. 83–104.
18. Рябицев В.К. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири*. Справочник-определитель. Екатеринбург: Издательство Уральского Университета, 2008.
19. Харитонов С.П., *Компьютерная программа «Карта колонии», исполняемый файл – colonmap.exe*. 1999.
20. Volkov A. E., Khomenko S., Kleef H. van, Willems F. Breeding of Brent Geese at Meduza Bay, Taimyr, and relation with lemming predators. *Casarca (Bulletin of the Goose and Swan study group of Eastern Europe and North Asia)*. 2000. № 6. С. 63–75.
21. Федотов А.Н., Романов А.П., Колямкин В.М. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1:200 000. Издание второе. Серия Таймырская. Лист S-44-XXI, XXII (Диксон). *Объяснительная записка Минприроды России, Роснедра, Красноярскнедра, ОАО «Красноярскгеолсъемка»*. М.: Московский филиал ФГБУ «ВСЕГЕИ», 2019. 48 с.
22. Естафьев А.А. Межвидовые отношения хищных птиц в период размножения в бассейне р. Море-Ю (Большеземельская тундра). *Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных*, т. 2. Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. С. 166–169.
23. Pokrovsky I., Ehrlich D., Ims R.A., et al. Rough-Legged buzzards, arctic foxes and red foxes in a tundra ecosystem without rodents. *PLOS ONE*. 2015. Vol. 10. № 2. e0118740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118740>

24. Куликова О.Я., Покровский И.Г. Успешное гнездование мохноногого канюка *Buteo lagopus* при отсутствии в тундре мелких млекопитающих. *Русский орнитологический журнал*. 2016. Т. 25. № 1268. С. 1144–1145.
25. Харитонов С.П. Предъявленные альтернативы-вероятный механизм ускоренного действия естественного отбора: к биологии зимняка *Buteo lagopus* на западном Таймыре. *Русский орнитологический журнал*. 2019а. Экспресс-выпуск. Т. 28. № 1853. С. 5471–5480.
26. Jeffers J.N.R. *An introduction to systems analysis with ecological applications*. Baltimore: University Park Press, 1978.
27. Clark P.J., Evans F.C. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*. 1954. Vol. 35. № 4. P. 445–453.

REFERENCES

1. Mineyev Yu.N., Yestafyev A.A. Rasprideleniye, chislennost i osobennosti razmnozheniya zimnyaka na Evropeiskom severe SSSR [Distribution, numbers and peculiarities of the rough-legged buzzard breeding at the European North of the USSR]. *Труды Коми филиала АС СССР*, Syktyvkar. 1987. Iss. 86. pp. 27–41. (In Russ).
2. Zhukov V.S. *Ptitsy tundrovoi zony Zapadno-Sibirskoi Ravniny* [Birds of the tundra zone of the West-Siberian PLane]. Novosibirsk: SB RAS, 2020. (in Russ).
3. Shilov I.A. *Ekologo-fiziologicheskiye osnovy populyatsyonnykh otnoshenii u zivotnykh* [Ecologo-physiological basis of the populational relations in animals]. Moskva: MGY, 1977. (In Russ).
4. Kharitonov S.P. Biologiya gnezdivaniya i structura populyatsyi zimnyaka *Buteo lagopus*, sapsana *Falco peregrinus* i beloi sovy *Nyctea scandiaca* v arkticheskikh tundrakh [Breeding biology and population structure of rough-legged buzzard *Buteo lagopus*, peregrine falcon *Falco peregrinus* and snowy owl *Nyctea scandiaca* in the arctic tundra]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2019. T. 28. № 1847. C. 5277–5279. (In Russ).
5. Kharitonov S.P. Structura poselenii zimnyaka (*Buteo lagopus*) i strategiya gnezdovaniya etogo vida pri raznoy chislennosti lemmingov (na primere populyatsii okrestnostei bukhty Meduza, Taimyr AA) [The structure of the rough-legged buzzard (*Buteo lagopus*) settlements and breeding strategy in years with different lemming numbers (by the example of the local population near Medusa Bay, Taimyr AA). *Raznoobrazie i upravleniye resursamy zhitovnoogo mira v usloviyakh khozaistvennogo osvoyeniya Evropeyskogo severa* [Diversity and management of animal resources in the European North Industrial development]. Abstracts of the international conference, 27 November – 1 December 2002, Syktyvkar, Syktyvkar, 2002, pp. 75–76, 51–52. (In Russ).
6. Kharitonov S.P. Biologiya gnezdovaniya i structura populyatsyi zimnyaka, sapsana i beloy sovy v arkticheskikh tundrakh [Rough-legged buzzard, peregrine falcon and snowy owl breeding biology and population structure in the subzone of arctic tundra]. *Materialy IV Konferentsii po khishchnym ptitsam severnoy Evrazii, Penza, 1–3 fevralya 2003 g* [Materials of the 4th Conference on Raptors of Northern Eurasia, Penza, 1–3 February 2003]. Rostov-on-Don: Publishing house of the Rostov State Pedagogical University. 2003. pp. 94–96. (In Russ).
7. Kharitonov S.P. Prostranstvennaya structura gnezdovykh poselenii dlinnokhlostogo (*Stercorarius longicaudus*) i srednego (*Stercorarius pomarinus*) pomornikov (Charadriiformes, Stercorariidae) v tundrakh Taimyra [Spatial structure of the breeding settlements of the long-tailed (*Stercorarius longicaudus*) and pomarine (*Stercorarius pomarinus*) skuas (Charadriiformes, Stercorariidae) in the Taimyr tundra]. *Zoologicheskii Journal*. 2022. 101(9):1015–1031. (In Russ).
8. Kharitonov S.P. Prostranstvennaya structura gnezdovykh poselenii beloi sovy (*Bubo scandiacus*, Strigiformes, Strigidae) v tundrakh severo-zapadnogo Taimyra [Spatial structure of the breeding settlements of the snowy owl (*Bubo scandiacus*, Strigiformes, Strigidae) in the tundra of the north-western Taimyr Peninsula]. *Zoologicheskii Journal*. 2024. 103(5):73–84. (In Russ).
9. Kharitonov S.P. Prostranstvennaya structura gnezdovykh poselenii belolobogo gusya (*Anser albifrons*) i gumennika (*Anser fabalis*) v tundrakh Taimyra [Spatial structure of the breeding settlements of the white-fronted (*Anser albifrons*) and bean (*Anser fabalis*) geese in the Taimyr tundra]. *Zoologicheskii Journal*. 2025. 104(7):51–67. (In Russ).
10. Kharitonov S.P., Volkov A.E., Willems F., and others. Kolonii chernykh kazarok vozle belykh sov: rasstoyaniya mezhdru gnezdami v zavisimosti ot chislennosti lemmingov i pestsov [Brent Goose colonies near Snowy Owls: Internest distances in relation to abundance of lemmings and arctic foxes]. *Izvestiya RAS. Seriya biologicheskaya*. 2008. Iss. 3. pp. 313–323. (In Russ).
11. Kharitonov S.P. Ptitsy i mlekopitayushchiye okrestnostey buhty Meduza, Diksonskii rayon, severo-zapadnyi Taimyr [Birds and mammals of the vicinities of the Medusa Bay, Dikson District, north-western Taimyr Peninsula]. *Nauchnyye Trudy Federalnogo gosudarstvennogo byudzhethnogo uchrezhdeniya «Obyedinennaya Directsiya Zapovednikov Taimyra»*. Iss. 2. Norilsk: APEKS, 2015. Iss. 1. pp. 173–200. (In Russ).
12. Tulp I., Bruinzeel L., Jukema J., Stepanova O. Breeding waders at Medusa Bay, Western Taimyr, in 1996. *WIWO-report 57*. Zeist: WIWO, 1997. 92 p.
13. Khomenko S., Rosenfeld S., Dyluk S. Birds of Medusa Bay, NW Taimyr, in 1997. *Results of a Russian-Ukrainian expedition*. WIWO-report-66. Zeist.: WIWO, 1999. P. 1–48.
14. Willems F., Turnhout C. van, Kleef H. van, Felix R. Breeding Birds of Medusa Bay, Taimyr, Russia. *Methods for biological monitoring in the Arctic, with results of 1998 and 1999*. WIWO-report 77. Zeist: WIWO, 2002.

15. Golovnyuk V.V., Solovuev M.Y., Popovkina A.B. Kharacter prebyvaniya I chislennost ptits v okrestnostyakh arkticheskoi stantsii biologicheskikh issledovaniy «Willem Brents» po nablyudeniya 2015–2017 gg [Character of abundance and numbers of birds in the vicinities of Arctic station of biological studies “Willem Barents” according to observations in 2015–2017]. *Nauchnyye Trudy Federalnogo gosudarstvennogo byudzhethnogo uchrezhdeniya «Obyedinennaya Direktsiya Zapovednikov Taimyra»*. Iss. 2. Norilsk: APEKS, 2018. 79–105 (In Russ).
16. Kharitonov S.P., Ivanenko N. Yu., Chukhareva I.P., Anisimov Yu.A. Ispol'zovaniye GPS-navigatora dlya kartirovaniya koloniy ptits: metodicheskaya proverka [Usage of the GPS-navigator for the bird colonies mapping: test of methods]. *Povolzhskii ekologicheskii journal*. 2011. Iss. 1. pp. 59–69. (In Russ).
17. Kharitonov S.P. Izucheniye prostranstvennogo raspredeleniya gnezd v kolonii [How to Study the waterbird colony structure]. *Metody i teoreticheskiye aspekt issledovaniya morskikh ptits* [Methods and theoretical aspects of sea bird studies]. Proceedings of the 5th All-Russian Marine Biology School (October 25–27 2006, Rostov-on-Don). Rostov-on-Don: SSC RAS Publishing House, 2007. pp. 122–147. (In Russ).
18. Ryabitsev V.K. *Ptitsy Urala, Priural'ya i Zapadnoi Sibiri* [Birds of Urals, Cisuralia and Western Siberia]. Spravochnik-opredelitel [Guide]. Ekaterinburg: Publising House of the Urals University, 2008. (In Russ).
19. Kharitonov S.P. *Computer program «A map of the colony» – colonmap.exe*. 1999.
20. Volkov A.E., Khomenko S., Kleef H. van, Willems F. Breeding of Brent Geese at Meduza Bay, Taimyr, and relation with lemming predators. *Casarca (Bulletin of the Goose and Swan study group of Eastern Europe and North Asia)*. 2000. Iss. 6. pp. 63–75.
21. Fedotov A.N., Romanov A.P., Kolyamkin V.M. and others. Gosudarstvennaya geologicheskaya karta Rossiyskoi Federatsii masshtaba 1:200 000. Izdaniye vtoroye. Seriya Taimyrskaya. List S-44-XXI, XXII (Dikson) [Governmental geological map of the Russian Federation, scale 1:200 000. Second edition. Series of the Taimyr Peninsula. Page S-44-XXI, XXII (Dikson)]. *Obyasnitel'naya zapiska Minprirody Rossii, Rosnedra, Krasnoyarsknedra, OAO «Krasnoyarskgeols'emka»*. Moskva: Moskovskii filial FGBU «VSEGEI», 2019. (In Russ).
22. Yestafyev A.A. Mezhdvidovyye otnosheniya khishchnykh ptits v period razmnoazheniya v basseine r. More-Yu (Bolshezemelskaya tundra) [Interspecies relations in birds of prey in the reproduction period in the basin of the river More-Yu]. *Materials of the III All-Union conference on the animal behavior*, Vol. 2. Povedeniye zhyvotnykh v soobshchestvakh. Moscow: Nauka, 1983. pp. 166–169. (In Russ).
23. Pokrovsky I., Ehrich D., Ims R.A., et al. Rough-Legged buzzards, arctic foxes and red foxes in a tundra ecosystem without rodents. *PLOS ONE*. 2015. 10(2): e0118740. dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0118740
24. Kulikova O.Ya., Pokrovskii I.G. Uspeshnoye gnezdovaniye mokhnonogogo kanyuka *Buteo lagopus* pri otsutstvii v tundre melkikh mlekopitayushchikh [Successful breeding of the rough-legged buzzards *Buteo lagopus* during absence of small mammals in tundra]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2016. 25(1268):1144–1145. (In Russ).
25. Kharitonov S.P. Predyavlenyye alternativy – veroyatnyi mekhanizm uskorennoy deystviya yestestvennogo otbora: k biologii zimnyaka *Buteo lagopus* na zapadnom Taimyre [Placed alternatives is the probable mechanism of the enhanced natural selection: to the biology of the rough-legged buzzard *Buteo lagopus* at the western Taimyr Peninsula]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2019a. 28(1853):5471–5480. (In Russ).
26. Jeffers J.N.R. *An introduction to systems analysis with ecological applications*. Baltimore: University Park Press, 1978.
27. Clark P.J., Evans F.C. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*. 1954. Vol. 35. № 4. P. 445–453.

Сведения об авторах

Сергей Павлович Харитонов – доктор биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник, ИПЭЭ РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: serpkh@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-8659-3868>

About the authors

Sergey P. Kharitonov – DSc, associate professor, head research biologist, IEE RAS, Moscow, Russian Federation
E-mail: serpkh@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-8659-3868>

Поступила в редакцию 28.11.2025
После доработки 20.01.2026
Принята к публикации 04.02.2026

Received November 28, 2025
Revised January 20, 2026
Accepted February 4, 2026

УДК 599.365: 591.147

DOI: 10.7868/S3034545626020074

Оригинальная статья

Динамика уровня прогестерона и эстрадиола самок белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*, Erinaceidae, Eulipotyphla) в период гона

М.В. Рутовская*, М.Е. Диатроптов

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация

*e-mail: desmana@yandex.ru

Аннотация. Изучена цикличность изменения концентрации прогестерона и эстрадиола в сыворотке крови девяти самок белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*). 12-дневная цикличность изменения концентрации прогестерона, выявленная у этих самок, может быть результатом спонтанной овуляции у самок ежей. У самок ежей с выраженной цикличностью найдено реципрокное отношение концентраций прогестерона и эстрадиола в сыворотке крови. Эстральный цикл белогрудого ежа не проявляется внешними признаками. В мазке, взятом из клоаки ежа, мы не находим разных типов клеток и роговых чешуек, характерных для разных фаз эстрального цикла.

Ключевые слова: белогрудый еж, прогестерон, эстрадиол, эстральный цикл

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИПЭЭ РАН «Поведение позвоночных животных и биокommunikации» FFER-2024-0013.

Соблюдение этических стандартов. Работу с животными проводили согласно рекомендациям национального стандарта по принципам надлежащей лабораторной практики Российской Федерации ГОСТ 3 53434–2009 и при положительном заключении Комиссии по биоэтике ИПЭЭ РАН № 14 от 15.01.2018 г.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Концепция статьи – РМВ, ДМЕ, сбор материала – РМВ, анализ проб – ДМЕ, подготовка оригинального текста – РМВ, редактирование – РМВ, ДМЕ.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность анонимным рецензентам за конструктивные замечания и полезные рекомендации

Ссылка для цитирования: Рутовская М.В., Диатроптов М.Е. Динамика уровня прогестерона и эстрадиола у самок белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*, Erinaceidae, Eulipotyphla) в период гона // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105, № 2. С. 91–103. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020074>.

Dynamics of Progesterone and Estradiol Levels in Female White-Breasted Hedgehog (*Erinaceus roumanicus*, Erinaceidae, Eulipotyphla) during the Rutting Period

M.V. Rutovskaya*, M.E. Diatropov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

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

Abstract. This study examines the cyclical changes in serum progesterone and estradiol concentrations in female white-breasted hedgehogs (*Erinaceus roumanicus*). Nine female hedgehogs were used, and blood samples were collected after the emergence from hibernation. The concentration of progesterone and estradiol in the blood serum was determined using the enzyme immunoassay (ELISA). We identified a 12-day cyclicity of the increase in the level of progesterone concentration, which may be the result of spontaneous ovulation in female hedgehogs. The concentrations of progesterone and estradiol in the blood serum of female hedgehogs with pronounced cyclicity had a reciprocal ratio. The estrous cycle of the white-breasted hedgehog is not manifested by external signs, namely, different types of cells and horny scales characteristic of different phases of the estrous cycle, in a smear taken from the hedgehog's cloaca.

Keywords: white-breasted hedgehog, progesterone, estradiol, estrous cycle

Funding. The work was carried out within the framework of the State Assignment of the Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences “Behavior of Vertebrate Animals and Biocommunications” FFER-2024-0013.

Ethics declarations. Work with animals was carried out in accordance with the recommendations of the national standard on the principles of good laboratory practice of the Russian Federation GOST Z 53434-2009 and with a positive conclusion of the Bioethics Commission of the IPEE RAS No. 14 dated 15.01.2018.

Conflict of interests. The authors declare no obvious or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. Concept of the article– RMV, DME, collection of material– RMV, sample analysis– DME, preparation of the original text– RMV, editing– RMV, DME.

Acknowledgements. The authors express their sincere gratitude to the anonymous reviewers for their constructive comments and helpful suggestions.

For Citation: Rutovskaya M.V., Diatropov M.E. Dynamics of Progesterone and Estradiol Levels in Female White-Breasted Hedgehog (*Erinaceus roumanicus*, Erinaceidae, Eulipotyphla) during the Rutting Period. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 1. pp. 91–103. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626020074>

ВВЕДЕНИЕ

Восточноевропейский (или белогрудый) ёж (*E. concolor* Martin) недавно был разделен на два отдельных вида с парапатрическим распространением — *E. roumanicus* Barret-Hamilton, 1900 (северный белогрудый ёж) и *E. concolor* Martin, 1837 (южный белогрудый ёж, или южный еж) — по результатам биохимических и молекулярно-филогенетических исследований [1–3].

Северный белогрудый еж обитает в лесной зоне и близок европейскому ежу, так что может образовывать с ним гибриды [4–5]. Он активно распространяется к северу, вытесняя европейского. В начале XX века на территории современной Московской обл. отмечали преимущественно европейского ежа, в южной части Московской губернии в Коломенском и Серпуховском уездах [6] встречался белогрудый еж, в некоторых местах, вероятно, обитая симпатрично с европейским ежом. В настоящее время по большей части Московской области распространился белогрудый еж, образовав зону гибридизации с европейским ежом [4; 7]. Наличие гибридизации у этих двух видов позволяет предположить, что половая цикличность у них сходна.

Спячка у лесных ежей (род *Erinaceus*) обуславливает годовую цикличность жизнедеятельности. Спячка начинается в сентябре—ноябре, в зависимости от географической широты местности, погодных условий и степени запаса жира, а заканчивается в марте—апреле, в зависимости от времени схода снегового покрова [8–9]. Период гона начинается сразу после выхода животных из зимней спячки [9]. Для рода лесных ежей характерен промискуитет. Процесс спаривания у них занимает 3–10 мин. После успешного спаривания самец не охраняет самку от повторных спариваний с другими самцами. Поэтому за сезон размножения самка, как и самец, может спариваться с большим числом разных партнеров [10].

