



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

Российская Академия Наук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ/ RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Том 105 № 4 Апрель

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. 4 April

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://zoojournras.ru>

СОДЕРЖАНИЕ

Том 105, Номер 4, 2026

Апрель

Световое и электронно-микроскопическое исследование морфологии метацеркарий <i>Amblosoma exile</i> (Trematoda, Brachylaimoidea, Leucochloridiomorphidae)	5
<i>А.Е. Жохов, Л.Г. Поддубная</i>	
Редкие гнездящиеся и залетные виды в авифауне севера Центральной Палеарктики	17
<i>А.А. Романов</i>	
Расширение гнездовых ареалов кудрявого и розового пеликанов (<i>Pelecanus crispus</i> и <i>Pelecanus onocrotalus</i> , Pelecaniformes, Aves)	32
на юге России в бассейнах Дона и Волги	
<i>В.П. Белик, Е.В. Гугуева</i>	
Годовые циклы воробьеобразных птиц (Passeriformes, Aves): субарктов, освоивших Субарктику и проникающих в Субарктику. Сравнение реакции на условия внешней среды	56
<i>В.Н. Рыжановский</i>	
Полуторавековая дискуссия: что мы знаем о тарпане (<i>Equus ferus</i> , Equidae, Perissodactyla)	71
<i>Н.А. Пластеева, П.А. Косинцев</i>	
Маркировочная активность амурского тигра (<i>Panthera tigris altaica</i>) как метод оценки состояния его популяции	87
<i>В.С. Лукаревский, А.Ю. Олейников, С.А. Колчин</i>	

Краткие сообщения

Покровный эпителий Syndermata: синцитий или симпласт?	103
<i>В.П. Никишин</i>	
Ластоногие (Pinnipedia) и бешенство: случайность или реальная угроза	109
<i>А.Д. Ботвинкин</i>	
Распространение мыши-малютки (<i>Micromys minutus</i> , Rodentia, Muridae) на северо-востоке европейской части России	116
<i>А.В. Бобрецов, А.Н. Петров, Н.М. Быховец, А.Н. Королев</i>	

Потери науки

Николай Люцианович Орлов (12.06.1952–25.03.2026)	124
<i>Н.Б. Ананьева, И.В. Доронин</i>	

Contents

Volume 105, № 4, 2026

April

Light and Electron Microscopic Study of the Morphology of <i>Amblosoma exile</i> Metacercariae (Trematoda, Brachylaimoidea, Leucochloridiomorphidae) <i>A.E. Zhokhov, L.G. Poddubnaya</i>	5
Rare Breeding and Vagrant Species in the Avifauna of the Northern Central Palearctic <i>A.A. Romanov</i>	17
Expansion of the Breeding Ranges of the Dalmatian and White Pelicans (<i>Pelecanus crispus</i> and <i>Pelecanus onocrotalus</i> , Pelecaniformes, Aves) in the South of Russia in the Don and Volga River Basins <i>V.P. Belik, E.V. Gugueva</i>	32
The Annual Cycles of the Subarctic Passerine Birds (Passeriformes, Aves) that have Mastered the Subarctic and Penetrated therein. Comparison of their Responses to the External Environment <i>V.N. Ryzhanovsky</i>	56
Discussion That Spans 150 Years: What Do We Know about Tarpan (<i>Equus ferus</i> , Equidae, Perissodactyla) <i>N.A. Plasteeva, P.A. Kosintsev</i>	71
Methodological Approach to Assessing the Population Status of the Amur Tiger (<i>Panthera tigris altaica</i>) Based on the Spatial Distribution of its Scratch Marks <i>V.S. Lukarevskiy, A.Yu. Oleynikov, S.A. Kolchin</i>	87

Brief Communication

Covering Epithelium of Syndermata: Syncytium or Symplast? <i>V.P. Nikishin</i>	103
Pinnipeds and Rabies: Random Event or Real Threat <i>A.D. Botvinkin</i>	109
Marking Activity of the Amur Tiger (<i>Panthera tigris altaica</i>) as a Method for Assessing the State of its Population. <i>A.V. Bobretsov, A.N. Petrov, N.M. Bykhovets, A.N. Korolev</i>	116

Obituary

Nikolai Lyutsianovich Orlov (12.06.1952–25.03.2026) <i>N.B. Ananjeva, I.V. Doronin</i>	124
---	-----

Световое и электронно-микроскопическое исследование морфологии метацеркарий *Amblosoma exile* (Trematoda, Brachylaimoidea, Leucochloridiomorphidae)

А.Е. Жохов*, Л.Г. Поддубная

Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Российская Федерация

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Аннотация. С использованием световой, сканирующей (СЭМ) и просвечивающей (ПЭМ) электронной микроскопии изучена морфология неинцистированных метацеркарий *Amblosoma exile* Rojmanska, 1972 из моллюсков *Viviparus contectus*. Это первая регистрация *A. exile* на территории России. СЭМ исследование метацеркарий *A. exile* выявило признаки морфогенеза покровов тела, как это наблюдается в период трансформации лейкохлоридиоморфных метацеркарий во взрослую особь в окончательном хозяине, что, наряду с развитием и размерами репродуктивных органов личинок, может свидетельствовать о прогенетическом развитии *Amblosoma* в моллюсках. Исследовано распределение сенсорных папилл у метацеркарий *A. exile*, а также показаны сходство и различие в их распределении у *Amblosoma* и *Leucochloridiomorpha*. Для видов рода *Amblosoma* характерна зональность в распределении тегументальных органелл в дистальной тегументальной цитоплазме. На поверхности тела *Amblosoma* выявлены гомогенные каплевидные образования, рассматриваемые нами как производные гемоцитов моллюска, тогда как развитый поверхностный слой гликокаликса характерен для исследованных ранее *Leucochloridiomorpha* и *Leucochloridium*.

Ключевые слова: *Amblosoma exile*, репродуктивные органы, топография и строение покровов, сенсорные папиллы, прогенез

Финансирование. Данное исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121051100100-8).

Соблюдение этических стандартов. Все манипуляции с объектами исследования проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Работа одобрена комиссией по биоэтике ИБВВ РАН, протокол № 13 от 30.01.2024 г.

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

Вклад авторов. Концепция статьи — ЖАЕ, ПЛГ; анализ данных литературы — ЖАЕ, ПЛГ; написание рукописи — ЖАЕ, ПЛГ; редактирование — ЖАЕ, ПЛГ; работа со списком литературы и рисунками — ЖАЕ, ПЛГ.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам Центра коллективного пользования электронной микроскопией Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН за техническую помощь при подготовке материала для работы на сканирующем и просвечивающем электронных микроскопах С.И. Метелеву, Г.В. Быкову и З.Л. Пановой.

Ссылка для цитирования: Жохов А.Е., Поддубная Л.Г. Световое и электронно-микроскопическое исследование морфологии метацеркарий *Amblosoma exile* (Trematoda, Brachylaimoidea, Leucochloridiomorphidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. 5–16. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040018>

Light and Electron Microscopic Study of the Morphology of *Amblosoma exile* Metacercariae (Trematoda, Brachylaimoidea, Leucochloridiomorphidae)

A.E. Zhokhov*, L.G. Poddubnaya

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russian Federation*

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Abstract. The morphology of unencysted metacercariae of *Amblosoma exile* Pojmanska, 1972 from *Viviparus contectus* snails was studied using light, scanning (SEM), and transmission (TEM) electron microscopy. This is the first record of *A. exile* from Russia. SEM study of *A. exile* metacercariae revealed signs of morphogenesis of body tegument, as observed during the transformation of leucochloridiomorph metacercariae into an adult in the final host, which, along with the development and size of the larval reproductive organs, may indicate the progenetic development of *Amblosoma* in mollusks. The distribution of sensory papillae in *A. exile* metacercariae was studied and the similarities and differences in their distribution in *Amblosoma* and *Leucochloridiomorpha* were shown. Species of the genus *Amblosoma* are characterized by zonation in the distribution of tegmental bodies in the distal tegmental cytoplasm. Homogeneous teardrop-shaped formations were found on the surface of the *Amblosoma* body, which we consider to be derivatives of molluscan hemocytes, whereas the developed surface layer of glycocalyx is characteristic of the previously studied *Leucochloridiomorpha* and *Leucochloridium*.

Keywords: *Amblosoma exile*, reproductive organs, topography and structure of the integument, sensory papillae, progenesis

Funding. This research was performed in the framework of the state assignment of Ministry of Education and Science of the Russian Federation (Theme nos. 121051100100-8).

Ethics declarations. All manipulations with the research objects were carried out in accordance with the National Institutes of Health Guidelines for the Care and Use of Laboratory Animals (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). The work was approved by the Bioethics Commission of the IBIW RAS, Protocol No. 13 dated January 30, 2024.

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

Authors contribution. The article was conceived by ZAE, PLG; the literature data was analyzed by ZAE, PLG; the manuscript was written by ZAE, PLG; the manuscript was edited by ZAE, PLG; the literature list and figures were prepared by ZAE, PLG.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to the staff of the Center for Collective Use of Electron Microscopy at the I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, S.I. Metelev, G.V. Bykov, and Z.L. Panova, for their technical assistance in preparing the material for scanning and transmission electron microscopy.

For Citation: Zhokhov A.E., Poddubnaya L.G. Light and Electron Microscopic Study of the Morphology of *Amblosoma exile* Metacercariae (Trematoda, Brachylaimoidea, Leucochloridiomorphidae). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4, pp. 5–16. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040018>

ВВЕДЕНИЕ

Надсемейство Brachilaimoidea объединяет трематод, развивающихся с участием наземных моллюсков. Жизненный цикл этих трематод проходит с участием одного или двух промежуточных хозяев, оба из которых моллюски. Церкарии, как правило, относятся к группе Cercariaeum с рудиментарным хвостом или без него. Исключение в этой группе трематод — семейство Leucochloridiomorphidae. Виды, входящие в его состав, развиваются в водной среде с участием переднежаберных моллюсков семейства Viviparidae, имеющих свободноживущих фуркоцеркарий. В семейство Leucochloridiomorphidae входят три рода (*Leucochloridiomorpha* Gower, 1938, *Amblosoma* Pojmanska, 1972, *Ptyalincola* Wootton & Murrell, 1967) с небольшим числом видов (Pojmanska, 2002).

Род *Amblosoma* представлен в Европе единственным видом *Amblosoma exile* Pojmanska, 1972, найденным и описанным в Польше (Pojmanska, 1972). Остальные виды этого рода встречаются в Японии и США (Shimazu, 1974; Goodman, 1990). Морфология метацеркарий *A. exile*, обнаруженных у моллюсков *Viviparus viviparus* Linnaeus, 1758, была описана с использованием световой микроскопии (Pojmanska, 1972). Найденных личинок автор разделила на четыре группы по размерам тела и степени развития репродуктивной системы. Характерными особенностями метацеркарий *A. exile* являются крупные размеры тела (более 2 мм), отсутствие цисты, а также локализация между мантией и внутренней стенкой раковины на висцеральном эпителии моллюска. Кишечник молодых личинок заполнен темным содержимым — пигментом меланином, который они активно поглощают, питаясь эпителием улиток (Robinson, Fried, 1980).

Ранее были выполнены электронно-микроскопические исследования по топографии и ультраструктуре покровов в период развития метацеркарий *Leucochloridiomorpha constantiae* (Mueller, 1935) во взрослую особь (Harris et al., 1974; Font, Wittrock, 1980). Имеется краткое сообщение по строению покровов метацеркарий *Amblosoma suwaense* Shimazu, 1974 (Kuntz et al., 1982).

В настоящей работе приводятся оригинальные электронно-микроскопические данные по морфологии покровов метацеркарий *A. exile*, важных как для оценки морфологических характеристик покровов лейкохлоридиоморфных метацеркарий, так и для изучения у метацеркарий родов *Amblosoma* и *Leucochloridiomorpha* межвидовых и межродовых вариаций в топографии и ультраструктуре покровов с учетом сроков развития этих метацеркарий в промежуточном хозяине.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

У живородки *Viviparus contectus* (Millet, 1813) под раковинной были найдены крупные не инцистированные метацеркарии. Эти метацеркарии по морфологическим признакам соответствовали личинкам трематоды *Amblosoma exile*, найденным и описанным от живородки *V. viviparus* в Польше (Pojmanska, 1972). Моллюски *V. contectus* были собраны в устье р. Шумаровки, Ярославская обл. (58°02'25" с.ш., 38°15'04" в.д.). Для морфологических исследований использовали крупных личинок *A. exile*, локализирующихся непосредственно под вершиной завитка раковины на гепатопанкреасе. Для изучения препаратов методами световой микроскопии метацеркарий *A. exile* расслабляли горячей водой с последующей быстрой фиксацией 70% этанолом, окрашивали квасцовым кармином, обезвоживали в серии спиртов, просветляли в гвоздичном масле и заключали в канадский бальзам. Изучение образцов проводили с помощью микроскопа Olympus CX43 (Olympus Corporation, Токио, Япония). Измерения выполнены с использованием программы Olympus cellSens [Ver.3.2] Imaging software и даны в микрометрах. Фотографии живых и окрашенных личинок *A. exile* на тотальных препаратах сделаны с помощью камеры Olympus LC30.

Для электронной микроскопии живые метацеркарии *A. exile* (18 экз.) были зафиксированы в 3% растворе глутаральдегида на 0.1 М буфере каоди-лата натрия (pH 7.2) в течение 20 дней при температуре 5°C, затем их дважды промывали в том же буфере по 20 мин и постфиксировали в 1% растворе четырехоксида осмия в течение 1 часа. Фиксированные образцы дегидратировали в спиртах и ацетоне. После фиксации и дегидратации 9 образцов были высушены для исследования методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) с использованием сушилки в критической точке НСР-2 (Hitachi, Токио, Япония). Образцы закрепляли на столиках, покрытых золотом-палладием (толщиной 15–20 нм), методом напыления с помощью прибора JFC1600 Auto Fine Coater (JEOL Ltd., Токио, Япония) и исследовали под микроскопом JEOL-JSM-6510LV при напряжении 30 кВ.

Для просвечивающей электронной микроскопии (ПЭМ) после фиксации и дегидратации 9 экз. метацеркарий были заключены в смесь аралдита и эпона в соответствии с инструкцией к набору для ЭМ (ЭМС) Araldite/Embed-812 (Sigma Aldrich, Буэнос-Айрес, Аргентина) и полимеризовали в термостате при 60°C в течение 48–60 часов. Ультратонкие срезы (50–90 нм) изготавливали на ультрамикротоме Leica MZ6 (Leica Microsystems, Вецлар, Германия) и окрашивали 4% водным раствором уранилацетата и 0.4% водным раствором цитрата свинца, после чего исследовали под микроскопом JEOL JEM 1011 при напряжении 80 кВ (JEOL, Ltd.).

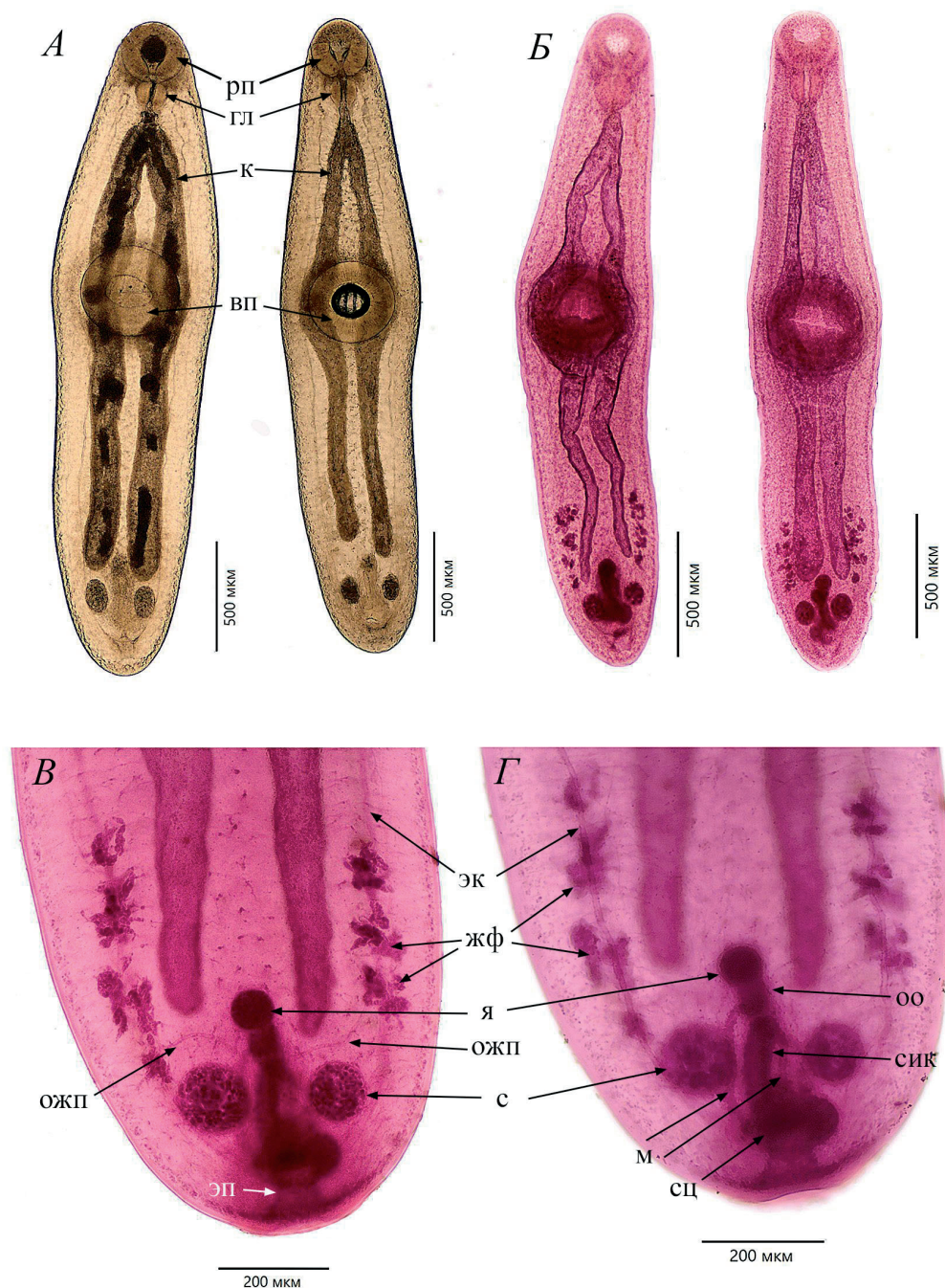


Рис. 1. Морфология *Amblosoma exile*, световая микроскопия: *А* – фиксированные неокрашенные метацеркарии; *Б* – окрашенные кармином метацеркарии; *Б, Г* – элементы репродуктивной системы; вп – вентральная присоска; гл – глотка; жф – желточные фолликулы; к – кишечник; м – матка; ожп – общий желточный проток; оо – оотип; рп – ротовая присоска; с – семенник; сик – семяизвергательный канал; сц – сумка цирруса; эк – экскреторные каналы; я – яичник; эп – экскреторная пора

Fig. 1. Morphology of *A. exile*, light microscopy: *А* – fixed unstained metacercariae; *Б* – carmine-stained metacercariae; *Б, Г* – elements of the reproductive system; vs – ventral sucker; ph – pharynx; vf – vitelline follicles; in – intestine; ut – uterus; cvd – common vitelline duct; oo – ootype; os – oral sucker; t – testis; ejd – ejaculatory duct; cs – cirrus sac; exd – excretory duct; ov – ovary; ep – excretory pore

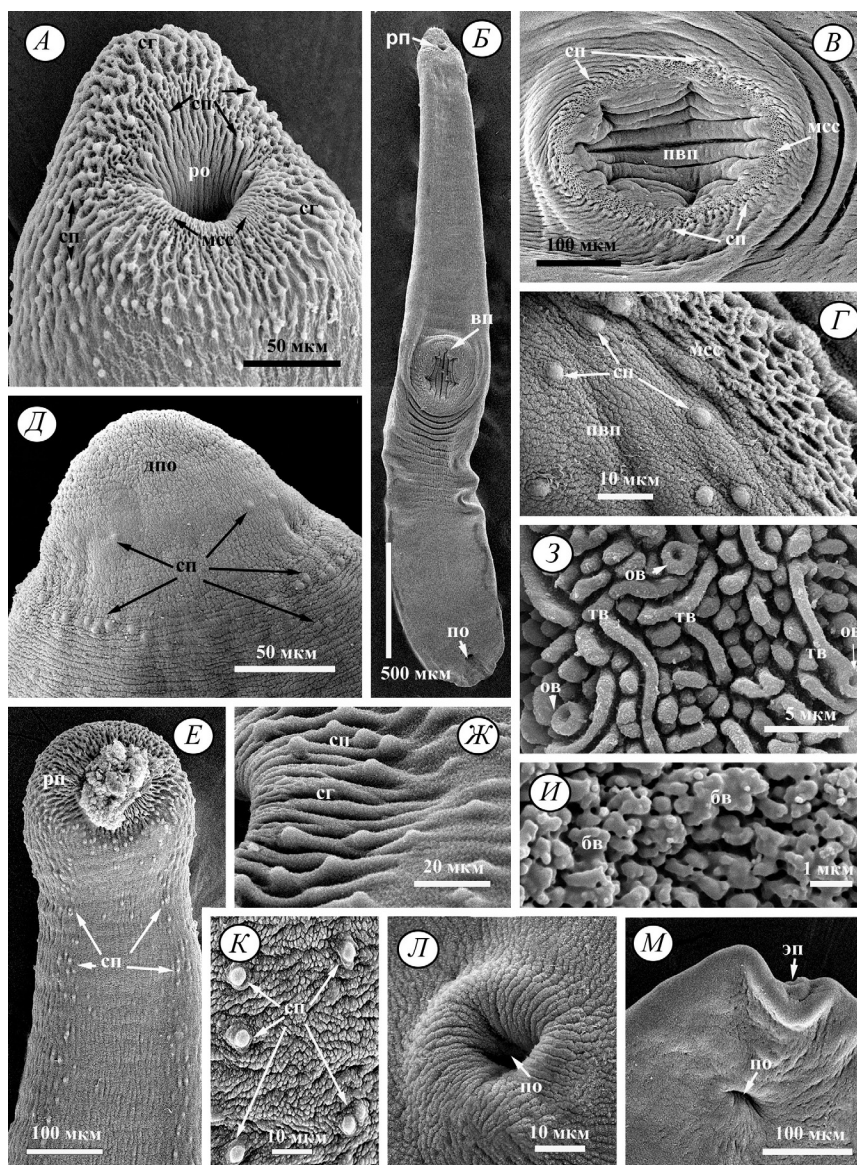


Рис. 2. Топография поверхности тела *Amblosoma exile*, сканирующая электронная микроскопия: *A, Ж* – сеть гребней на поверхности ротовой присоски с множеством бесресничных сенсорных папилл на вершинах гребней; *Б* – обзор тела червя; *В* – вентральная присоска; *Г* – полость вентральной присоски с сенсорными папиллами, окруженная слоем мелкоячеистого сетчатого тегумента; *Д* – передний конец дорсальной стороны тела и распределением сенсорных папилл; *Е, К* – передний отдел вентральной стороны тела червя с распределением сенсорных папилл по поверхности; *З* – вентральная поверхности заднего отдела тела; *И* – бугорчатые выросты вентральной и дорсальной стороны тела червей; *Л, М* – задний вентральный отдел тела с половым отверстием и (*М*) видна постеродорсальная экскреторная пора; бв – бугорчатые выросты; вп – вентральная присоска; дпо – дорсальный передний отдел; мсс – мелкоячеистый сетчатый слой; ов – округлые выступы; пвп – полость вентральной присоски; по – половое отверстие; ро – ротовое отверстие; рп – ротовая присоска; сг – сеть гребней; сп – сенсорные папиллы; тв – тегументальный выступ; эп – экскреторная пора

Fig. 2. Surface topography of *A. exile*, scanning and transmission electron microscopy: *A, Ж* – network of the ridges on the oral sucker surface, note numerous sensory papillae. *Б* – view of the worm. *В* – ventral sucker. *Г* – cavity of the ventral sucker showing sensory papillae on the surface and fine mesh layer around it. *Д* – dorsal view of the anterior end, note distribution of the sensory papillae along it. *Е, К* – ventral surface of the forebody showing distribution of the sensory papillae. *З* – ventral surface of the posterior end. *И* – tuberculate outgrowths of the ventral and dorsal body sides. *Л, М* – posterior body end showing genital and excretory pores; cvs – cavity of ventral sucker; dae – dorsal anterior end; ep – excretory pore; fml – fine mesh layer; gp – genital pore; mo – mouth opening; nr – network of surface ridges; os – oral sucker; rp – rounded protrusion; sp – sensory papillae; to – tuberculate outgrowth; tp – tegumental protrusion; vs – ventral sucker

Вентральная поверхность передней половины тела червей между ротовой и вентральной присосками более сглаженная и покрыта плотно расположенными бугорчатыми выростами (рис. 2Е, 2И, 2К). Между ротовой и вентральной присосками наблюдаются поля безресничных сенсорных папилл, сконцентрированных в 2 ряда в вентролатеральном направлении (рис. 2Е, 2К). Поверхность тегумента средней части тела червей, так же как и большая часть поверхности вентральной присоски, локализованной в этой части тела, покрыта небольшими бугорчатыми выростами, за исключением мелкочаеистого сетчатого тегументального слоя, обрамляющего полость вентральной присоски (рис. 2Б–2Л). Снаружи, по окружности мелкочаеистого слоя (рис. 2В), а также в полости вентральной присоски (рис. 2Л) обнаружены безресничные сенсорные папиллы. При малом увеличении поверхность задней части тела, позади вентральной присоски, выглядит гладкой, тогда как при большем увеличении на поверхности выявляются нерегулярные углубления и выступы разной величины и формы, включая округлые выступы с полостью серединой (рис. 2З). Не обнаружено сенсорных папилл вокруг полового отверстия (рис. 2Л). Тегумент переднего отдела дорсальной поверхности червей не имеет ребристости и покрыт плотно расположенными небольшими бугорчатыми выростами (рис. 2Д, 2И). Дорсально, на уровне нижней части ротовой присоски, имеется поперечный ряд безресничных сенсорных папилл, поблизости от которого разбросаны единичные парные папиллы (рис. 2Г).