Выводки рождаются в начале лета, но при потере детенышей самка может принести потомство второй раз [6]. Однако выживаемость ежат из поздних выводков на севере ареала может быть низкой [11]. При этом на юго-западе Франции обычны два помета в год [12].

Для изучения репродуктивного цикла самок европейского ежа были проведены гистологические исследования [13] 136 особей в разное время года. Все точки поимки животных находились между 44 и 52° с.ш., где ежи вероятно могут иметь два вывода в год [14].

Самки европейских ежей не размножаются в год рождения, даже если они достигают веса взрослого животного. Их половая система неактивна

с октября до конца марта: рога матки и вагина маленькие. Беременные самки встречаются с мая по август. Во время лактации матка сокращается, но ни у одного животного в августе половая система не была в состоянии покоя, то есть они могли размножиться второй раз. Так, у девяти самок, недавно рожавших, была зарегистрирована повторная овуляция с июня по август. Деанизли считает, что овуляция у европейских ежей спонтанная [13].

Концентрация стероидных и тиреоидных гормонов в плазме крови имеет сезонную динамику, однако большинство работ по этой теме были проведены на европейском еже (15–18). У самцов европейских и северных белогрудых ежей пиковая концентрация тестостерона отмечена в феврале—марте, затем концентрация гормона плавно снижается к июлю, а резкое снижение до следовых количеств наблюдается в августе ([18–19]. Изменение концентрации тестостерона в плазме крови европейского ежа коррелировало ($r < 0.001$) с продолжительностью светового дня [18; 20].

У самок европейского ежа определяли концентрацию мелатонина в крови, которая не отличалась от таковой у самцов и не имела суточной цикличности. То же было отмечено для пролактина, хотя концентрация последнего имела сезонную варибельность. Были найдены незначительные различия в концентрации тироксина у самцов и самок со сходными сезонными колебаниями [18]. Этой работой ограничиваются исследования гормонов у самок ежей. Данные по гормональным циклам самок белогрудого ежа отсутствуют.

Цель настоящей работы — на основе регулярных измерений концентраций прогестерона и эстрадиола самок белогрудого ежа описать гормональный фон эстрального цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ РАН с использованием коллекции животных и оборудования ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих» в 2021–2022 гг. Исследования проведены на девяти половозрелых самках белогрудого ежа (табл. 1), отловленных в природе летом—осенью года, предшествующего эксперименту. С осени до весны самки ежей, у которых после выхода из гибернации брали образцы крови, зимовали в неотапливаемом помещении с диапазоном температуры от 0 до 7°C. Ежей содержали в отсеках площадью 1 м² при естественном освещении. Для подстилки использовали опилки, для гнездового материала — сено. Кормили ежей куриным фаршем с добавлением сырого яйца и витаминов. Вода была в свободном доступе. В зимний период

Таблица 1. Самки белогрудых ежей, использованные в экспериментах, их средний вес и даты выхода из спячки**Table 1.** Female white-breasted hedgehogs used in the experiments, their average weight and dates of emergence from hibernation

№ животного	Место отлова	Период эксперимента	Дата выхода из спячки	Средний вес, кг	Взятие анальных мазков	Частота взятия крови
36	Спасский район, Рязанская область	15.04. –27.05.2021	8.04.2021	1.05	ежедневно	через день
37	Спасский район, Рязанская область	15.04. –27.05.2021	9.04.2021	1.02	ежедневно	через день
38	Спасский район, Рязанская область	15.04. –27.05.2021	10.04.2021	1.06	ежедневно	через день
39	Спасский район, Рязанская область	15.04. –27.05.2021	12.04.2021	0.87	ежедневно	через день
44 Впадала в торпор 5–6.04.2022	НЭБ «Черноголовка» Московская область	20.03. –30.04.2022	6.03.2022	0.73	–	ежедневно
45	НЭБ «Черноголовка» Московская область	20.03. –30.04.2022	18.03.2022	0.79	–	ежедневно
46	Спасский район, Рязанская область	24.03. –19.04.2022	21.03.2022	0.99	–	ежедневно
49	Алатырский район, республика Чувашия	20.03. –19.04.2022	18.03.2022	0.78	–	ежедневно
50	Гороховецкий район, Владимирская область	20.03. –19.04.2022	2.03.2022	0.72	–	ежедневно

Примечание. Прочерк – в 2022 г. мазки из клоаки не брали.

Note. Dash – no cloacal swabs were taken in 2022.

все ежи находились в состоянии спячки; состояние гибернации контролировали визуально по отсутствию активности и поедания корма.

Процедуру взятия анализов проводили под наркозом, вызванным введением препарата «Золетил 100» (производитель Вирбак, Франция), в дозе 10 мкг на 1 кг веса животного. В 2021 г. у четырех самок ежедневно брали мазки из клоаки. Для этого пипеткой в клоаку вводили несколько капель физиологического раствора, после чего пипеткой же отсасывали примерно 0.05 мл этой жидкости, помещали ее на предметное стекло и стекло высушивали. Впоследствии мазки просматривали на содержание в них разных типов клеток и роговых чешуек. Поскольку разные типы клеток и роговые чешуйки в мазках обнаружены не были, в 2022 г. мазки из клоаки не брали.

Взятие крови проводили из поверхностных вен бедра в количестве около 0.5 мл в пробирки Эппендорфа в 2021 г. через день, а в 2022 г. ежедневно в течение 40 дней. Процесс взятия крови продолжался не более 7–10 мин. Кровь центрифугировали через 30 мин после взятия при 300 g дважды в течение 15 мин. Полученную сыворотку хранили не более месяца при температуре -20°C .

Концентрацию прогестерона и эстрадиола в сыворотке крови определяли методом иммуноферментного анализа, используя наборы «НВО Иммунотех», Россия. Чувствительность метода определения прогестерона составляла 0.4 нмоль/л, кросс-реактивность антител к дезоксикортикостерону – 0.07%, к кортикостерону – 0.03%, кортизолу – 0.01%. Чувствительность набора для определения эстрадиола – 40 пмоль/л, перекрестная реакция с эстроном – 2.2%, эстриолом – 1.4%.

Концентрацию гормонов определяли в дублях и для дальнейшего анализа использовали их среднее значение. Если показатели концентрации дублей различались более чем на 5%, выполняли повторное определение. Регистрацию цветной реакции проводили при помощи многоканального ИФА ридера ANTHOS2010, Австрия.

Вес ежей измеряли ежедневно перед процедурой взятия крови с помощью электронных весов фирмы CAS, модель MWP-3000 В (Корея), цена деления 0.1 г.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программного пакета Statistica Ultimate Academic 13 for Windows En. Учитывая характер распределения данных и небольшое число исследуемых животных ($n = 9$), использовали методы непараметрической статистики. Непараметрический тест Манн–Уитни применяли для сравнения веса самок с высоким пиковым значением концентрации прогестерона (в 3 раза превышающим базальный уровень) и веса самок с менее выраженными пиками (превышающими базальное значение концентрации прогестерона менее чем в 3 раза). Корреляцию между уровнем пика концентрации прогестерона в первом цикле и весом особи на день пика оценивали по величине коэффициента корреляции Спирмена. В статье приведены медианы и интерквартильный

размах Me (25%–75%). Результаты считали статистически значимыми при $p < 0.05$.

Для выявления периодов рассчитывали автокорреляционную функцию для каждого животного. Автокорреляционная функция — это характеристика, показывающая степень сходства временного ряда с его сдвинутой копией в зависимости от величины этого сдвига (лага). Для этого вычисляли коэффициент корреляции между значениями временного ряда и его сдвинутыми во времени копиями. В табл. 2 приведен пример такого расчета. В 2021 г. интервал между забором крови составлял 2 суток, соответственно, 1 точка лага соответствовала 2 сут. В 2022 г. при ежедневном заборе крови величина лага соответствовала числу суток. При этом данные ритмы не обязательно должны представлять синусоидальные колебания, как в случае Фурье-преобразования. Синхронность проявления динамики прогестерона между животными определяли методом расчета кросскорреляционной функции. Кросс-корреляция рассчитывает коэффициент корреляции между двумя разными рядами (в отличие от автокорреляции), сдвинутые между собой на разные временные интервалы (лаг), и ищет сдвиг, при котором коэффициент корреляции наибольший.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таблица 2. Пример результата расчета автокорреляционной функции по одному животному (еж № 44)

Table 2. Example of the result of calculating the autocorrelation function for one animal (hedgehog No. 44)

Сдвиг (лаг), сут	r	p
2	0.27	0.08
3	0.03	0.85
4	−0.06	0.71
5	−0.21	0.20
6	−0.2	0.22
7	−0.18	0.29
8	−0.05	0.77
9	−0.01	0.94
10	0.08	0.64
11	0.24	0.19
12	0.48	0.007
13	0.34	0.06
14	0.11	0.56
15	−0.04	0.85

Примечания. r — коэффициент корреляции, p — статистическая значимость. Жирным шрифтом выделено достоверное значение.

Notes. r is the correlation coefficient, p is statistical significance. Significant values are shown in bold.

Прогестерон. Базальная концентрация прогестерона в сыворотке крови самок в период отсутствия резких повышений гормона составляла 1.12 (1.05–1.39) нмоль/л ($n = 9$). Пиковые значения концентрации гормона наблюдали примерно каждые 12 суток (рис. 1, 2).

Пиковые значения концентрации прогестерона у трех самок снижаются в последующие циклы, у других трех самок пиковые значения концентрации прогестерона остаются примерно на одном уровне и только у одной самки третий пик был выше первых двух. Две самки вообще не демонстрировали цикличности в уровне концентрации прогестерона. У каждой из этих самок отмечено однократное повышение прогестерона в 2–2.5 раза относительно базального уровня. Эти повышения по времени совпадали с циклическими повышениями уровня прогестерона у циклирующих самок, что косвенно указывает на вероятный однократный эструс и у этих двух животных.

Для выявления циклики использовали метод автокорреляционного анализа в динамике уровня прогестерона. Для 5 из 9 самок был выявлен достоверный 12-суточный ритм и у одной самки цикличность изменения концентрации прогестерона 12 суток со значимостью $p = 0.13$ (табл. 3).

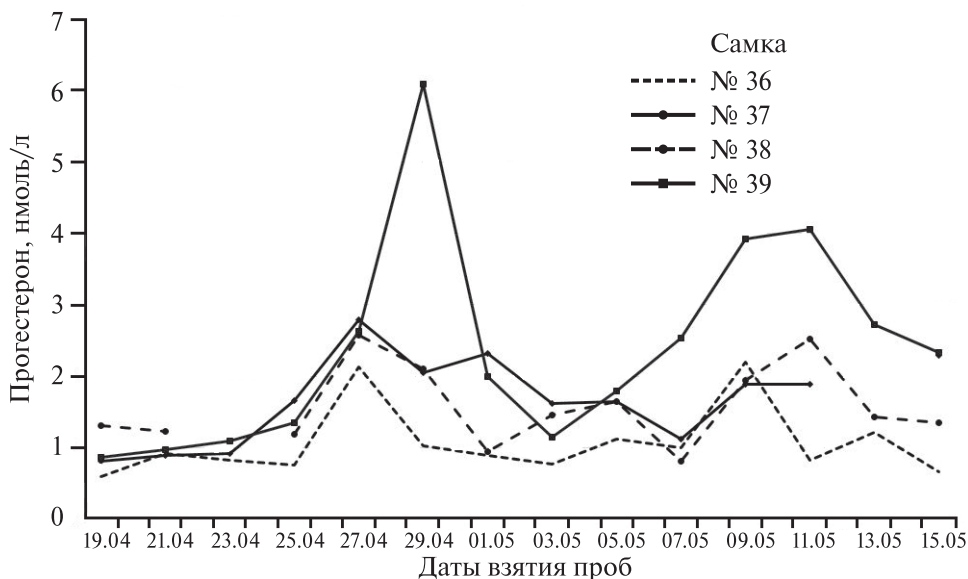


Рис. 1. Динамика концентрации прогестерона в сыворотке крови самок белогрудого ежа в период с 23 апреля по 15 мая 2021 г. Забор крови проводили через день

Fig. 1. Dynamics of progesterone concentration in the blood serum of female white-breasted hedgehogs from April 23 to May 15, 2021. Blood samples were collected every other day

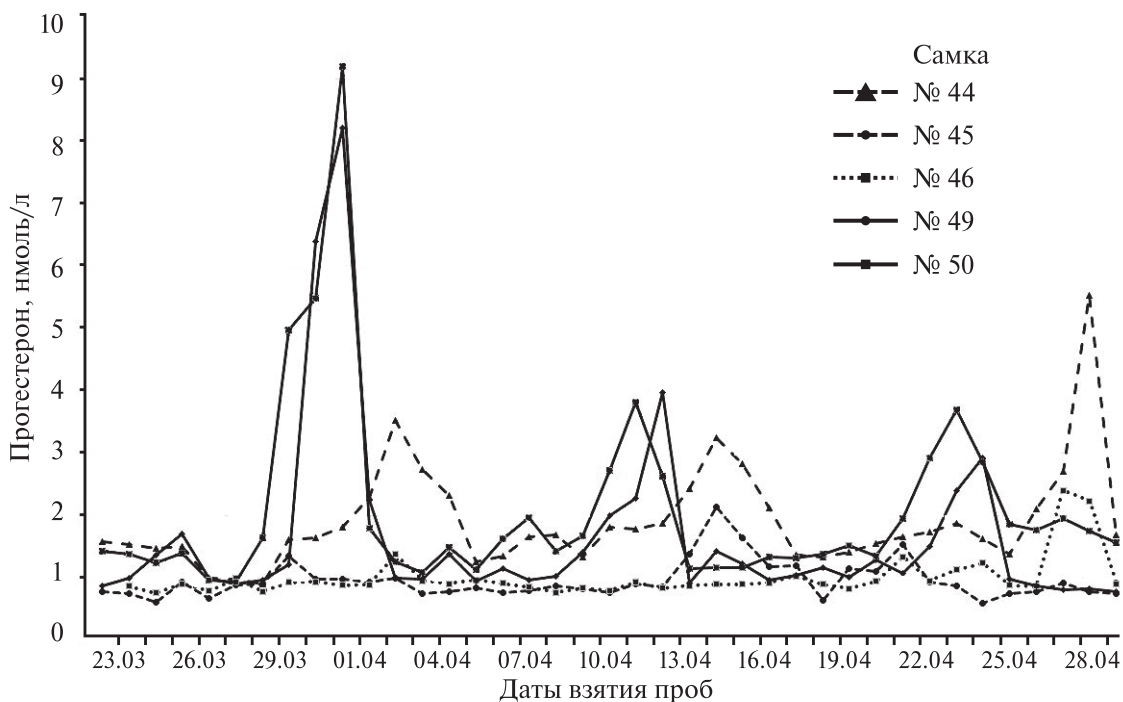


Рис. 2. Динамика концентрации прогестерона в сыворотке крови пяти самок белогрудого ежа в период с 23 марта по 30 апреля 2022 г. Забор крови проводили каждый день

Fig. 2. Dynamics of serum progesterone concentration in five female white-breasted hedgehogs from March 23 to April 30, 2022. Blood samples were collected daily

Таблица 3. Выявленные автокорреляционным методом периоды в динамике концентрации прогестерона

Table 3. Periods in the dynamics of progesterone concentrations identified by the autocorrelation method

Самка	Сдвиг	Период, сут	<i>r</i>	<i>p</i>
36	6	12	0.64	0.046
38	6	12	0.73	0.010
39	6	12	0.50	0.130
44	12	12	0.48	0.007
49	12	12	0.42	0.045
50	12	12	0.47	0.009

Примечания. *r* – коэффициент корреляции, *p* – статистическая значимость. Жирным шрифтом выделено достоверное значение. Самки 37, 45 и 46 не показали достоверных периодов в динамике концентрации прогестерона, поэтому в таблице не представлены

Notes. *r* is the correlation coefficient, *p* is statistical significance. Significant values are shown in bold. Females 37, 45 and 46 did not show significant periods in the dynamics of progesterone concentration, therefore they are not presented in the table

Таблица 4. Корреляция динамики концентрации прогестерона в крови у разных самок, показывающая ее синхронизацию у разных животных, выявленная кросскорреляционным анализом

Table 4. Correlation of the dynamics of progesterone concentration in the blood in different females, showing its synchronization in different animals, revealed by cross-correlation analysis

Самка 1	Самка 2	Сдвиг	<i>r</i>	<i>p</i>
49	50	0	0.70	0.001
44	50	4	0.36	0.024
44	49	4	0.38	0.017
36	37	0	0.6	0.030
36	38	0	0.44	0.150
37	38	0	0.27	0.360
39	36	1	0.81	0.001
39	37	1	0.60	0.030
39	38	1	0.62	0.020

Примечания. *r* – коэффициент корреляции, *p* – статистическая значимость. Жирным шрифтом выделено достоверное значение

Notes. *r* is the correlation coefficient, *p* is statistical significance. Significant values are shown in bold

С целью визуализации ритма весь исследуемый период был разделен на 12-суточные интервалы (рис. 3). На рисунке представлены изменения концентрации прогестерона в сыворотке крови у трех ежей на протяжении последовательных 12-суточных циклов. Наиболее выраженные изменения наблюдали у особей № 50 и № 49 (рис. 3Б и 3В). Первые пики концентрации прогестерона у них наиболее высокие, а последующие имеют меньшую амплитуду. Однако у самки № 44 (рис. 3А) пиковое значение концентрации прогестерона наблюдали на 3–5 дней позже, и в последнем цикле его величина была выше, чем в предыдущих. У первых двух животных циклы были синхронизированы. Применение кросскорреляционного анализа выявило статистически значимый положительный коэффициент корреляции без сдвига между значениями концентраций прогестерона

в крови самок № 49 и № 50, что доказывает синхронность динамики концентраций прогестерона у этих ежей. Значения концентрации прогестерона в крови у самки № 44 имели достоверную корреляцию со значениями концентрации прогестерона самок № 49 и № 50 при сдвиге в четверо суток (табл. 4). В 2021 г. у самок № 36, 37 и 39 также была выявлена синхронность динамики концентраций прогестерона (табл. 4), и только у ежа № 38 пиковые значения концентрации прогестерона не были синхронизированы с таковыми ежей № 36 и 37.

Эстрадиол. Концентрация эстрадиола у самок северного белогрудого ежа на протяжении исследуемого периода также постепенно снижалась (рис. 4). Вместе с тем мы отметили периодические 12-суточные колебания с максимумами 29 марта, 9–10 и 20–21 апреля. Однако автокорреляционный метод не выявил достоверной периодичности.