Ультраструктура поверхности тегумента *Amblosoma exile* (рис. 3)

Исследование ультраструктуры покровов показало, что дистальный синцитиальный цитоплазматический слой тегумента (в среднем толщиной 5.2 мкм) метацеркарий имеет в своем составе две морфологически неоднородные части (рис. 3А, 3Б). Апикальная часть цитоплазмы (толщиной 1.5 мкм) более электронноплотная, и здесь доминируют электронноплотные палочковидные тельца (рис. 3А и врезка; Б и врезка; В), тогда как базальная зона цитоплазмы (толщиной 3.7 мкм) более светлая и заполнена гетерогенными, овальными везикулами, плотными митохондриями и немногочисленными палочковидными тельцами (рис. 3А, 3Б). Гетерогенные везикулы варьируют по длине от 0.15 до 0.5 мкм и имеют ширину около 0.15 мкм. В составе везикул просматривается электронноплотное и электронносветлое содержимое (рис. 3А и врезка; 3Г; 3Е и врезка). Гетерогенные везикулы присутствуют и вблизи поверхности тегумента (рис. 3Б и врезка; 3Е и врезка; 3Ж). Нами отмечены зоны контактов гетерогенных тегументальных везикул

с поверхностной мембраной тегумента, а также выход везикулярного содержимого на поверхность метацеркарий путем экзоцитоза (рис. 3Б и врезка; 3В, 3Ж). На поверхности червей присутствует электронноплотный, округлый, мелкоразмерный материал гетерогенных везикул (рис. 3А и врезка). Помимо везикулярного материала, к поверхности тегумента приближены крупные, неправильной формы, гомогенные, плотные каплевидные образования, но всегда присутствует щелевидное пространство между таким образованием и поверхностью червя (рис. 3Б и врезка; 3В; 3Г). Нередко такие каплевидные образования удалены от поверхности тегумента на незначительное расстояние, при этом сохраняются лишь тонкие связывающие нитевидные мостики (рис. 3В–3Д). Нитевидные соединения присутствуют и между отдельными образованиями разных размеров (рис. 3Д, 3Ж). В местах удаления образований от поверхности червей, как и вокруг образований, наблюдается скопление везикулярного материала (рис. 3Г–3Ж). Прослеживаются как индивидуально отделившиеся образования (рис. 3Д–3Ж), так и два, три образования с фрагментом тегументальной апикальной цитоплазмы (рис. 3Е). На протяжении тела исследованных червей в местах активного экзоцитоза везикул на поверхности червей выявлены участки, где доминирует тегументальный везикулярный материал и где отсутствуют крупные каплевидные образования (рис. 3А и врезка).

ОБСУЖДЕНИЕ

Описанные нами личинки *Amblosoma exile* по размерам и степени развития репродуктивной системы относились к IV группе, согласно описанию Pojmanska (1972), но имели более крупные размеры. Длина тела изученных метацеркарий была больше (табл. 1), чем указанная в работе Pojmanska (1972). В нашем исследовании отдельные особи достигали длины 3570 мкм. У таких крупных “зрелых” метацеркарий хорошо видны общие желточные протоки, которые отходят от задних концов желточников и которые не были отмечены ранее (Pojmanska, 1972). Возможно, более крупные размеры метацеркарий *A. exile* обусловлены их развитием в моллюске *Viviparus contectus* (данное исследование), тогда как в предыдущей работе (Pojmanska, 1972) описаны личинки *A. exile*, развивавшиеся в моллюске *Viviparus viviparus*.

Топографическое исследование покровов метацеркарий *Amblosoma exile* выявило их морфологическую неоднородность в разных отделах тела личинки. Наряду с гребенчатой поверхностью, присутствуют выровненные участки тегумента, покрытые разноразмерными бугорчатыми выростами, а ободок ротовой и вентральной присосок обрамлен

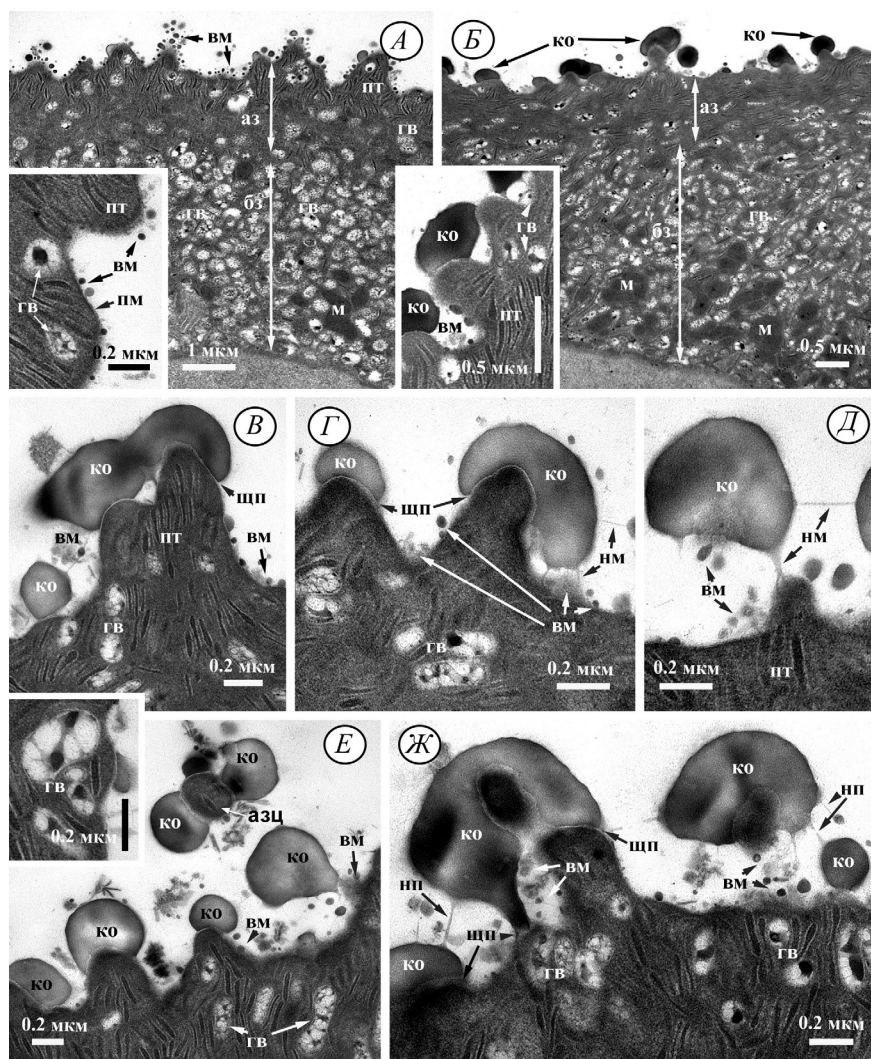


Рис. 3. Ультраструктура поверхности тела *Amblosoma exile*, трансмиссионная электронная микроскопия. *А*, врезка – зональность дистального слоя цитоплазмы, выше плазматической мембраны присутствует округлый плотный везикулярный материал. *Б*, вставка – неоднородный состав дистальной цитоплазмы и каплевидные образования на поверхности червей. *В* – апикальная зона дистальной цитоплазмы с каплевидным образованием на поверхности, отделенным щелевидным пространством. *Г* – поверхность тела с каплевидными образованиями. *Д* – удаленное от поверхности каплевидное образование, видно нитевидные мостики и скопление везикулярного материала вблизи места отрыва каплевидного образования. *Е* – различная степень удаления единичных и конгломератных каплевидных образований от поверхности метациркий, присутствует везикулярный материал в местах отрыва образований; вставка – состав гетерогенных везикул. *Ж* – апикальная поверхность тела с каплевидными образованиями, везикулярным материалом и нитевидными мостиками, связывающими каплевидные образования; аз – апикальная зона дистальной цитоплазмы; азц – цитоплазма апикальной зоны; бз – базальная зона дистальной цитоплазмы; вб – везикулярный материал; гв – гетерогенные везикулы; ко – каплевидные образования; м – митохондрии; нм – нитевидные мостики; пм – поверхностная мембрана; пт – палочковидные тегументальные тельца; шп – щелевидное пространство

Fig. 3. Surface ultrastructure of *A. exile*, transmission electron microscopy. *A*, insert – zonation of the distal cytoplasmic layer, note rounded, dense vesicular material above outer plasma membrane. *B*, insert – heterogeneity of the distal cytoplasm and drop-shaped formations on the surface. *В* – apical zone of distal cytoplasm with a drop-shaped formation on the surface, separated by a slit-like space. *Г* – body surface with drop-shaped formations. *Д* – drop-shaped formation removed from the surface, note filiform bridges and accumulation of vesicular content are visible near the site of its detachment. *Е* – varying degrees of removal of single and conglomerate drop-shaped formations from the surface, note vesicular content is present at the sites of detachment. *Ж* – varying degrees of proximity to the surface of drop-shaped formations, note vesicular content and filiform bridges; аз – apical zone of the distal cytoplasm; азц – apical zone cytoplasm; бз – basal zone of the distal cytoplasm; вб – filiform bridges; гв – heterogeneous vesicles; ко – drop-shaped formations; м – mitochondria; нм – nitevidnye mostiki; пм – outer plasma membrane; пт – rod-shaped bodies; шп – slit-like space; вк – vesicular content

мелкоячеистым сетчатым тегументом. Однако у метацеркарий *A. suwaense* (Kuntz et al., 1982) и *Leucochloridiomorpha constantiae* (Harris et al., 1974; Font, Wittrock, 1980) на всем протяжении тела были обнаружены регулярные ряды гребней, что рассматривается в качестве характерного признака метацеркарной стадии лейкохлоридий (Font, Wittrock, 1980). Отсутствие выраженной гребенчатой поверхности на всем протяжении тела исследованных метацеркарий *A. exile*, на наш взгляд, можно объяснить различиями в сроках развития личинок, использованных для исследования вышеуказанных трех видов лейкохлоридий. Как было выявлено ранее, морфогенез покровов от метацеркарий к взрослым особям *L. constantiae* сопровождался неравномерной потерей ребристости покровов метацеркарий, а исчезновение гребней приводило к появлению ровной бугристой поверхности у взрослых особей *L. constantiae* из дефинитивных хозяев (Font, Wittrock, 1980). У исследованных метацеркарий *A. exile* нами выявлены аналогичные признаки частичного морфогенеза покровов тела, как это наблюдается в период трансформации метацеркарий во взрослую особь в окончательном хозяине (Harris et al., 1974; Font, Wittrock, 1980; Kuntz et al., 1982). Выявленная дифференцировка покровов метацеркарий *A. exile*, сходная с таковой *L. constantiae* из дефинитивного хозяина, позволяет предположить ускоренную дифференцировку покровов *A. exile* в беспозвоночном хозяине.

Как и у метацеркарий *A. exile*, у *L. constantiae* многочисленные безресничные сенсорные папиллы локализованы на вершинах гребней (Font, Wittrock, 1980). Для метацеркарий *L. constantiae* детальная информация о распределении папилл отсутствует, но было отмечено, что их морфология и распределение аналогичны таковым у взрослых особей. Если сравнивать распределение сенсорных папилл у метацеркарий *A. exile* с таковым у взрослых особей *L. constantiae* (Font, Wittrock, 1980), можно проследить определенное сходство в распределении их безресничных сенсорных окончаний. Скопление папилл у *A. exile* и *L. constantiae* зарегистрировано вокруг их ротового отверстия, кроме того, папиллы в виде латеральных продольных рядов отмечены вдоль вентральной поверхности передней половины тела червей между ротовой и вентральной присосками. Однако у *L. constantiae* (Font, Wittrock, 1980) латеральные продольные ряды папилл выявлены не только на вентральной, но и на дорсальной сторонах тела, а также вокруг полового отверстия на заднем конце тела. У *A. exile* на дорсальной стороне переднего конца тела, на уровне задней части ротовой присоски, имеется поперечный ряд безресничных сенсорных папилл и беспорядочно разбросаны единичные парные папиллы. У *A. exile* и *L. constantiae* скопление папилл

отмечено также внутри полости вентральной присоски. Напротив, для *A. suwaense* отдельные папиллы были выявлены только вдоль внутреннего края вентральной присоски (Kuntz et al., 1982).

При этом у двух видов рода *Amblosoma*, *A. exile* (данное исследование) и *A. suwaense* (Kuntz et al., 1982), отмечены зональность в распределении их тегументальных органелл и в плотности их наружного цитоплазматического слоя, а также отсутствие такой зональности у *L. constantiae* (Harris et al., 1974). Как у *A. exile* (данное исследование), так и у *A. suwaense* (Kuntz et al., 1982) и *L. constantiae* (Harris et al., 1974) было обнаружено два типа тегументальных везикул, электронноплотные палочковидные тельца и гетерогенные везикулы, содержимое которых высвобождается на поверхность тегумента (Harris et al., 1974; Kuntz et al., 1982; настоящее исследование). Вышерассмотренные морфологические особенности не были констатированы в сообщении по строению тегумента метацеркарий семейства Leucochloridiidae, *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835 (Ždárská, Soboleva, 1981), входящего, как и Leucochloridiomorphae, в состав надсемейства Brachylaimoidea.

Для всех исследованных ранее брахилаймидных метацеркарий выявлено наличие поверхностного гликокаликса (Harris et al., 1974; Kuntz et al., 1982; Ždárská, 1981). Наиболее толстый слой гликокаликса был описан для метацеркарий *Leucochloridium paradoxum* (Ždárská, 1981). Гистохимически в слое гликокаликса у *L. paradoxum* выявлены нейтральные и кислые мукосубстанции, а также протеин с тирозином и триптофаном (Ždárská, Soboleva, 1981). Помимо *L. paradoxum* (Ždárská, 1981), среди исследованных метацеркарий гликокаликс присутствует также у *L. constantiae* (Harris et al., 1974). Для видов рода *Amblosoma*, *A. suwaense* (Kuntz et al., 1982) и *A. exile* (данное исследование) характерно наличие на поверхности тела крупных каплевидных, имеющих неправильную форму образований, которые приближены к поверхности тегумента червей. Вокруг каплевидных образований наблюдается скопление везикулярного содержимого, экскретируемого метацеркарией. Интересно, что у *A. exile* на поверхности тела выявлены участки с доминированием везикулярного материала, и на этих участках отсутствуют каплевидные образования. Возможно, содержимое гетерогенных тегументальных везикул участвует в процессах отторжения конгломератов от поверхности метацеркарий. По нашему мнению, каплевидные образования не являются производными метацеркарий, это производные клеток моллюсков. Мы предполагаем, что данные конгломераты, окружающие тело метацеркарий, являются производными гемоцитов моллюска — результат

гуморальной реакции моллюска на внедрение паразита (Атаев и др., 2005).

Степень развития половых органов у *A. exile* позволяет констатировать тенденцию к прогенетическому развитию данного вида метацеркарий в промежуточном хозяине. Прогенез у метацеркарий трематод рассматривается как ускоренное развитие половой системы и способность к половому (амфигенному) размножению (Гинецинская, 1968) или, более узко, как преждевременное образование яиц (Lefebvre, Poulin, 2005). У представителей Brachilaimoidea прогенез проявляется в разной степени, от облигатного до факультативного. При облигатном прогенезе взрослая стадия полностью развивается до половозрелого состояния в промежуточном хозяине без участия окончательно хозяина, как у *Parabrachylaima euglandensis* Lotz & Corkum, 1975 (Brachylaimidae) в слизнях (Lotz, Corkum, 1975). Прогенез является факультативным (т.е. встречается только у некоторых представителей вида), как у *Leucochloridium paradoxum* (Leucochloridiidae), мариты которого, вместе с метацеркариями в спороцисте, формируются в гемоцеле зараженного моллюска (Атаев, Токмакова, 2015). Для видов из других семейств Brachilaimoidea характерна высокая степень развития половой системы вплоть до формирования желточников, матки и протоков мужской половой системы, но яйца в метацеркариях не формируются (Атаев, Токмакова, 2015; Allison, 1943; Shimazu T., 1974; Segade et al., 2011; Nakao et al., 2019).

Метацеркарии всех видов, входящих в состав Leucochloridiomorpha, лишены цисты, а наличие свободных метацеркарий — это характерная черта подавляющего большинства видов трематод с прогенетическим развитием (Lefebvre, Poulin, 2005). Отсутствие цисты у этих метацеркарий открывает им возможность питания за счет ресурсов хозяина, быстрого соматического роста и прогенеза. Мы находили метацеркарий *A. exile* с длиной тела более 3 мм даже у моллюсков-сеголеток с высотой раковины 10–14 мм, что свидетельствует о высоких темпах роста метацеркарий (Жохов и др., 2024¹). Более того, крупные личинки *A. exile* в моллюсках часто по размерам превосходят марит в окончательном хозяине-утке и, попадая в организм птицы, немного уменьшаются в размерах (табл. 1) (Pojmanska, 1972).

Почему же при столь благоприятных условиях развития прогенез метацеркарий *A. exile* и других видов Leucochloridiomorpha не завершается формированием яиц? Анализируя преимущества и недостатки прогенетического развития трематод (Lefebvre, Poulin, 2005), авторы связывают недостатки прогенеза с проблемой вывода яиц во внешнюю среду. Для *A. exile* окончательным хозяином служит утка — хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* Linnaeus, 1758) (Pojmanska, 1972). Питаясь моллюсками, утка разрушает их раковины, трематоды быстро достигают половой зрелости и яйца трематод беспрепятственно выводятся наружу с экскрементами птицы. Если бы метацеркарии *A. exile* достигали зрелости в моллюске, то вывод яиц наружу был бы возможен только после естественной гибели моллюска и разрушения раковины. Живородки *Viviparus* имеют очень толстую и прочную раковину, разрушение которой в природе после гибели моллюска занимает много времени. Самые крупные “зрелые” метацеркарии *A. exile* локализуются на вершине завитка раковины, т.е. максимально удалены от устья раковины. Оба эти фактора делают выход яиц из моллюсков крайне затрудненным, что, по-видимому, и служит причиной нецелесообразности формирования яиц у личинок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Степень развития половых органов неинцистированных метацеркарий *A. exile* и выявленные у личинок признаки ускоренного морфогенеза покровов метацеркарий, характерные для лейкохлоридиоморфных метацеркарий при попадании их в дефинитивного хозяина, позволяют констатировать тенденцию к прогенетическому развитию *A. exile*. Впервые описано распределение сенсорных папилл у метацеркарий *A. exile*. Выявлены сходство и различие в локализации этих папилл у *Amblosoma* и *Leucochloridiomorpha*. Для видов рода *Amblosoma* характерна зональность в распределении тегументальных органелл в дистальной тегументальной цитоплазме.

На поверхности тела видов рода *Amblosoma* присутствуют гомогенные каплевидные образования, рассматриваемые как производные гемоцитов моллюска, тогда как наличие развитого поверхностного слоя гликокаликса характерно для метацеркарий родов *Leucochloridiomorpha* и *Leucochloridium*.

¹ В статье (Жохов и др., 2024) вид *Amblosoma exile* ошибочно определен как *Leucochloridiomorpha lutea*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атаев Г.Л., Еремина Е.Е., Полевщиков А.В. Защитные реакции брюхоногих моллюсков. Гуморальные реакции // Паразитология. 2005. Т. 39. Вып. 1. С. 3–15.
2. Атаев Г.Л., Токмакова А.С. Сезонные изменения в биологии *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda, Leucochloridiidae) // Паразитология. 2015. Т. 49. № 3. С. 200–207.
3. Гинецинская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1968. 410 с.
4. Жохов А.Е., Агеева Е.А., Пугачева М.Н. Метациркурии трематод в моллюске *Viviparus contectus* (Millet, 1813) из Рыбинского водохранилища // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 2024. Вып. 105(108). С. 54–65. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2024-54-65>
5. Allison L.N. *Leucochloridiomorpha constantiae* Mueller (Brachylaemidae), its life cycle and taxonomic relationships among digenetic trematodes // Trans. Am. Micros. Soc. 1943. Vol. 62. P. 127–168.
6. Font W.F., Wittrock D.D. Scanning electron microscopy of *Leucochloridiomorpha constantiae* during development from metacercaria to adult // J. Parasitol. 1980. Vol. 66. No. 6. P. 955–964.
7. Goodman J.D. *Amblosoma reelfooti* n. sp. (Trematoda: Brachylaimata Thapariellidae) from *Viviparus intertextus* in Tennessee and *Thapariella prudhoei* n. sp. from *Lanistes* sp. in Zaire // Transactions American Microscopical Society. 1990. Vol. 109. No. 3. P. 319–324.
8. Harris K.R., Cheng T.C., Cali A. An electron microscopy of the tegument of the metacercaria and adult of *Leucochloridiomorpha constantiae* (Trematoda: Brachylaemidae) // Parasitology. 1974. Vol. 68. P. 57–67.
9. Kuntz S.M., Font W.F., Wittrock D.D. Ultrastructure of the tegument of *Amblosoma suwaense* metacercariae // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1982. Vol. 49. No. 1. P. 148–151.
10. Lefebvre F., Poulin R. Progenesis in digenetic trematodes: a taxonomic and synthetic overview of species reproducing in their second intermediate hosts // Parasitology. 2005. Vol. 130. P. 587–605.
11. Lotz J.M., Corkum K.C. *Parabrachylaima euglandensis* gen. et sp. n. (Trematoda: Brachylaimidae) from the terrestrial snail, *Euglandina rosea* (Ferussac) // J. Parasitol. 1975. Vol. 61. P. 870–872.
12. Nakao M., Sasaki M., Waki T., Asakawa M. *Pseudoleucochloridium ainohelicis* nom. nov. (Trematoda: Panopistidae), a replacement for *Glaphyrostomum soricis* found from long-clawed shrews in Hokkaido, Japan, with new data on its intermediate hosts // Species Diversity. 2019. Vol. 24. P. 159–167. <https://doi.org/10.12782/specdiv.24.159>
13. Pojmanska T. *Amblosoma exile* g.n., sp. n. (Trematoda, Brachylaimidae, Leucochloridiomorphae) – morphology of the adult metacercaria // Acta Parasitologica. 1972. Vol. 20. P. 35–44.
14. Pojmanska T. Family Leucochloridiomorphae Yamaguti, 1958. Keys to the Trematoda. 2002. Vol. 1. CAB International and the Natural History Museum, London, (eds. D.I. Gibson, A. Jones and R.A. Bray). P. 53–55.
15. Robinson G.A., Fried B. Histochemical observations on melanin in the intestinal ceca of *Amblosoma suwaense* (Trematoda: Brachylaimidae) metacercariae // J. Parasitol. 1980. Vol. 66. No. 6. P. 954.
16. Segade P., Crespo C., Garcia N., Garcia-Estevéz J.M., Arias C. et al. *Brachylaima aspersae* n. sp. (Digenea: Brachylaimidae) infecting farmed snails in NW Spain: Morphology, life cycle, pathology, and implications for heliculture // Veterinary Parasitology. 2011. Vol. 175. P. 273–286. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2010.10.026>
17. Shimazu T. A new digenetic trematode, *Amblosoma suwaense* sp. nov., the morphology of its adult and metacercaria (Trematoda: Brachylaimidae) // Japanese J. Parasitol. 1974. Vol. 23. No. 3. P. 100–105.
18. Žďárská Z. Histochemical and electron microscopical demonstration of calcium deposits in the body covering of *Leucochloridium paradoxum* metacercariae // Folia Parasitologica. 1981. Vol. 28. P. 365–369.
19. Žďárská Z., Soboleva N.N. Histochemistry of the sporocyst and metacercaria of *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835 // Folia Parasitologica. 1981. Vol. 28. P. 221–226.

REFERENCES

1. Allison L.N. *Leucochloridiomorpha constantiae* Mueller (Brachylaemidae), its life cycle and taxonomic relationships among digenetic trematodes. Trans. Am. Micros. Soc. 1943. Vol. 62. Pp. 127–168.
2. Ataev G.L., Eremina E.E., Polevshchikov A.V. Defensive reactions of gastropod molluscs. Humoral reactions. Parazitologiya. 2005. Vol. 39. No. 39. Pp. 3–15. (In Russ.)
3. Ataev G.L., Tokmakova A.S. Seasonal changes in the biology of *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda, Leucochloridiomorphae). Parazitologiya. 2015. Vol. 49. No. 3. Pp. 200–207. (In Russ.)
4. Font W.F., Wittrock D.D. Scanning electron microscopy of *Leucochloridiomorpha constantiae* during development from metacercaria to adult. J. Parasitol. 1980. Vol. 66. No. 6. Pp. 955–964.
5. Ginetsinskaya T.A. 1988. Trematodes, their life cycles, biology and evolution. Akademia Nauk SSSR, Leningrad, 1968. Translated version Amerind Publishing Company, New Delhi, India, 559 p. [Ginetsinskaya T.A. Trematode, their life cycles, biology, and evolution. Leningrad: Nauka, Leningrad Department, 1968. 410 p. (In Russ.)]

6. Goodman J.D. *Amblosoma reelfooti* n. sp. (Trematoda: Brachylaimata Thapariellidae) from *Viviparus intertextus* in Tennessee and *Thapariella prudhoei* n. sp. from *Lanistes* sp. in Zaire. *Trans. American Microscop. Soc.* 1990. Vol. 109. No. 3. Pp. 319–324.
7. Harris K.R., Cheng T.C., Cali A. An electron microscopy of the tegument of the metacercaria and adult of *Leucochloridiomorpha constaniae* (Trematoda: Brachylaemidae). *Parasitology*. 1974. Vol. 68. Pp. 57–67.
8. Kuntz S.M., Font W.F., Wittrock D.D. Ultrastructure of the tegument of *Amblosoma suwaense* metacercariae. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1982. Vol. 49. No. 1. Pp. 148–151.
9. Lefebvre F., Poulin R. Progenesis in digenean trematodes: a taxonomic and synthetic overview of species reproducing in their second intermediate hosts. *Parasitology*. 2005. Vol. 130. Pp. 587–605.
10. Lotz J.M., Corkum K.C. *Parabrachylaima euglandensis* gen. et sp. n. (Trematoda: Brachylaimidae) from the terrestrial snail, *Euglandina rosea* (Ferussac). *J. Parasitol.* 1975. Vol. 61. Pp. 870–872.
11. Nakao M., Sasaki M., Waki T., Asakawa M. *Pseudoleucochloridium ainohelicis* nom. nov. (Trematoda: Panopistidae), a replacement for *Glaphyrostomum soricis* found from long-clawed shrews in Hokkaido, Japan, with new data on its intermediate hosts. *Species Diversity*. 2019. Vol. 24. Pp. 159–167. <https://doi.org/10.12782/specdiv.24.159>
12. Pojmanska T. *Amblosoma exile* g.n., sp. n. (Trematoda, Brachylaimidae, Leucochloridiomorphinae) – morphology of the adult metacercaria. *Acta Parasitologica*. 1972. Vol. 20. Pp. 35–44.
13. Pojmanska T. *Family Leucochloridiomorphidae Yamaguti, 1958. Keys to the Trematoda*. 2002. Vol. 1. CAB International and the Natural History Museum, London, (eds. D.I. Gibson, A. Jones and R.A. Bray). Pp. 53–55.
14. Robinson G.A., Fried B. Histochemical observations on melanin in the intestinal ceca of *Amblosoma suwaense* (Trematoda: Brachylaimidae) metacercariae. *J. Parasitol.* 1980. Vol. 66. No. 6. Pp. 954.
15. Segade P., Crespo C., Garcia N., Garcia-Estevéz J.M., Arias C. et al. *Brachylaima aspersae* n. sp. (Digenea: Brachylaimidae) infecting farmed snails in NW Spain: Morphology, life cycle, pathology, and implications for heliciculture. *Veterinary Parasitology*. 2011. Vol. 175. Pp. 273–286. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2010.10.026>
16. Shimazu T. A new digenetic trematode, *Amblosoma suwaense* sp. nov., the morphology of its adult and metacercaria (Trematoda: Brachylaimidae). *Japanese J. Parasitol.* 1974. Vol. 23. No. 3. Pp. 100–105.
17. Ždárská Z. Histochemical and electron microscopical demonstration of calcium deposits in the body covering of *Leucochloridium paradoxum* metacercariae. *Folia Parasitologica*. 1981. Vol. 28. Pp. 365–369.
18. Ždárská Z., Soboleva N.N. Histochemistry of the sporocyst and metacercaria of *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835. *Folia Parasitologica*. 1981. Vol. 28. Pp. 221–226.
19. Zhokhov A.E., Ageeva E.A., Pugacheva M.N. Metacercariae of trematodes in the snail *Viviparus contectus* (Millet, 1813) from the Rybinsk Reservoir. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 2024. Issue 105(108). Pp. 54–65. (In Russ.) <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2024-54-65>

Сведения об авторах

Александр Евгеньевич Жохов — д-р биол. наук, заведующий лабораторией, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Некоузский р-он, Ярославская обл., Российская Федерация
e-mail: aezhokhov@ibiw.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4677-3311>

Лариса Григорьевна Поддубная — канд. биол. наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Некоузский р-он, Ярославская обл., Российская Федерация
e-mail: poddubnaya@ibiw.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0472-9846>

About the authors

Alexander Evgenievich Zhokhov — Dr. of Sci. in Biology, Head of Laboratory, Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russian Federation
e-mail: aezhokhov@ibiw.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4677-3311>

Larisa Grigorievna Poddubnaya — Dr. of Sci. in Biology, Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russian Federation
e-mail: poddubnaya@ibiw.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0472-9846>

Поступила в редакцию 19.12.2025
После доработки 25.02.2026
Принята к публикации 09.03.2026

Received December 19, 2025
Revised February 25, 2026
Accepted March 09, 2026

УДК 598.2:553.7(571.56)

DOI: 10.7868/S3034545626040025

Оригинальная статья

Редкие гнездящиеся и залетные виды в авифауне севера Центральной Палеарктики

А.А. Романов

*Географический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва,
Российская Федерация*

e-mail: putorana05@mail.ru

Аннотация. Проанализирована информация о случаях регистрации редких гнездящихся и залетных видов птиц на плато Путорана. Использован метод маршрутного учета на трансектах неограниченной ширины. В 1958–2023 гг. в 21 пункте Путорана зарегистрировано 172 встречи 64 редких и залетных видов. Пункты их встреч удалены от известных северных границ ареалов на 100–1900 км, в среднем ($n = 58$) 600 км. Залеты 25 из этих 64 видов известны еще севернее Путорана – в лесотундре и тундре Таймыра и Анабарского плато. По числу видов преобладают воробьеобразные и ржанкообразные, суммарно составляющие 58%. Абсолютное большинство встреч зарегистрировано с 1 июня по 31 августа. Наиболее значимы широко распространенные и бореальные виды, суммарно составляющие 74%. Второстепенная роль бореально-гипоарктических, неморальных, неморально-степных, лесо-лесостепных, степно-лесостепных и альпийских видов, суммарная доля которых 26%. У видов, обнаруженных за пределами известных границ гнездовых ареалов, зарегистрировано 1–13, в среднем ($n = 64$) 3 встречи. Виды регистрировались в 1–9, в среднем ($n = 64$) в 3 пунктах. В различных пунктах плато Путорана отмечено 1–17, в среднем ($n = 21$) 7 видов, и 1–21, в среднем ($n = 21$) 8 регистраций. Число редких и залетных видов сокращается с запада на восток в 2.2 раза, число их регистраций в 2.5 раза. В западной половине региона число редких и залетных видов сокращается с юга на север в 5 раз, число их регистраций – в 4 раза. Залеты птиц – неотъемлемый компонент формирования биоразнообразия горных территорий севера Центральной Палеарктики и трансформации авифауны в условиях изменений внешней среды.

Ключевые слова: авифауна, редкие и залетные виды, ареал, граница, распространение, биоразнообразие, плато Путорана, Северная Палеарктика

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова при поддержке Программы развития МГУ (П. 1220).

Соблюдение этических стандартов. Автор пользовался дистанционными небеспокоящими наблюдениями, соответствующими требованиям соблюдения этических стандартов. Соблюдение этических стандартов подтверждено соответствующей комиссией в рамках заседания кафедры биогеографии географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Выписка из протокола заседания № 477 от 16.12.2025.

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

Вклад авторов. Концепция обзорной статьи – РАА; анализ данных литературы – РАА; написание рукописи – РАА; редактирование – РАА; работа со списком литературы и таблицами – РАА.

Благодарности. Автор благодарен О.А. Беглецову, Е.Г. Верещинскому, А.А. Кожекину, В.В. Кожемякину, В.В. Ларину, С.И. Лузану, Н.Е. Налтанову, И.В. Покровской, В.Г. Стрекаловской за устные сообщения о встречах различных видов птиц и возможность использования этих данных в настоящей публикации.

Ссылка для цитирования: Романов А.А. Редкие гнездящиеся и залетные виды в авифауне севера Центральной Палеарктики // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 4. С. 17–31. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040025>

DOI: 10.7868/S3034545626040025

Original Article

Rare Breeding and Vagrant Species in the Avifauna of the Northern Central Palearctic

A.A. Romanov

Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

e-mail: putorana05@mail.ru

Abstract. Information on the registration of rare nesting and vagrant bird species on the Putorana Plateau is analyzed. The route counting method on transects of unlimited width is used. From 1958 to 2023, 172 encounters of 64 rare and vagrant species were recorded at 21 locations on the Putorana Plateau. The locations ranged from 100 to 1900 km from the known northern boundaries of their ranges, with an average distance ($n = 58$) of 600 km. Vagrant bird visits by 25 species are also known north of the Putorana Plateau – in the forest-tundra and tundra of Taimyr and the Anabar Plateau. Passeriformes and Charadriiformes predominate by number of species, together accounting for 58%. The vast majority of encounters were recorded from June 1 to August 31. The most significant are widespread and boreal species, together accounting for 74%. The role of boreal-hypoarctic, nemoral, nemoral-steppe, forest-forest-steppe, steppe-forest-steppe and alpine species is secondary, their combined share being 26%. Of the species found outside the known boundaries of their nesting ranges, 1–13 encounters were recorded, with an average of 3 ($n = 64$). Species were recorded at 1–9, with an average of 3 ($n = 64$) points. At various points on the Putorana Plateau, 1–17 species were noted, with an average of 7 ($n = 21$), and 1–21, with an average of 8 ($n = 21$) registrations, were recorded. The number of rare and vagrant species decreases from west to east by 2.2 times, while the number of their registrations decreases by 2.5 times. In the western half of the region, the number of rare and vagrant species decreases by a factor of five from south to north, while the number of their registrations decreases by a factor of four. Birds vagrant are an integral component of the formation of biodiversity in the mountainous regions of the northern Central Palearctic and the transformation of avifauna in the face of environmental change.

Keywords: avifauna, rare and vagrant species, area, border, distribution, biodiversity, Putorana plateau, Northern Palearctic

Funding. The study was conducted under the state assignment of Lomonosov Moscow State University with support of the Program of Development of MSU (#1220).

Ethics declarations. The author used remote, non-disturbing observations that met ethical standards. Compliance with ethical standards was confirmed by the relevant committee at a meeting of the Department of Biogeography, Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University. See the excerpt from meeting minutes No. 477, dated December 16, 2025.

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

Authors contribution. Review article concept – RAA; literature data analysis – RAA; manuscript writing – RAA; editing – RAA; work with the bibliography and tables – RAA.

Acknowledgements. The author is grateful to O.A. Begletsov, E.G. Vereshchinsky, A.A. Kozhekin, V.V. Kozhemyakin, V.V. Larin, S.I. Luzan, N.E. Naltan, I.V. Pokrovskaya, V.G. Strekalovskaya for oral reports on encounters with various bird species and the possibility of using these data in this publication.

For Citation: Romanov A.A. Rare Breeding and Vagrant Species in the Avifauna of the Northern Central Palearctic. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4, pp. 17–31. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040025>

ВВЕДЕНИЕ

Проведенные исследования направлены на изучение структуры и эколого-географической дифференциации авифауны плато Путорана — обширной горной территории в заполярье Центральной Палеарктики. Динамика современных границ ареалов птиц этой части суши до сих пор изучена неудовлетворительно. В частности, разрозненные данные о появлении и характере пребывания здесь многих видов за пределами области своего обычного гнездования рассредоточены по немногочисленным монографиям и статьям (Кречмар, 1966; Морозов, 1984; Романов, 2004, 2013). В большинстве публикаций нет специального раздела по редким гнездящимся и залетным видам, а имеющиеся сведения частично представлены лишь как факультативный элемент повидовых очерков или общей характеристики авифауны. На фоне полного отсутствия специальных обзоров по залетам птиц в горно-северотаежные районы заполярья Средней Сибири известна обобщающая работа подобной направленности по тундрам Северо-Западного Таймыра (Вронский, 1985). При этом в сфере изучения биологического разнообразия феномен залетов и динамика границ ареалов птиц, которые в Евразии имеют характер глобального процесса и подтверждены большим количеством исследований (Коблик, Архипов, 2014; Рябицев, 2014; Романов и др., 2019; Михайлов, Коблик, 2021), признаются одним из актуальных вопросов орнитологии (Коблик и др., 2010; Баранов, 2012; Рыжановский, 2012). Значимость подобных исследований существенно возрастает в современных условиях изменения климата на севере Палеарктики (Кислов и др., 2011). Залеты птиц рассматриваются не только как явление, обогащающее авифауну новых территорий, но и как первую попытку переселения птиц в соседний регион и расширения ареала (Стишов и др., 1991). Такой подход особенно актуален в Средней Сибири, где при значительном разнообразии зональных условий экологические параметры местообитаний птиц, имеющие на границе между соседними природными зонами экотонный характер, весьма сходны, а процесс формирования авифауны, судя по имеющимся данным, не завершен и продолжается (Рогачева, 1988; Елаев, 2005; Баранов, 2012). Цель работы — анализ значимости редких видов птиц в формировании структуры и динамике авифауны плато Путорана. Основные задачи: 1 — установление расстояний, на которые редкие виды проникают севернее границ ареала, и числа пунктов, где отмечено их появление; 2 — определение характера пребывания и успеха закрепления редких видов за пределами северной границы распространения; 3 — анализ частоты появления птиц за пределами северной

границы ареала в разные сезоны года; 4 — выявление широтной и меридиональной дифференциации случаев регистрации редких и залетных видов; 5 — установление преобладающих по числу видов таксономических, фаунистических и зональных групп; 6 — оценка вклада редких видов в видовое богатство авифауны плато Путорана и вероятной роли залетов как предпосылки к потенциальному расширению ареалов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проанализирована информация о случаях регистрации редких гнездящихся и залетных видов птиц в котловинах крупных озер и долинах крупных рек ($n = 21$) по всей территории Путорана за более чем 60-летний период с 1958 по 2023 г. В 1988–2018 гг. на площади около 280 000 км² нашими учетными маршрутами охвачены 14 пунктов (табл. 1). Суммарная протяженность пеших учетных маршрутов, проведенных в горно-таежном, подгольцовом и гольцовом поясах на высотах 64–1450 м над ур. м. по методике Равкина (1967), составила 9514 км. Использованы также сведения других исследователей (Сыроечковский, 1961; Кречмар, 1966; Ирисов, 1982; Зырянов, Ларин, 1983; Морозов, 1984; Зырянов, 1988; Павлов и др., 1988) и опросные данные. В работе приводятся находки видов за пределами известных гнездовых ареалов, линейные границы которых приняты по обобщающим публикациям (Рогачева, 1988; Полевой определитель..., 2011; Лаппо и др., 2012; Рябицев, 2014; Михайлов, Коблик, 2021). Следуя широко применяемому в зоогеографических исследованиях подходу (Лаппо и др., 2012), область гнездования вида мы условно называем гнездовым ареалом, рассматривая ее как часть видового ареала. Редкими, включая залетные, мы называем виды, находящиеся за пределами известного ареала, с точечной локализацией в единичных пунктах, низкой встречаемостью (что обычно соответствует одной встрече один раз в 10 или более лет), низким обилием (менее 0.05 особи/км²), зачастую в несвойственных зонально-экологических условиях. Авифауна охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938; Коблик, 2001) и в свете представлений о зональных группах птиц (Коблик, 2001; Чернов, 2008). В категории типов фаун за широко распространенные приняты виды с обширным ареалом и неясным центром происхождения. В категории зональных групп широко распространенными считали виды с обширным ареалом, современное распространение которых совпадает с несколькими природными зонами. Достоверность гнездования определяли по общепринятым критериям (Атлас гнездящихся..., 2020). Гнездование считалось подтвержденным при обнаружении гнезд с яйцами

или птенцами, при встрече взрослых птиц с кормом, встрече слетков или выводков; вероятным — при наблюдении территориального или брачного поведения птиц в подходящих для гнездования местообитаниях, при наблюдении строительства гнезд. В номенклатуре мы следовали сводке Коблика, Архипова (2014). Названия рек и озер приведены по топографической карте масштабом 1: 500000. Полевой лунь (*Circus cyaneus*), глухарь

(*Tetrao urogallus*), рябчик (*Tetrastes bonasia*), оливковый дрозд (*Turdus obscurus*), овсянка-ремез (*Ocyris rusticus*), гнездовой ареал которых по литературным данным (Рябицев, 2014) охватывает всю или почти всю территорию плато Путорана, тем не менее целенаправленно включены нами в анализируемую группу редких гнездящихся и залетных видов. Дело в том, что в реальности эти виды в период, предшествовавший нашим исследованиям, на плато

Таблица 1. Пространственная локализация встреч редких гнездящихся и залетных видов птиц на плато Путорана

Table 1. Spatial localization of encounters with rare nesting and migratory bird species on the Putorana Plateau

Пункт наблюдений	Географический центр пункта наблюдений		Высота местности, м над ур. м.	Часть плато Путорана	Число отмеченных видов	Представленность общего списка отмеченных видов ($n = 64$) в данном пункте, %	Число регистраций	Доля регистраций в данном пункте от их общего числа ($n = 172$), %
	с.ш.	в.д.						
Северо-западные окраины плато: реки Рыбная и Норильская*	69°10'	88°50'	50	С	8	12	11	6
Оз. Капчук	69°30'	90°55'	64	С	1	1	1	1
Оз. Лама	69°26'	90°45'	52	С	6	9	6	3
Оз. Мелкое	69°20'	89°15'	44	С	2	3	2	1
Озера Нералах, Негу-Икэн*	69°37'	92°50'	900	С	1	1	2	1
Озера Накомьякен, Собачье, восток оз. Глубокое, р. Муксун*	69°02'	91°00'	69	З	10	15	13	8
Оз. Кета*	68°45'	90°50'	94	З	8	12	10	6
Оз. Кутарамакан*	68°45'	91°50'	118	З	15	23	16	9
Оз. Хантайское	68°20'	91°00'	73	З	11	17	12	7
Оз. Дюпкун Курейский и предустыевая часть р. Курейка к северу от него*	68°20'	92°50'	115	З	17	26	21	12
Оз. Някшингда*	67°00'	93°30'	272	Ю	16	25	17	10
Оз. Агата Верхняя*	67°01'	92°15'	219	Ю	17	26	18	10
Р. Северная*	66°40'	91°07'	170	Ю	8	12	10	6
Оз. Виви	66°40'	94°00'	256	Ю	1	1	1	1
Р. Аян*	69°50'	94°30'	170	С	5	8	5	3
Оз. Аян*	69°10'	93°50'	470	Ср	14	22	17	10
Оз. Дулук	69°33'	94°11'	260	С	1	1	1	1
Оз. Нерангда	69°05'	98°00'	714	В	1	1	1	1
Оз. Харпича*	68°43'	96°45'	480	В	4	6	4	2
Р. Котуй*	68°25'	97°45'	420	В	3	5	3	2
Оз. Дюпкун Котуйский*	68°05'	98°30'	389	В	1	1	1	1

Примечания. * — пункты проведения маршрутных учетов автора, Ср — срединная, С — северная, Ю — южная, З — западная, В — восточная.

Notes. * — points where the author conducted route surveys, SR — middle, N — northern, S — southern, W — western, E — eastern.

Путорана никогда (оливковый дрозд) или почти никогда (глухарь, рябчик, овсянка-ремез) не регистрировались, а неоднократное появление в разных частях плато полевого луны оценивалось как залет (Кречмар, 1966) и возможность гнездования лишь предполагалась (Романов, 2004). На территории Путорана указанные виды объективно пребывают за границей своих сплошных гнездовых ареалов, и считать регион частью ареалов этих видов пока представляется преждевременным.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее число, пространственно-временные параметры и характер регистраций редких и залетных видов

В 1958–2023 гг. в 21 пункте плато Путорана зарегистрировано 172 встречи 64 редких и залетных видов. От общего состава авифауны региона ($n = 188$) эта группа видов составляет 35%. В авифауне северо-запада Таймыра, формирующейся в более высоких широтах, доля залетных видов

не столь велика — около 19% (Вронский, 1985), а в авифауне горных регионов более южных широт, например в Алтай-Саянском регионе, не превышает 6% (Баранов, 2012).

У видов, обнаруженных на плато Путорана за пределами известных границ гнездовых ареалов, зарегистрировано 1–13 встреч, в среднем ($n = 64$) 3 встречи, у большинства ($n = 51$) 1–3 встречи (табл. 2). Среди видов, составляющих это большинство, — тетерев (*Lyrurus tetrix*), малый зуек (*Charadrius dubius*), большой крошкунец (*Numenius arquata*), большой улит (*Tringa nebularia*), длиннопалый песочник (*Calidris subminuta*), белоспинный дятел (*Dendrocopos leucotos*), пестрый дрозд (*Zoothera varia*), сорока (*Pica pica*), дубровник (*Ocyris aureolus*) и другие. Лишь одна встреча на территории региона известна у 25 (39%) видов, 2–3 встречи — у 26 (41%) видов, 4–6 встреч — у 9 (14%) видов, 8–13 встреч — у 4 (6%) видов.