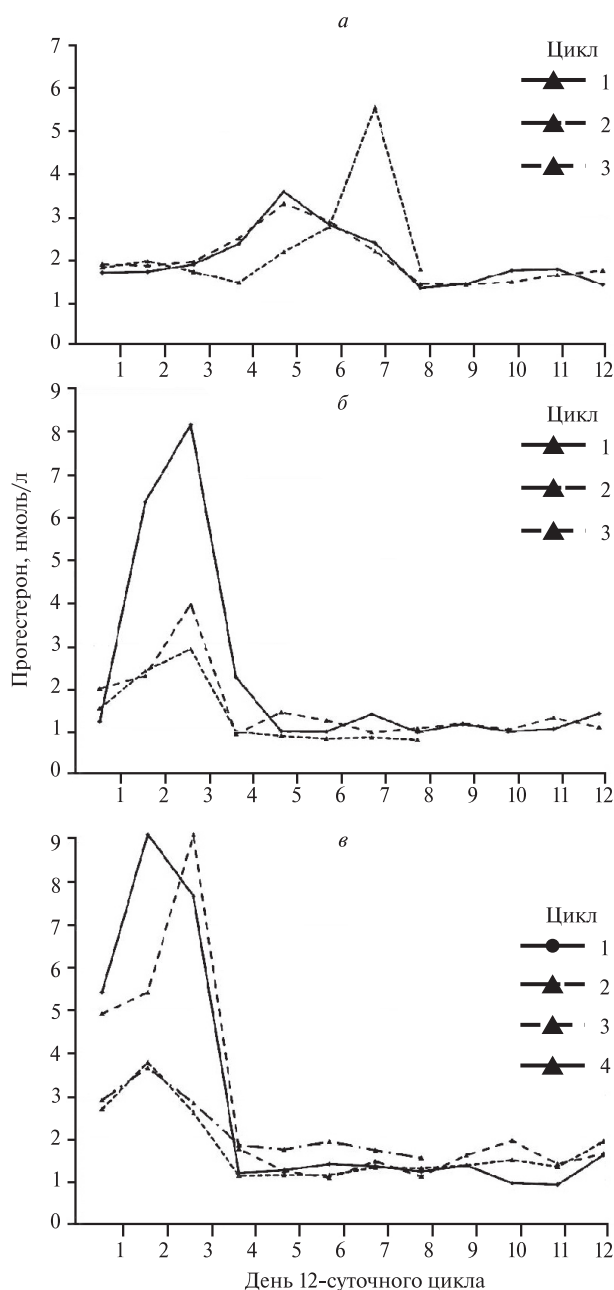


Рис. 3. Динамика концентрации прогестерона в сыворотке крови трех самок белогрудого ежа: А – № 44, Б – № 49, В – № 50 в последовательных 12-суточных циклах. Первый день первого 12-суточного цикла для № 44 и № 49 – 30 марта 2022 г., для № 50 – 18 марта 2022 г.

Fig. 3. Dynamics of progesterone concentration in the blood serum of three female white-breasted hedgehogs: А – No. 44, Б – No. 49, В – No. 50 in successive 12-day cycles. The first day of the first 12-day cycle for No. 44 and No. 49 was March 30, 2022, for No. 50 – March 18, 2022

Снижение концентрации эстрадиола соответствует резкому повышению уровня прогестерона, а после снижения прогестерона уровень эстрадиола начинает постепенно увеличиваться. Для самок с наиболее выраженными колебаниями исследуемых гормонов методом наложенных эпох нами был построен усредненный график (рис. 5). В области 7–10 порядкового дня 12-суточного периода наблюдается реципрокная динамика эстрадиола и прогестерона с коэффициентом корреляции $r = -0.79$ ($p = 0.2$). Максимальный уровень эстрадиола 505 (432–603) пмоль/л мы наблюдали на 7-й день цикла, а к десятому дню концентрация эстрадиола статистически значимо снижалась до 371 (320–428) пмоль/л ($p = 0.006$), тогда как концентрация прогестерона на 7-й день цикла, напротив, находилась на фоновом уровне в 1.5 (1.2–1.7) нмоль/л, а к десятому дню имела максимальные показатели 6.1 (3.3–8.7) ($p = 0.001$). Особенно четко эта закономерность просматривалась в первых циклах сезона.

Масса тела. Сразу после зимовки медиана массы тела экспериментальных животных составляла 741 (671–984) г. После выхода из спячки ежи начинали активно кормиться и за период эксперимента прибавляли в весе в среднем 13% (табл. 4). Ежи, у которых уровень прогестерона увеличивался в моменты пиков более чем в 3 раза, имели на этот момент более низкий вес (медиана 748.8 (718.5–782.0) г, $n = 4$), по сравнению с самками, у которых пики прогестерона были низкими (медиана 984.2 (967.0–991.7) г; $n = 5$) (Mann–Whitney U Test, $z = -2.327$, $p = 0.0159$). Прослеживается четкая отрицательная связь между пиковым значением гормона и весом особи на этот день: чем больше вес, тем ниже пиковое значение (Spearman correlation $r = -0.773$, $p < 0.05$) (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Овуляции у самок европейских ежей начинаются с середины апреля [13]. Согласно данным Деанизли [13], все беременные самки содержали, по крайней мере, один набор более старых желтых тел псевдобеременности, причем достаточно часто желтые тела указывают на наличие двух или трех предшествующих спариваний [13]. Это позволяет предположить, что половая цикличность у самок ежей спонтанная. Мы выявили циклические изменения концентрации прогестерона, которые начинаются у самок ежей спустя менее недели после их выхода из спячки, и определили продолжительность периода такого цикла – 12 суток. Пик концентрации эстрадиола приходится на момент овуляции, затем в результате секреции желтых тел повышается уровень прогестерона [21].

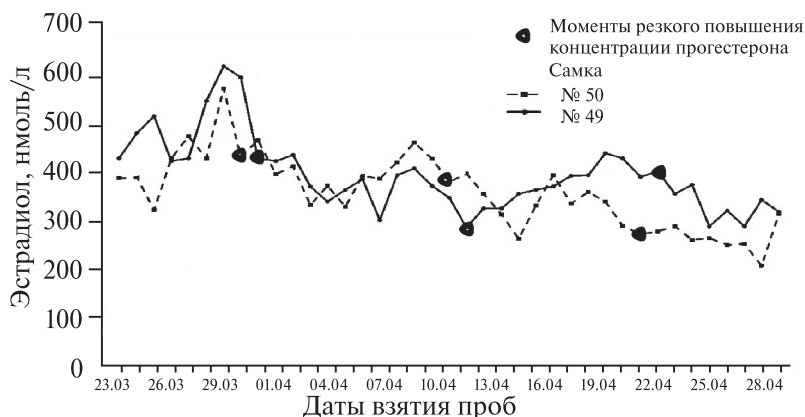


Рис. 4. Динамика уровня эстрадиола в сыворотке крови у двух самок белогрудого ежа

Fig. 4. Dynamics of estradiol levels in the blood serum of two female white-breasted hedgehogs

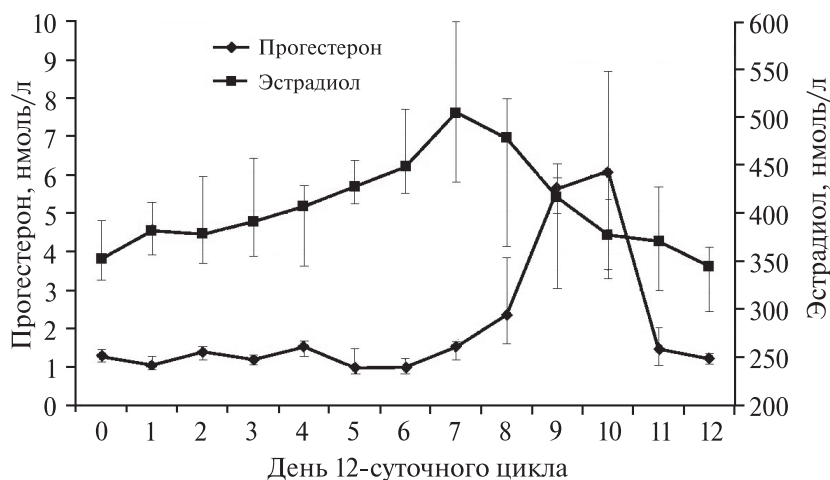


Рис. 5. Усредненная динамика концентраций прогестерона и эстрадиола у ежей. Использован метод наложенных эпох по данным, полученным на ежах № 49 и 50, с наиболее выраженным колебанием прогестерона. Представлены медиана и интерквартильный размах

Fig. 5. Average dynamics of progesterone and estradiol concentrations in hedgehogs. The superimposed epoch method was used for data obtained from hedgehogs No. 49 and 50, which had the most pronounced fluctuations in progesterone. The median and interquartile range are presented

Таблица 5. Изменения веса самок белогрудого ежа в период эксперимента

Table 5. Changes in the weight of female white-breasted hedgehogs during the experimental period

№ самки	Средний вес за 5 суток, г		Прирост веса, %	Вес на момент 1 цикла (прогестерон), г
	В начале эксперимента	В конце эксперимента		
36	953.1	1133.0	16	1099
37	931.3	1118.0	17	967
38	1004.5	1064.0	6	984
39	706.7	1033.4	32	678
44	726.0	761.1	5	735
45	746.4	829.3	10	830
46	1002.8	1010.6	1	991
49	756.8	882.6	14	778
50	660.8	789.8	16	700

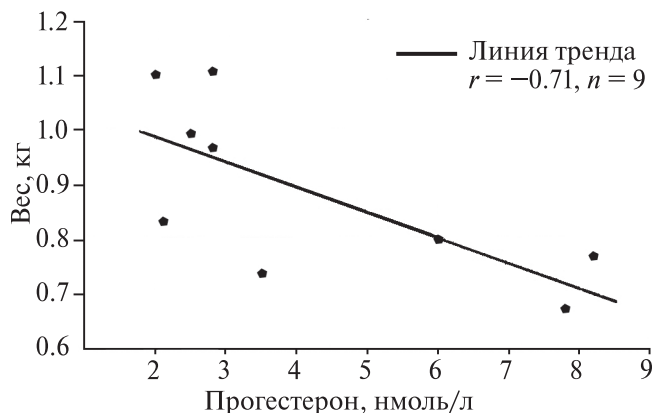


Рис. 6. Связь между концентрацией прогестерона и весом самки в день пиковой концентрации гормона в первом цикле. Точки отражают положение каждой особи в соответствующих осях

Fig. 6. Relationship between progesterone concentration and female weight on the day of peak hormone concentration in the first cycle. The dots represent the position of each individual in the corresponding axes

Для млекопитающих известно, что динамика уровня прогестерона и эстрадиола в пред- и постовуляторный период имеет реципрокное отношение. Постепенное нарастание уровней лютеинизирующего и фолликулостимулирующего гормонов приводит к повышению продукции эстрадиола. После овуляции и нарастания продукции прогестерона желтым телом наблюдается подавление эстрогенстимулирующей функции гипоталамо-гипофизарной оси [21]. Это может объяснять реципрокное отношение концентраций прогестерона и эстрадиола, которые были отмечены у самок с выраженной цикличностью. В свою очередь, изменения концентрации прогестерона в крови отражают эстральный цикл белогрудых ежей.

Эстральный цикл у других видов изучен только у самок индийского ошейникового ежа (*Hemiechinus auritus collaris*) [22]. Это мелкие, по сравнению с лесными ежами, животные весом 200–500 г. Эстральный цикл у ошейникового ежа длится 7.9 дней, что было рассчитано по результатам гистологических исследований: у 10 самок ежей регулярные эстральные циклы выражались в увеличении массы матки и яичников во время проэструсной фазы цикла, затем в фазе течки отмечали признаки дистрофии маточного эпителия. При метэструсе дегенерация

и регенерация протекают совместно. Секреторная активность минимальна, просветы желез пустые во время диэструса [22]. У белогрудого ежа цикл в полтора раза длиннее и внешне не проявляется — во влажалищном мазке отсутствуют клетки и роговые чешуйки разных типов, которые характерны для разных фаз эстрального цикла в вагинальных мазках грызунов [23].

Интересно отметить факт четырехсуточной кратности установленных циклов: у ошейникового ежа 8 сут, у белогрудого 12 сут. В 2021 г. для всех исследованных нами самок белогрудого ежа были зарегистрированы синхронные циклы, а в 2022 г. цикл одной из самок отставал от циклов самок основной группы на 4 сут. Ранее нами был показан четырехсуточный ритм уровня тестостерона в сыворотке крови самцов белогрудого ежа, наблюдающийся синхронно у разных особей [24]. Таким образом, во времени четырехсуточный ритм тестостерона самцов приурочен к эстральным циклам разных самок, что биологически целесообразно. Причина появления такого ритма пока не установлена, в динамике тестостерона он отмечается и у человека [25].

Период гона ежей начинается сразу после выхода их из спячки, когда ежи имеют наиболее низкий вес [9]. Наши данные показали обратную зависимость между весом самок ежей и активностью их гормональной секреции: чем выше вес, тем ниже уровень концентрации прогестерона. Жировая ткань влияет на функцию половых желез посредством секреции адипокинов, таких как лептин, адипонектин, грелин и резистин. Показано, что повышение уровня циркулирующего лептина неблагоприятно воздействует на гранулезные и тека-клетки, что нарушает баланс выработки андрогенов и эстрогенов и может приводить к бесплодию, в том числе вследствие ановуляции [26]. Повышение концентрации прогестерона происходит в результате секреторной активности желтых тел, формирующихся в результате овуляции [21] и опосредовано может зависеть от степени жировых накоплений ежа. Таким образом, быстрый набор веса у ежей после спячки может влиять на успешность их размножения, однако для того, чтобы определить, каким образом жировые накопления влияют на динамику концентрации гормонов и размножение ежей, требуются дополнительные исследования, которые выходят за рамки настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Банникова А.А., Крамеров Д.А., Василенко В.Н. и др. Полиморфизм ДНК ежей рода *Erinaceus* и политипичность таксона *E. concolor* (Insectivora, Erinaceidae). *Зоологический журнал*. 2003. Т. 82. № 1. С. 1–11.
2. Filippucci M.G., Simson S. Allozyme variation and divergence in Erinaceidae (Mammalia, Insectivora). *Israel Journal of Zoology*. 1996. Vol. 42. Pp. 335–345. <https://doi.org/10.1080/00212210.1996.10688857>
3. Arslan A., Zima J., Özparlak H. C-heterochromatin variation in the karyotype reflects species level distinction between *Erinaceus roumanicus* and *E. concolor* (Eulipotyphla: Erinaceidae) in Turkey *Zootaxa*. 2008. Vol. 1961. Pp. 1–10. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1961.1>
4. Банникова А.А., Лебедев В.С., Рутовская М.В. и др. Генетическая идентификация и гибридизация обыкновенных ежей Центральной России. В сб.: *Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация*: Материалы конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 9.
5. Bogdanov A.S., Vannikova A.A., Pirusskii Yu.M. et al. The first genetic evidence of hybridization between west european and northern white-breasted hedgehogs (*Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus*) in Moscow Region. *Biology Bulletin*. 2009. Vol. 36. № 6. Pp. 647–651. <https://doi.org/10.1134/S106235900906017X>
6. Огнев С.И. *Звери Восточной Европы и Северной Азии*. Т. 1. Насекомоядные и Летучие мыши. М. – Л.: Госиздат, 1928. 631 с.
7. Zolotareva K.I., Belokon M.M., Belokon Y.S. et al. Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2021. Vol. 132. Pp. 174–195. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa135>
8. Темботова Ф.А. *Ежи Кавказа*. Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН, 1997. 80 с.
9. Кучерук В.В., Карасёва Е.В. Ежи. В сб.: *Итоги мечения млекопитающих*. М.: Наука, 1980. С. 47–57.
10. Reeve N.J. *Hedgehogs*. London: T. and A.D. Poyser, 1994. 313 p.
11. Карасёва Е.В., Готфрид А.Б., Дубинина Н.В. Образ жизни обыкновенных ежей (*Erinaceus europaeus*) и их роль в природном очаге лептоспироза в Ярославской области (по наблюдениям за мечеными особями). *Зоологический журнал*. 1979. Т. 58. № 5. С. 705–715.
12. Saboureau M., Castaing L. Hibernation and reproduction in the female hedgehog. В сб.: I. Assenmacher & J. Biassin (eds). *Endocrine Regulations as Adaptive Mechanisms to the Environment*, CNRS. Paris. 1985. Pp. 191–200.
13. Deanesly R. The Reproductive processes of certain mammals. Part VI. The reproductive cycle of the female hedgehog. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biology*. 1934. Vol. 223. Pp. 239–276. <https://doi.org/10.1098/rstb.1934.0006>
14. Girod C., Dubois P., Cure M. Recherches sur les correlations hypophyso-genitales chez la femelle de hérisson (*Erinaceus europaeus* L.). *Annals Endocrinology*. 1967. Vol. 28. Pp. 581–610.
15. Saboureau M., Boissin J. Variations saisonnières de la testostéronémie et de la thyroïdémie chez le hérisson (*Erinaceus europaeus* L.). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*. 1978. Vol. 286. Pp. 1479–1482.
16. Saboureau M., Dutourné B. The reproductive cycle in the male hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): a study of endocrine and exocrine testicular functions. *Reproduction Nutrition Development*. 1981. Vol. 21. Pp. 109–126. <https://doi.org/10.1051/rnd:19810110>
17. Dutourné B., Saboureau M. An endocrine and histophysiology study of the testicular annual cycle in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). *General and comparative endocrinology*. 1983. Vol. 50. Pp. 324–332. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(83\)90233-2](https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90233-2)
18. Fowler P.A. Seasonal endocrine cycles in the European hedgehog, *Erinaceus europaeus*. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1988. Vol. 84. Pp. 259–272. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0840259>
19. Рутовская М.В., Диатроптов М.Е. Сезонные изменения концентрации тестостерона и тироксина у самцов белогрудого ежа. *Зоологический журнал*. 2022. Т. 101. № 2. С. 228–240. <https://doi.org/10.31857/S0044513421120114>
20. Omari B., Lacroix A., Saboureau M. Daily and seasonal variations in plasma LH and testosterone concentrations in the adult male hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Journal of Reproduction and Fertility*. 1989. Vol. 86. Pp. 145–155.
21. Lamb G.C., Smith M.F., Perry G.A. et al. Reproductive endocrinology and hormonal control of the estrous cycle. *The bovine practitioner*. 2010. Vol. 44. № 1. Pp. 18–26. <https://doi.org/10.21423/bovine-vol44no1p18-26>
22. Sharma A., Mathur R.S. Histomorphological Changes in the Reproductive Tract of Female *Hemiechinus auritus collaris*, Gray in Relation to the Estrous Cycle. *Acta Zoologica*. 1974. Vol. 55. № 4. Pp. 235–243. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1974.tb00199.x>
23. Громов И.М., Поляков И.Я. *Фауна СССР. Млекопитающие*. Т. 3. Вып. 8. Полевки (Microtinae). Труды ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1977. 504 с.
24. Rutovskaya M.V., Kosyreva A.M., Diatroptov M.E. Ultradian and infradian rhythms in the dynamic of testosterone concentration in the serum of white-breasted hedgehog *Erinaceus roumanicus*. *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10. № 1. Pp. 6334. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63399-5>
25. Диатроптов М.Е. Инфрадианный ритм изменения уровня стероидных гормонов и рецепторного антагониста интерлейкина-1 у мужчин зрелого возраста. *Иммунология*. 2011. № 6. С. 324–328.
26. Metwally M., Li T.C., Ledger W.L. The impact of obesity on female reproductive function. *Obesity reviews*. 2007. Vol. 8. Pp. 515–523. <https://doi.org/10.1111/j.1467-789X.2007.00406.x>