Виды обсуждаемой категории регистрировались в 1–9, в среднем ($n = 64$) в 3 пунктах, большинство видов ($n = 51$) в 1–3 пунктах. Только в каком-либо одном из всех пунктов наблюдений

Таблица 2. Параметры регистраций редких и залетных видов птиц на плато Путорана

Table 2. Registration parameters of rare and migratory bird species on the Putorana Plateau

Вид	Статус пребывания	Месяц или месяцы регистраций	Число зарегистрированных встреч	Число пунктов, где зарегистрированы встречи	Пункты, где зарегистрированы встречи	Наиболее северный пункт встречи на плато Путорана	Географическая широта наиболее северного пункта встречи на плато Путорана, с.ш.	Расстояние от известной границы ареала в Средней Сибири до наиболее северного пункта встречи на плато Путорана, км
<i>Tetrastes bonasia</i>	+?	6	2	2	хн, а**	Оз. Хантайское	68°14'	200
<i>Tetrao urogallus</i>	•	8	1	1	хн	Оз. Хантайское	68°14'	0
<i>Lyrurus tetrix</i>	•	8	1	1	хн	Оз. Хантайское	68°14'	470
<i>Cygnus olor</i>	•	6, 10, 11	2	1	сз	Р. Норильская	69°20'	1900
<i>Tadorna tadorna</i>	•	6	1	1	кр	Оз. Кутарамакан	68°46'	1530
<i>Anas platyrhynchos</i>	+?	6	2	2	нд*, оа	Оз. Аян,	69°00'	320 (220)
<i>Anas querquedula</i>	+?	5, 6, 7	8	6	кр, др, нд, а, ра*, оа	Р. Аян	69°56'	660 (440)
<i>Aythya ferina</i>	+	7, 8	5	4	нг*, кр, хн, др	Оз. Накомьякен	68°58'	550
<i>Ardea cinerea</i>	•	6, 7, 10	3	2	нг, нд	Оз. Собачье	69°06'	1000
<i>Falco tinnunculus</i>	+	6, 7, 8	3	3	нг, др, хр*	Оз. Собачье	69°04'	780
<i>Falco subbuteo</i>	+?	6, 7	2	2	др*, с*	Оз. Дюпкун Курейский	68°24'	270
<i>Pandion haliaetus</i>	+	6, 7, 8	3	2	хн*, с	Оз. Хантайское	68°12'	240

Таблица 2. Продолжение

Вид	Статус пребывания	Месяц или месяцы регистрации	Число зарегистрированных встреч	Число пунктов, где зарегистрированы встречи	Пункты, где зарегистрированы встречи	Наиболее северный пункт встречи на плато Путорана	Географическая широта наиболее северного пункта встречи на плато Путорана, с.ш.	Расстояние от известной границы ареала в Средней Сибири до наиболее северного пункта встречи на плато Путорана, км
<i>Circus cyaneus</i>	+?	5, 6, 7, 8	9	9	сз, м, кт*, кр*, др, нд*, а, с*, к	Оз. Мелкое	69°25'	270
<i>Circus pygargus</i>	+?	8	1	1	сз*	Р. Норильская	69°25'	1500
<i>Accipiter nisus</i>	+	6, 7	6	5	кт, кр, хн, др*, хр	Оз. Харпича	68°46'	230
<i>Grus grus</i>	•	6	1	1	нд	Оз. Някшингда	66°52'	430 (100)
<i>Grus monacha</i>	+?	6	1	1	в*	Оз. Виви	66°40'	300
<i>Vanellus vanellus</i>	•	6	1	1	оа	Оз. Аян	69°00'	1000
<i>Charadrius dubius</i>	•	8	1	1	хн	Оз. Хантайское	68°25'	270
<i>Gallinago solitaria</i>	•	6	2	2	кт, а	Оз. Кета	68°41'	1500
<i>Limosa limosa</i>	•	6	2	2	нд, ра	Р. Аян	69°56'	320
<i>Numenius arquata</i>	•	6	2	2	кт, ра	Р. Аян	70°06'	800
<i>Tringa nebularia</i>	•	6, 8	2	2	а, с	Оз. Агата Верхняя	67°00'	110
<i>Tringa ochropus</i>	•	6, 7, 8	3	3	хн, а, с	Оз. Хантайское	68°25'	270 (180)
<i>Calidris subminuta</i>	•	6	1	1	а	Оз. Агата Верхняя	67°00'	110
<i>Larus minutus</i>	+?	6, 7, 8	13	9	сз, нн, нг, кт, кр, др, нд*, а*, с*	Озера Нералах, Негу-Икэн	69°39'	520
<i>Sterna hirundo</i>	+	6, 7, 8	6	4	нг, др, нд*, а*	Оз. Накомьякен	68°58'	330
<i>Strix uralensis</i>	•	1	1	1	д	Оз. Дулук	69°33'	620
<i>Strix nebulosa</i>	•	2, 6, 7	3	3	нд, а, нр	Оз. Нерангда	69°05'	450
<i>Aegolius funereus</i>	+	6, 10	4	4	сз, м*, ра*, оа	Р. Аян	69°45'	300
<i>Apus pacificus</i>	+	6	2	2	оа, хр*	Оз. Аян	69°10'	800
<i>Upupa epops</i>	•	6	2	2	сз, кр	Р. Норильская	69°25'	1600
<i>Jynx torquilla</i>	+?	6, 7	3	3	кк*, др, а	Оз. Капчук	69°30'	390
<i>Dendrocopos minor</i>	+	6	2	2	др*, оа	Оз. Аян	69°00'	660 (330)
<i>Dendrocopos leucotos</i>	•	7	1	1	л	Оз. Лама	69°02'	781
<i>Dendrocopos major</i>	•	5, 6, 7, 8	2	2	нг, др	Р. Муксун	69°05'	340 (120)
<i>Alauda arvensis</i>	•	6	1	1	нд	Оз. Някшингда	66°52'	320 (120)
<i>Hirundo rustica</i>	•	5, 6, 7	4	4	нг, кр, оа, хр	Оз. Аян	69°20'	1260 (370)
<i>Anthus trivialis</i>	+	6	1	1	др**	Оз. Дюпкун Курейский	68°24'	380 (260)
<i>Turdus obscurus</i>	+	6, 7	2	2	др**, а**	Оз. Дюпкун Курейский	68°10'	130
<i>Zoothera sibirica</i>	•	6	1	1	а	Оз. Агата Верхняя	67°00'	220
<i>Zoothera varia</i>	•	7	1	1	л	Оз. Лама	69°02'	780
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	•	6	1	1	кр	Оз. Кутарамакан	68°37'	510 (180)

Таблица 2. Окончание

Вид	Статус пребывания	Месяц или месяцы регистрации	Число зарегистрированных встреч	Число пунктов, где зарегистрированы встречи	Пункты, где зарегистрированы встречи	Наиболее северный пункт встречи на плато Путорана	Географическая широта наиболее северного пункта встречи на плато Путорана, с.ш.	Расстояние от известной границы ареала в Средней Сибири до наиболее северного пункта встречи на плато Путорана, км
<i>Luscinia sibilans</i>	+?	6, 7	2	2	др**, а**	Оз. Дюпкун Курейский	67°50'	420
<i>Luscinia calliope</i>	+?	6	1	1	к**	Р. Котуй	68°35'	300 (200)
<i>Muscicapa striata</i>	+	6, 7, 8	2	2	нд*, а*	Оз. Агата Верхняя	67°00'	550
<i>Locustella lanceolata</i>	+?	6, 7	2	2	кр*, нд*	Оз. Кутарамакан	68°58'	550
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	+?	6, 7, 8	6	6	нг, кт**, кр, др**, оа, к**	Оз. Собачье	69°06'	0
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	+?	6	1	1	а**	Оз. Агата Верхняя	67°00'	440
<i>Aegithalos caudatus</i>	•	3	1	1	л	Оз. Лама	69°35'	780
<i>Parus ater</i>	+?	6	2	2	ра, оа*	Р. Аян	69°54'	880
<i>Sitta europaea</i>	+?	2, 6, 7, 8	10	6	кт*, хн*, нд*, а*, с*, оа	Оз. Аян	69°20'	480 (260)
<i>Pica pica</i>	•	3, 6, 7	3	2	сз, оа	Р. Норильская	69°25'	720 (500)
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	•	7, 8, 9	6	4	хн, др, с, оа	Оз. Хантайское	68°14'	550 (330)
<i>Corvus frugilegus</i>	•	6	1	1	кр	Оз. Кутарамакан	68°46'	1200 (750)
<i>Sturnus vulgaris</i>	•	7	1	1	кр	Оз. Кутарамакан	68°37'	730
<i>Fringilla coelebs</i>	•	6	1	1	кр	Оз. Кутарамакан	68°58'	880
<i>Loxia curvirostra</i>	+	2, 5, 6, 7	6	5	сз, кт, нг, хн, оа*	Р. Рыбная	69°25'	370
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	+?	4, 5, 6	5	4	л, нг, др*, нд	Оз. Собачье	69°04'	450 (240)
<i>Emberiza citrinella</i>	•	5, 6	1	1	нд	Оз. Някшингда	66°52'	990 (100)
<i>Emberiza leucocephalos</i>	+?	5, 8	2	2	кр, нд*	Оз. Кутарамакан	68°46'	420 (200)
<i>Emberiza hortulana</i>	+	6	1	1	оа*	Оз. Аян	69°00'	1440
<i>Ocyris aureolus</i>	•	7	1	1	л	Оз. Лама	69°35'	510 (290)
<i>Ocyris rusticus</i>	+	7	2	2	л, дт*	Оз. Лама	69°02'	120

Примечания. + – гнездится; +? – возможно гнездится; • – залет; сз – северо-западные окраины Путорана: реки Рыбная и Норильская; кк – оз. Капчук; л – оз. Лама; м – оз. Мелкое; нн – озера Нералах и Негу-Икэн; нг – озера Накомьякен, Собачье, восток оз. Глубокое, р. Муксун; кт – оз. Кета; кр – оз. Кутарамакан; хн – оз. Хантайское; др – оз. Дюпкун Курейский и предустьевой отрезок р. Курейка к северу от него; нд – оз. Някшингда; а – оз. Агата Верхняя; с – р. Северная; в – оз. Виви; ра – р. Аян; оа – оз. Аян; д – оз. Дулук; нр – оз. Нерангда; хр – оз. Харпича; к – р. Котуй; дт – оз. Дюпкун Котуйский; * – пункт, где зарегистрировано или возможно гнездование одиночных пар; ** – пункт, где зарегистрировано или возможно гнездование нескольких пар, составляющих локальную популяцию; (...) – в скобках указано расстояние от известной границы ареала в долине р. Енисей до наиболее северного пункта встречи на Путорана.

Notes. + – nests; +? – possibly nesting; • – flight; northwestern outskirts of Putorana: the Rybnaya and Norilsk rivers; кк – lake Kapchuk; л – lake Lama; м – lake Small; нн – lakes Neralakh and Negu-Iken; нг – lakes Nakomyaken, Sobachye, eastern lake. Glubokoe, r. Muksun; ct – lake Chum salmon; kr – lake Kutaramakan; hn – oz. Khantaiskoe; other – lake Dyupkun Kureysky and the pre-estuary section of the river. Kureyka to the north of it; nd – lake Nyakshingda; a – lake Agata Verkhnyaya; s – r. Northern; in – lake Vivi; ra – r. Ayan; oa – lake Ayan; d – lake Duluk; nr – Lake Nerangda; hr – Lake Harpicha; k – River Kotuy; dt – Lake Dyupkun Kotuysky; * – a point where nesting of single pairs has been recorded or is possible; ** – a point where nesting of several pairs constituting a local population has been recorded or is possible; (...) – the distance from the known boundary of the range in the Yenisei River valley to the northernmost point of observation on Putorana is given in brackets.

($n = 21$) зарегистрировано 26 видов птиц (41%), в 2–3 пунктах – 25 (39%) видов, в 4–9 пунктах – 13 (20%) видов.

В различных пунктах плато Путорана отмечено 1–17, в среднем ($n = 21$) 7, в половине случаев (в 11 из 21) 1–6 редких и залетных видов. Показатель представленности общего списка этой категории видов ($n = 64$) в отдельных его пунктах ($n = 21$) 1–26%, в половине случаев (в 11 из 21) – 1–9%.

Суммарное число регистраций всех наблюдавшихся особей редких и залетных видов в различных пунктах составило 1–21, в среднем ($n = 21$) 8, в половине случаев (в 11 из 21) – 1–6 регистраций.

Наиболее многочисленны залетные не гнездящиеся виды ($n = 31$), у которых отмечены 1–6 случаев регистрации (у большинства видов ($n = 21$) 1–2 случая) одиночных особей. Стайки наблюдались лишь у кедровки (*Nucifraga caryocatactes*) и ополовника (*Aegithalos caudatus*), а пары наряду с одиночками – у деревенской ласточки (*Hirundo rustica*). Среди видов ($n = 10$), у которых наряду с неоднократными встречами ($n = 2–6$) в разных пунктах в разные годы не гнездящихся особей известен единственный случай гнездования – красноголовый нырок (*Aythya ferina*), скопа (*Pandion haliaetus*), перепелятник (*Accipiter nisus*), обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*), белопоясный стриж (*Apus pacificus*), вертишейка (*Jynx torquilla*), малый пестрый дятел (*Dendrocopos minor*), московка (*Parus ater*), клест-еловик (*Loxia curvirostra*), овсянка-ремез. Есть данные о единичном гнездовании лугового луны (*Circus pygargus*), черного журавля (*Grus monacha*), садовой овсянки (*Emberiza hortulana*), но других сведений о встречах этих видов на Путорана или сопредельных территориях больше не было и нет. Такое спонтанное и “одноразовое” появление единичных гнездящихся пар свидетельствует лишь о потенциальных возможностях вида к расселению и не ведет даже к временному изменению общего характера распространения и тем более границ ареала. Одиночные пары трех видов гнездились неоднократно. В разные годы гнездование речной крачки (*Sterna hirundo*) наблюдалось в трех пунктах, мохноногого сыча (*Aegolius funereus*) и серой мухоловки (*Muscicapa striata*) – в двух. У ряда гнездящихся ($n = 2$) и вероятно гнездящихся ($n = 5$) видов обнаружены локальные популяции, причем у рябчика, лесного конька (*Anthus trivialis*), зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides*), соловья-красношейки (*Luscinia caliope*) только в каком-либо одном пункте, у соловья-свистуна (*Luscinia sibilans*), оливкового дрозда – в двух, у камышевки-барсучка (*Acrocephalus schoenobaenus*) – в трех пунктах. Самостоятельную группу формируют 9 вероятно гнездящихся видов, одиночные особи, пары или

группы особей которых неоднократно ($n = 2–11$) зарегистрированы в разных пунктах в разные годы. Среди них кряква (*Anas platyrhynchos*), чирок-трескунок (*Anas querquedula*), полевой лунь, чеглок (*Falco subbuteo*), малая чайка (*Larus minutus*), пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata*), поползень (*Sitta europaea*), снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), белошапочная овсянка (*Emberiza leucocephalos*).

Весь спектр описанных выше вариантов появления видов за пределами гнездового ареала, вероятно, можно рассматривать как последовательный ряд случаев – от залетов различной степени регулярности до гнездования одиночными парами или даже локальными микропопуляциями. Многим видам удается совершать “пробные, разведывательные или ознакомительные” выходы за пределы своего ареала, что в ряде случаев ведет к формированию пульсирующей границы ареала, а при более благоприятных обстоятельствах – устойчивому диффузному освоению новых приграничных территорий и даже дальнейшему расширению ареала. Например, долгое время считавшиеся случайно залетными на Путорана перепелятник, обыкновенная пустельга, мохноногий сыч, соловей-красношейка, овсянка-ремез, для каждого из которых было известно не более 1–2 встреч, со временем были обнаружены на гнездовании. Кроме этого, установлено, что за 20 лет (1988–2008 гг.) ареал синехвостки (*Tarsiger cyanurus*) в Средней Сибири расширился к северу на 600 км, а территория плато Путорана стала северным форпостом распространения вида в регионе. Северная окраина новообразованной части ареала сформирована небольшими по площади изолированными участками с достаточно низким обилием птиц (0.6–1.1 особи/км²), а южная – более или менее сплошными обширными территориями, заселенными с достаточно высоким обилием (4.6–9.5 особи/км²), что позволяет отнести синехвостку к обычным фоновым видам (Романов, 2013).

Пункты встреч редких и залетных видов на плато Путорана удалены от известных северных границ гнездовых ареалов на расстояние 100–1900 км, в среднем ($n = 58$) 600 км. На расстоянии 100–600 км от известных северных границ гнездовых ареалов отмечены 34 вида (59%), на расстоянии 600–1000 км – 14 видов (24%), на расстоянии более 1000 км – 10 видов (17%). Среди последней группы видов, проникающих максимально далеко за пределы своего ареала, – серая цапля (*Ardea cinerea*), лебедь-шипун (*Cygnus olor*), пеганка (*Tadorna tadorna*), луговой лунь, чибис (*Vanellus vanellus*), горный дупель (*Gallinago solitaria*), удод (*Upupa epops*), деревенская ласточка, грач (*Corvus frugilegus*), садовая овсянка.

В Средней Сибири многие виды птиц проникают по долине р. Енисей значительно севернее, чем во внутренних районах таежной зоны енисейско-ленского междуречья, и части их ареалов, вытянутые вдоль этой крупной реки, приобретают вид своеобразных максимально выступающих в северном направлении “языков”. Некоторые редкие и залетные виды, зарегистрированные на плато Путорана ($n = 19$; 29%), имеют подобные ареалы, поэтому пункты встреч таких видов на плато Путорана обычно удалены от северных границ распространения в долине р. Енисей намного меньше (100–750, в среднем ($n = 19$) 270 км), чем от границ в енисейско-ленском междуречье (270–1260, в среднем ($n = 19$) 570 км). Расстояние между районами обитания у р. Енисей и пунктами регистрации на Путорана минимально (100–120 км) у серого журавля (*Grus grus*), большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*), полевого жаворонка (*Alauda arvensis*), обыкновенной овсянки (*Emberiza citrinella*).

Регистрация абсолютного большинства встреч редких и залетных видов приходится на календарный период с 1 июня по 31 августа, в течение которого происходит постепенное сокращение числа отмечаемых видов с 50 до 18, а числа их регистраций с 81 до 27. Меньше редких и залетных видов регистрируется в мае ($n = 8$), и совсем незначительная их часть — ежемесячно в январе–апреле ($n = 1–3$) и в сентябре–ноябре ($n = 1–4$). В декабре залеты не зарегистрированы. Максимальное число встреч редких и залетных видов приурочено к весеннему миграционному периоду, длящемуся на плато Путорана 1–20 июня (Романов, 2004). При этом в отличие от более высокоширотных арктических регионов, где случайные весенние и летние залеты обычно следуют за периодами с неблагоприятными погодными условиями (Вронский, 1985; Стишов и др., 1991), на плато Путорана их сопряженность с непогодой нигде не прослежена. Более или менее регулярное появление на плато Путорана, связанное с осенними кочевками в сентябре–октябре, свойственно двум видам: кедровке и поползню.

Таксономический, фаунистический и эколого-географический состав редких и залетных видов

Среди видов птиц, отмеченных на плато Путорана за пределами своих ареалов, преобладают представители отряда воробьеобразных ($n = 28$, 43%) и ржанкообразных ($n = 10$; 15%). Существенно меньше видов из числа гусеобразных ($n = 5$; 8%), ястребообразных ($n = 4$; 6%), дятлообразных ($n = 4$; 6%), курообразных ($n = 3$; 5%), совообразных ($n = 3$; 5%), соколообразных ($n = 2$; 3%), журавлеобразных ($n = 2$; 3%), аистообразных ($n = 1$;

2%), стрижеобразных ($n = 1$; 2%), отряда птиц-носорогов ($n = 1$; 2%)

В обсуждаемой группе птиц виды шести типов фаун, наиболее значимы из которых элементы сибирского ($n = 18$; 28%), европейского типа ($n = 13$; 20%) и широкораспространенные виды ($n = 24$; 38%). Менее значима доля видов китайского типа фауны ($n = 6$; 9%) и совсем незначительна — монгольского ($n = 2$; 3%) и тибетского ($n = 1$; 2%). Сизый голубь (*Columba livia*), встречающийся в г. Норильске, представляет средиземноморский тип фауны, но анализ городской авифауны не входил в наши задачи, поэтому в общем блоке данных этот вид не рассматривался.

Плато Путорана расположено в пределах Енисейского экологического трансекта — пространства с максимально полным набором всех природных зон и подзон, соответствующих условиям Центральной Палеарктики и последовательно сменяющих друг друга на разных широтах. Закономерно, что горно-северотаяжная авифауна плато Путорана испытывает влияние тех элементов авифаун более южных природных зон, которые с разной степенью регулярности предпринимают попытки проникнуть севернее границ областей своего обычного распространения. Этим обусловлена неоднородность состава редких и залетных видов плато Путорана по сочетанию представителей 8 зональных групп, из которых наиболее значимы широкораспространенные ($n = 31$; 47%) и бореальные ($n = 17$; 27%) с участием экологически близких к ним бореально-гипоарктических ($n = 2$; 3%) видов. Представленность неморальных ($n = 7$; 11%), неморально-степных ($n = 1$; 2%), лесо-лесостепных ($n = 3$; 5%), степно-лесостепных ($n = 2$; 3%) видов по отдельности невелика, но суммарно они составляют хотя и второстепенную, но тем не менее значимую долю ($n = 13$; 21%). Минимально представлена альпийская группа ($n = 1$; 2%).

На плато Путорана формируется довольно пестрая ландшафтно-биотопическая мозаика, привлекающая птиц с существенно различающимися требованиями к экологическим параметрам местообитаний. Это предопределяет качественное разнообразие состава редких и залетных видов по сочетанию входящих в него экологических групп весьма широкого спектра: от сухопутных ($n = 50$; 78%) до водно-околоводных видов ($n = 14$; 22%). Есть среди залетных видов и настоящий альпийский элемент — горный дупель, а также кедровка, экологически и географически неразрывно связанная с зарослями кедрового стланика подгольцового пояса гор Северо-Восточной Азии (Романов и др., 2019). Залеты альпийских видов, экологически тесно связанных с горным ландшафтом на всем пространстве своего ареала (горный

дупель) или значительной его части (монгольский зук (Charadrius mongolus)), зарегистрированы также несколько южнее Путорана — на среднетаежном Енисее, где в Центрально-Сибирском заповеднике фиксировали встречи двух молодых горных дупелей и одного взрослого монгольского зуйка (Рогачева, 1988).

ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственная дифференциация регистраций редких и залетных видов на территории Путорана

Из современных представлений о характере распространения редких и залетных видов в Палеарктике следует, что они проникают на плато Путорана с юга, запада и востока. География появления большинства видов ($n = 53$; 83%) рассматриваемой категории на территории Путорана указывает на то, что их перемещение в целом ориентировано с юга на север.

С учетом пространственных особенностей структуры ареалов черный журавль, белопоясный стриж, соловей-свистун, сибирский дрозд (*Zoothera sibirica*), вероятно, могут появляться на плато Путорана с востока, проникая за пределы гнездового ареала в западном и северо-западном направлениях.

В отличие от этих видов, лебедь-шипун, луговой лунь, камышевка-барсучок, серая мухоловка, зяблик (*Fringilla coelebs*), обыкновенная овсянка, садовая овсянка, вероятно, могут появляться на плато Путорана с запада, проникая за пределы гнездового ареала в восточном и северо-восточном направлениях. Регистрации встреч лугового луня и камышевки-барсучка на плато Путорана особенно актуальны, т.к. по данным В.К. Рябицева (2014) они есть в Западной Сибири, но отсутствуют в Средней Сибири. При этом, если граница ареала лугового луня проходит в Западной Сибири значительно южнее зоны тундры ($56^{\circ}00'$ с.ш.), то у камышевки-барсучка — в пределах подзоны кустарниковых тундр на широте северной окраины плато Путорана ($70^{\circ}25'$ с.ш.).

Вероятно, существующая диверсификация потоков проникновения, географически уклоняющихся от магистрального северного направления, может быть обусловлена тем, что плато Путорана расположено в пределах Енисейской зоогеографической границы. Эта граница сформировалась по линии ледникового разрыва авифаунистических комплексов и ареалов видов (Рогачева, 1988) и занимает пограничное положение между преимущественно темнохвойной западносибирской тайгой и преимущественно светлохвойной тайгой Средней и Восточной Сибири. В числе указанных выше видов, проникающих на плато Путорана,

есть типичные представители различных орнитокомплексов, господствующих западнее или восточнее Енисейской границы и обычно не распространяющихся далее от нее.

Кроме этого, предпосылкой проникновения ряда перелетных видов на Путорана с запада или востока может быть то, что в пределах Таймыро-Путоранского региона перекрываются северные участки всех пяти глобальных пролетных путей Палеарктики: восточно-атлантического, черноморско-средиземноморского, западноазиатско-восточноафриканского, центральноазиатского и восточноазиатско-австралазийского (Рогачева, 1988; Полевой определитель гусеобразных..., 2011; Лаппо и др., 2012; Соловьев и др., 2012). Правоммерно предположить, что появление на плато Путорана как минимум части особей проникающих видов, это результат их вовлечения и последующего “дрейфа” в соответствующих миграционных потоках субширотной или широтной ориентации. Значимость этого фактора в числе поддерживающих интенсивность и успех залетов отмечалась и в других регионах Палеарктики (Вронский, 1985; Стишов и др., 1991; Баранов, 2012).

Выявлена пространственная дифференциация встреч обсуждаемой категории птиц в широтном направлении. Среднее число редких и залетных видов сокращается с запада на восток в 2.2 раза (с 9 до 4), среднее число их регистраций — в 2.5 раза (с 10 до 4). Дифференциация встреч в меридиональном направлении имеет локальный характер, проявляясь лишь в западной половине региона. Среднее число редких и залетных видов сокращается здесь с юга на север в 5 раз (с 15 до 3), среднее число их регистраций — в 4 раза (с 13 до 3).