REFERENCES

1. Bannikova A.A., Kramerov D.A., Vasilenko V.N. et al. Polimorfizm DNK ezhej roda *Erinaceus* i politipichnost' taksona *E. concolor* (Insectivora, Erinaceidae). [DNA polymorphism of erinaceus hedgehogs and *E. concolor* taxon (Insectivora, Erinaceidae)]. *Zoologicheskij zhurnal*. 2003; **82**: 1–11. (In Russ).
2. Filippucci M.G., Simson S. Allozyme variation and divergence in Erinaceidae (Mammalia, Insectivora). *Israel Journal of Zoology*. 1996; **42**: 335–345. <https://doi.org/10.1080/00212210.1996.10688857>
3. Arslan A., Zima J., Özparlak H. C-heterochromatin variation in the karyotype reflects species level distinction between *Erinaceus roumanicus* and *E. concolor* (Eulipotyphla: Erinaceidae) in Turkey. *Zootaxa*. 2008; **1961**: 1–10. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1961.1.1>
4. Bannikova A.A., Lebedev V.S., Rutovskaya M.V. et al. Geneticheskaya identifikaciya i gibrizaciya obyknovennyh ezhej Central'noj Rossii. [Genetic identification and hybridization of common hedgehogs of Central Russia.] V sb.: *Celostnost' vida u mlekopitayushchih: izoliruyushchie bar'ery i gibrizaciya: Materialy konferencii*. M.: Tovarishchestvo nauchnyh izdanij KMK, 2010, p. 9. (In Russ).
5. Bogdanov A.S., Bannikova A.A., Pirusskii Yu.M. et al. The first genetic evidence of hybridization between west european and northern white-breasted hedgehogs (*Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus*) in Moscow Region. *Biology Bulletin*. 2009; **36**: 647–651. <https://doi.org/10.1134/S106235900906017X>
6. Ognev S.I. *Zveri Vostochnoj Evropy i Severnoj Azii*. T. 1. Nasekomoyadnye i Letuchie myshi. [Animals of Eastern Europe and Northern Asia. Vol. 1. Insectivores and Bats.] M. – L.: Gosizdat. 1928. 631 pp. (In Russ).
7. Zolotareva K.I., Belokon M.M., Belokon Y.S. et al. Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2021; **132**: 174–195. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa135>
8. Tembotova F.A. *Ezhi Kavkaza*. [Caucasian hedgehogs.] Nal'chik: Izd-vo KBNC RAN, 1997. 80 pp. (In Russ).
9. Kucheruk V.V., Karasyova E.V. *Ezhi*. [Hedgehogs]. V sb.: *Itogi mecheniya mlekopitayushchih*. M.: Nauka, 1980, pp. 47–57. (In Russ).
10. Reeve N.J. *Hedgehogs*. London: T. and A.D. Poyser, 1994. 313 pp.
11. Karasyova E.V., Gotfrid A.B., Dubinina N.V. Obraz zhizni obyknovennyh ezhej (*Erinaceus europaeus*) i ih rol' v prirodnom ochage leptospiroza v Yaroslavskoj oblasti (po nablyudeniya za mechenymi osobiyami). [The lifestyle of common hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) and their role in the natural foci of leptospirosis in the Yaroslavl region (based on observations of tagged individuals)]. *Zoologicheskij zhurnal*. 1979; **58**: 705–715. (In Russ).
12. Saboureau M., Castaing L. Hibernation and reproduction in the female hedgehog. В сб.: I. Assenmacher & J. Bioassin (eds). *Endocrine Regulations as Adaptive Mechanisms to the Environment*. CNRS. Paris. 1985, pp. 191–200.
13. Deanesly R. The Reproductive processes of certain mammals. Part VI. The reproductive cycle of the female hedgehog. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biology*. 1934; **223**: 239–276. <https://doi.org/10.1098/rstb.1934.0006>
14. Girod C., Dubois P., Cure M. Recherches sur les correlations hypophyso-genitales chez la femelle de hérisson (*Erinaceus europaeus* L.). *Annals Endocrinology*. 1967; **28**: 581–610.
15. Saboureau M., Boissin J. Variations saisonnières de la testostéronémie et de la thyroïdémie chez le hérisson (*Erinaceus europaeus* L.). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*. 1978; **286**: 1479–1482.
16. Saboureau M., Dutourné B. The reproductive cycle in the male hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): a study of endocrine and exocrine testicular functions. *Reproduction Nutrition Development*. 1981; **21**: 109–126. <https://doi.org/https://doi.org/10.1051/rnd:19810110>
17. Dutourné B., Saboureau M. An endocrine and histophysiology study of the testicular annual cycle in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.). *General and comparative endocrinology*. 1983; **50**: 324–332. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(83\)90233-2](https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90233-2)
18. Fowler P.A. Seasonal endocrine cycles in the European hedgehog, *Erinaceus europaeus*. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1988; **84**: 259–272. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0840259>
19. Rutovskaya M.V., Diatropov M.E. Sezonnnye izmeneniya koncentracii testosterona i tiroksina u samcov belogrudogo ezha. [Seasonal changes in testosterone and thyroxine concentrations in white-chested hedgehog males (*Erinaceus roumanicus*, Erinaceidae, Eulipotyphla)] *Zoologicheskij zhurnal*. 2022; **101**: 228–240. <https://doi.org/10.31857/S0044513421120114> (In Russ).
20. Omari B., Lacroix A., Saboureau M. Daily and seasonal variations in plasma LH and testosterone concentrations in the adult male hedgehog (*Erinaceus europaeus*). *Journal of Reproduction and Fertility*. 1989; **86**: 145–155.
21. Lamb G.C., Smith M.F., Perry G.A. et al. Reproductive endocrinology and hormonal control of the estrous cycle. *The bovine practitioner*. 2010; **44**: 18–26. <https://doi.org/10.21423/bovine-vol44no1p18-26>
22. Sharma A., Mathur R.S. Histomorphological Changes in the Reproductive Tract of Female *Hemiechinus auritus collaris*, Gray in Relation to the Estrous Cycle. *Acta Zoologica*. 1974; **55**: 235–243. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1974.tb00199.x>
23. Gromov I.M., Polyakov I.Ya. Fauna SSSR. Mlekopitayushchie. T. 3. V. 8. Polevki (Microtinae). [Fauna of the USSR. Mammals. Vol. 3. Issue 8. Voles (Microtinae)]. Trudy ZIN AN SSSR. L.: Nauka, 1977. 504 pp. (In Russ).

24. Rutovskaya M.V., Kosyreva A.M., Diatroptov M.E. Ultradian and infradian rhythms in the dynamic of testosterone concentration in the serum of white-breasted hedgehog *Erinaceus roumanicus*. *Scientific Reports*. 2020; **10**: 6334. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63399-5>
25. Diatroptov M.E. Infradiannyj ritm izmeneniya urovnya steroidnyh gormonov i receptornogo antagonista interlejkina-1 u muzhchin zrelogo vozrasta. [The infradian rhythm of variations of steroid hormone and interleukin-1 receptor antagonist levels in adult men]. *Immunologiya*. 2011; (6): 324–328. (In Russ).
26. Metwally M., Li T.C., Ledger W.L. The impact of obesity on female reproductive function. *Obesity reviews*. 2007; **8**: 515–523. <https://doi.org/10.1111/j.1467-789X.2007.00406.x>

Сведения об авторах

About the authors

Марина Владимировна Рutowская – д-р биол. наук, ст. н. с. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: desmana@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-3964-1529>

Marina Vladimirovna Rutovskaya – Dr. biol. Sciences, senior researcher of Institute of Problems ecology and evolution named after. A.N. Severtsov RAS, Moscow, Russian Federation
E-mail: desmana@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-3964-1529>

Михаил Евгеньевич Диатроптов – д-р биол. наук, ст. н. с. Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: diatrom@inbox.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6404-0042>

Mikhail Evgenievich Diatroptov – Dr. biol. Sciences, senior researcher Institute of Ecology and Evolution named after. A.N. Severtsov RAS, Moscow, Russian Federation
E-mail: diatrom@inbox.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6404-0042>

Поступила в редакцию 28.03.25
После доработки 07.02.26
Принята к публикации 08.02.26

Received March 28, 2025
Revised February 07, 2026
Accepted February 08, 2026

Травматизм черепа и атланта енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834; Canidae, Carnivora) в Центральной России

П.Н. Кораблев^{1,*}, Н.П. Кораблев^{2,3}, М.П. Кораблев⁴

¹Центрально-Лесной государственный заповедник, Тверская обл.,
Нелидовский г.о., пос. Заповедный, Российская Федерация

²Государственный природный заповедник «Полистовский», Псковская область,
Бежаницкий район, п. Бежаницы, Российская Федерация

³Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, Псковская область,
г. Великие Луки, Российская Федерация

⁴Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, Российская Федерация

*e-mail: cranlab@mail.ru

Аннотация. Изучена коллекция черепов ($n = 523$) енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), которые были собраны в Тверской (452 экз.), Псковской (27 экз.) и Вологодской (44 экз.) областях и среди которых с травмами оказались 18.1%. С учетом осложненных переломов зубов (25.4%) общий уровень травматизма составил 43.5%. Из 100 осмотренных первых шейных позвонков (атлантов) травмированы 10%. Характер и топография травм свидетельствуют, что укусы нанесены барсуком (*Meles meles* L., 1758) и лисицей (*Vulpes vulpes* L., 1758). Травматизм черепа и зубов – причина снижения жизнеспособности и продолжительности жизни енотовидных собак. До 3 лет и более доживает только 9% животных.

Ключевые слова: енотовидная собака, барсук, лисица, череп, зубы, атлант, травмы

Финансирование. Данная работа выполнена в рамках темы государственного задания ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник» № 1022092900008-7-1.6.12 «Оценка состояния популяций млекопитающих на основе комплексного изучения краниологических коллекций и анализа генетического разнообразия». Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Сбор материала, работа с коллекцией черепов, анализ данных, написание рукописи – КПН; сбор материала, обсуждение результатов, анализ данных литературы – КНП; обсуждение результатов, редактирование рукописи – КМП.

Благодарности. Авторы благодарят старшего научного сотрудника Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН Александра Вадимовича Лаврова за конструктивные критические замечания и консультативную помощь в работе над материалом.

Ссылка для цитирования: Кораблев П.Н., Кораблев Н.П., Кораблев М.П. Травматизм черепа и атланта енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834; Canidae, Carnivora) в Центральной России // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том. 105, № 2. С. 104–120. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020089>

Traumatism of the Skull and Atlas of the Raccoon Dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834; Canidae, Carnivora) in Central Russia

P.N. Korablev^{1,*}, N.P. Korablev^{2,3}, M.P. Korablev⁴

¹ Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Tver oblast, Russian Federation

² Polistovsky State Nature Reserve, Bezhanitsy, Pskov oblast, Russian Federation

³ Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Pskov oblast, Russian Federation

⁴ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

*e-mail: cranlab@mail.ru

Abstract. The skulls of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) ($n = 523$) from the Tver ($n = 452$), Pskov ($n = 27$), and Vologda ($n = 44$) regions of Russia were examined. Of these skulls, 18.1% showed cranial trauma. Taking into account the complicated dental fractures (25.4%), the overall injury rate was 43.5%. Among 100 first cervical vertebrae (atlases) examined, 10% had injuries. The pattern and location of these traumas suggest they were inflicted by badgers (*Meles meles* L., 1758) and red foxes (*Vulpes vulpes* L., 1758). Such skull and dental injuries reduce the viability and lifespan of raccoon dogs. Only 9% individuals live beyond three years.

Keywords: raccoon dog, badger, fox, skull, teeth, atlas, injuries

Funding. This work was carried out within the state assignment of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve “Assessment of the status of mammal populations based on the integrated study of craniological collections and analysis of genetic diversity”, project no. 1022092900008-7-1.6.12. No additional grants were received for conducting or supervising this specific study.

Ethics declarations. This study did not involve experiments on humans or live animals falling under the scope of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interests. The authors declare no actual or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. KPN: material collection, work with skull collections, data analysis, and manuscript preparation; KNP: material collection, data analysis, literature review, and discussion of results; KMP: discussion of results and manuscript editing.

Acknowledgements. The authors are grateful to Alexander Lavrov, Senior Researcher at the Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, for constructive critical comments and consultative assistance in working with the material.

For Citation: Korablev P.N., Korablev N.P., Korablev M.P. Traumatism of the skull and atlas of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834; Canidae, Carnivora) in Central Russia. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 2. pp. 104–120. <https://doi.org/10.7868/S3034545626020089>

ВВЕДЕНИЕ

Быстрое расширение ареала и увеличение численности енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834), интродуцированной в Европе, вызвало закономерный интерес зоологов к этому процессу. Внимание исследователей было направлено, в том числе, и на изучение конкурентных взаимоотношений интродуцента с аборигенными видами хищных млекопитающих одного с ней размерного класса: рыжей лисицей (*Vulpes vulpes* L., 1758) и европейским барсуком (*Meles meles* L., 1758) [16; 19], а также с одичавшими домашними кошками *Felis catus* Linnaeus, 1758. В эпидемиологическом плане оценивались возможности передачи енотовидной собаке бешенства с этими видами [18].

Сравнительное изучение экологии лисицы и енотовидной собаки в северо-восточной Германии с использованием радиотелеметрии позволило сделать вывод, что наличие широко распространенных, доступных пищевых ресурсов, различия в составе рациона и четкие различия в использовании территории предотвращают конкуренцию между двумя видами в сельскохозяйственных ландшафтах [16].

Согласно результатам другого исследования на основе радиослежения за барсуками и енотовидными собаками в норах, проведенном в Беловежской пушче (восточная Польша), толерантное отношение барсуков к совместному с енотовидной собакой использованию нор способствовало успешному вхождению интродуцента в нативные сообщества [19].

Изучение коллекции черепов енотовидной собаки показало значительную частоту травм, а анализ причин их возникновения позволил прийти к заключению, что взаимоотношения между енотовидной собакой, барсуком и лисицей в Центральной России в большей степени конкурентные, чем представлялось ранее на основе материалов из Польши и Чехии. Возможность интерпретировать характер и топографию травм черепа с точки зрения экологии и поведения животных расширяет наши представления о биологии и взаимоотношениях видов. Коллекционный остеологический материал позволяет исследовать некоторые аспекты этих взаимоотношений.

Анализ данных о частоте возникновения и причинной обусловленности травм черепа волка *Canis lupus* L., 1758 [4] показал, что публикаций по проблеме травматизма черепа хищных млекопитающих мало. В отечественной научной литературе нашлась лишь одна публикация, посвященная этому вопросу [8]. В ряде статей обсуждаются аномалии и травмы зубной системы енотовидной собаки [3; 23; 25] и связанные с ними патологии пародонта

[21–22]. Примечательно, что в одной из цитируемых работ авторы отметили широкий спектр остеофитов и несколько случаев остеоартрита, но не обнаружили травм на лицевом или мозговом отделах черепа [21]. Нетипичные костные выросты на межтеменных и теменных костях описаны также для волка и енотовидной собаки Беларуси [7].

Анализ публикаций свидетельствует, что исследования черепов енотовидной собаки в основном сконцентрированы на изучении одонтологических аномалий и травм, морфометрических особенностей зубной системы [22] и патологий пародонта. Могли ли яркие проявления травматизма костей черепа остаться без внимания ученых? Создается впечатление, что многочисленные отверстия от клыков, переломы нижних челюстей и другие нарушения целостности костей являются особенностью енотовидных собак центральной части России. Однако это не так.

В одной из работ при сравнительном анализе физиологического состояния аборигенных и интродуцированных популяций енотовидной собаки мы уже приводили краткий обзор частоты проявления травм на черепе [3]. Эти исследования выявили различную частоту травматизма черепа практически во всех выборках, в том числе в автохтонных и инвазивных популяциях. Тем не менее в этом описании, хотя и выполненном на большом по объему материале ($n = 542$), подробно не обсуждаются причины происхождения травм. Кроме того, атлант не был предметом изучения зоологов, работающих с черепами хищных. Настоящая статья призвана восполнить данные пробелы в исследовании травматизма черепа у трех представителей семейства Canidae.

Цель исследования – подробное описание травм черепа и атланта енотовидной собаки, анализ причин их возникновения и обсуждение взаимоотношений симпатрических видов семейства Canidae в центральной части России.

При интерпретации результатов мы будем неоднократно прибегать к сравнению с данными, полученными для волка [4], что позволит более объективно оценить уровень травматизма для обеих видов.

МЕТОДИКА И ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ

Изучена коллекция черепов ($n = 523$) енотовидной собаки, собранных в разных районах Тверской ($n = 452$), Псковской ($n = 27$) и Вологодской ($n = 44$) областей. Коллекция Дарвиновского государственного природного заповедника (Вологодская обл.) собрана в 1957–1980 гг. (преимущественно 1963–1964 гг.). В Центрально-Лесном

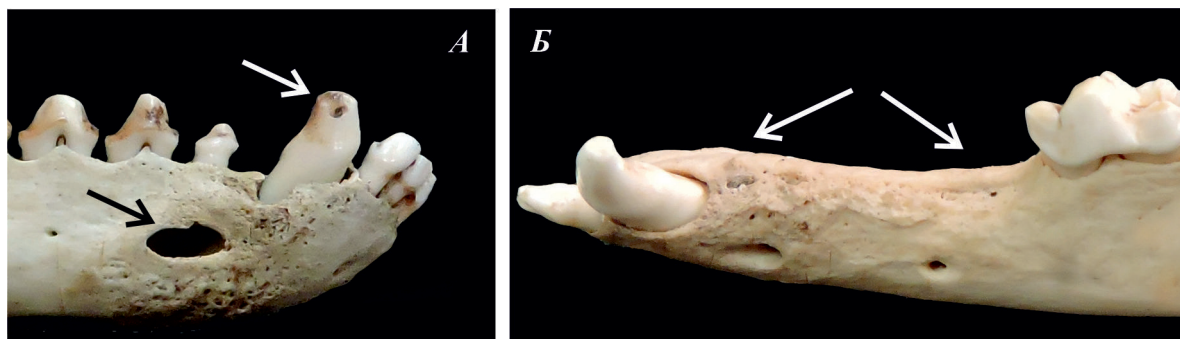


Рис. 1. Фрагменты черепов енотовидной собаки с травмами зубов, полученными до попадания в капкан. *А* – фрагмент нижней челюсти № 10.225.1, правая сторона. В результате травмы клыка и обнажения пульпы (белая стрелка) возник локальный остеомиелит (черная стрелка). *Б* – фрагмент нижней челюсти № 10.510.6, левая сторона. При освобождении от капкана утрачены р1-р4, альвеолы которых заросли

Fig. 1. Fragments of raccoon dog skulls with dental injuries sustained before being caught in a trap. *A* – fragment of the lower jaw No. 10.225.1, right side. As a result of the canine injury and pulp exposure (white arrow), local osteomyelitis (black arrow) developed. *B* – fragment of the lower jaw No. 10.510.6, left side. Upon disengage from the trap, p1-p4 teeth were lost, the alveoli of which were overgrown

Таблица 1. Структура изученного материала по полу и возрасту, экз. (%)

Table 1. Structure of the studied material by gender and age, specimens (%)

Пол	Возрастная группа			Всего (<i>n</i>)
	от 0+ до 1+	2+	3+ и более	
Самцы	89 (55.3)	57 (35.4)	15 (9.3)	160
Самки	103 (70.1)	32 (21.8)	12 (8.1)	147
Не установлен	117 (54.4)	78 (36.3)	20 (9.3)	215
Всего	309 (59.1)	167 (31.9)	47 (9.0)	523

заповеднике (Тверская обл.) черепа енотовидных собак собраны в период 1984–2023 гг. (основной объем в 2003–2010 гг.), в Полистовском заповеднике – в 2014–2022 гг. Кроме того, осмотрено 285 первых шейных позвонков трех видов псовых, в том числе: волк 62, лисица 113, енотовидная собака 100. Исследованная остеологическая коллекция хранится в фондах ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник» (Биоресурсный центр коллективного пользования териологическими коллекциями ООПТ).

При работе с большой выборкой черепов для определения возраста животных мы пользовались морфологическим методом. Методика определения возраста енотовидной собаки на основе краниологических признаков наиболее обстоятельно изложена в работе Чашукина с соавторами [11]. В качестве возрастных критериев ими предложены схемы стирания окклюзионной поверхности моляров, и степени развития гребней черепа и рельефных элементов нижней челюсти. Тем не менее при работе с краниальным материалом возникли трудности при использовании одонтологических признаков. Нередко у животных в возрасте до двух

лет стертость нижних моляров соответствовала животным трех лет и старше. Развитие сагиттального гребня не позволяло четко идентифицировать черепа, принадлежащие особям в возрасте до года (0+) и старше года (1+). Это может объясняться региональными особенностями диеты. По совокупности многих признаков, предложенных цитируемыми выше авторами, мы провели оценку возраста енотовидных собак, разделив черепа на три возрастные группы: молодые (от 0+ до 1+ лет), взрослые (2+ лет), «старые» (3+ и старше). Структура изученного материала по полу и возрасту представлена в табл. 1.

Травмами считались повреждение костей черепа с нарушением их целостности и части функций. Повреждения зубов по их степени были разделены на три категории: разрушение эмали, разрушение эмали и дентина, а также осложненные переломы коронки с обнажением пульпы. Именно третья категория повреждения зубов считалась травмой черепа, поскольку только обнажение пульпы нарушало функцию жевания и влекло за собой целый ряд негативных последствий (вторичное инфицирование альвеолы, альвеолярный периодонтит, местный

остеомиелит). Регистрировались также менее значительные нарушения целостности зубов, позволяющие сделать косвенные выводы об особенностях диеты. Травмами зубов, полученными при жизни животных, считались разрушения зуба с обнажением пульпы и следами вторичной инфекции или с признаками стирания места слома.

Отдельной задачей стала идентификация черепов с одонтологическими повреждениями от капкана. Подобные травмы выглядели очень поразно: от значительного повреждения нескольких зубов в каждой аркаде, до незначительного повреждения единичных зубов (чаще хищнических) со следами металла. Сформулировать четкие критерии оказалось затруднительно, поэтому черепы с подобными травмами определяли на основе тщательного изучения характера повреждения, что, вероятно, не исключает некоторых ошибок.

При расчете частоты черепов с поврежденными зубами не принимали во внимание черепа животных, попавших в капкан (236 экз.). Таким образом, выборка черепов при учете травм зубов различной степени тяжести составила 245 экз. Однако при расчете числа черепов с осложненными переломами зубов учитывали и черепа енотовидных собак, попавших в капкан. Травмы, полученные до момента поимки животных, определяли

по признакам вторичной инфекции и развитию одонтогенного остеомиелита (рис. 1А) или зарастанию альвеол (рис. 1Б).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Травмы черепа

Из 502 полных черепов в исследованных коллекциях травмы костей черепа имели 91 (18.1%).

Всего зарегистрировано 134 повреждения костей с учетом присутствия нескольких травм на одном черепе. Частота и топография их встречаемости на костях черепа и их структурных элементах представлены на рис. 2.

Больше всего травм ($n = 86$) оказалось на назально-челюстном отделе (64.2% от их общего числа), в лобно-глазничном отделе зарегистрировано 26 травм (19.4%), в мозговом – 22 (16.4%). Наибольшее число повреждений обнаружено на челюстных костях (57.5%), причем на верхнечелюстные кости приходится 30.6%, а на нижнечелюстные – 26.9%. Из 36 травмированных нижних челюстей 12 оказались сломаны, что составило 2.4% от общего числа травм (рис. 3).

Характерно, что чаще всего кости ломаются на уровне третьего-четвертого премоляров

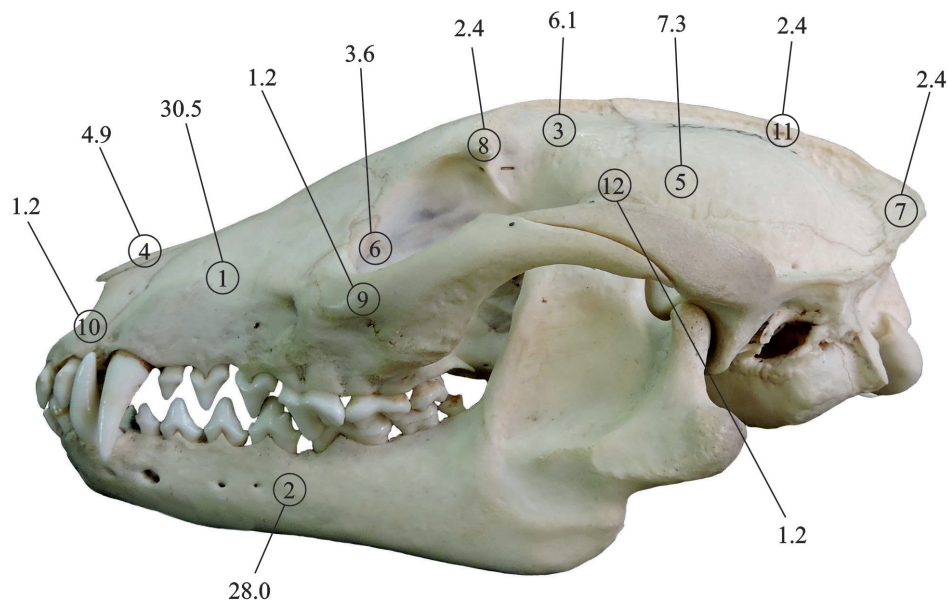


Рис. 2. Частота встречаемости (%) и топография травм на черепе енотовидной собаки. Цифры в кружках: 1 – верхнечелюстная кость, 2 – нижнечелюстная кость, 3 – лобная кость, 4 – носовая кость, 5 – теменная кость, 6 – глазница, 7 – затылочная кость, 8 – надглазничный отросток, 9 – скуловая кость, 10 – предчелюстная кость, 11 – сагиттальный гребень, 12 – скуловой отросток височной кости

Fig. 2. Prevalence (%) and topography of injuries on the skull of the raccoon dog. Numbers in circles: 1 – maxillary bone, 2 – mandible bone, 3 – frontal bone, 4 – nasal bone, 5 – parietal bone, 6 – orbit, 7 – occipital bone, 8 – supraorbital process, 9 – zygomatic bone, 10 – premaxillary bone, 11 – sagittal crest, 12 – zygomatic process of the temporal bone

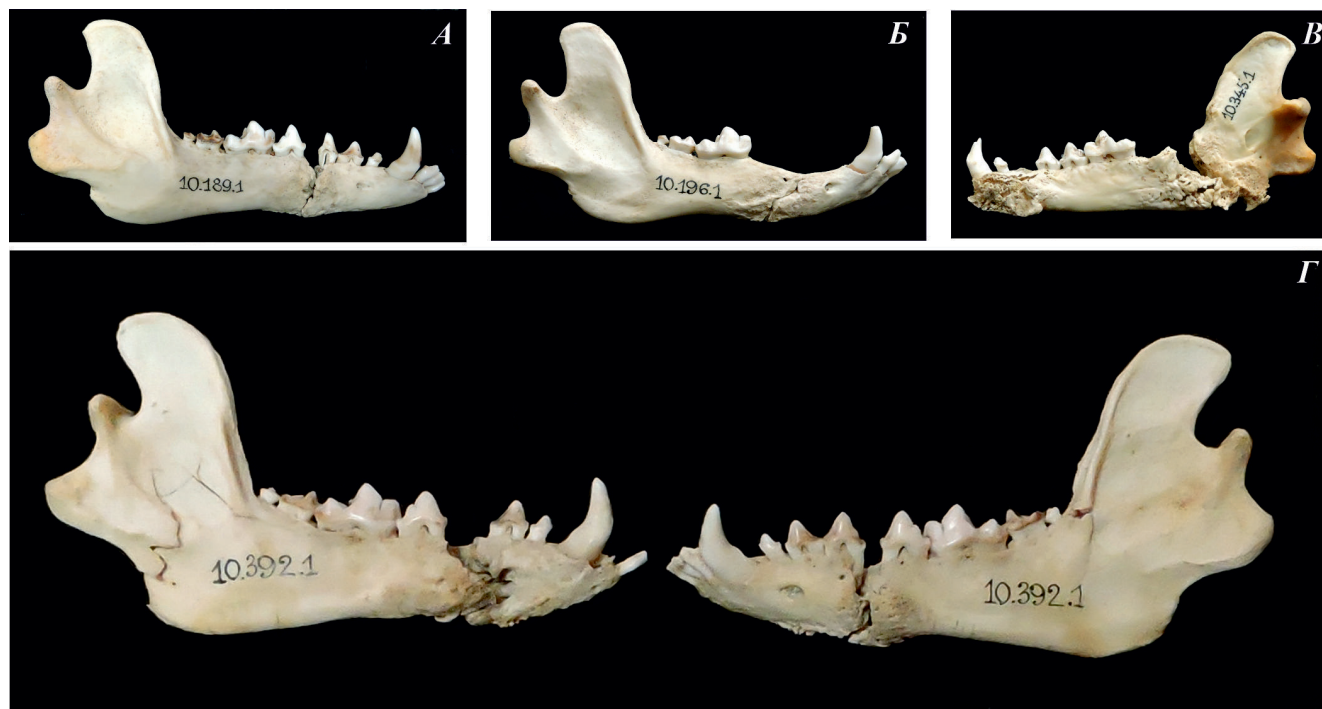


Рис. 3. Примеры травм нижней челюсти енотовидной собаки. *А* – перелом правой ветви нижней челюсти № 10.189.1 на уровне р2-р3, латеральный вид; *Б* – частично сросшийся перелом правой ветви нижней челюсти № 10.196.1, латеральный вид, травматическое отсутствие премоляров, альвеолы которых полностью заросли; *В* – перелом правой ветви нижней челюсти № 10.345.1 на уровне m2, медиальный вид, травматическое отсутствие m2 и m3; *Г* – переломы правой и левой ветвей нижней челюсти № 10.392.1, латеральный вид, травматического отсутствия m3 правой челюсти

Fig. 3. Examples of lower jaw injuries in raccoon dogs. *A* – fracture of the right branch of the lower jaw No. 10.189.1 at the level of p2-p3, lateral view; *B* – partially healed fracture of the right branch of the lower jaw No. 10.196.1, lateral view, traumatic absence of premolars, the alveoli of which are completely overgrown; *B* – fracture of the right branch of the lower jaw No. 10.345.1 at the level of m2, medial view, traumatic absence of m2 and m3; *G* – fractures of the right and left branches of the lower jaw No. 10.392.1, lateral view, traumatic absence of m3 of the right jaw

(рис. 3*А*, 3*Б*, 3*Г*) и лишь на двух черепах перелом челюсти произошел на уровне второго моляра (рис. 3*В*). У пяти енотовидных собак переломы ветвей нижней челюсти срослись частично (рис. 3*В*) или полностью (черепа № 1.16.1 и № 10.513.1). Восемь черепов с переломами нижних челюстей принадлежат особям в возрасте до двух лет, три черепа – особям в возрасте до трех лет и один череп – особи старше трех лет.

Менее разрушительны травмы лицевого отдела черепа. На рис. 4*А*–4*Б* показаны наиболее свежие и значительные травмы, чаще они выглядят как заживающие отверстия небольшого диаметра. На двенадцати черепах последствия укусов обнаружены на нёбном отростке верхнечелюстной кости или на нёбной кости (рис. 4*В*–4*Г*).

Нечасто встречающимися, но тяжелыми по своим последствиям являются травмы в области глазницы (рис. 5). В выборке ($n = 502$) оказалось 8 черепов с травмами глазницы (1.6%), причем

на четырех (№ 10.37.1, 10.430.1, 10.508.1, 10.527.1) травмированы одновременно правая и левая глазницы.

Частота травм в разных половозрастных группах представлена в табл. 2. Различия между самцами и самками в частоте черепов с травмами по критерию Фишера не достоверны ($F = 1.28, P \geq 0.05$). Нет достоверных различий по этому показателю между молодыми (1+) и старыми (3+) енотовидными собаками ($F = 2.16, P \geq 0.05$).

На 16 черепах обнаружено патологическое костеобразование, что составляет 3.2% от числа исследованных полных черепов. Экзостозы локализованы преимущественно на затылочной части черепа (теменные, межтеменные и затылочная кости (рис. 7*А*) и только на трех черепах – на нижних челюстях. Среди черепов с нетипичными костными наростами 7 принадлежат молодым животным, 3 – взрослым и 4 – старым, 5 – самцам, 5 – самкам и 6 – особям неизвестного пола.



Рис. 4. Травмы лицевого отдела черепа енотовидной собаки: *А* – череп № 10.332.1, *Б* – череп № 10.506.6, *В* – череп № 10.223.1, *Г* – череп № 10.410

Fig. 4. Injuries to the facial part of the skull of raccoon dogs: *A* – skull No. 10.332.1, *Б* – skull No. 10.506.6, *В* – skull No. 10.223.1, *Г* – skull No. 10.410

Таблица 2. Частота встречаемости травм на черепах енотовидной собаки разных половозрастных групп (% от числа пригодных для описания черепов этой группы)

Table 2. Frequency of occurrence of injuries on the skulls of raccoon dogs of different age and sex groups (% of the number of skulls of this group suitable for description)

Пол	Возрастная группа (лет)			Всего
	от 0+ до 1+	2+	3+ и более	
Самец	16.5 ± 3.8	19.6 ± 5.3	14.3 ± 9.3	17.4 ± 3.0
Самка	11.1 ± 3.1	20.0 ± 8.1	18.2 ± 11.6	13.6 ± 2.9
Не установлен	21.2 ± 3.8	20.2 ± 4.7	30.0 ± 10.2	21.7 ± 2.9
Всего	16.5 ± 2.1	20.0 ± 3.2	22.2 ± 6.2	18.1 ± 1.7



Рис. 5. Травмы глазницы у енотовидной собаки: А – череп № 10.254.1, Б – череп № 10.37.1, В – череп № 10.430.1
 Fig. 5. Orbital injuries in raccoon dogs: А – skull No. 10.254.1, Б – skull No. 10.37.1, В – skull No. 10.430.1

Травмы зубов

Число серьезно травмированных зубов невелико, едва превышает 1% у премоляров и хищнических зубов и только у клыков достигает 4% от числа исследованных (табл. 3).

Однако число особей с осложненной одонтологической травмой оказалось значительным. Всего обнаружено 119 травм зубов с обнажением пульпы или следами зарастания альвеол в случае их утраты на 70 черепах (25.4%). Чаще травмируются премоляры (35.3% от всех черепов с травмами), затем клыки (32.8%), резцы (13.4%), моляры (10.9%) и хищнические зубы (7.6%).

Частота травмированных зубов повышается с возрастом, составив по возрастным группам (молодые, взрослые, «старые» – больше 3 лет): 8.3, 18.0 и 38.3%. Различия между соседними возрастными группами достоверны по критерию Фишера на уровне 99% ($F = 9.24$ и 7.74 соответственно), а между молодыми и «старыми» – на уровне 99.9% ($F = 23.01$).

Особого внимания заслуживают случаи полной прижизненной утраты одного из зубов, свидетельствующей о критических нагрузках. На 13 черепах из 481 пригодного для исследования черепа

отсутствовал один из клыков (2.7%) со следами заживания травм и различными стадиями зарастания альвеолы. Один из премоляров отсутствовал на 20 черепах (4.1%), причем в 13 случаях отсутствовал Р2, в четырех – Р3 и в трех – Р4. Распределение по полу составило: 3 самца, 8 самок и 9 особей, у которых пол не определен. Только в трех случаях (0.6%) зарегистрированы утраты хищнических зубов.

Травматическое отсутствие моляров не учитывалось, поскольку не во всех случаях удавалось отличить травму от врожденной гиподонтии М3. Трудности возникали и при идентификации причин травм резцов, которые, по нашим наблюдениям, иногда возникали при добыче зверей охотниками. Тем не менее можно утверждать, что уровень травматизма моляров и резцов был низким и не превышал 1%.

Если же учитывать травмы зубов всех трех категорий, то они обнаружены на 145 черепах из 245 пригодных для описания, что составляет 59.2%. На черепах енотовидных собак в возрасте моложе 2 лет такие травмы отмечены в 57.5% случаев; для особей старше 3 лет уровень травматизма зубов составил 76.5%.