Установлено, что в пределах плато Путорана число редких и залетных видов (8–17, в среднем ($n = 8$) 13, в большинстве случаев (в 5 из 8) более 10), как и общее число их регистраций (10–21, в среднем ($n = 8$) 15, в большинстве случаев (в 6 из 8) более 10) максимально на западе-юго-западе региона: в долине р. Муксун, соединяющей озера Собацье и Глубокое, в котловинах озер Кета, Кутарамакан, Хантайское, Дюпкун Курейский, Някшингда, Агата Верхняя, в долине р. Северная. Это обусловлено тем, что на сильно пересеченной местности в горных условиях запада и юга плато Путорана мозаично чередуются самые разнообразные биотопы, которые в качестве гнездовых и кормовых местобитаний экологически потенциально пригодны для значительно большего числа птиц, чем разнообразные ландшафты лиственничной тайги севера и востока плато. Для полноценных северотаежных лиственничных и елово-березово-лиственничных лесов юго-запада характерно сочетание самых различных показателей высоты деревьев, сомкнутости крон,

обилия и густоты подлеска. Максимально широко здесь представлены высокоствольные леса с хорошо развитым подлеском, имеющие несколько более “южный” облик, чем северотаежные леса в целом, а также — различные кустарниковые, луговые и болотные биотопы. Ярко выраженная мозаичность местообитаний предопределяет повышенную встречаемость видов самого различного экологического спектра: от типично лесных и опушечно-кустарниковых до луговых и водно-околоводных. Повышенная встречаемость редких и залетных видов на юго-западе плато Путорана, вероятно, обусловлена не только специфическими параметрами местообитаний, благоприятными для птиц. Правомерно предположить, что это может быть следствием близко расположенного магистрального экологического коридора в долине р. Енисей. По этому коридору идут сезонные миграции многих видов, а некоторые проникают и расселяются значительно севернее границ своих гнездовых ареалов. Подобные закономерности характерны для всей Субарктики, где динамика видового разнообразия авифауны связана, прежде всего, с процессом проникновения вселенцев по долинам крупных рек (Романов и др., 2019).

Существенно ниже встречаемость редких и залетных видов птиц на севере (озера Лама, Мелкое, Нералах, Негу-Икэн, Дулук, р. Аян) и востоке (озера Нерангда, Харпича, Дюпкун Котуйский, р. Котуй) плато Путорана, где число редких и залетных видов составляет 1–6, в среднем ($n = 6$) 3 вида, а число их регистраций — 1–4, в среднем ($n = 4$) 2 регистрации. Сокращение встречаемости птиц на плато Путорана в северо-восточном направлении происходит на фоне постепенного понижения бонитета лиственных лесов, где местами обширные участки парковых лиственных насаждений больше напоминают лесотундровые редколесья, чем северную тайгу. Частота и разнообразие широтных залетов на северо-западе Таймыра также резко и закономерно убывают от приенисейской территории в северо-восточном направлении (Вронский, 1985).

Средние показатели обилия всех редких и залетных видов плато Путорана находятся в интервале 0.001–0.05 особи/км². Выше обилие лишь у рябчика (0.1 особи/км²), а также у малой чайки (0.3 особи/км²), временные локальные скопления которой в ряде районов этого региона насчитывали до 200 особей.

Редкие и залетные виды в регионах, сопредельных с плато Путорана

На плато Путорана у ряда видов ($n = 25$; 39%) зарегистрированы самые северные встречи в пределах таежной зоны енисейско-ленского междуречья Средней Сибири. При этом отдельные залеты каждого из этих видов известны еще севернее (Рябицев, 2014), в т.ч. на Таймыре и Анабарском плато

(Кречмар, 1966; Вронский, 1985; Рогачева, 1988; Гаврилов и др., 2001; Бабенко, 2007; Пospelов, 2007; Харитонов и др., 2007; Гаврилов, 2012; Головнюк и др., 2017). В лесотундру проникают 8 видов (серая цапля, обыкновенная пустельга, глухарь, рябчик, длиннохвостая неясыть (*Strix uralensis*), кедровка, зеленая пеночка, зяблик), в тундру — 17 видов (лебедь-шипун, пеганка, полевой лушь, чеглок, серый журавль, черныш (*Tringa ochropus*), малая чайка, мохноногий сыч, бородастая неясыть (*Strix nebulosa*), большой пестрый дятел, деревенская ласточка, полевой жаворонок, скворец (*Sturnus vulgaris*), грач, серая мухоловка, горихвостка-лысушка (*Phoenicurus phoenicurus*), обыкновенная овсянка).

На Таймыре и Анабарском плато также известны залеты видов ($n = 11$), никогда не отмечавшихся на плато Путорана. На Анабарском плато зарегистрирован залет корольковой пеночки (*Phylloscopus proregulus*) (Пospelов, 2007), а на Таймыре — залеты степного луны (*Circus macrourus*), озерной чайки (*Larus ridibundus*), дупеля (*Gallinago media*), филина (*Bubo bubo*), галки (*Corvus monedula*), славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*), камышовый овсянки (*Schoeniclus schoeniclus*) (Гаврилов и др., 2001; Харитонов и др., 2007; Гаврилов, 2012). Кроме этого, в разных частях Западного Таймыра неоднократно встречали горных гусей (*Anser indicus*) (Рогачева, 1988), а у Пуринских озер в июне 1990 г. были найдены четыре погибших розовых фламинго (*Phoenicopterus roseus*). Шкурку одной из этих особей, доставленную в г. Норильск, мы имели возможность осмотреть в августе того же года. Находка розового фламинго в зональной тундре, несомненно, представляет определенный интерес, т.к. в публикациях указывается, что залеты этого вида обычно ограничиваются лесотундрой (Рябицев, 2014; Михайлов, Коблик, 2021). На северо-западе Таймыра также известна встреча стрижа (*Apus* sp.), не определенного до вида (Вронский, 1985). Наиболее высокая вероятность того, что это был черный стриж (*Apus apus*), т.к. имеющиеся сведения о залетах в высокие широты, вплоть до арктического побережья, относятся именно к этому виду (Рябицев, 2014).

Некоторые виды ($n = 7$; 11%) в енисейско-ленском междуречье Средней Сибири зарегистрированы не только на плато Путорана, существенно удаленном к северу от известной границы гнездового ареала, но и в других, более южных и не столь удаленных от нее пунктах. Например, серая цапля, горный дупель, угод и зяблик отмечены у пос. Мирное на р. Енисей (62°00' с.ш.) (Рогачева, 1988; Архипов, 2002), большой веретенник (*Limosa limosa*) — на Вилуйском плато (67°00' с.ш.) (Дегтярев и др., 2020), а соловей-свистун и обыкновенная овсянка соответственно — у пос. Юкта на р. Нижняя Тунгуска (63°00' с.ш.) и у оз. Ессей (68°30' с.ш.) в бассейне среднего течения р. Котуй (Рогачева, 1988).

Встречи этих видов на разных широтах, а также явное преобладание на плато Путорана в числе залетных видов тех из них, которые появляются здесь неоднократно (2 раза и более), дают основание предполагать, что каждый залет представляет собой не отдельный уникальный одноразовый “бросок на север”, а лишь составное звено в целой цепи таких “бросков”. С учетом этого залеты, вероятно, допустимо рассматривать как неотъемлемый компонент поведенческого алгоритма вида, проявляющегося в регулярном или эпизодическом “зондировании” пространства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 1958–2023 гг. в 21 пункте плато Путорана зарегистрировано 172 встречи 64 редких и залетных видов, что составляет 35% всей авифауны. Пункты их встреч в этом регионе удалены от известных северных границ гнездовых ареалов на расстояние 100–1900 км, в среднем ($n = 58$) 600 км. Залеты 24 видов известны еще севернее Путорана — в лесотундре и тундре Таймыра и Анабарского плато.

По числу представленных видов преобладают воробьеобразные ($n = 28$) и ржанкообразные ($n = 10$), суммарно составляющие 58%. Существенно менее значимы гусеобразные, ястребообразные, дятлообразные, курообразные, совообразные, соколообразные, журавлеобразные, аистообразные, стрижеобразные, отряд птиц-носорогов, на долю каждого из которых приходится не более 2–8%.

Регистрация абсолютного большинства встреч редких и залетных видов приходится на календарный период с 1 июня по 31 августа, в течение которого происходит постепенное сокращение числа отмечаемых видов с 50 до 18, а числа их регистраций с 81 до 27.

Комплекс редких и залетных видов своеобразен зоогеографически. В его составе представители восьми зональных групп, из которых наиболее значимы широко распространенные ($n = 31$) и бореальные ($n = 17$) виды, суммарно составляющие 74%. Второстепенная роль бореально-гипоарктических, неморальных, неморально-степных, лесо-лесостепных, степно-лесостепных и альпийских видов, суммарная доля которых не превышает 26%.

У видов, обнаруженных за пределами известных границ гнездовых ареалов, зарегистрировано 1–13, в среднем ($n = 64$) 3 встречи. Виды регистрировались в 1–9, в среднем ($n = 64$) в 3 пунктах. В различных пунктах плато Путорана отмечено 1–17, в среднем ($n = 21$) 7 видов, и — 1–21, в среднем ($n = 21$) 8 регистраций редких и залетных видов.

Число редких и залетных видов, как и общее число их регистраций, максимально на западе-юго-западе Путорана: в долине р. Муксун, соединяющей озера Собачье и Глубокое, в котловинах озер Кета,

Кутарамакан, Хантайское, Дюпкун Курейский, Някшингда, Агата Верхняя, в долине р. Северная. Это обусловлено специфическими параметрами местообитаний, благоприятными для птиц, и близко расположенным магистральным экологическим коридором в долине р. Енисей.

Число редких и залетных видов сокращается с запада на восток в 2.2 раза (с 9 до 4), среднее число их регистраций — в 2.5 раза (с 10 до 4). Дифференциация встреч в меридиональном направлении проявляется в западной половине региона, где число редких и залетных видов сокращается с юга на север в 5 раз (с 15 до 3), среднее число их регистраций — в 4 раза (с 13 до 3). Сокращение числа редких видов и частоты их встречаемости как в широтном, так и в меридиональном направлениях, соответствует постепенному понижению бонитета северо-таежных лесов и общему сокращению разнообразия местообитаний в восточном и северном направлениях.

Пребывание многих видов у северной границы ареала и за ее пределами имеет пространственно-диффузный характер, а их появление — зачастую хронологически спонтанно и не регулярно. Границы ареалов обычно лишены четко выраженной линейной структуры. Это повышает уровень сходства региональных авифаун плато Путорана, бассейнов рек Нижней Тунгуски и Подкаменной Тунгуски, при этом в определенной мере влияет на поддержание однородности и общей континуальности среднесибирской авифауны в целом.

Плато Путорана в плейстоцене было одним из центров горного оледенения и освободилось от ледников позднее сопредельных равнин. Поэтому в облике современных ландшафтов плато прослеживается перигляциальный генезис, а авифауна моложе авифауны сопредельных равнин, и становление ее продолжается. С учетом этого правомерно рассматривать залеты птиц как неотъемлемый компонент продолжающегося процесса формирования биоразнообразия горных территорий севера Центральной Палеарктики, в том числе трансформации региональной авифауны в условиях изменений внешней среды.

Проникновение более южных видов птиц севернее границ своих ареалов повышает богатство авифауны высоких широт, поддерживает общность авифаун трех последовательно сменяющих друг друга в северном направлении южной, средней и северной подзон тайги, несколько нивелирует амплитуду широтного градиента биоразнообразия и, как следствие, сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития сообществ птиц и формирования авифауны севера Центральной Палеарктики в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Архипов В.Ю.* Залеты некоторых видов птиц в район экологической станции “Мирное” (средне-таежный Енисей) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Сборник статей и кратких сообщений. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2002. С. 10–11.
2. Атлас гнездящихся птиц европейской части России // редколлегия: Е.А. Коблик [и др.]. Москва: Фитон XXI, 2020. С. 907.
3. *Бабенко В.Г.* Материалы по фауне птиц долин рек Фомич и Попигай (север Среднесибирского плоскогорья) // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. Экспресс-выпуск № 352. С. 446–457.
4. *Баранов А.А.* Птицы Алтай-Саянского экорегиона: пространственно-временная динамика биоразнообразия. Т. 1. Красноярск: Издательство Красноярского гос. пед. ун-та им. В.П. Астафьева, 2012. 464 с.
5. *Вронский Н.В.* О залетах и расселении птиц на Западном Таймыре // Зоологический журнал. 1985. Т. 64. № 1. С. 78–85.
6. *Гаврилов А.А.* Птицы Ары-Маса, полуостров Таймыр // Орнитология. 2012. Вып. 37. С. 27–38.
7. *Гаврилов А.А., Поспелов И.Н., Королева М.Н.* Наземные позвоночные Таймырского заповедника. Птицы, млекопитающие (аннотированные списки видов) // Серия: “Флора и фауна заповедников”, 2001. Вып. 97. М. 51 с.
8. *Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б.* Новые и редкие виды птиц северо-восточной части основной территории заповедника “Таймырский” // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26. Экспресс-выпуск № 1406. С. 625–632.
9. *Дегтярев В.Г., Егоров Н.Н., Афанасьев М.А.* Вилюйская популяция большого веретенника (*Limosa limosa melanuroides*, Charadriiformes, Scolopacidae) // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 4. С. 430–435.
10. *Елаев Э.Н.* Пространственно-временная организация сообществ птиц в зоне контакта тайги и степи (Юг Восточной Сибири): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ: Бурятский государственный университет, 2005. 47 с.
11. *Зырянов В.А.* Орнитофауна окрестностей оз. Нерангда // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ, Сиб. отделение НИИ СХ Крайнего Севера. Новосибирск. 1988. С. 88–96.
12. *Зырянов В.А., Ларин В.В.* Видовой состав птиц плато Путорана // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. Новосибирск. 1983. Вып. 7. С. 3–9.
13. *Ирисов Э.А.* К фауне куликов плато Путорана // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 166.
14. *Кислов А.В., Гребенец В.И., Евстигнеев В.М. и др.* Комплексная оценка последствий потепления климата XXI века на севере Евразии // Изменение климата. Европа, Северная Азия, Северная Америка. 4-е Европейские Диалоги в Эвиане. Под ред. М. Табо и А. Кислова. Eurcasia: Copy-Media. 2011. С. 83–96.
15. *Коблик Е.А.* Разнообразие птиц (по материалам Зоологического музея МГУ), ч. 1–4. М.: изд-во МГУ. 2001, Ч. 1, 384 с., Ч. 2, 396 с., Ч. 3, 358 с., Ч. 4, 380 с.
16. *Коблик Е.А., Архипов В.Ю.* Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. Зоологические исследования. 2014, № 14. М. 171 с.
17. *Коблик Е.А., Лаппо Е.Г., Редькин Я.А. и др.* Прикладная ареалогия – наше слабое звено // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Оренбург: Изд-во Оренбургского ПГУ, 2010. С. 10–11.
18. *Кречмар А.В.* Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М. – Л.: Наука, 1966. С. 185–312.
19. *Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е.* Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. Атлас-монография. М.: УФ Офсетная печать, 2012. 448 с.
20. *Михайлов К.Е., Коблик Е.А.* Птицы Сибири, Монголии и Дальнего Востока России. Справочник-определитель. М.: Издание Союза охраны птиц России, 2021. 428 с.
21. *Морозов В.В.* Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. 1984. Вып. 19. С. 30–40.
22. *Павлов Б.М., Александрова А.С., Шелковникова Т.А.* Природные комплексы и их охрана // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ, Сиб. отделение НИИ СХ Крайнего Севера. Новосибирск. 1988. С. 102–117.
23. Полевой определитель гусеобразных птиц России / Рабочая группа по гусеобразным Северной Евразии, Всероссийский научно-исследовательский ин-т охраны природы, Зоологический музей МГУ; авт. текста Н.Д. Поярков и др.; ред.-сост. Е.Е. Сыроечковский. М., 2011. 223 с.
24. *Поспелов И.Н.* Орнитофауна западной части Анабарского плато // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М., 2007. С. 114–153.
25. *Равкин Ю.С.* К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. 1967. С. 66–75.
26. *Рогачева Э.В.* Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. М.: Наука, 1988. 309 с.

27. Романов А.А. Аннотированный список видов птиц плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М., 2004. С. 113–299.
28. Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики // Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. М., 2013. 475 с.
29. Романов А.А., Мелихова Е.В., Зарубина М.А. Птицы гор Северной Азии: итоги исследований 2010–2018 гг. Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М., 2019. 240 с.
30. Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель. Т. 2. М. — Екатеринбург: Кабинетный ученый., 2014. 452 с.
31. Рыжановский В.Н. Экологические факторы, определяющие северные границы ареалов воробьиных птиц Северо-Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21. Экспресс-выпуск № 745. С. 769–780.
32. Соловьев М.Ю., Томкович П.С., Поповкина А.Б., Головнюк В.В. Современные представления о миграционных связях куликов (Charadrii), обитающих на Таймыре // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 7. С. 831–842.
33. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. Птицы острова Врангеля. Новосибирск: Наука, Сибирское Отделение, 1991. 253 с.
34. Сыроечковский Е.Е. Птицы Хантайского озера и прилегающих гор Путорана (Средняя Сибирь) // Уч. записки Красноярск. пед. ин-та. 1961. Т. 20. Вып. 2. Красноярск. С. 89–119.
35. Харитонов С.П., Егорова Н.А., Коркина С.А. Птицы и млекопитающие долины реки Агапа, Центральный Таймыр // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М. 2007. С. 91–113.
36. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
37. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М. — Л., 1938. 157 с.

REFERENCES

1. Arkhipov V.Yu. Vagrant Birds of the Mirnoye Ecological Station (Middle Taiga Yenisei). *Materials on the Distribution of Birds in the Urals, the Cis-Urals, and Western Siberia*. A Collection of Articles and Short Communications. Yekaterinburg: Akademkniga Publishing House, 2002. Pp. 10–11. (In Russ.)
2. *Atlas of Breeding Birds of the European Part of Russia*. Editorial Board: E.A. Koblik et al. M.: Fiton XXI, 2020. 907 p. (In Russ.)
3. Babenko V.G. Materials on the Bird Fauna of the Fomich and Popigai River Valleys (Northern Central Siberian Plateau). *Russian Ornithological Journal*. 2007. Vol. 16. Express Issue No. 352. Pp. 446–457. (In Russ.)
4. Baranov A.A. *Birds of the Altai-Sayan Ecoregion: Spatio-temporal Dynamics of Biodiversity*. Vol. 1. Krasnoyarsk: Publishing House of Krasnoyarsk State Pedagogical University named after V.P. Astafiev, 2012. 464 p. (In Russ.)
5. Vronsky N.V. On the Vagrant and Dispersal of Birds in Western Taimyr. *Zoological Journal*. 1985. Vol. 64. No. 1. Pp. 78–85. (In Russ.)
6. Gavrillov A.A. Birds of Ary-Mas, Taimyr Peninsula. *Ornitologiya*. 2012. Issue 37. Pp. 27–38. (In Russ.)
7. Gavrillov A.A., Pospelov I.N., Koroleva, M.N. *Terrestrial Vertebrates of the Taimyr Nature Reserve. Birds, mammals (annotated lists of species)* // Series: “Flora and fauna of nature reserves”. 2001. Issue 97. M. 51 p. (In Russ.)
8. Golovnyuk V.V., Soloviev M. Yu., Popovkina A.B. New and rare bird species of the northeastern part of the main territory of the Taimyrsky Nature Reserve. *Russian Ornithological Journal*. 2017. Vol. 26. Express issue No. 1406. Pp. 625–632. (In Russ.)
9. Degtyarev V.G., Egorov N.N., Afanasyev M.A. Vilyui population of the black-tailed godwit (*Limosa limosa melanuroides*, Charadriiformes, Scolopacidae). *Zoological Journal*. 2020. Vol. 99. No. 4. Pp. 430–435. (In Russ.)
10. Elaev E.N. *Spatio-temporal organization of bird communities in the contact zone of taiga and steppe (south of Eastern Siberia)*: Abstract of a Doctor of Biological Sciences (Dissertation). Ulan-Ude: Buryat State University. 2005. 47 p. (In Russ.)
11. Zyryanov V.A. Avifauna of the environs of Lake Nerangda. *Fauna of the Putorana Plateau, its rational use and protection*. Collected scientific papers of VASKHNIL, Siberian Branch of the Research Institute of Agriculture of the Far North. Novosibirsk. 1988. Pp. 88–96. (In Russ.)
12. Zyryanov V.A., Larin V.V. Species composition of birds of the Putorana Plateau. *Scientific and technical bulletin / VASKHNIL*. Siberian Branch. Novosibirsk. 1983. Issue 7. Pp. 3–9. (In Russ.)
13. Irisov E.A. On the fauna of waders of the Putorana Plateau. *Ornitologiya*. 1982. Issue 17. P. 166. (In Russ.)
14. Kislov A.V., Grebenets V.I., Evstigneev V.M., et al. Comprehensive assessment of the consequences of 21st-century global warming in northern Eurasia. *Climate Change. Europe, North Asia, North America*. 4th European Dialogues in Evian. Eds. M. Tabeau and A. Kislov. Eurcasia: Copy-Media. 2011. Pp. 83–96. (In Russ.)
15. Koblik E.A. *Bird Diversity (based on materials from the Zoological Museum of Moscow State University)*. Harts 1–4. M.: Moscow State University Press. 2001. Part 1. 384 p. Part 2. 396 p. Part 3. 358 p. Part 4. 380 p. (In Russ.)

16. Koblik E.A., Arkhipov V. Yu. *Bird Fauna of Northern Eurasia within the Borders of the Former USSR: Species Lists. Zoological Studies*. 2014. No. 14. M. 171 p. (In Russ.)
17. Koblik E.A., Lappo E.G., Redkin Ya.A., et al. Applied Areology – Our Weak Link. *Ornithology in Northern Eurasia. Proceedings of the XIII International Ornithological Conference of Northern Eurasia*. Orenburg: Orenburg PSU Publishing House. 2010. Pp. 10–11. (In Russ.)
18. Krechmar A.V. Birds of Western Taimyr. *Bird Biology*. Moscow–Leningrad: Nauka. 1966. Pp. 185–312. (In Russ.)
19. Lappo E.G., Tomkovich P.S., Syroechkovsky E.E. *Atlas of Ranges of Breeding Waders of the Russian Arctic. Atlas-Monograph*. M.: UV Offset Printing. 2012. 448 p. (In Russ.)
20. Mikhailov K.E., Koblik E.A. *Birds of Siberia, Mongolia, and the Russian Far East. Handbook*. M.: Publishing House of the Union for the Conservation of Birds of Russia. 2021. 428 p. (In Russ.)
21. Morozov V.V. Avifauna of the Vicinity of Lake Kapchuk, Putorana Plateau. *Ornitologiya*. 1984. Issue 19. Pp. 30–40. (In Russ.)
22. Pavlov B.M., Aleksandrova A.S., Shelkovnikova T.A. Natural Complexes and Their Conservation. *Fauna of the Putorana Plateau, Its Rational Use and Conservation*. Collection of scientific papers of VASKhNIL, Siberian Branch of the Research Institute of Agriculture of the Far North. Novosibirsk. 1988. Pp. 102–117. (In Russ.)
23. *Field Guide to Anseriformes of Russia*. Working Group on Anseriformes of Northern Eurasia, All-Russian Research Institute for Nature Conservation, Zoological Museum of Moscow State University. Text by N.D. Poyarkov et al. Editor and compiler E.E. Syroechkovsky. M. 2011. 223 p. (In Russ.)
24. Pospelov I.N. Avifauna of the Western Part of the Anabar Plateau. *Biodiversity of Ecosystems of the Putorana Plateau and Adjacent Territories*. Collection of Scientific Papers. M. 2007. Pp. 114–153. (In Russ.)
25. Ravkin Yu.S. On the Methodology of Bird Census in Forest Landscapes. *The Nature of Tick-Borne Encephalitis Foci in Altai*. Novosibirsk. 1967. Pp. 66–75. (In Russ.)
26. Rogacheva E.V. *Birds of Central Siberia. Distribution, Number, and Zoogeography*. M.: Nauka. 1988. 309 p. (In Russ.)
27. Romanov A.A. Annotated List of Bird Species of the Putorana Plateau. *Fauna of Vertebrate Animals of the Putorana Plateau*. M. 2004. Pp. 113–299. (In Russ.)
28. Romanov A.A. *Avifauna of the Asian Subarctic Mountains: Patterns of Formation and Dynamics*. Menzbir Russian Society for the Conservation and Study of Birds. M. 2013. 475 p. (In Russ.)
29. Romanov A.A., Melikhova E.V., Zarubina M.A. *Mountain Birds of Northern Asia: Research Results from 2010–2018*. Menzbir Russian Society for the Conservation and Study of Birds. M. 2019. 240 p. (In Russ.)
30. Ryabitsev V.K. *Birds of Siberia: A Handbook of Birds*. Vol. 2. Moscow–Ekaterinburg: Cabinet Scientist. 2014. 452 p. (In Russ.)
31. Ryzhanovsky V.N. Ecological Factors Determining the Northern Boundaries of Passerine Bird Ranges in Northwestern Siberia. *Russian Ornithological Journal*. 2012. Vol. 21. Express Issue No. 745. Pp. 769–780. (In Russ.)
32. Soloviev M. Yu., Tomkovich P.S., Popovkina A.B., Golovnyuk V.V. Current Concepts of Migratory Connections of Waders (Charadrii) Living on Taimyr. *Zoological Journal*. 2012. Vol. 91. No. 7. Pp. 831–842. (In Russ.)
33. Stishov M.S., Pridatko V.I., Baranyuk V.V. *Birds of Wrangel Island*. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch. 1991. 253 p. (In Russ.)
34. Syroechkovsky E.E. Birds of Lake Khantai and the Adjacent Putorana Mountains (Central Siberia). *Proceedings of the Krasnoyarsk Pedagogical Institute*. 1961. Vol. 20. Issue 2. Krasnoyarsk. Pp. 89–119. (In Russ.)
35. Kharitonov S.P., Egorova N.A., Korkina S.A. Birds and Mammals of the Agapa River Valley, Central Taimyr. *Biodiversity of Ecosystems of the Putorana Plateau and Adjacent Territories*. Collection of Scientific Papers. M. 2007. Pp. 91–113. (In Russ.)
36. Chernov Yu.I. *Ecology and Biogeography. Selected Works*. M.: KMK Scientific Publications Partnership. 2008. 580 p. (In Russ.)
37. Shtegman B.K. *Fundamentals of the Ornithogeographic Division of the Palearctic. Fauna of the USSR. Birds*. Vol. 1. Issue 2. Moscow–Leningrad. 1938. 157 p. (In Russ.)

Сведения об авторах

About the authors

Алексей Анатольевич Романов — д-р биол. наук, профессор кафедры биogeографии географического факультета, МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
e-mail: putorana05@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7680-2486>

Alexey Anatolyevich Romanov — Dr. of Sci. in Biology, Professor of the Department of Biogeography, Faculty of Geography, Moscow State University named after M.V. Lomonosov, Moscow, Russian Federation
e-mail: putorana05@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7680-2486>

Поступила в редакцию 12.01.2026
После доработки 22.03.2026
Принята к публикации 10.04.2026

Received January 12, 2026
Revised March 22, 2026
Accepted April 10, 2026

Расширение гнездовых ареалов кудрявого и розового пеликанов (*Pelecanus crispus* и *Pelecanus onocrotalus*, *Pelecaniformes*, *Aves*) на юге России в бассейнах Дона и Волги

В.П. Белик^{1*}, Е.В. Гугуева²

¹Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Российская Федерация

²Дирекция по управлению ООПТ и охотничьему надзору, Волгоград, Российская Федерация

*e-mail: vpbelik@mail.ru

Аннотация. В результате спонтанного роста общей численности кудрявого (*Pelecanus crispus*) и розового (*P. onocrotalus*) пеликанов в основных районах гнездования на юге России в последние десятилетия отмечено расширение ареалов этих видов на север и появление их новых колоний на техногенных прудах в Волгоградской области и на Цимлянском водохранилище, где благодаря хозяйственной деятельности человека формируются благоприятные условия для их размножения, кормежки и спокойного отдыха. Но дальнейшее расселение пеликанов на техногенных водоемах, в том числе в Волгоградской обл., существенно ограничено незначительной площадью и слабой защищенностью их летних местообитаний, которые в значительной степени зависят от гидрологического режима прудов, используемых пеликанами для гнездования. Большое негативное значение имеет также фактор беспокойства, особенно осенняя охота на водоплавающих птиц, из-за которой пеликаны вынуждены преждевременно покидать благоприятные для них гнездовые и кормовые районы и искать новые убежища, не всегда подходящие для их кормежки и отдыха.

В связи с этим встает вопрос об организации более строгой территориальной охраны колоний пеликанов в месте их постоянного гнездования на техногенных прудах АО «КАУСТИК» в Волгоградской области. Там сейчас целесообразно воссоздать природный заказник, существовавший в конце XX в., и перенести сроки начала осенней охоты на водоплавающих птиц на последнюю декаду октября, когда завершается отлет пеликанов на зимовку. Для сохранения колоний пеликанов было бы важно построить также искусственные гнездовые платформы (плоты) в зарослях тростника на прудах, что позволит увеличить там емкость гнездовых стаций. Для выяснения дальнейшей динамики популяций пеликанов на северной границе ареала необходимо продолжить мониторинг их новых гнездовых колоний, полностью исключив посещение этих территорий людьми в период насиживания кладок.

Ключевые слова: кудрявый пеликан, розовый пеликан, новые колонии, расширение ареала, бассейны Дона и Волги, Россия

Финансирование. Данная работа частично финансировалась за счет средств бюджета Облкомприроды Волгоградской области и АО «КАУСТИК». Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

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

Вклад авторов. В.П. Белик проводил сбор полевых материалов и обработку собранных данных; Е.В. Гугуева собирала первичные материалы и вела мониторинг выявленных колоний.

Благодарности. Авторы признательны Р.Ш. Махмутову, Р.М. Аношину, Г.М. Русанову, В.Н. Пименову, Е.И. Ильяшенко, А.Н. Капустину и П.А. Иванникову за помощь в проведении полевых исследований и за предоставленные дополнительные сведения. Авторы благодарят также рецензентов за просмотр и критический анализ рукописи.

Работа выполнена при организационной поддержке АО “КАУСТИК”, Облкомприроды Волгоградской области и Средневолжского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО”.

Ссылка для цитирования: В.П. Белик, Е.В. Гугуева. Расширение гнездовых ареалов кудрявого и розового пеликанов (*Pelecanus crispus* и *Pelecanus onocrotalus*, Pelecaniformes, Aves) на юге России в бассейнах Дона и Волги // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. 32–55. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040033>

DOI: 10.7868/S3034545626040033

Original Article

Expansion of the Breeding Ranges of the Dalmatian and White Pelicans (*Pelecanus crispus* and *Pelecanus onocrotalus*, Pelecaniformes, Aves) in the South of Russia in the Don and Volga River Basins

V.P. Belik^{1,*}, E.V. Gugueva²

¹ Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

² Directorate for the Management of Specially Protected Natural Areas and Hunting Supervision, Volgograd, Russian Federation

*e-mail: vpbelik@mail.ru

Abstract. The appearance of colonies of the Dalmatian and White Pelicans (*Pelecanus crispus* and *P. onocrotalus*) in the man-made artificial ponds in the Volgograd Region and at the Tsimlyansk Reservoir is associated with an increase in the overall numbers of these birds in their main breeding areas in the South of Russia and with their range expansion into new territories where human activity has created favorable conditions for their breeding, feeding, and resting. Conservation efforts (the establishment of special protection for rare species, the creation of nature reserves and other protected areas in colonial breeding places of pelicans, and public education) have played significant roles in the increase in pelican populations, as has likely been the recent warming of the climate, which has allowed pelicans to expand their range northward.

At the same time, the expansion of pelicans to artificial reservoirs, including those in the Volgograd Region, is significantly limited by the small size and poor protection of their nesting sites, which are highly dependent on the hydrological conditions of the reservoirs used by the pelicans. Disturbance of birds, especially the autumn hunting of waterfowl, also has a very significant negative impact. Therefore, pelicans are forced to prematurely leave favorable nesting and feeding sites and seek new shelters, which are not always suitable for finding food and resting.

These circumstances indicate the need to organize stricter territorial protection of pelican colonies at their permanent breeding sites in the man-made artificial ponds of JSC “KAUSTIK” in the Volgograd Region. It would be appropriate to recreate a bird nature sanctuary (zakaznik) that existed in the late 20th century and to limit the start of autumn waterfowl hunting to the last ten days of October, when the pelicans migrate and complete their wintering flight. To preserve the pelican colonies, it would also be important to construct artificial nesting platforms (rafts) in the reed beds on the ponds, which would increase the capacity of nesting stations there. To determine the future dynamics of pelican populations at the northern border of their range, it is necessary to continue monitoring their new nesting colonies, completely excluding people from visiting these areas during the incubation period.

Keywords: Dalmatian Pelican, White Pelican, new colonies, range expansion, Don and Volga River basins, Russia

Funding. This work was partially funded by the Volgograd Regional Committee for Environmental Protection and JSC “KAUSTIK”. No additional grants were received for the conduct or management of this specific study.

Ethics declarations. This work does not involve any human or animal research.

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

Authors contribution. V.P. Belik collected field materials and processed the collected data; E.V. Gugueva collected primary materials and monitored the identified colonies.

Acknowledgements. The authors are grateful to R. Sh. Makhmutov, R.M. Anoshin, G.M. Rusanov, V.N. Pimenov, E.I. Ilyashenko, A.N. Kapustin, and P.A. Ivannikov for their assistance with the fieldwork and for providing additional information. The authors also thank the reviewers for reviewing and critically analyzing the manuscript.

This work was supported by JSC “KAUSTIK”, the Volgograd Region Committee for Environmental Protection and the Middle Volga Branch of the Russian State Research Center of the All-Russian Research Institute of Oceanography (“VNIRO”).

For Citation: Belik V.P., Gugueva E.V. Expansion of Breeding Ranges of the Dalmatian and the White Pelicans (*Pelecanus crispus* and *Pelecanus onocrotalus*, Pelecaniformes, Aves) in the South of Russia in the Don and Volga River Basins. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4, pp. 32–55 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040033>.

ВВЕДЕНИЕ

На территории России обитают два вида пеликанов — кудрявый (*Pelecanus crispus*) и розовый (*P. onocrotalus*). Оба вида считаются редкими и очень уязвимыми, поэтому включены в Красные книги Российской Федерации (2021), Волгоградской области (2017) и других южных регионов России. Кудрявый пеликан занесен также в Красный список МСОП со статусом “Near Threatened” (близкий к угрожаемому). Численность кудрявого пеликана в Палеарктике в конце XX в. оценивалась в 1926–2710 пар (Crivelli et al., 1991; del Hoyo et al., 1992), сейчас же здесь гнездится 5693–6694 пар (IUCN, 2025). Численность мировой популяции розового пеликана составляет 265–295 тыс. особей, а в Европе обитает 4.9–5.6 тыс. пар, или 9.7–11.1 тыс. взрослых особей (IUCN, 2025). В России в настоящее время гнездится соответственно 2100–4300 пар кудрявого и 1100–1300 пар розового пеликана с выраженной тенденцией к росту их численности (Джамирзоев и др., 2021; Маловичко, Мнацеканов, 2021).

На юге России пеликаны обитают в дельтах Волги, Терека и Кубани, а также в долине Маныча, на Тамани и в Крыму. Но в последнее время в результате роста численности и расселения новые гнездовья пеликанов появились на техногенных водоемах у Волгограда (Белик и др., 2013; Гугуева,

Белик, 2013, 2018; Аношин и др., 2021; Гугуева и др., 2021; и др.), а затем на Нижнем Дону на Цимлянском водохранилище (Липкович, 2025; Белик, Файфер, 2026). Сейчас пеликаны находятся здесь на северном пределе ареала в Европе, фактически в субоптимальных условиях, и поэтому нуждаются в организации особой охраны (Чернобай, 2017). Этим объясняется повышенное внимание к изучению распространения, численности и экологии пеликанов на юге России, которое уделяют им Облкомприроды Волгоградской обл., Союз охраны птиц России, Московский зоопарк и другие научные и природоохранные организации.

Основной целью наших исследований стал мониторинг сезонной и многолетней динамики численности розового и кудрявого пеликанов в районах их новых гнездовий на юге России, а также изучение экологии и кормового поведения этих птиц на техногенных водоемах. Кроме того, важное значение имеет выявление естественных и антропогенных факторов, способствующих росту численности и расселению пеликанов в последнее время.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Оригинальные материалы собраны в 2011–2025 гг. на техногенных прудах АО “Каустик”, расположенных на северной окраине Сарпинской низменности к югу

от Волгограда, а также в июле—августе 2025 г. в ходе экспедиционных работ Средневолжского филиала ФГБНУ “ВНИРО” под руководством П.А. Иванникова на Цимлянском водохранилище.

Это водохранилище появилось на Дону в 1952–1953 гг. в результате создания плотины Цимлянской гидроэлектростанции. После затопления поймы Дона на водохранилище образовались многочисленные острова, часть из которых со временем была размыта или заросла лесом, а на правом берегу вдоль Доно-Цимлянского песчаного массива, где позже были созданы федеральный заказник в Ростовской обл. и природный парк в Волгоградской обл., сейчас в заливах формируются обширные заросли из тростника, рогоза и других болотных макрофитов, пригодные для гнездования кудрявого пеликана.

Появление техногенных прудов на Сарпинской низменности связано со строительством производственного объединения “Каустик”, которое началось в 1961 г. в пос. Красноармейск (бывшая Сарепта) на южной окраине Волгограда (История — АО “КАУСТИК” г. Волгоград, 2025). Вскоре после начала работы этого предприятия его промышленные сточные воды направлялись для очистки на 1-ю секцию пруда-накопителя, построенного рядом с промышленной зоной, а в 1967 г. там же в производство была запущена 2-я секция пруда-накопителя.

Пруды-испарители начали строить в 1965 г. на месте естественных водоемов (Рожнов лиман, Гусиный лиман и др.) среди низменной степной равнины в 30–40 км к югу от цехов всесоюзного производственного объединения “Каустик”, а их ввод в эксплуатацию состоялся в 1972 г. Эти пруды, расположенные между с. Цаца и хут. Трудолюбие в Светлоярском районе Волгоградской обл. рядом с границей Республики Калмыкия, разделены на 6 секций, имеющих разные гидрологические режимы. Секции пруда-испарителя № 1, 2 и 3 заполняются водой напрямую по трубам из прудов-накопителей, а наполнение секций № 2А, 4 и 5 осуществляется через перепускные устройства по мере заполнения водой первых трех секций (рис. 1). Пруды № 1 (1373 га) и № 3 (1322 га) — это глубокие, постоянно заполненные водоемы, обвалованные высокими дамбами с грунтовыми дорогами поверху. Среди этих прудов местами расположены небольшие плоские острова, окруженные мощными зарослями тростника. Среди тростника формируются колонии большого баклана (*Phalacrocorax carbo*), каравайки (*Plegadis falcinellus*) и ряда видов цапель. Водоемы зарыблены, но рыбалку на них ведут лишь редкие любители. Осенью на прудах в Трудолюбинском охотхозяйстве открывается любительская охота на водоплавающих

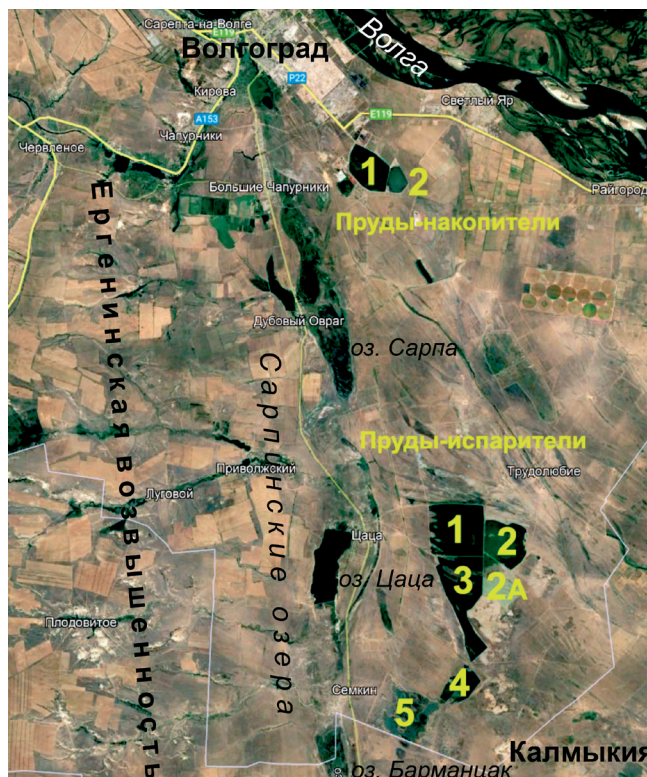


Рис. 1. Техногенные пруды АО “Каустик” на современных космоснимках Google Earth

Fig. 1. The man-made ponds of JSC “Kaustik” in current Google Earth satellite images

птиц, в массе собирающихся здесь в миграционные периоды (Букреев, Чернобай, 2011; Гугуева, Белик, 2013, 2018).

Пруд № 2 (816 га) — мелководный, но постоянно заполненный водой, с небольшими илистыми островами и отмелями в центре, а также с зарослями тростника у берегов в более глубокой восточной части водоема. Пруды № 2А (623 га), № 4 (439 га) и № 5 (1721 га) — мелководные, засоленные, периодически обсыхающие. При их наполнении, особенно на обширном пруду № 5, образуется ряд низменных илистых островов, поросших солянками и другой травянистой растительностью. На них весной формируются колонии различных куликов, чаек и крачек, но из-за значительных колебаний уровня воды в пруду их гнездовья нередко погибают или от затопления, или от попадающих сюда наземных хищников.

На искусственных прудах и на Сарпинских озерах в Волгоградской области было отмечено большое число редких видов птиц, что позволило выделить здесь в 1990-е годы Ключевую орнитологическую территорию международного значения ВГ-001 “Сарпинские озёра” (75 тыс. га), а до этого

водоемы числились охотничьими заказниками (Чернобай и др., 2000; Чернобай, 2004; Гугуева, Белик, 2018).

Обследование техногенных прудов на Сарпинской низменности проводилось нами в 2012 г. по заданию Облкомприроды Волгоградской обл. (Белик, Гугуева, 2012¹), а в 2017–2025 гг. — периодически по согласованию с АО “Каустик” (Гугуева, Белик, 2018; Аношин и др., 2021; Гугуева и др., 2021; Аношин, Гугуева, 2024). Из-за технических возможностей, условий протокола исследований или недостатка времени отдельные учеты охватывали лишь часть прудов АО “Каустик”, что могло приводить к субъективному занижению общего числа державшихся там пеликанов. При работе в поле использовались бинокли $\times 8$ –12, зрительная труба Pentax $\times 20$ –60, цифровые фотоаппараты, спутниковый GPS-навигатор GARMIN GPSmap 76CSx. В 2021 и 2022 гг. для учета гнезд пеликанов на техногенных прудах АО “Каустик” применялись квадрокоптеры разных моделей (Гугуева и др., 2021).

Все результаты полевых учетов пеликанов отмечены в служебной “Единой информационной базе данных объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и Красную книгу Волгоградской области ...” (2011–2025). При обработке результатов исследований проанализирована вся доступная литература, содержащая информацию о пеликанах на юге России.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПЕЛИКАНОВ НА ЮГЕ РОССИИ

Розовый пеликан

Вид гнездится в Причерноморье, Предкавказье и Прикаспии, а также в Западной, Средней и Южной Азии и в Африке к югу от Сахары, а зимует в Африке и Индостане (Судиловская, 1951; Мацына, 2011; Букреев, Дорофеева, 2021).

На юге России в середине XIX в. Мёшлер (Moeschler, 1853) указывал розового пеликана

¹ Белик В.П., Гугуева Е.В. Отчет о выполнении работ по мониторингу видов птиц, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и Красную книгу Волгоградской области (савка, розовый пеликан, кудрявый пеликан), на системе Сарпинских озер Волгоградской области в летне-осенний период. Рукопись. Волгоград. 2012. 40 с.

Belik V.P., Gugueva E.V. Report on the implementation of monitoring work for bird species listed in the Red Data Book of the Russian Federation and the Red Data Book of the Volgograd Region (Whiteheaded Duck, White Pelican, Dalmatian Pelican) on the Sarpinsky lakes system of the Volgograd Region in the summer–autumn period. Manuscript. Volgograd. 2012. 40 p. (In Russ.)

в качестве сравнительно обычной гнездящейся птицы Сарпинских озер в районе Сарепты. Однако эти сведения сейчас следует считать весьма сомнительными, поскольку необходимые для данного вида гнездовые станции на Сарпе отсутствуют. Позже розовых пеликанов на Сарпинских озерах изредка встречал Арцыбашев (Artzibascheff, 1859, 1915), но их гнездовый там не находил. То же, со слов Рикбейля, сообщал и Богданов (1871), а в начале XX в. этих пеликанов на Сарпе уже не отмечали вовсе (Лорец, 1928).

До конца XIX в. — начала XX в. розовый пеликан был весьма обычен на Азовском море, гнездился здесь на больших, длинных песчаных косах на северном и южном побережье — на Белосарайской косе близ Мариуполя и на Долгой косе близ Ейска. Исчезновение его колоний было связано с быстрым сокращением рыбных запасов в море, а также с уничтожением птиц охотниками для сбора шкурок на бурки (Боровиков, 1907; Алфераки, 1910; Судиловская, 1951; Белик и др., 2012).

В конце XIX в. — первой половине XX в. розовые пеликаны периодически гнездились также на Северном Каспии и в дельте Волги (Яковлев, 1872, 1915; Бостанжогло, 1911; и др.). Но после глубокой депрессии популяций пеликанов, отмеченной здесь в начале XX в., их численность вновь начала восстанавливаться в Астраханском заповеднике только в 1930-е годы (Воробьев, 1936; Сыроечковский, 2005). При этом в колониях на открытых илистых островах, появившихся после быстрого снижения уровня Каспийского моря, в 1937–1938 гг. гнездились уже до 1000–1500 птиц, среди которых, судя по непосредственным наблюдениям в смешанных колониях, розовых пеликанов было в 3–4 раза больше, чем кудрявых (Romashova, 1994). А в сентябре 1953 г. на взморье местами отмечали скопления птиц до 1000 особей, среди которых более 90% составляли розовые пеликаны (Сыроечковский, 2005).

Но уже в 1955 г. в Астраханском заповеднике было найдено всего 20 гнезд розовых пеликанов. В дальнейшем из-за изменений гидрологического режима на Северном Каспии и зарастания островов и прибрежных мелководий болотными макрофитами, эти птицы здесь почти полностью исчезли и их сменили кудрявые пеликаны, гнездящиеся сейчас на тростниковых островах (Луговой, 1963; Кривоносов, Бондарев, 1978; Русанов, 1997, 2011; Реуцкий, 2014).

Лишь в середине XX в., после создания каскада водохранилищ в долине Маныча, розовый пеликан появился на открытых, сухих изолированных островах оз. Маныч-Гудило, где сформировалось несколько колоний, начавших быстро увеличивать свою численность. К началу XXI в., благодаря

организации особой охраны пеликанов в заповедниках и заказниках, мангычская популяция выросла до 400 пар (Казаков, Языкова, 1972; Белик, 2004; Казаков и др., 2004; Бадмаев, 2013), а в 2020 г. превысила 1200 пар (Аношин и др., 2022). В 2023 г. колонии розового пеликана впервые были найдены также на Тамани в Причерноморье (Лохман, Гожко, 2023).

В Волгоградской обл. розовый пеликан еще недавно считался очень редким залетным видом Заволжья, где двух птиц наблюдали на затопленном лимане возле пос. Эльтон в середине апреля 1983 г. (Линдеман и др., 2005, с. 197), а позже розовых пеликанов отмечали на оз. Булхута и на прудах у с. Золотари в Палласовском районе (Чернобай, 2000, 2004). На водоемы Заволжья в ходе кочевок могли залетать, возможно, холостые, неполовозрелые птицы из Казахстана, где тоже известен ряд крупных колоний (Мацына, 2011; Букреев, Дорофеева, 2021).

В начале XXI в. розовых пеликанов стали почти каждое лето отмечать также на Сарпинских озерах у Волгограда, причем в отдельные годы здесь появлялось до 70 особей (Чернобай, 2004). Нами 20–30 розовых пеликанов впервые учтены 23.08.2011 в большом скоплении кудрявых пеликанов на техногенных прудах-испарителях АО “Каустик” близ с. Цаца. А в следующем году при проведении мониторинга орнитофауны этих прудов на двух из них 30.04.2012 учли 7 розовых пеликанов, 20 мая – 5 птиц и 27 мая – несколько особей (Белик и др., 2013).

Численность розовых пеликанов резко увеличилась здесь в конце лета: 18.08.2012 было учтено уже более 500–600 этих птиц, составлявших около 60% в смешанных пеликаньих стаях, а днем 19 августа наблюдался также пролет стаек розовых пеликанов на эти пруды с юга и с востока. Там же 25 августа отмечено 300–400 розовых пеликанов (60–70% общего скопления), но часть птиц в то время могла держаться также на удаленном пруду № 5 и осталась нами не учтена. А утром 26 августа во время кормовой миграции на пруду № 2 было учтено 545 пеликанов, в том числе 276 розовых, 63 кудрявых и 206 неопознанных птиц в смешанных стаях – в большинстве, очевидно, тоже розовых пеликанов. При соотношении двух видов 81% к 19%, общая численность розовых пеликанов могла составлять тогда около 450 особей. В тот же день начался отлет части этих птиц на юго-восток.

Среди розовых пеликанов преобладали взрослые особи; лишь 26 августа в стаях несколько раз наблюдали также молодых птиц, но они составляли не более 10%. Все пеликаны покинули пруды, по опросным данным, в сентябре, после открытия охоты на водоплавающих птиц, начавшейся 29.09.2012 (Белик и др., 2013), однако точное время

отлета последних розовых пеликанов на зимовку не прослежено.