Таблица 3. Частота (%) осложненных переломов зубов от числа осмотренных

Table 3. Frequency (%) of complicated dental fractures from the number of examined teeth

Группа зубов	Верхнечелюстной ряд		Нижнечелюстной ряд		Всего	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Резцы	2214	0.27	1417	0.71	3631	0.44
Клыки	527	4.74	505	3.17	1031	4.0
Премоляры	1963	1.32	1963	1.17	3926	1.25
Моляры	1019	0.29	1509	1.06	2526	0.75
Хищнические зубы (P4-m1)	504	1.39	489	0.61	993	1.01

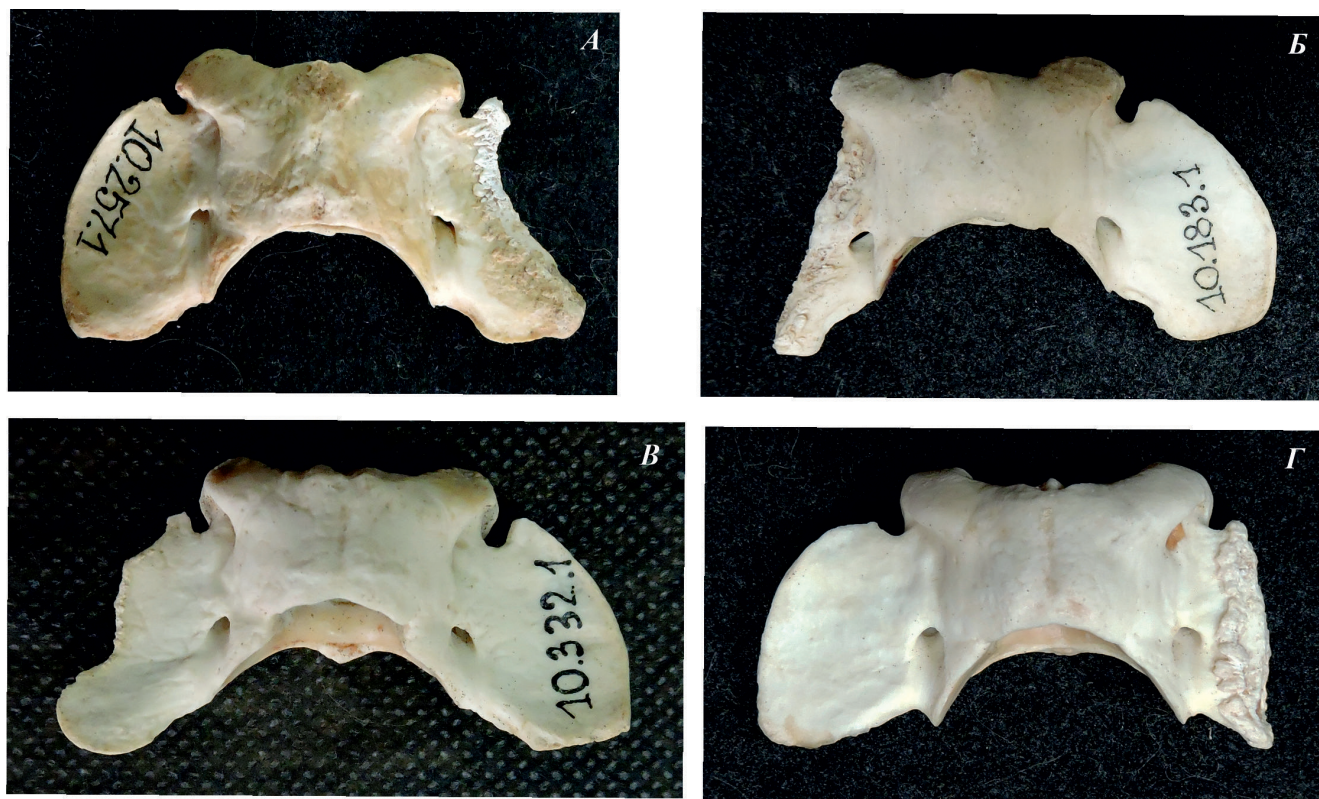


Рис. 6. Примеры травм первого шейного позвонка (атлант; вид с дорсальной стороны) енотовидной собаки: *А* – атлант № 10.257.1, *Б* – атлант № 10.183.1, *В* – атлант № 10.332.1, *Г* – атлант № 10.65.1

Fig. 6. Examples of injuries to the first cervical vertebra (atlas; dorsal view) of raccoon dogs: *A* – atlas No. 10.257.1, *B* – atlas No. 10.183.1, *B* – atlas No. 10.332.1, *Г* – atlas No. 10.65.1

Травмы атланта

Все травмы первого шейного позвонка выглядят однотипно и представляют собой заживающие переломы его крыльев (рис. 6).

Енотовидную собаку отличает более высокий уровень травматизма атланта по сравнению с другими псовыми: 13.0% позвонков енотовидных собак имели следы травм, в то время как у волка – 9.7%, а у лисицы – 0.9%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Травматизм черепа и атланта

Общий уровень травматизма черепа енотовидной собаки превосходит таковой у волка. Суммарная частота образцов с травмами костей черепа и зубов енотовидной собаки составляет $43.5 \pm 2.2\%$, у волка этот показатель равен $32.3 \pm 2.7\%$ [4]. Имеются различия и в их топографии (рис. 7).

Эта разница объясняется различиями в причинах их происхождения. Характер травм

в лобно-глазничном отделе волка указывает на две причины их возникновения: внутривидовая агрессия (отверстия от клыков) и удары копытом лосей

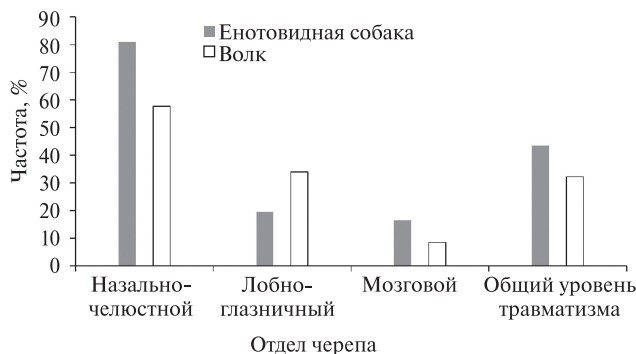


Рис. 7. Распределение травм у енотовидной собаки и волка по отделам черепа

Fig. 7. Distribution of injuries in raccoon dogs and wolves by skull sections

(разрушения костей, чаще лобных) [4]. Все травмы черепа енотовидных собак могут возникать из-за агрессивных внутривидовых и межвидовых контактов.

У енотовидной собаки, история современного обитания которой на Русской равнине насчитывает менее ста лет, сложились определенные отношения с аборигенными хищниками. Антагонистические отношения с волком наиболее очевидны: волк прямой враг енотовидной собаки и является основным фактором сдерживания численности [5; 12]. Примечателен факт добычи волком енотовидной собаки 15 февраля 2017 г. (фотофиксация предоставлена сотрудником Центрально-Лесного заповедника Огурцовым С.С.) в условиях глубокого снега и отрицательной температуры, что свидетельствует об активном поиске волком спящих енотовидных собак.

Потенциальным врагом енотовидной собаки является рысь, случаи гибели от которой не являются массовыми. Они регистрировались на Северо-Западе России [1] и на территории Центрально-Лесного заповедника. На Дальнем Востоке енотовидных собак легко ловит и охотно поедает бурый медведь [12]. При высокой плотности этих видов в отдельных областях Центральной России подобное исключать нельзя, однако изучение питания бурого медведя в Тверской области не подтверждает данное предположение [24].

Менее однозначны отношения енотовидной собаки с лисицей и барсуком. Очевидно, что это потенциальные конкуренты, экологические ниши которых частично перекрываются, однако степень напряженности этой конкуренции не ясна и поэтому служит предметом дискуссии. Юдин [12] считает, что азиатский барсук (*Meles leucurus*) может убивать енотовидных собак в своих норах, а лисица – нападать на них. Оба эти вида являются врагами енотовидной собаки. В Восточной Европе отношения трех видов скорее нейтральные и европейский барсук даже может способствовать переживанию интродуцентом сложного зимнего периода, деля с ним свои норы [16; 19]. Подобной точки зрения придерживаются зоологи, изучающие экологию енотовидной собаки на Северо-Западе России [1].

Уровень травматизма черепа енотовидной собаки, топография и характер травм позволяют высказать некоторые соображения о взаимоотношениях видов в центре европейской части России. Переломы нижней челюсти, значительные отверстия от клыков на верхней челюсти, включая небную пластинку, и травмы глазницы – с большой долей вероятности результат столкновения енотовидной собаки с барсуком. В тот момент, когда енотовидная собака пытается занять нору барсука

и по неосторожности подходит слишком близко к логову, последний наносит укус в переднюю часть морды. В узкой норе нанести травму в другую область головы или туловища практически невозможно. Травмы, показанные на рис. 3–5, не явились летальными, но, несомненно, снизили жизнеспособность атакованного хищника, а укусы в области глазницы могут приводить к потере зрения. Подобные травмы могут иметь летальный исход. В 2023 г. в поселении барсуков (охранная зона Центрально-Лесного заповедника, поселение № 20) обнаружен череп № 10.508.1 взрослой енотовидной собаки с ранами в двух глазницах и деформированной в результате травмы носовой костью. Факт, что среди енотовидных собак со сломанными нижними челюстями преобладают особи в возрасте моложе 2 лет, может свидетельствовать об элиминации травмированных животных. По данным Юдина [12], на Дальнем Востоке барсук, обнаружив енотовидную собаку, проникнувшую в его нору, изгоняет ее или убивает, а якобы толерантное отношение видов в пределах норы объясняется разными сроками залегания животных в спячку и пробуждения. Барсук раньше прекращает активность и позже пробуждается. В летний период енотовидная собака не посещает норы барсука, что могло иметь место при толерантном отношении последнего к совместному использованию жилища. В Дарвинском государственном заповеднике совместное использование норных поселений двумя видами в летний период фотоловушками не зафиксировано [9]. Поскольку среди черепов со сломанными челюстями, для которых пол определен, представлены только черепа самок, можно предположить, что травмы получены ими в норах барсуков в период поиска убежища для выведения потомства (конец мая–начало июня).

Высокий уровень травматизма назально-челюстного отдела определяется агрессией не только барсука, но и лисицы. Многочисленные узкие отверстия на лицевом отделе черепа и небном отростке (рис. 4Г) у енотовидной собаки – следы клыков лисицы. Большинство исследователей считают, что между лисицей и енотовидной собакой нет жесткой конкуренции, их трофические и территориальные ниши перекрываются лишь частично [1; 5; 10; 12]. Однако на территории Дарвинского государственного заповедника напряженные отношения между лисицей и енотовидной собакой возникают именно за счет совместного использования прибрежной зоны Рыбинского водохранилища [2; 9]. Лисицу можно считать врагом енотовидной собаки. Имеются данные, что лисица убивает и ест енотовидных собак [6]; [Чирков, 1967 цит. по: [12]. Юдин [12] на основании большого полевого опыта изучения енотовидной собаки предполагает, что некоторые лисицы могут специализироваться

на добыче этого вида, особенно молодых животных. Антагонистические отношения между двумя видами могут возникать при поедании остатков жертв крупных хищников, совместное использование которых зафиксировано фотоловушками в Центрально-Лесном заповеднике. Учитывая характер двух хищников, очевидно, что именно лисица нападает на енотовидную собаку. Последняя оказывает сопротивление до момента появления первых болевых ощущений, после чего замирает, прижимаясь животом и головой к земле [12], давая возможность таким образом лисице наносить укусы в область основания черепа и шеи. Именно этим можно объяснить травмы атланта енотовидной собаки. Этот прием характерен также для волков: в период установления иерархических отношений в стае нанесение укусов в области головы и шеи – обычное явление [13].

При этом у лисицы высокий уровень травматизма черепа свидетельствует об ее агрессивном характере и напряженных внутривидовых отношениях, частота травм атланта носит случайный характер. Напротив, у енотовидной собаки, поведение которой характеризует ее как наиболее спокойного хищника, частота травмированных позвонков наибольшая. Очевидно, последнее определяется не внутривидовыми отношениями, а межвидовой агрессией. То есть травмы в области основания черепа и травмы атланта являются свидетельством агрессивного контакта с доминирующим видом хищника. Этим и объясняется более высокий уровень травматизма мозгового отдела черепа и атланта енотовидной собаки по сравнению с другими псовыми. Такая форма поведения позволяет енотовидной собаке в некоторых или, возможно, в большинстве случаев избежать летального исхода. Отсутствие подобных травм у лисицы можно объяснить тем, что оба хищника оказывают друг другу ожесточенное сопротивление, которое заканчивается бегством одного из них. При этом лисицы не наносят друг другу травмы в области основания черепа и атланта, подобные тем, которые мы отмечаем у енотовидных собак.

Прослеживается некоторая взаимосвязь уровня травматизма атланта и в меньшей степени черепа енотовидных собак с плотностью населения лисицы (рис. 8).

В Удомельском районе в период наиболее массового сбора черепов енотовидной собаки (2003–2005 гг.), по данным Министерства природных ресурсов и экологии Тверской области, плотность популяции лисицы составляла 0.17 особей на 1 км². В районах, окружающих Центрально-Лесной заповедник (Нелидовский, Пеновский, Андреапольский), в эти же годы плотность популяции лисицы была 0.09 особей на 1 км². Объем изученного материала для Удомельского района составил 279 черепов и 69 атлантов, в Нелидовском и прилегающих районах – 88 и 14 соответственно.

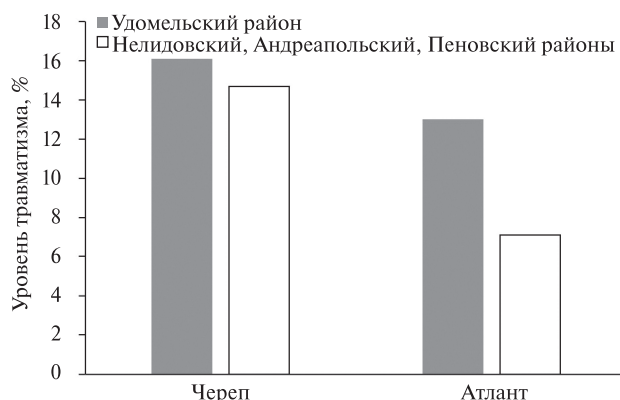


Рис. 8. Уровень травматизма черепа и атланта енотовидной собаки в разных районах сбора материала

Fig. 8. The level of trauma to the skull and atlas of the raccoon dog in different areas of material collection

Различия в уровне травматизма атланта между районами сбора черепов по критерию Фишера не достоверны ($F = 0.46$) из-за малого объема выборок, но почти двухкратная разница (рис. 8) скорее всего не является случайной.

Травмы атланта сильно нарушают функции мышц, отвечающих за флексию-экстензию в атланто-окципитальном соединении. Это крепящиеся к вентральной поверхности крыла атланта *m. rectus capitis lateralis*; крепящиеся к дорсальной поверхности крыла *m. obliquus capitis cranialis*, *m. obliquus capitis caudalis*. При захвате зубами агрессора этой части тела будут повреждаться области основания черепа и важнейшие крупные мышцы, прилегающие к области атланта и отвечающие за наклон и поворот головы. В первую очередь будет травмирована *m. sternocleidomastoideus*. Такие травмы в области основания черепа сильно затрудняют функции этой и других мышц, ответственных за латеральную флексию, наклон головы и положение шеи относительно туловища.

Такие травмы атланта существенно снижают жизнеспособность животного, его способность к самостоятельной кормодобывающей деятельности в посттравматический период. В девяти случаях из тринадцати травм атланта сопутствовали травмы черепа, причем в четырех случаях они затрагивали сагиттальный и затылочные гребни. Травмы затылочной части черепа и атланта могут провоцировать воспалительные процессы и приводить к артрозу, как на черепе № 10.389.1 (рис. 9) или могут способствовать возникновению экзостозов (рис. 9), что отмечалось нами и при изучении травматизма черепа волка [4].

Полученные нами данные по уровню травматизма черепа енотовидной собаки представляют собой большой контраст с результатами изучения травматизма



Рис. 9. Артроз и экзостозы на черепах енотовидных собак: *А* – череп и атлант № 10.183.1, дорсальный вид; *Б* – череп и атлант № 10.389.1, вентральный вид

Fig. 9. Arthrosis and exostoses on the skulls of raccoon dogs: *A* – skull and atlas No. 10.183.1, dorsal view; *B* – skull and atlas No. 10.389.1, ventral view

этого вида в Литве [22]. Цитируемые авторы не обнаружили на 126 черепах ни одного случая травм костей. По их предположению переломы костей черепа летальны: травмированные хищники погибают и их черепа захораниваются в почве. Поэтому эти черепа не попадают в коллекции. Не вызывает сомнения, что значительная часть енотовидных собак погибает от нанесенных ран. Однако согласно результатам данного исследования, травмы предлетального характера могут заживать и некоторые хищники способны успешно преодолеть посттравматический период.

Травмы зубов

У волка и енотовидной собаки структура травмированных зубов заметно различается (табл. 4), хотя

достоверные различия на уровне 95% по критерию Фишера обнаружены только для клыков ($F = 4.6, P \leq 0.05$).

Разный уровень травматизма групп зубов объясняется их функциональной неоднородностью. Функциональная дифференциация зубной системы волка аргументированно описана Северцовым с соавторами [8], но она несколько противоречит взглядам Вила с соавторами [30]. По оценкам авторов первой группы, основная функция премоляров у волка – перенос частей добычи, а также оттягивание и отрывание, и они не участвуют в разгрызании костей. Напротив, согласно мнению Вила с соавторами, премоляры идеально подходят для приложения силы, необходимой для раздробления крупных костей добычи. Высокий

Таблица 4. Частота возникновения травм зубов в зависимости от их функции, %

Table 4. Frequency of dental injuries depending on their function, %

Вид	Резцы	Клыки	Премоляры	Хищнические зубы (P4, m1)	Моляры
Волк	23.1 ± 5.2	18.5 ± 4.8	27.7 ± 5.5	16.9 ± 4.6	13.8 ± 4.2
Енотовидная собака	13.4 ± 3.1	32.8 ± 4.3	35.3 ± 4.3	7.6 ± 2.4	10.9 ± 2.8



Рис. 10. Состояние зубной системы енотовидных собак, часто использующих в питании кости: *A* – нижняя челюсть № 10.222.1, стрелками указаны травмы окклюзионной поверхности m1 и m2; *B* – правая ветвь нижней челюсти № 10.181.1 с зубным рядом p4 – m3, буккальная сторона, стрелкой указаны травмы m1 и m2

Fig. 10. The condition of the dental system of raccoon dogs that often use bones in their diet: *A* – lower jaw No. 10.222.1, arrows indicate injuries to the occlusal surface of m1 and m2; *B* – right branch of the lower jaw No. 10.181.1 with dental row p4 – m3, buccal side, arrows indicate injuries to m1 and m2

уровень травматизма премоляров у псовых может быть обусловлен суммарным воздействием в основном двух факторов: разгрызания костей и агрессивных контактов, что не исключает и другие перечисленные функции. У волка к этим факторам можно добавить и травмы, полученные при охоте на лося. Таким образом, премоляры наиболее полифункциональная группа зубов у псовых. О большой суммарной нагрузке на премоляры говорит и тот факт, что именно в этой одонтологической группе чаще всего отмечается травматическая потеря зуба.