В 2015 г. при учетах, проведенных 15 мая, как и в мае 2012 г., на трех прудах-испарителях держалось около 30 розовых пеликанов. Там же 04.05.2017 на пруду № 2 отмечено 25 розовых пеликанов и еще 14 птиц наблюдалось на мелководном пруду № 2А. Но к концу мая численность розовых пеликанов на прудах резко увеличилась, и 24.05.2017 на пруду № 2 учтено уже не менее 200–250 птиц, а позже столько же особей оказалось на пруду № 5 (не исключено, однако, что это были птицы, перелетевшие туда с пруда № 2 после их беспокойства людьми). Весной следующего года, 19.05.2018, на прудах № 2 и 5 вновь держались около 250 этих пеликанов.

В последующие годы розовые пеликаны появлялись на техногенных прудах АО “Каустик” обычно в мае, в июне их численность достигала максимума, а в июле–августе сокращалась, при значительных колебаниях их общего числа по годам. В сентябре же эти пеликаны на прудах здесь не отмечались ни разу (рис. 2).

С 2016 г. розовых пеликанов периодически отмечают также на техногенном пруду-испарителе “Большой Лиман” площадью более 4.5 тыс. га, расположенном в Заволжье в нескольких километрах к востоку от г. Волжский. Этот пруд является приемником очищенных сточных промышленных вод, предварительно разбавленных хозяйственно-бытовыми стоками г. Волжского. Там 15.07.2016 учтено не менее 100 птиц в скоплении кудрявых пеликанов, державшихся на отмелях и мелководьях, хотя 27.05.2016 розовых пеликанов на этих прудах еще не было. При обследовании Большого Лимана 20.06.2017 они не были обнаружены; 19.06.2018 отмечено 10 особей этого вида, а 10.05.2019 и 06.06.2025 розовых пеликанов там еще не было.

Для гнездования розовых пеликанов на водоемах Сарпинской низменности близ Волгограда наиболее пригоден пруд-испаритель № 5 к югу от с. Цаца, где они могли бы заселять изолированные глинистые острова с колониями чаек, крачек и куликов (рис. 1). Но неустойчивый гидрорежим этого пруда не позволяет сформироваться там постоянным гнездовьям из-за его периодического обсыхания, соединения островов с берегом и проникновения на них наземных хищников. Однако в 2023 г. несколько пар розовых пеликанов впервые устроили небольшую колонию на невысоком илистом острове среди открытого плёса в северо-восточной части мелководного пруда № 2, где 29.04.2023 издали были видны 4 птицы, сидевшие на гнездах. К сожалению, 11.06.2023 остров оказался практически затоплен, порос тростником,

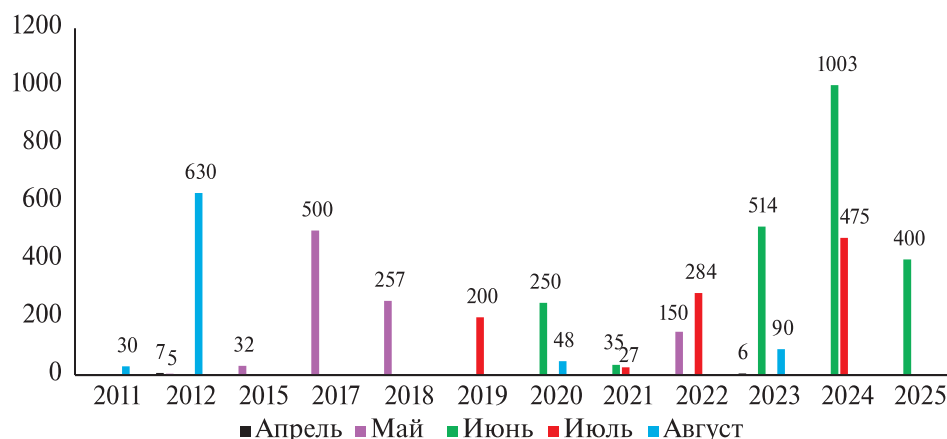


Рис. 2. Динамика численности (особей) розового пеликана на техногенных прудах АО “Каустик”

Fig. 2. Dynamics of numbers (specimens) of the White Pelican in the man-made ponds of JSC “Kaustic”

и на нем оставалась лишь 1 птица (Аношин, Гугуева, 2024). В следующем году этот остров 08.06.2024 опять был залит водой, а возле него обособлено держались 3 розовых пеликана.

Гнездятся розовые пеликаны, как правило, на открытых островах (илистых, глинистых, песчаных или ракушечных) очень плотными колониями, устраивая на поверхности земли вплотную друг к другу невысокие гнезда из сухой травы, прутьев, крупных перьев и др. Гнезда сравнительно невелики, составляют 34–44 см в диаметре и до 40–50 см в высоту, но нередко они не превышают 10–30 см (Казаков, Языкова, 1972; Romashova, 1994; Казаков и др., 2004; Лохман, Гожко, 2023; и др.). Исследования на островах в дельте Волги в 1937–1938 гг. показали, что при повышении уровня воды на 30 см затоплялось 20–30% гнезд розовых пеликанов, а при подъеме воды до 60–70 см гибли все их гнезда (Romashova, 1994).

На этих островах на взморье большинство пар розовых пеликанов заканчивало строительство гнезд за 1–2 дня, а за 2–3 дня гнезда достигали высоты 10–20 см. Самки при этом сидели в гнездах, а самцы постоянно носили им сухую траву, наполняя ею свой мешок под клювом. Они делали это, кладя клюв боком на землю, причем некоторые птицы собирали так много травы, что мешок мешал им двигаться. Строительство гнезд продолжалось весь световой день; во время круглосуточных наблюдений один из самцов принес траву 42 раза, а другой — 37 раз в течение трех часов (Romashova, 1994, p. 105).

Лишь изредка розовые пеликаны поселяются в смешанных колониях с кудрявыми пеликанами на мощных, плотных тростниковых “плотах”, располагающихся по окраинам зарослей тростника, делая на плотках неглубокие гнезда-лунки. Очевидно,

именно отмеченные биотопические предпочтения и определяли динамику численности розовых пеликанов на Северном Каспии. Так, в начале XX в. эти пеликаны в дельте Волги были весьма обычны, и там только в двух уездах (Астраханском и Красноярском) промысловики за год добыли 1000–1400 розовых и 1600 кудрявых пеликанов, шкурки которых отправлялись на столичные и зарубежные рынки (Качиони, 1910; Русанов, 2004).

Браконьерство привело к глубокой депрессии популяций пеликанов, которые стали восстанавливаться только после того, как был создан Астраханский заповедник и в 1930-е годы начал быстро снижаться уровень Каспия, что вызвало появление илистых островов на взморье. При этом наблюдался в основном рост численности розовых пеликанов, и к 1938 г. в отдельных колониях в дельте Волги насчитывалось уже до 700–800 этих птиц (Romashova, 1994, с. 105). Однако после стабилизации уровня моря и зарастания молодых кос и островов тростником условия для гнездования розовых пеликанов на Северном Каспии быстро ухудшились, они здесь практически исчезли, и сейчас в дельте Волги гнездятся только кудрявые пеликаны.

Кудрявый пеликан

Этот пеликан гнездится в области Древнего Средиземья от Балкан до Тибета и Монголии, а его зимовки приурочены к Восточному Средиземноморью, Каспийскому морю и северу Индостана (Судиловская, 1951; Мацына, Мацына, 2011).

Во второй половине XVIII в. кудрявые пеликаны, названные тогда именем *P. onocrotalus*, были обычны на Дону, поднимались вверх до городов Павловск и Острогожск в Воронежской обл. и гнездились на заросших болотах и островах

(Гмелин, 1771; Кондратьев, 1885, 2004; Мензбир, 1918; Кириков, 1959). О прежней же численности пеликанов на Нижней Волге в тот период могут свидетельствовать наблюдения их осеннего пролета ниже Царицына, где в 1769 г. в конце сентября (стар. стиля) многосотенные стаи птиц летели на зимовку в течение нескольких дней (Гмелин, 1777).

В середине XIX в. кудрявый пеликан был многочисленной гнездящейся птицей Сарпинских озер (Moeschler, 1853). Позже это подтвердил Арцыбашев (Artzibascheff, 1859, 2015), который нашел в 1858 г. несколько жилых колоний на оз. Ханата и Цаган-Нур (Сарпа) в южной части Сарпинской низменности в Калмыкии, а стаи кормившихся птиц наблюдал по всей Нижней Волге от Царицына до Каспия. О гнездовании кудрявых пеликанов в “Калмыцких степях” у Сарепты в начале XX в. сообщал также Лорец (1928).

Во второй половине XIX в., по сведениям Богданова (1871), кудрявые пеликаны по долине Волги поднимались далеко на север, гнездясь у г. Самара, а также в низовьях Камы (у г. Чистополь), а в XVIII в. — даже в низовьях р. Сура (Кириков, 1959). До 1888–1891 гг. и, по-видимому, до начала XX в. их колония еще существовала на озерах в Белебейском уезде в Башкирии (Сушкин, 1897; Карамзин, 1911; Ильичев, Фомин, 1988; Путенихин, 2019). В начале XIX в. пеликаны обитали, возможно, и на степных озерах Заволжья. Так, в “Топографическом и историческом описании Саратовской губернии” (1804) сообщалось, что “по степным займам близ Эльтонского озера, где есть большие мочажины, водятся бакланы и пеликаны” (цит. по: Динесман, 1960, с. 115).

Однако в начале XX в. пеликаны сохранились в основном в дельте Волги, а к 1927–1929 гг. их гнездовой не осталось, по-видимому, и там (Воробьев, 1936; Судиловская, 1951). Исчезновение пеликанов, как и резкое сокращение численности больших бакланов (Сыроечковский, 2005) и некоторых других околотовных птиц (*Egretta alba*, *E. garzetta*, *Platalea leucorodia*, *Plegadis falcinellus*, *Cygnus olor*, некоторых уток), которое отмечалось в начале XX в. по всему югу России, объясняется обычно интенсивной браконьерской охотой на этих птиц (Качиони, 1906, 1908, 1910; Кривоносов, 1981; Русанов, 2004; Белик, 2022). Но их вымирание на степном юге могло быть связано также с широким использованием чрезвычайно токсичных пестицидов, которые распылялись над заболоченными поймами и дельтами рек для борьбы с массовыми вспышками азиатской саранчи, размножавшейся в то время на юге в речных плавнях (Белик, 1997, 2000).

Во второй половине XX в., благодаря обводнению многих степных рек и озер, созданию

водохранилищ и улучшению охраны птиц, численность кудрявых пеликанов в южных регионах России и в Казахстане начала восстанавливаться (Кривоносов, Бондарев, 1978; Шевченко и др., 1993; Русанов, 1997; Белик, 2004; Белик, Динкевич, 2004; Казаков и др., 2004; Мацына, Мацына, 2011; Реуцкий, 2014; и др.). В бассейне Дона с середины XX в. они размножаются вместе с розовым пеликаном в долине Маныча, где птицы заселили изолированные сухие острова на созданном там водохранилище (Казаков, Языкова, 1972; Белик, 2004; Казаков и др., 2004; и др.).

В 2008–2009 гг. колония кудрявых пеликанов из семи пар впервые появилась на Кривой косе в Таганрогском заливе Азовского моря к востоку от Мариуполя, а в 2013 г. там размножались уже 32 пары. В 2014–2016 гг. их гнездование из-за беспокойства людьми оказалось безуспешным, но в 2017 г. одна пара благополучно вырастила двух птенцов (Молодан, 2017).

В 2024 г. две удаленные друг от друга колонии из двух и десяти пар впервые обнаружены также в долине Нижнего Дона — на Цимлянском водохранилище в федеральном заказнике “Цимлянский” в Ростовской обл., где птицы устроили гнезда в зарослях тростника у побережья Доно-Цимлянских песков. В апреле в их гнездах были кладки, а в августе там наблюдали молодых кудрявых пеликанов, что свидетельствует об их успешном размножении. В марте 2025 г. две пары пеликанов вновь встречены в районе их прошлогодней колонии (Липкович, 2025).

Еще одно поселение кудрявых пеликанов найдено на Цимлянском водохранилище в 2025 г. Птицы заняли небольшой остров Зеленый в устье залива р. Аксай-Есауловский близ ст. Пугачевская Котельниковского района Волгоградской обл., где 30.07.2025 наблюдались 7–8 пеликанов. Они держались тремя группами, в том числе 2 взрослые и 1 молодая птица кормились вместе на отмели у берега. Пеликаны могли размножаться там на берегу острова среди редких сухих деревьев, на которых размещалась колония бакланов. А в 17–18 км к юго-западу от острова Зеленый 31.07.2025 обнаружено скопление из 20 кудрявых пеликанов, сидевших плотной группой на небольшом островке, который появился на месте песчаной косы при летнем падении уровня водохранилища (Белик, Файфер, 2026).

На Волге у Волгограда в конце XX в. кудрявый пеликан считался редким или очень редким залетным видом Сарпинских озер, где периодически встречали его скопления до 100 особей или одиночек в стаях бакланов (Чернобай, 2000, 2004). Регулярно он стал отмечаться там с 2002 г.: в мае учли 50 птиц, в июле — 136 особей, а в конце

сентября — более 300 взрослых птиц (Букреев и др., 2003). Тогда же, по опросным данным, пеликанов стали встречать на прудах-испарителях и сотрудники АО “Каустик”.

Мы обнаружили там стаю из 230–250 кудрявых пеликанов 23.08.2011, а с конца апреля по конец мая 2012 г. на прудах учитывали от 40 до 50 особей. Но в середине мая 2015 г. на этих же прудах было учтено уже более 100 кудрявых пеликанов, державшихся стаями до 40–55 птиц. В августе численность кудрявых пеликанов на прудах резко увеличилась и 18.08.2012 достигла 500–570 особей. На следующий день там наблюдалось около 450 этих птиц, а 25.08.2012 — около 150–200 кудрявых пеликанов, хотя часть птиц могла остаться в тот день неучтенной на одном из удаленных прудов (рис. 3). В стаях преобладали взрослые птицы, а молодняк составлял около 10–20% (Белик и др., 2013).

Кроме холостых пеликанов, державшихся стаями на мелководных прудах-испарителях, на обширном глубоком пруду № 1 в мае 2012 и 2015 гг. периодически наблюдали небольшие группы и одиночек, перелетавших с места на место среди куртин тростника в центральной части пруда, где могла находиться их колония. По опросным данным, на этом и на таком же соседнем пруду № 3, поросшем густыми бордюрными и куртинными тростниками, егеря охотхозяйства несколько раз встречали нелетных молодых пеликанов, что подтверждало их гнездование. Косвенно об этом свидетельствовали и космоснимки Google Earth, на которых в центре пруда № 1 среди тростниковых куртин были видны островки со скоплениями крупных белых птиц. Всего там могли гнездиться тогда не менее 10–20 пар. К сожалению, две наши попытки добраться

до колонии по воде, предпринятые в 2012 г., оказались безуспешными.

Лишь 25–26.04.2021 с помощью квадрокоптера удалось подтвердить гнездование кудрявых пеликанов на прудах № 1 и 2, где в трех субколониях было учтено около 100–150 гнезд (рис. 4). В центральной части пруда № 1 среди разреженных куртин тростника находилось 80–100 гнезд, а в 1 км от основной колонии располагалось небольшое поселение из 10–20 гнезд. Еще одна субколония из 15–20 пар была впервые обнаружена в широкой полосе бордюрных тростниковых зарослей на восточной окраине пруда № 2 в 4–5 км к востоку от двух первых. Эта субколония пострадала в апреле 2021 г. от пожара в тростниковых зарослях, но 26.04.2021 пеликаны оставались сидеть на гнездах, сохранившихся на открытых кочках среди мелкой воды.

При обследовании техногенных прудов 23.06.2021 мы учли только 197 птиц, поскольку значительная часть пеликанов еще скрывалась у гнезд среди тростников, а 29 июля учтены уже 396 кудрявых пеликанов, многие из которых продолжали держаться близ колонии. При следующем посещении прудов Р. М. Аношин 18–19.08.2021 обнаружил более 500 птиц, в том числе около 10% молодых, а в конце августа начался, очевидно, их отлет, и 02.09.2021 он учел там лишь немногим более 300 кудрявых пеликанов (Аношин и др., 2021).

При примерной величине местной колонии в 100 пар и осенней численности кудрявых пеликанов в 300 особей, продуктивность этих птиц в 2021 г. могла составить в среднем около 0.5 птенца на гнездо, что теоретически недостаточно для стабильного существования популяции, которая может самоподдерживаться лишь при успешности

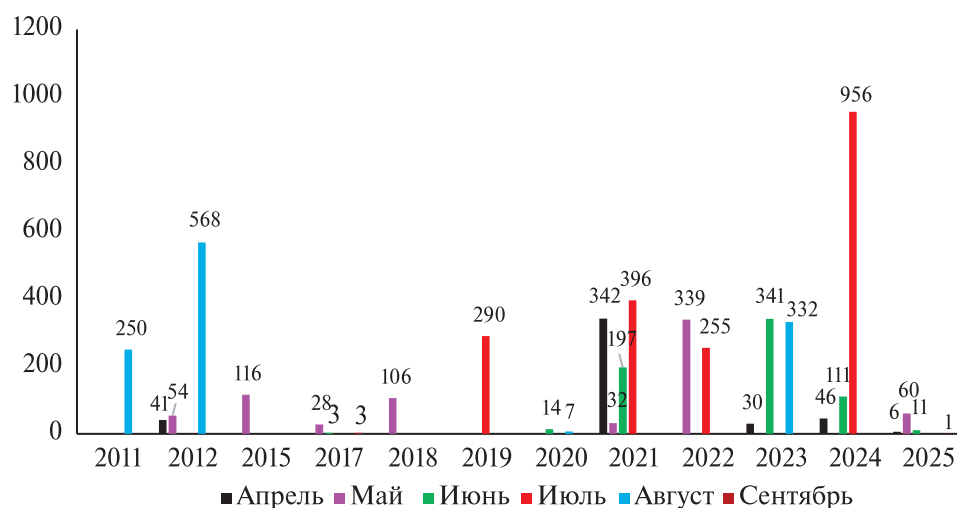


Рис. 3. Динамика численности (особей) кудрявого пеликана на техногенных прудах АО “Каустик”

Fig. 3. Dynamics of numbers (specimens) of the Dalmatian Pelican in the man-made ponds of JSC “Kaustic”

размножения не ниже 0.8 птенца на пару (Crivelli, 1997; цит. по: Мацына, Мацына, 2011). Очевидно, рост колонии на прудах у Волгограда происходит частично также за счет определенного притока птиц извне, скорее всего — с Северного Каспия. По-видимому, эти же иммигранты формируют и большую часть группировки холостых кудрявых пеликанов, собирающихся на прудах-испарителях АО “Каустик” в летний период.

При обследовании колоний 29.05.2022 на пруду № 1 с помощью квадрокоптера осмотрены две субколонии, в которых учтено около 50–70 и 25–35 гнезд. Выявленная в 2021 г. третья субколония на пруду № 2, пострадавшая ранее от пожара, в мае 2022 г. уже не была заселена, так как там после выгорания разрослись сплошные тростниковые крепи, и этот участок стал непригоден для гнездования пеликанов. Летом же, 16.07.2022, на прудах отмечено более 250 кудрявых пеликанов (в том числе 45–50 молодых). В 2023–2025 гг. кудрявые пеликаны продолжали гнездиться среди тростниковых куртин на глубоководном пруду № 1, но точные данные о числе их гнезд получить без квадрокоптера было невозможно (Аношин, Гугуева, 2024). В небольшом числе они гнездятся, по-видимому, также в тростниковых зарослях на пруду-испарителе № 3, где егеря охотхозяйства ранее встречали молодых нелетных птиц, а на космоснимках Google Earth местами просматриваются конструкции, похожие на гнездовые платформы пеликанов.

Кудрявые пеликаны изредка залетают сейчас также и в Заволжье, где 23.06.2010 наблюдали трех птиц на соленом оз. Булухта (Пименов, Байбаков, 2012). По данным сотрудников природного парка “Шербаковский”, 3 кудрявых пеликана были отмечены 29.05.2025 у берега Волгоградского водохранилища на севере Камышинского района. В 1990-е годы какие-то пеликаны, по словам местных жителей, изредка наблюдались и на техногенных прудах “Большой Лиман” у г. Волжский. Там с 2016 г. они отмечаются и нами: 27 мая встречен 1 кудрявый пеликан, а 15 июля учтены уже не менее 130–150 этих птиц. Там же 20.06.2017 держались 22 кудрявых пеликана, а 19.06.2018–19 особей. Наконец, 28.09.2025 на Большом Лимане мы наблюдали трех взрослых и 5 молодых птиц. Таким образом, в тростниковых крепях среди плёсов на этих прудах вполне возможно формирование новой колонии кудрявых пеликанов.

Гнездятся кудрявые пеликаны обычно плотными колониями. Каждая колония объединяет от нескольких до десятков и сотен гнезд как в зарослях тростника и других болотных макрофитов среди стоячих водоемов, так и на открытых сухих островах, покрытых травой. На Дону, по сведениям Гмелина (1771, с. 185), эти пеликаны делали гнезда из тростника с выстилкой из мягкой травы “на речных островах и мшистых местах”, откладывая по 2 яйца. На Сарпе, по описанию Арцыбашева (Artzibascheff, 1859, 2015), пеликаны строили гнезда из стеблей камыша, тростника



Рис. 4. Размещение колоний кудрявого пеликана на прудах-испарителях АО “Каустик” в 2021 г.: *a* — пруды-испарители АО “Каустик”; *б* — субколонии пеликанов на прудах № 1 и 2; 1–5 — номера прудов АО “Каустик”; I–III — номера субколоний пеликанов

Fig. 4. Distribution of the Dalmatian Pelican colonies at JSC “Kaustik” evaporation ponds in 2021: *a* — JSC “Kaustik” evaporation ponds; *б* — pelican subcolonies at ponds No. 1 and 2; 1–5 — JSC “Kaustik” pond numbers; I–III — pelican subcolony numbers

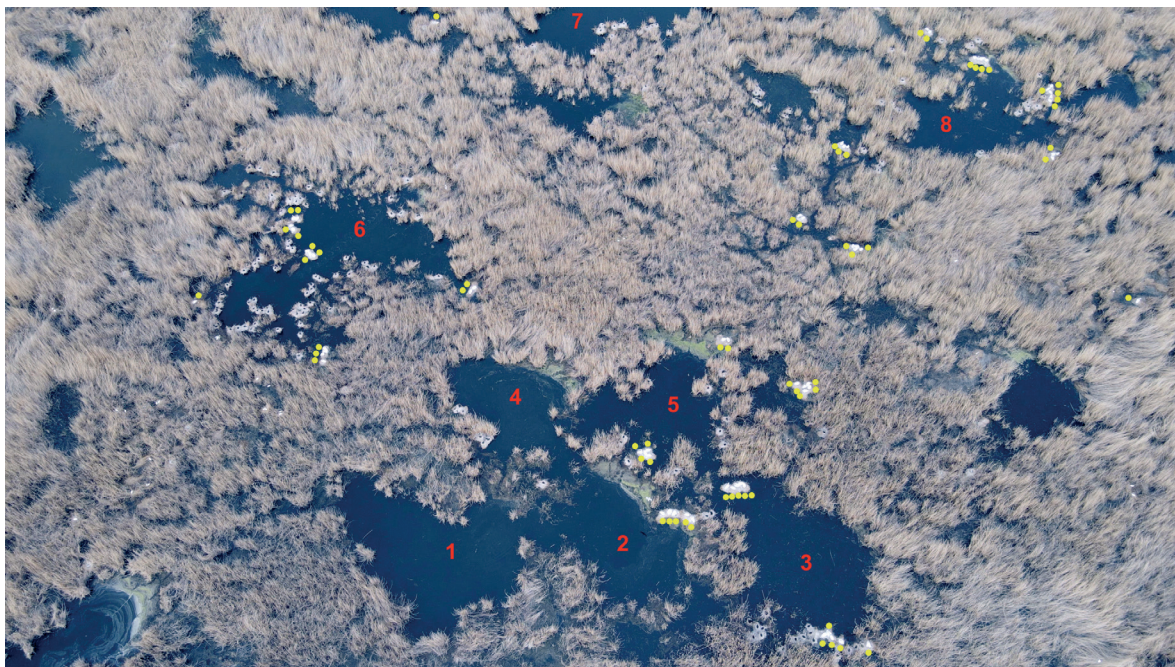


Рис. 5. Фрагмент колонии кудрявых пеликанов на пруду-испарителе № 1 АО “Каустик”. 1–6 — плёсы среди тростниковых зарослей. Желтыми точками обозначены учтенные гнезда пеликанов. Фото 25.04.2021

Fig. 5. A fragment of the Dalmatian Pelican colony at evaporation pond No. 1 of JSC “Kaustik”. 1–6 — stretches of water among reed beds. Yellow dots indicate recorded pelican nests. Photo taken April 25, 2021

и других травянистых растений, которые приносили в клювах часто издалека. Гнезда сооружали на неглубокой воде почти всегда возле зарослей камышей, но не внутри. В одной из осмотренных там колоний было более 30 гнезд, располагавшихся вплотную друг к другу на тростниковых кучах-платформах, возвышавшихся до 1.5 м над водой. Сверху этих плотных куч устраивались углубления-лотки, в которых в апреле–мае находили по 2–3, реже по 4 яйца размером $9.0\text{--}10.7 \times 5.5\text{--}6.4$ см.