Цитируемые выше авторы упускают агрессивные контакты как один из важных факторов травматизма. Отверстия от клыков на нёбном отростке верхней челюсти, которые характерны для енотовидной собаки и для волка, являются свидетельством укусов «пасть в пасть», а травмы нёбной кости свидетельствуют о глубоком проникновении клыков противников в ротовую полость друг друга. Вероятность повреждения эмали вершин зубов при столкновении очень велика.

Главной причиной (кроме случайной) травм моляров является разгрызание крупных костей. Для оказания большего давления енотовидная собака пользуется молярами, которые у некоторых особей от чрезмерной нагрузки стираются непропорционально быстро. У некоторых животных в возрасте полтора года стертость жевательной поверхности нижних m2 соответствует четырех-пятилетнему состоянию. Травма нижних m1 и m2 в зоне их соприкосновения наиболее типична (рис. 10*B*) и можно предположить, что эта область зубного ряда особенно эффективна при дроблении костей.

Иногда это приводит к последующему кариесу, как, например, у полуторагодовалой енотовидной собаки (№ 10.222.1) (рис. 8*A*). Признаки кариеса

обнаружены, как минимум, на семи черепах из 245, однако отличить начальную стадию кариеса от черного налета на зубах, вызванного растительной пищей, не всегда представляется возможным.

Сильный износ зубов к трем годам жизни свидетельствует о присутствии в диете значительного количества грубой пищи – о частом употреблении в пищу костей. Темный окрас зубных коронок моляров указывает на значительную роль в рационе растительной пищи. Подтверждение этому мы иногда находим на нижних молярах енотовидных собак. В углублениях окклюзионной поверхности вторых нижних моляров, вызванных травмами, могут застревать и скапливаться волокна грубой растительной пищи (рис. 11).

Главными факторами осложненных переломов клыков могут быть три: охота на крупных жертв, утилизация добычи и агрессия. Травмы, получаемые крупными хищниками при добыче жертв, наиболее очевидны. В своих исследованиях Ван Валькенбург с соавторами [26–27; 29] убедительно доказала связь уровня травматизма зубов у крупных хищных млекопитающих (вес более 21 кг) с доступностью добычи. У волка это обусловлено охотой на лосей [28]. У енотовидной собаки уровень травматизма клыков почти в 2 раза превышает травматизм у волка. Казалось бы, это свидетельствует о более значительной, чем у волка, роли клыков в питании. Однако с этих позиций трудно объяснить высокий уровень травматизма клыков у калифорнийской рыси (*Lynx rufus californicus*) [14], а тем более пиренейской рыси (*Lynx pardinus*), питание которой на 94% составляют кролики [17], а травматизм верхних клыков достигает 24.2% [15]. Агрессивные внутривидовые взаимодействия между самцами рода *Lynx* в брачный сезон иногда заканчиваются смертью. Эти столкновения обусловлены конкуренцией

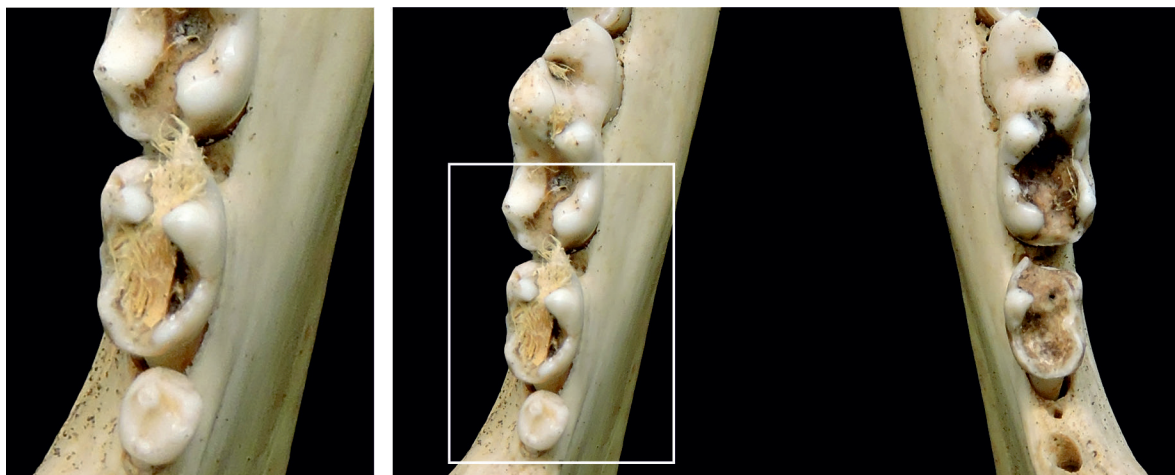


Рис. 11. Нижняя челюсть енотовидной собаки № 10.200.1 с остатками растительной пищи в коронках зубов m1-m2
Fig. 11. The lower jaw of raccoon dog No. 10.200.1 with remains of plant food in the crowns of teeth m1-m2

за самок и территорию. Такие столкновения приводят к повреждениям черепа и зубов [20].

Агрессивные контакты енотовидной собаки с барсуком и лисицей, как следует из наших данных, — регулярное явление. Енотовидная собака выступает в межвидовых конфликтах как жертва. Однако она оказывает сопротивление, по крайней мере в начальной стадии схватки. Один из авторов статьи дважды был свидетелем, как енотовидные собаки успешно противостояли лайке, нанесли ей ощутимые укусы в морду и травмировали переднюю лапу. Вероятно, фактор межвидовой агрессии вносит свой вклад и в увеличение уровня травматизма клыков енотовидной собаки. Основным фактором травматизма служат особенности пищевого поведения. Енотовидная собака типичный полифаг-собираатель и ярко выраженный комменсал. Наибольшая нагрузка приходится, очевидно, на клыки при поедании различной падали. Это могут быть остатки ребер, мелких костей и замерзшей шкуры крупных копытных. Клыки и резцы используются собакой для расчленения пищевого объекта. Экстремальная нагрузка на клык, приводящая к слому его вершины, возникает при контакте с твердой пищей. Один из вероятных сценариев поломки клыка — попытки прокусить замерзшую шкуру или разгрызть кость.

Уровень переломов коронок зубов у енотовидной собаки в центре Русской равнины более чем в 3 раза превосходит этот показатель для популяции енотовидной собаки в Литве, где, по данным Ергеленоса с соавторами [22], суммарная частота осложненных одонтологических травм составляет 7.9%, причем большинство травм приходится на резцы. При этом во всей выборке ($n = 126$) был только один череп с прижизненной потерей клыка (0.8%). Такие различия трудно

объяснить только особенностями диеты, логичнее предположить, что они вызваны сочетанием нескольких факторов, среди которых агрессивные межвидовые контакты играют значительную роль.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уровень травматизма черепа енотовидной собаки (травмы только черепа — более 18%) и топография травм свидетельствуют, что ее взаимоотношения с аборигенными хищниками сопоставимого размера (барсуком и лисицей) в центре европейской части России носят не столь нейтральный характер, как в восточной Европе. Якобы нейтральное отношение барсука к енотовидной собаке в зимний период объясняется осторожностью последней и разными фазами активности этих видов в зимний период. Хотя наиболее серьезные травмы в виде переломов нижней челюсти нанесены барсуками, суммарная частота этих травм определяется агрессией барсука и лисицы. Характер подобных нарушений целостности костей черепа и атланта свидетельствует о том, что случаи летального исхода енотовидных собак при агрессии аборигенных хищников нередки.

Результаты исследования дополняют знания об экологии енотовидной собаки и взаимоотношениях хищников, полученные методами натурального наблюдения и радиослежением. Изучение краниологического материала позволяет документировать элементы поведения млекопитающих, которые практически невозможно зафиксировать по следам жизнедеятельности и при проведении прямых полевых наблюдений. Жесткая конкуренция енотовидной собаки с аборигенными хищниками не носит абсолютный характер. В противном случае не произошло бы быстрого увеличения численности

и стремительного расширения видового ареала этого интродуцента и он не стал бы самым массовым видом среди хищных млекопитающих среднего размерного класса. Важную роль при этом играет высокая плодовитость, всеядность, способность к накоплению жира и зимнему сну вида. Енотовидная собака, вероятно, выходит из межвидовой конкурентной борьбы при ослаблении напряженности внутривидовых отношений в трудный зимний период.

Уровень травматизма изученных черепов енотовидной собаки указывает на то, что межвидовые агрессивные контакты между хищными млекопитающими происходят гораздо чаще, чем это можно предположить на основе опубликованных наблюдений об их экологии и поведении. Межвидовая агрессия хищников является важным фактором снижения жизнеспособности животных. Как следует из приведенных в настоящей статье данных, только менее 10% енотовидных собак в Центральной России доживают до возраста трех лет и более.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1979. 63 с.
2. Калецкая М.Л. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника // Труды Дарвиновского государственного заповедника. Вологда, 1957. С. 7–78.
3. Корablёв Н.П., Корablёв П.Н., Корablёв М.П. Микроэволюционные процессы в популяциях транслоцированных видов: евроазиатский бобр, енотовидная собака, американская норка. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 402 с.
4. Корablёв П.Н., Корablёв Н.П., Корablёв М.П. Травматизм черепа волка (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora) центра европейской части России. Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 1. С. 104–115. <https://doi.org/10.31857/S0044513424010118>
5. Насимович А.А., Исаков Ю.А. (отв. ред.). Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. 160 с.
6. Обтемперанский С.И. К вопросу о взаимосвязях уссурийского енота и других животных в условиях Воронежской области. Труды Воронежского университета. Т. 28. Воронеж, 1953. С. 158–166.
7. Саварин А.А., Зенина И.М. О происхождении некоторых патологий черепа хищных (Canidae, Carnivora) млекопитающих Припятского заповедника. Веснік МДПУ імя І.П. Шамякіна. 2007. С. 50–53.
8. Северцов А.С., Кормилицин А.А., Северцова Е.А. и др. Функциональная дифференциация зубов волка (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora). Зоологический журнал. 2016. Т. 95. № 10. С. 1225–1234. <https://doi.org/10.7868/S0044513416100081>
9. Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. Европейский барсук в Дарвиновском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 122 с.
10. Фокина М.Е. Анализ информационно-знаковых полей енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) и лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L.) (на примере национального парка «Самарская Лука»): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2006. 19 с.
11. Чашухин В.А., Соловьев В.А., Липатникова С.В. Возможности определения возраста собаки енотовидной (*Nyctereutes procyonoides* Gray) по морфологической изменчивости черепа. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2016. № 3 (52). С. 61–65.
12. Юдин В.Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. М.: Наука, 1977. 162 с.
13. Юдин В.Г. Волк Дальнего Востока России. 2-е изд., перераб. и доп. Владивосток: Дальнаука, 2013. 412 с.
14. Aghashani A., Kim A.S., Kass P.H. et al. Dental pathology of the California bobcat (*Lynx rufus californicus*). *Journal of Comparative Pathology*. 2016. Vol. 154, no. 4. Pp. 329–340. <https://doi.org/10.1016/j.jcpa.2016.03.001>
15. Collados J., Garcia C., Rice C.A. Dental pathology of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) part 1: congenital, developmental, and traumatic abnormalities // *Journal of Veterinary Dentistry*. 2018. Vol. 35, no. 3. Pp. 195–208. <https://doi.org/10.1177/0898756418793578>
16. Drygala F., Zoller H. Spatial use and interaction of the invasive raccoon dog and the native red fox in Central Europe: competition or coexistence? *European Journal of Wildlife Research*. 2013. Vol. 59, no. 5. Pp. 683–691. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0722-y>
17. Gil-Sánchez J.M., Ballesteros-Duperón E., Bueno-Segura J.F. Feeding ecology of the Iberian lynx *Lynx pardinus* in eastern Sierra Morena (Southern Spain). *Acta Theriologica*. 2006. Vol. 51. Pp. 85–90. <https://doi.org/10.1007/bf03192659>
18. Kauhala K., Holmala K. Contact rate and risk of rabies spread between medium sized carnivores in southeast Finland. *Annales Zoologici Fennici*. 2006. Vol. 43. Pp. 348–357.
19. Kowalczyk R., Jedrzejewska B., Zalewski A. et al. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology*. 2008. Vol. 86. P. 1389–1396. <https://doi.org/10.1139/Z08-127>
20. Mattisson J., Segerström P., Persson J. et al. Lethal male-male interactions in Eurasian lynx. *Mammalian Biology*. 2013. Vol. 78. Pp. 304–308. <https://doi.org/10.1016/J.MAMBIO.2012.11.006>

21. Jurgelėnas E., Jasinevičiūtė I., Daugnora L. Prevalence and Characterization of Dental and Skull–Bone Pathologies of the Raccoon Dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Lithuania. *Animals*. 2023. Vol. 13, no. 15. 2437. <https://doi.org/10.3390/ani13152437>
22. Jurgelėnas E., Kerzienė S., Daugnora L. et al. Morphometric Analysis of the Common Raccoon Dog (*Nyctereutes procyonoides*) Teeth in Lithuania. *Veterinary Sciences*. 2025. Vol. 12, no. 4. 338. <https://doi.org/10.3390/vetsci12040338>
23. Harada Y., Ogawa K., Mori S. et al. Variations of dentition in raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*). Anomalies in number of the teeth. *Japanese Journal of Oral Biology*. 1989. Vol. 31, no. 3. Pp. 257–264. <https://doi.org/10.2330/joralbiosci1965.31.257>.
24. Ogurtsov S.S., Khapugin A.A., Zheltukhin A.S. et al. Brown bear food habits in natural and human-modified landscapes in West-European Russia. *Ursus*. 2023. Vol. 34, no. 11. Pp. 1–19. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-22-00007>
25. Putnina A., Mugurevics A. Dental Pathologies of Foxes (*Vulpes vulpes*) and Raccoon Dogs (*Nyctereutes procyonoides* Gray) in Latvia // *Proceedings of the Animals Health Food Hygiene*. Jelgava, 2008. Pp. 136–140.
26. Van Valkenburgh B. Incidence of tooth breakage among large, predatory mammals. *American Naturalist*. 1988. Vol. 131. Pp. 291–302. <https://doi.org/10.1086/284790>
27. Van Valkenburgh B. Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and recent carnivorans. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 96. Pp. 68–81. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01108.x>
28. Van Valkenburgh B., Peterson R.O., Smith D.W. et al. Tooth fracture frequency in gray wolves reflects prey availability. *eLife*. 2019. Vol. 8. e48628. <https://doi.org/10.7554/eLife.48628>.
29. Van Valkenburgh B., White P.A. Naturally-occurring tooth wear, tooth fracture, and cranial injuries in large carnivores from Zambia. *PeerJ*. 2021. Vol. 9. e11313. <https://doi.org/10.7717/peerj.11313>
30. Vila C., Urios V., Casterviejo J. Tooth losses and anomalies in the wolf (*Canis lupus*) // *Canadian Journal of Zoology*. 1993. Vol. 71, no. 5. Pp. 968–971. <https://doi.org/10.1139/z93-127>.

REFERENCES

1. Danilov P.I., Rusakov O.S., Tumanov I.L. *Khishchnye zveri Severo-Zapada SSSR* [Predatory animals of the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1979. 63 p. (In Russ.)
2. Kaletskaya M.L. Rol' rezhima Rybinskogo vodokhranilishcha v zhizni mlekopitayushchikh Darvinskogo zapovednika [The role of the Rybinsk Reservoir regime in the life of mammals of the Darwin Nature Reserve]. In: *Trudy Darvinskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of the Darwin State Nature Reserve]. Vologda, 1957. pp. 7–78. (In Russ.)
3. Korablev N.P., Korablev P.N., Korablev M.P. *Mikroevolyutsionnye protsessy v populyatsiyakh transloctsirovannykh vidov: evroaziatskiy bobr, enotovidnaya sobaka, amerikanskaya norka* [Microevolutionary processes in populations of translocated species: Eurasian beaver, raccoon dog, American mink]. Moscow: KMK Scientific Press, 2018. 402 p. (In Russ.)
4. Korablev P.N., Korablev N.P., Korablev M.P. Traumatizm cherepa volka (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora) tsentra evropeyskoy chasti Rossii [Skull trauma in the wolf (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora) from the central European part of Russia]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2024;103(1):104–115. <https://doi.org/10.31857/S0044513424010118>. (In Russ.)
5. Nasimovich A.A., Isakov Yu.A. (eds). *Pesets, lisitsa, enotovidnaya sobaka* [Arctic fox, red fox, raccoon dog]. Moscow: Nauka, 1985. 160 p. (In Russ.)
6. Obtemperansky S.I. K voprosu o vzaimosvyazyakh ussuriyskogo enota i drugikh zhyvotnykh v usloviyakh Voronezhskoy oblasti [On the issue of interrelations between the raccoon dog and other animals in the conditions of the Voronezh region]. In: *Trudy Voronezhskogo universiteta* [Proceedings of Voronezh University]. Vol. 28. Voronezh, 1953. pp. 158–166. (In Russ.)
7. Savarin A.A., Zenina I.M. O proiskhozhdenii nekotorykh patologiy cherepa khishchnykh (Canidae, Carnivora) mlekopitayushchikh Pripyatskogo zapovednika [On the origin of some skull pathologies in carnivorous mammals (Canidae, Carnivora) of the Pripyatsky National Park]. *Vesnik MDPU imya I.P. Shamyakina*. 2007:50–53. (In Russ.)
8. Severtsov A.S., Kormilitsin A.A., Severtsova E.A. et al. Funktsional'naya differentsiatsiya zubov volka (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora) [Functional differentiation of teeth in the wolf (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora)]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2016;95(10):1225–1234. <https://doi.org/10.7868/S0044513416100081>. (In Russ.)
9. Sidorchuk N.V., Rozhnov V.V. *Evropeyskiy barsuk v Darvinskoy zapovednike. Traditsionnye i novye metody v izuchenii ekologii i povedeniya normykh khishchnikov* [The European badger in the Darwin Nature Reserve. Traditional and new methods in studying the ecology and behavior of burrowing predators]. Moscow: KMK Scientific Press, 2010. 122 p. (In Russ.)
10. Fokina M.E. *Analiz informatsionno-znakovykh poley enotovidnoy sobaki (Nyctereutes procyonoides Gray) i lisitsy obyknovennoy (Vulpes vulpes L.) (na primere natsional'nogo parka "Samarskaya Luka")* [Analysis of information-sign fields of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray) and the red fox (*Vulpes vulpes* L.) (on the example of the Samarskaya Luka National Park)] [abstract of dissertation]. Tolyatti, 2006. 19 p. (In Russ.)
11. Chashchukhin V.A., Solovyov V.A., Lipatnikova S.V. Vozmozhnosti opredeleniya vozrasta sobaki enotovidnoy (*Nyctereutes procyonoides* Gray) po morfologicheskoy izmenchivosti cherepa [Possibilities of determining the age of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray) by morphological variability of the skull]. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka*. 2016;(3(52)):61–65. (In Russ.)

12. Yudin V.G. *Enotovidnaya sobaka Primor'ya i Priamur'ya* [The raccoon dog of Primorye and Amur region]. Moscow: Nauka, 1977. 162 p. (In Russ.)
13. Yudin V.G. *Volk Dal'nego Vostoka Rossii* [The wolf of the Russian Far East]. 2nd ed., revised and expanded. Vladivostok: Dalnauka, 2013. 412 p. (In Russ.)
14. Aghashani A., Kim A.S., Kass P.H. et al. Dental pathology of the California bobcat (*Lynx rufus californicus*). *J Comp Pathol.* 2016;154(4):329–340. <https://doi.org/10.1016/j.jcpa.2016.03.001>
15. Collados J., Garcia C., Rice C.A. Dental pathology of the Iberian lynx (*Lynx pardinus*) part 1: congenital, developmental, and traumatic abnormalities. *J Vet Dent.* 2018;35(3):195–208. <https://doi.org/10.1177/0898756418793578>
16. Drygala F., Zoller H. Spatial use and interaction of the invasive raccoon dog and the native red fox in Central Europe: competition or coexistence? *Eur J Wildl Res.* 2013;59(5):683–691. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0722-y>
17. Gil-Sánchez J.M., Ballesteros-Duperón E., Bueno-Segura J.F. Feeding ecology of the Iberian lynx *Lynx pardinus* in eastern Sierra Morena (Southern Spain). *Acta Theriol.* 2006;51:85–90. <https://doi.org/10.1007/bf03192659>
18. Kauhala K., Holmala K. Contact rate and risk of rabies spread between medium sized carnivores in southeast Finland. *Ann Zool Fenn.* 2006;43:348–357.
19. Kowalczyk R., Jedrzejewska B., Zalewski A. et al. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), the red fox (*Vulpes vulpes*), and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Can J Zool.* 2008;86:1389–1396. <https://doi.org/10.1139/Z08-127>
20. Mattisson J., Segerström P., Persson J. et al. Lethal male-male interactions in Eurasian lynx. *Mamm Biol.* 2013;78:304–308. <https://doi.org/10.1016/J.MAMBIO.2012.11.006>
21. Jurgelėnas E., Jasinevičiūtė I., Daugnora L. Prevalence and characterization of dental and skull-bone pathologies of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Lithuania. *Animals.* 2023;13(15):2437. <https://doi.org/10.3390/ani13152437>
22. Jurgelėnas E., Kerzienė S., Daugnora L. et al. Morphometric analysis of the common raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) teeth in Lithuania. *Vet Sci.* 2025;12(4):338. <https://doi.org/10.3390/vetsci12040338>
23. Harada Y., Ogawa K., Mori S. et al. Variations of dentition in raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*). Anomalies in number of the teeth. *Jpn J Oral Biol.* 1989;31(3):257–264. <https://doi.org/10.2330/joralbiosci1965.31.257>
24. Ogurtsov S.S., Khapugin A.A., Zheltukhin A.S. et al. Brown bear food habits in natural and human-modified landscapes in West-European Russia. *Ursus.* 2023;34(11):1–19. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-22-00007>
25. Putnina A., Mugurevics A. Dental pathologies of foxes (*Vulpes vulpes*) and raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides* Gray) in Latvia. In: *Proceedings of the Animals Health Food Hygiene*. Jelgava, 2008. pp. 136–140.
26. Van Valkenburgh B. Incidence of tooth breakage among large, predatory mammals. *Am Nat.* 1988;131:291–302. <https://doi.org/10.1086/284790>
27. Van Valkenburgh B. Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and recent carnivorans. *Biol J Linn Soc.* 2009;96:68–81. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01108.x>
28. Van Valkenburgh B., Peterson R.O., Smith D.W. et al. Tooth fracture frequency in gray wolves reflects prey availability. *eLife.* 2019;8: e48628. <https://doi.org/10.7554/eLife.48628>
29. Van Valkenburgh B., White P.A. Naturally-occurring tooth wear, tooth fracture, and cranial injuries in large carnivores from Zambia. *PeerJ.* 2021;9: e11313. <https://doi.org/10.7717/peerj.11313>
30. Vila C., Urios V., Casterviejo J. Tooth losses and anomalies in the wolf (*Canis lupus*). *Can J Zool.* 1993;71(5):968–971. <https://doi.org/10.1139/z93-127>

Сведения об авторах

About the authors

Павел Николаевич Кораблев – вед. науч. сотр., заведующий лабораторией, ФГБУ «Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник», Тверская обл., Нелидовский г.о., пос. Заповедный,
E-mail: cranlab@mail.ru

Pavel Nikolaevich Korablev – Leading Researcher, Head of Laboratory, Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Zapovednyi, Tver oblast, Russian Federation
E-mail: cranlab@mail.ru

Николай Павлович Кораблев – д-р биол. наук, дир., Государственный природный заповедник «Полистовский», Псковская область, Бежаницкий район, п. Бежаницы, Российская Федерация
E-mail: cranlab@gmail.ru

Nikolay Pavlovich Korablev – Ph.D. (Biology), Director, Polistovsky State Nature Reserve, Bezhanitsy, Pskov oblast, Russian Federation
E-mail: cranlab@gmail.ru

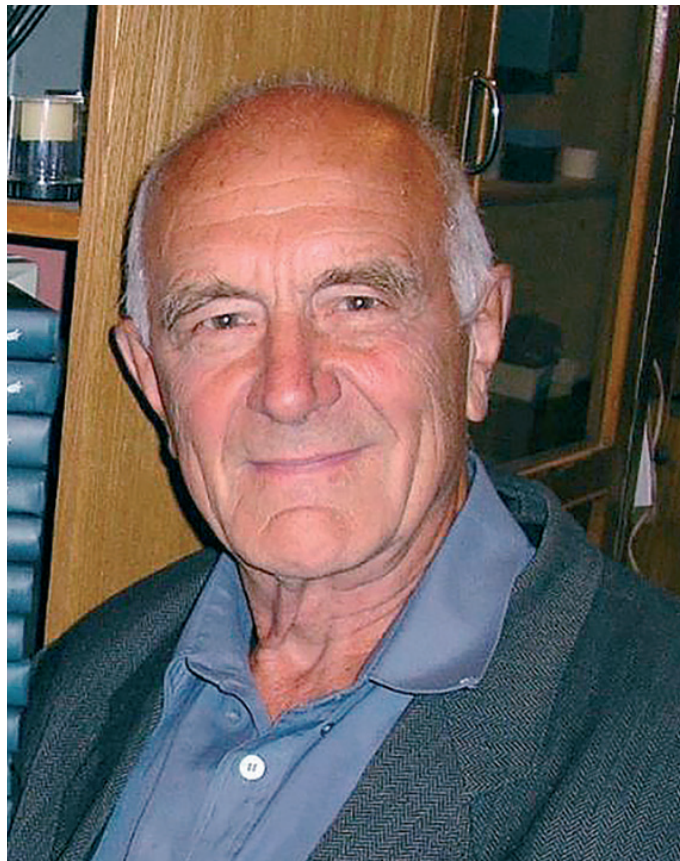
Мирослав Павлович Кораблев – канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация

Miroslav Pavlovich Korablev – Cand. Sc. (Biology), Senior Researcher, Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

Поступила в редакцию 13.10.2025
После доработки 06.02.2026
Принята к публикации 19.02.2026

Received October 13, 2025
Revised February 6, 2026
Accepted February 19, 2026

ПОТЕРИ НАУКИ / OBITUARY



Олег Юрьевич Орлов – ученый, наставник, коллега (1932–2024)
Е.И. Родионова*¹, Е.М. Максимова¹, С.Л. Кондрашев², В.А. Бастаков¹

¹*Институт проблем передачи информации имени А.А. Харкевича РАН, Российская Федерация*
²*Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация*

**e-mail: rad@iitp.ru*

Oleg Yu. Orlov – scientist, mentor, colleague (1932–2024)
E.I. Rodionova*¹, E.M. Maximova¹, S.L. Kondrashev², V.A. Bastakov¹

¹*Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Russian Federation*
²*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation*

**E-mail: rad@iitp.ru*

Вот уже больше года нет с нами одного из старейших сотрудников Института передачи информации РАН (ИППИ РАН), старшего научного сотрудника Лаборатории обработки сенсорной информации, кандидата биологических наук Олега Юрьевича Орлова. Время, прошедшее после его ухода, позволило в полной мере оценить роль Олега Юрьевича не только в жизни лаборатории, но и в науке в целом.

Олег Юрьевич Орлов родился 28 июня 1932 г. в семье биолога с очень широким кругом интересов — гистолога, зоолога, палеонтолога Юрия Александровича Орлова. Интерес к природе проявился у О.Ю. с детства — он мог часами наблюдать за жизнью, кипящей вокруг. Не удивительно, что со временем он стал студентом кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ, где встретил одного из своих первых и главных учителей — профессора Н.П. Наумова, крупного советского эколога и специалиста по поведению животных. Дипломная работа О.Ю. была посвящена биологии тушканчиков и была связана с многомесячными странствиями по Приаральским Каракумам, в общении с местным населением и сотрудниками противочумных станций. Этот опыт очень пригодился потом О.Ю. в организации зональных практик студентов МГУ и полевых исследований на Дальнем Востоке.

Окончив биофак в 1956 г., Олег Юрьевич был принят на работу в Лабораторию биофизики зрения Института биофизики АН СССР. Заведовал лабораторией профессор Н.Д. Ньюберг, математик, специалист по цветовому зрению человека и цветоведению, знаток живописи. Продолжатель лучших традиций русской науки и демократических устремлений русской интеллигенции, Николай Дмитриевич деликатно, но твердо руководил этим кипящим самыми смелыми идеями коллективом. В этой лаборатории совместно и очень плодотворно работали физики, математики и биологи, что создавало удивительную атмосферу сотворчества людей с разными способами мышления, взглядами с разных точек зрения на одну и ту же проблему. Еще детский интерес О.Ю. Орлова к непонятным, кажущимся незначительными явлениям, сформированные в семье и университете широта кругозора, стремление к поиску параллелей между физиологией, морфологией и поведением животных, требовательность к четкости описания фактов и их интерпретации позволили ему органично вписаться в сложный коллектив лаборатории и стать одним из лидеров исследований цветового зрения как с точки зрения нейрофизиологии, так и поведения. Он многое почерпнул от своих коллег, в первую очередь строгость и независимость мышления, а его знания зоолога-эволюциониста,

в свою очередь, обогатили представления коллег о животном мире. Первые работы Олега Юрьевича были посвящены исследованию цветового зрения животных методом колориметрии. Было показано наличие разных систем цветового зрения у рыб, ящериц, черепах. Тогда это были первые работы, опровергавшие бытующее представление, что только человек видит мир в цвете, а животные лишены этой способности. Затем вместе с Е.М. Максимовой он работал над исследованием участия горизонтальных и ганглиозных клеток сетчатки в цветовом зрении разных животных. В 1963 г. лаборатория была переведена в Институт передачи информации АН СССР, где Олег Юрьевич проработал всю свою жизнь.

Прекрасные организаторские способности Олега Юрьевича позволили ему при поддержке проф. Н.П. Наумова, тогда декана биофака, организовать свою первую лабораторию на Звенигородской биологической станции МГУ (1966–1968 гг.), где студенты выполняли самостоятельные, курсовые и дипломные работы. Олег Юрьевич привлекал в лабораторию не только студентов, но и своих коллег биологов из МГУ, ИППИ РАН (лаборатория передачи и обработки информации в органах чувств) и других исследовательских институтов. В лаборатории возникла творческая атмосфера — совместная работа с уникальными специалистами способствовала расширению кругозора студентов, делавших первые шаги в своей профессии. Новые научные интересы и собственные работы О.Ю. по зрению и поведению животных органично влились в уже формирующееся новое направление в науке — нейроэтологию, объединяющую поведенческие, нейрофизиологические и нейроморфологические. Принимая участие в преподавании на родной кафедре, он удачно внедрил микроэлектродную нейрофизиологию нейронов сетчатки глаза лягушки и рыб, освоенную в академической лаборатории, в работу на кафедре и летнюю практику студентов второго курса на биостанции.

Много лет Олег Юрьевич принимал участие в проведении летней практики на Звенигородской биологической станции МГУ и был организатором зимней зональной практики студентов биологического факультета. Встреча с человеком, не только широко эрудированным, но и увлеченным своей работой, производила большое впечатление на юных исследователей. Многих студентов он заинтересовал исследованиями цветового зрения животных, неудивительно что почти четверть лаборатории, в которой он работал, — его ученики: Е.М. Максимова, Е.И. Родионова, С.Л. Кондрашев, В.А. Бастаков.

В 1971–1973 гг. в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра АН СССР была

организована лаборатория эволюционной физиологии с экспедиционной базой на острове Попова, которой Олег Юрьевич руководил на общественных началах. Здесь продолжилось развитие новых направлений исследований зрительной системы животных, в результате чего Олег Юрьевич с учениками сделал одно из первых своих открытий – предпочтение самцами лягушек и жаб в брачный период моделей самок определенного цвета. Такое поведение не находило никакого естественного объяснения, однако это открыло новые широкие возможности для проведения классических этологических экспериментов по изучению цветового зрения амфибий. Оказалось, что их можно проводить не только в природе, но и в лаборатории, в условиях строгого контроля, причем не только с подвижными, но и неподвижными, плоскими, и даже с чисто оптическими (изображения на дисплее) объектами!

Поиск удобных перспективных объектов для изучения зрения на Дальнем Востоке привел к новым открытиям и оригинальным результатам. Здесь Олег Юрьевич впервые увидел и описал новое явление в физиологии зрения – своеобразный “сервомеханизм” оптики глаза рыб: переменную окраску роговицы рыб, обратимо меняющуюся от ярко-оранжевой до полностью бесцветной в зависимости от уровня освещенности. Здесь же О. Ю. Орлов вместе с со своими учениками В. Ф. Гнубкиным и С. Л. Кондрашевым выполнили единственное в отечественной нейробиологии микроэлектродное исследование на зрительных центрах обездвиженного живого кальмара. По инициативе О. Ю. в дальневосточную лабораторию были приглашены высококвалифицированные нейроморфологи уникальной отечественной школы академика А. А. Заварзина из Ленинграда (В. А. Цвиленева, Т. В. Федосова), которые развернули исследование нервной системы ракообразных и пауков.

Олег Юрьевич активно сотрудничал с иностранными учеными. Он был душой совместных исследований зрительной системы амфибий по многолетнему проекту российских и финских ученых. Финские коллеги тепло вспоминают о сотрудничестве с О. Ю. Орловым.

Научные интересы Олега Юрьевича не ограничивались изучением зрительной системы. К числу своих открытий он также относил внутривидовую щетину грызунов, мечение лосями своих участков брачных турниров и многое другое. Предметом его внимания долгое время была также неизвестная форма акустической активности спящей кошки, имеющей ярко выраженную эмоциональную окраску.

Оценив организаторские способности О. Ю. Орлова, в конце 1990-х – начале 2000-х годов директор ИППИ Н. А. Кузнецов пригласил О. Ю. Орлова сначала на должность ученого секретаря, а затем на должность заместителя директора по науке в ИППИ РАН. Олег Юрьевич с большим интересом занимался этой работой.

Будучи мастером слова и «любителем российской словесности», Олег Юрьевич наслаждался текстами классиков, прекрасно знал творчество Маяковского и его цитировал. Поэтому неслучайным для коллег оказался его широкий интерес к вопросам лингвистики, информационной структуре японских иероглифов.

Особого внимания заслуживает вовлеченность Олега Юрьевича в проведение лабораторных и междисциплинарных институтских семинаров. При этом он не только эффектно рассказывал о результатах своей работы, но и с азартом принимал участие в дискуссиях, часто инициировал их сам, что крайне важно для продолжения и поддержания традиций критического отношения к своим научным исследованиям и работам коллег.

Последний доклад Олег Юрьевич сделал 7 ноября 2024 на Межинститутском семинаре лаборатории № 8. Тема доклада была связана с предметом постоянного интереса Олега Юрьевича к нерешенной проблеме эволюции зрения змей. Электронно-микроскопическое исследование глаза обыкновенного ужа, позволило выявить неизвестные ранее детали его строения, важные для понимания эволюции глаз позвоночных животных в целом.

Уход такого незаурядного человека – большая потеря для окружающих его людей. Но след, оставленный Олегом Юрьевичем Орловым, очень яркий, многие люди будут долго помнить о нем, спорить с ним, продолжать его исследования.

Сведения об авторах

Родионова Елена Ивановна – канд. биол. наук; ст. науч. сотр., Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
E-mail: rad@iitp.ru
<https://orcid.org/0009-0002-1966-8935>

Максимова Елена Михайловна – канд. биол. наук; вед. науч. сотр., Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
E-mail: maximova@iitp.ru

Кондрашев Сергей Львович – канд. биол. наук; ст. науч. сотр., Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Российская Федерация
E-mail: navodon@rambler.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8869-8831>

Бастаков Владимир Антонинович – канд. биол. наук; вед. науч. сотр., Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
E-mail: bastakov@iitp.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7113-2858>

About the authors

Rodionova, Elena I. – Cand. Sc. (Biology); Senior Researcher, Kharkevich Institute for information transmission problems, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
E-mail: rad@iitp.ru
<https://orcid.org/0009-0002-1966-8935>

Maximova, Elena M. – Cand. Sc. (Biology); Leading researcher, Kharkevich Institute for information transmission problems, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
E-mail: maximova@iitp.ru

Kondrashev, Sergey L. – Cand. Sc. (Biology); Senior Researcher, A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: navodon@rambler.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8869-8831>

Bastakov, Vladimir A. – Cand. Sc. (Biology); Leading researcher, Kharkevich Institute for information transmission problems, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
E-mail: bastakov@iitp.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7113-2858>