На островах в дельте Волги при строительстве гнезд кудрявые пеликаны используют стебли и корневища тростника, рогоза, ежеголовника, сусака, ветки ивы, рыбы кости, перья, ракушки, обрывки рыболовных сетей и поплавки от них. Самки постоянно сортируют и встряхивают принесенный самцами материал, в результате чего крупные грубые компоненты оказываются снизу, а мягкие и мелкие — сверху. Затем птицы разгребают верхний слой лапами, и лоток выглядит обычно не очень комфортным (Romashova, 1994, p. 103).

На прудах-испарителях АО “Каустик” кудрявые пеликаны устраивают иногда одиночные гнезда, но чаще — небольшие группы по 2–5 пар на сравнительно высоких, сложенных из сухого тростника платформах, размещающихся на мелководье по окраинам маленьких плёсов среди куртинных зарослей тростника (рис. 5–6). Здесь же рядом

с пеликанами на тростниковых кочках строят гнезда и многочисленные большие бакланы. Появление кудрявого пеликана на Цимлянском водохранилище, где его гнездовья были найдены в зарослях тростника, связано скорее всего с расселением сарпинских птиц, имеющих сходный стереотип гнездования, тогда как на Маныче пеликаны заселяют высокие, сухие острова, устраивая на земле из сухих стеблей лебеды массивные гнезда диаметром 40–60 см и высотой 40–70 см (Казаков и др., 2004).

СУТОЧНЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ПЕЛИКАНОВ

Розовые пеликаны, по наблюдениям на техногенных прудах у Волгограда, днем обычно отдыхают на островках среди открытых мелководных прудов-испарителей № 2 и 2А, собираясь в очень плотные стаи, которые держатся несколько обособленно от кудрявых пеликанов. По утрам они регулярно летают большими стаями на кормежку на соседние обширные и глубокие зарыбленные пруды, заросшие куртинами и грядами тростника, а через 2–3 часа возвращаются назад и затем весь день сидят на островах, отдыхая и переваривая пищу. Охотятся птицы обычно в центральной части прудов и поэтому за куртинами тростника с берега, как правило, не видны.

Кудрявые пеликаны тоже собираются на отдых на открытых мелководных прудах-испарителях, но сидят рассредоточенными скоплениями на отмелях или вокруг островков, на которых очень плотными стаями располагаются розовые пеликаны. Многие кудрявые пеликаны держатся четкими парами, которые нередко заметны и в пролетающих стаях. Часть птиц улетает на дневной отдых на удаленные пруды № 4 и 5, поэтому численность пеликанов в скоплениях периодически изменяется. Изредка небольшие группы кудрявых пеликанов встречались на оз. Сарпа у с. Малые Чапурники, но в настоящее время эта часть озера практически полностью пересохла. С середины апреля они ежегодно отмечаются также на оз. Цаца и на большом пруду у с. Дубовый Овраг (Файфер, Кудряшов, 2025).

Кормятся кудрявые пеликаны, как и розовые, в основном в центральных частях обширных, глубоких заросших прудов-испарителей № 1 и 3 и с берега обычно не видны. Только дважды мы наблюдали одиночных птиц, охотившихся близ берега пруда № 3, но держались они очень осторожно и улетали, как только замечали человека уже в 300 м. Однако в дельте Волги пеликаны, по наблюдениям Г.М. Русанова (личн. сообщ.), при лояльном отношении рыбаков, часто ведущих лов сомов рядом с гнездовыми колониями, местами привыкают к людям и подпускают их совсем близко. В период гнездования на пруду-испарителе № 1 АО “Каустик”

кудрявые пеликаны кормятся в основном на плёсах среди тростниковых зарослей поблизости от гнезд. В это время они лишь изредка перелетают с места на место и поэтому издали, с берега прудов, отмечаются сравнительно редко.

По наблюдениям утром 19.08.2012, большая часть розовых пеликанов после ночевки на пруду-испарителе № 2 улетела на кормежку на дальние пруды в сумерках, еще до восхода солнца, и их перелет остался не прослежен. А после восхода солнца, в 6:00'–6:30', на ближний пруд № 1 невысоко над землей гребным полетом с ночевки улетели 117 кудрявых пеликанов. Еще около 70 кудрявых пеликанов осталось на месте ночевки, просидев там до полудня. Порядок утреннего разлета пеликанов на кормежку 26.08.2012 был в общем аналогичен. Первыми с места ночевки улетели розовые пеликаны, а в 6:15'–6:30' небольшими группами пролетели последние 30 кудрявых пеликанов и еще 17 их особей в это время оставалось на месте ночевки.

Возвращение пеликанов на отдых на мелководные пруды после кормежки на ближнем пруду 19.08.2012 отмечено с 8:00', а в 9:00' начали лететь крупные стаи розовых пеликанов, численностью иногда до 100–200 особей, собиравшиеся с дальних прудов. К 9:15' сбор птиц на дневку в основном завершился, но после 10:00' появились небольшие стайки пеликанов, летевших высоко в небе с юга и востока и садившихся к стаям в местах отдыха



Рис. 6. Гнездовья кудрявых пеликанов и больших бакланов на плёсе № 8 пруда-испарителя № 1 АО “Каустик”. Фото с квадрокоптера. 25.04.2021

Fig. 6. Nesting sites of the Dalmatian Pelicans and the Great Cormorants on reach No. 8 of evaporation pond No. 1 of JSC “Kaustik”. Photo taken by a quadcopter. April 25, 2021

птиц. Возможно, что это слетались на Сарпу птицы из колоний на Маныче и из Казахстана. 26.08.2012 первые птицы стали возвращаться с кормежки в 7:00', а в 7:30' начался их массовый перелет, продолжавшийся до 9:00'. Позже, до 10:00', с дальних прудов изредка пролетали большие стаи розовых пеликанов, среди которых отмечались лишь одиночки и пары кудрявых.

Всего на дневку 19.08.2012 с ближнего пруда прилетело 5 розовых и 218 кудрявых пеликанов, в том числе 12 одиночек и 15 пар, а остальные птицы летели небольшими группами и стаями. С дальних прудов вернулось около 600 особей, в основном розовых пеликанов. Всего, таким образом, на двух соседних прудах-испарителях № 2 и 2А днем 19.08.2012 на отдых собралось около 450–550 кудрявых и 510–630 розовых пеликанов. А днем 26.08.2012 на двух мелководных прудах собралось около 100 кудрявых и 450 розовых пеликанов.

Таким образом, пеликаны кормятся обычно один раз в день по утрам в течение 2–3 часов, после чего возвращаются на недоступные для хищников острова или отмели, где в безопасности отдыхают и ночуют большими стаями. Отдельные стаи пеликанов улетают на кормежку также днем и даже вечером; иногда они перелетают с одного места на другое, изредка подолгу парят в небе, поднимаясь на высоту до 1–2 км. Но большая часть птиц весь день сидит на отмелях среди обширных, открытых мелководных прудов-испарителей близ хут. Трудолюбие, являющихся безопасными местами отдыха, очевидно — очень важными станциями для нормальной жизнедеятельности пеликанов.

По наблюдениям в 1930-е годы в дельте Волги, места кормежки пеликанов регулярно менялись в зависимости от гидрологического режима и миграции рыб. Ранней весной птицы кормились на взморье у колоний, а когда начинался ход рыбы на нерест, пеликаны охотились также на речных протоках. С началом паводка они летали в основном на мелководные залитые луга, где кормились до начала июля, когда уровень воды спадал, и рыба уходила в реки. С этого времени пеликаны вновь кормились в основном в прибрежной полосе моря. Но на безопасный дневной отдых и ночевку пеликаны в течение весны и лета всегда возвращались к своим колониям, а в сентябре–октябре их огромные стаи перемещались на ночлег на отдаленные косы, расположенные в десятках километров от устьев проток, и у колоний они встречались уже лишь случайно (Romashova, 1994).

При отсутствии рыбных водоемов поблизости от мест гнездования пеликаны могут регулярно летать на зарыбленные пруды, озера и реки за десятки и даже за сотню километров (Artzibascheff, 1859, 2015; Белик, 2004; Мацына, Мацына, 2011;

Аношин, Гугуева, 2024; и др.). Так, на засолившемся оз. Маныч-Гудило они были вынуждены летать за кормом на расстояние до 20–30 км от гнездовий, в частности — к устью р. Егорлык, по которому в Пролетарское водохранилище из Кубани поступает пресная вода (Казаков, Языкова, 1972; Белик, 2004). Пеликаны с Сарпинских прудов-испарителей изредка летают на Большой Лиман в Заволжье — за 60–70 км к северу от колоний (см. выше).

В последнее время из-за сильного засоления оз. Маныч-Гудило рыба там почти полностью исчезла, и суточный ритм дальних кормовых перемещений пеликанов существенно изменился. Там сейчас их стаи вылетают на кормежку из островных колоний днем, около полудня, когда прогревается земля и в воздухе формируются мощные восходящие термические потоки. Они позволяют птицам легко парить и набирать большую высоту, а затем долго планировать над степью к далеким рыбным прудам или искать другие кормные водоемы. При этом улетевшие пеликаны отсутствуют в колонии около суток, а затем днем возвращаются назад и сменяют на гнезде своего партнера, который, в свою очередь, тоже улетает из колонии на сутки в поисках корма (Аношин, Скуратов, 2019; Аношин, Рожков, 2020).

Известно, что розовые пеликаны способны покрывать за день до 200–300 км со средней скоростью 30–40 км/час, а при планировании могут развивать до 45–65 км/час (Crivelli et al., 1991). Поэтому дальние кормовые перелеты этих птиц не вызывают у них особых затруднений, но требуют дополнительных затрат времени и энергии. Однако оптимальными для них являются местообитания, в которых репродуктивные, кормовые и релаксационные станции совмещены или находятся в непосредственной близости друг от друга. В этом отношении пруды-испарители АО «Каустик» оказались очень удобными для кудрявых пеликанов, с чем, очевидно, и связано быстрое увеличение численности этих птиц в их наиболее северной европейской колонии.

ФЕНОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНОГО ПЕРИОДА

Фенология пребывания пеликанов в Волгоградской обл. выяснена недостаточно. В начале XX в. на Сарпинских озерах кудрявые пеликаны, по данным Лореца (1928), появлялись в апреле, в мае откладывали яйца, а в начале сентября улетали на зимовку. На Камыш-Самарских озерах в Западном Казахстане в 70–80-е годы XX в. они прилетали весной обычно в середине–конце марта, а отлет на зимовку становился заметным в конце августа; к середине сентября большинство пеликанов

исчезало, а последние птицы были отмечены там 21.09.1982 и 01.10.1984 (Шевченко и др., 1993).

В дельту Волги эти пеликаны прилетают обычно в начале марта, иногда в конце февраля, а в середине—конце марта приступают к яйцекладке, так что в конце апреля у них уже встречаются первые птенцы, которые поднимаются на крыло в начале июля. Отлет на зимовку из дельты происходит в основном в конце октября — в ноябре (Луговой, 1963; Romashova, 1994; Русанов, 2011). На Цимлянском водохранилище появление пеликанов весной было отмечено в марте 2025 г. (Липкович, 2025), а на прудах АО “Каустик” у Волгограда в 2020 г., по опросным данным, первых пеликанов заметили в конце марта.

Посещая колонии близ Волгограда в апреле, авторы наблюдали, как кудрявые пеликаны насиживали кладки и держались у гнездовой среди тростниковых зарослей довольно скрытно, поэтому их полный визуальный учет с берега прудов в это время был невозможен. Осенью они были обычны там до начала сентября, но затем быстро исчезали. В сентябре авторы отметили их на прудах АО “Каустик” всего два раза: 19.09.2017 (3 особи) и 27.09.2025 (1 птица). В 2012 г., по опросным данным, последние пеликаны исчезли на прудах в начале октября — после открытия охоты на водоплавающих птиц, начавшейся 29.09.2012, и там на островке 25.10.2012 был обнаружен лишь один молодой кудрявый пеликан — по-видимому, больная птица или подранок. Случаи отстрела пеликанов отмечали, по опросным данным, также на прудах рыбхоза “Ергенинский”, куда птицы иногда залетают на кормежку. На Волге в нижнем бьефе Волжской ГЭС, где вода не замерзает всю зиму, отдельные особи кудрявых пеликанов могут задерживаться до декабря (Чернобай, 2017).

На Маныч кудрявые пеликаны прилетают весной в конце февраля — начале марта и вскоре приступают к гнездованию, а вылупление птенцов у них отмечается с начала мая. Но в теплые зимы первых птиц иногда отмечали там уже в середине февраля, а в середине апреля у них начиналось вылупление птенцов. Изредка кудрявых пеликанов отмечали на Маныче также зимой, причем в морозы они иногда перебирались на свалки, где питались мясными отбросами. Розовые же пеликаны появляются на Маныче обычно в третьей декаде марта, а их отлет осенью проходит там с третьей декады сентября до середины октября (Бадмаев, Сангаджиева, 2012; Бадмаев, 2013).

Однако сроки прилета и гнездования пеликанов могут существенно меняться в зависимости от колебаний климатических и погодных условий. Так, на Маныче в Ростовской обл. гнездовой период у кудрявого пеликана в последние годы

значительно сдвинулся на более ранние сроки, и птиц, насиживавших кладки, в 2019 и 2020 гг. наблюдали уже в феврале, а в конце апреля в гнездах встречали оперявшихся птенцов (Липкович, 2020). То же отмечается сейчас и в Калмыкии, где в гнездах кудрявых пеликанов уже 02.02.2020 были полные кладки; у розовых пеликанов они появились 02.04.2020, а их птенцы вывелись около 10.05.2020, т.е. на месяц раньше обычного (Аношин, Рожков, 2020). Кроме того, в больших колониях в значительной степени различаются также сроки гнездования отдельных пар, в разное время прилетающих с зимовки, в связи с чем гнездовой период у них растягивается иногда до конца лета. Репродуктивный период может существенно удлиниться также из-за задержки развития птенцов при недостатке корма (Аношин, Рожков, 2020).

ОБСУЖДЕНИЕ

Экспансия ареалов розового и кудрявого пеликанов на юге России наблюдается в последние десятилетия в разных районах от Приазовья и Причерноморья до долины Нижнего Дона и Нижней Волги. Этот процесс привел к появлению их новых колоний на Цимлянском водохранилище и на техногенных прудах у Волгограда в 150–250 км к северу и северо-востоку от ближайших крупных колоний на Маныче и в 400 км к северо-западу и западу от колоний в дельте Волги и на Камыш-Самарских озерах в Казахстане. Таким образом, сейчас в Европейской России идут процессы расширения гнездовой области розового пеликана и восстановления ареала кудрявого пеликана, сократившегося по разным причинам в XIX–XX вв.

Колония, найденная на активно эксплуатируемых техногенных прудах-испарителях, по-видимому, уникальна для пеликанов. Во всяком случае описаний подобного гнездования этих птиц в литературе по Евразии нам неизвестно, если не считать их небольшие, нестабильные колонии на квазиприродных водоемах, используемых в Греции и Калмыкии для сбора оросительных и дренажных вод (Catsadorakis, Portolou, 2017; Аношин, Гугуева, 2024).

Гнездовая колония кудрявых пеликанов на техногенных прудах у Волгограда труднодоступна для непосредственных исследований и учетов численности птиц, но можно констатировать ее прогрессивный рост в последние годы. После обнаружения колонии она увеличилась в течение 2012–2022 гг. ориентировочно с 10–20 до 75–150 пар, и в ближайшее время предполагается ее дальнейший рост и расширение акваторий, заселенных пеликанами.

Благоприятные экологические условия способствовали появлению на техногенных прудах у Волгограда также значительных летних скоплений

холостых, вероятно, неполовозрелых птиц, численность которых колеблется по годам и месяцам в пределах 500–1500 особей у розового пеликана и 300–900 птиц у кудрявого пеликана. Закономерности динамики этих скоплений и источники их формирования пока недостаточно изучены, и требуется их дальнейший, более детальный специальный мониторинг.

Изучение этологии пеликанов, держащихся на техногенных прудах, свидетельствует о сохранении видоспецифичных особенностей их поведения, связанных как с гнездованием, так и с суточным ритмом активности, кормовыми миграциями и обязательным длительным отдыхом птиц на водоемах и островах, недоступных для наземных хищников. При этом установлено, что релаксационные станции, где пеликаны проводят много дневного времени и ночуют, являются не менее важными для жизнедеятельности этих птиц, чем гнездовые и кормовые станции. Поэтому близость гнездовых, кормовых и релаксационных местообитаний приобретает для пеликанов особое значение, позволяя им экономить время и энергию на перелеты.

Анализ имеющихся сведений по фенологии миграций и размножения пеликанов на юге России показывает смещение времени их гнездования в последние годы на более ранние сроки, что связано, очевидно, с глобальным потеплением. Эти тенденции могут иметь положительное популяционное значение, позволяя молодым пеликанам сильнее окрепнуть в течение лета до отлета на зимовки. На популяциях пеликанов сказываются, возможно, и какие-то другие позитивные факторы, которые связаны с последствиями смягчения климата и которые способствуют расселению этих птиц на север.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПЕЛИКАНОВ

Как крупные, медленно размножающиеся и долгоживущие птицы, относящиеся к типичным К-стратегам, пеликаны наиболее уязвимы для браконьерства, в результате чего прерывается жизнь взрослых птиц — особей-производителей. С этих позиций крайне негативное влияние на популяции пеликанов в прошлом могло оказывать также пестицидное отравление, которое обуславливало неизбирательную смертность птиц. Сейчас аналогичное значение имеет массовая гибель пеликанов в районах гнездования и зимовок из-за различных эпизоотий (Русанов, Щёголев, 2020; Тарасов, 2022). Поэтому индивидуальная законодательная охрана пеликанов в форме запрета их добычи и уничтожения их местообитаний, в том числе включение этих птиц в Красные книги, положила основу для восстановления их численности в начале—середине XX в.

Не менее важное значение для пеликанов имеет организация их территориальной охраны в заповедниках и заказниках. Такая охрана наиболее эффективна для видов, образующих значительные временные скопления на гнездовании, миграциях и зимовке, особенно для колониальных видов (Белик, 2001). Созологическая роль резерватов особенно ярко видна на примере Астраханского заповедника, благодаря которому в XX в. удалось сохранить и восстановить численность кудрявого пеликана на юге России.

Столь же актуальным оказалось и создание заповедников на оз. Маныч-Гудило в Калмыкии и Ростовской обл. Взятые там под охрану уникальные колонии двух видов пеликанов на изолированных островах продолжают существовать до сих пор, несмотря на значительное сокращение их кормовой базы в последние десятилетия из-за сильного засоления этого озера и исчезновения там рыбы (Букреева, Шахно, 1998; Липкович, 2020; и др.). К сожалению, значительный урон этим колониям сейчас наносят бердвотчеры, нелегально посещающие гнездовья в период насиживания кладок для фотосъемки птиц (Аношин, 2024), а также ученые, продолжающие считать и измерять яйца пеликанов в разных колониях в поисках каких-то новых данных, неизвестных пока широкому кругу исследователей (Ильях, Хохлов, 2023; и др.). Большую опасность вызывает и современное обмеление, высыхание оз. Маныч-Гудило, которое приводит к соединению островов с материковой сушей и проникновению на них наземных хищников (Аношин, 2024).

Положительное значение для пеликанов имела техногенная деятельность человека, прежде всего создание водохранилищ (Цимлянское на Дону, Пролетарское на Маныче и др.), где появились условия для гнездования и расселения этих птиц. Пеликаны приспособились кормиться на рыбопродуктивных прудах (Казаков и др., 2004; Гугуева и др., 2021; Аношин, Гугуева, 2024), а на некоторых техногенных водоемах они начали даже гнездиться. Успешному гнездованию и росту численности пеликанов может способствовать строительство для них искусственных гнездовых платформ (плотов) среди тростников на мелководных водоемах (Кривоносов, Бондарев, 1978).

На динамике популяций пеликанов, как и других облигатных ихтиофагов — большого баклана (Белик, 2025, 2026) и, вероятно, малого баклана (*Phalacrocorax pygmaeus*) (Белик, 2006), позитивно сказалось, несомненно, также улучшение кормовой базы на озерах и прудах в результате эксплозивного роста численности серебряного карася (*Carassius gibelio*). Этот вид рыб начал интенсивно расселяться в Европейской части России только в середине XX в. после завоза его маточного поголовья в прудовые рыбные хозяйства с Амура (Вехов, 2007). Вскоре была отмечена быстрая экспансия серебряного карася по всему бассейну

Таблица 1. Динамика промыслового вылова рыбы на Цимлянском водохранилище (по: Кожурин и др., 2025)

Table 1. Dynamics of commercial fish catch in the Tsimlyansk Reservoir (after: Kozhurin et al., 2025)

Виды рыб	Средний вылов рыбы, тонн/год (доля в%)					
	1957–1991 гг.		1992–2005 гг.		2006–2023 гг.	
Сазан <i>Cyprinus carpio</i>	209.04	(1.79)	161.61	(2.17)	452.2	(5.3)
Карась <i>Carassius gibelio</i>	92.09	(0.79)	653.02	(8.77)	4348.0	(50.8)
Лещ <i>Abramis brama</i>	4107.3	(35.22)	2950.14	(39.6)	1844.9	(21.4)
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	374.14	(3.21)	413.69	(5.55)	206.1	(2.4)
Густера <i>Blicca bjoerkna</i>	2264.74	(19.42)	2033.89	(27.3)	657.2	(7.6)
Синец <i>Ballerus ballerus</i>	901.85	(7.73)	94.27	(1.27)	44.1	(0.5)
Чехонь <i>Pelecus cultratus</i>	575.18	(4.93)	75.66	(1.02)	158.9	(1.8)
Судак <i>Sander lucioperca</i>	1006.53	(8.63)	241.09	(3.24)	215.9	(2.6)
Берш <i>Sander volgensis</i>	796.45	(6.83)	180.14	(2.42)	37.2	(0.4)
Прочие виды	1332.98	(11.45)	646.59	(8.66)	630.27	(7.2)
Всего	11660.3	(100)	7450.1	(100)	8594.77	(100)

Дона и по Волге, в конце XX в. он стал играть существенную роль в рыбных ресурсах этих рек, а затем заселил также прибрежные опресненные районы Азовского моря, где уловы карася в 2010–2012 гг. увеличились до 52% от массы всех рыб. А в дельте Дона и на Цимлянском водохранилище его биомасса за последние 50 лет увеличилась примерно в 50 раз (табл. 1). Аналогичная ситуация наблюдалась тогда и на других пресных водоемах юга России (Абраменко, 2001, 2008; Вехов и др., 2014; Балыкин, 2021; Кожурин и др., 2025).

Особое значение серебряного карася для ихтиофагов обусловлено его биологическими особенностями, которые позволяют ему быстро распространяться и увеличивать численность в местах с подходящими условиями обитания: эврибионтность, высокая живучесть, всеядность, способность к гиногенезу, большая плодовитость, растянутый нерестовый период и порционное икрометание в течение всего лета. К тому же карась сравнительно малоподвижен, по сравнению с другими видами рыб, и чаще держится на мелководьях, что облегчает его добычу ихтиофагами (Вехов, 2007, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появление колоний пеликанов в Волгоградской обл. и на Цимлянском водохранилище связано с ростом общей численности этих птиц в основных районах гнездования на юге России и с их расселением в новые районы, где благодаря хозяйственной деятельности человека формируются условия, подходящие для размножения, кормежки и спокойного отдыха этих птиц. Важную роль в увеличении численности пеликанов сыграли природоохранные мероприятия (организация особой охраны редких

видов, создание заповедников и других резерватов в местах колониального гнездования, просветительская работа среди местного населения), а также, вероятно, современное потепление климата, позволившее пеликанам продвигать границу ареала к северу (Тарасов, Рябицев, 2018).

В то же время расселение пеликанов на техногенных водоемах, в том числе в Волгоградской обл., существенно ограничивается слабой защищенностью гнездовых стаций, которые в значительной степени зависят от гидрологического режима этих водоемов. Очень велико и негативное воздействие фактора беспокойства, особенно осенней охоты на водоплавающих птиц, из-за которой пеликаны вынуждены преждевременно покидать благоприятные для них гнездовые и кормовые районы и искать новые убежища, не всегда пригодные для кормежки и отдыха.

В связи с этим возникает необходимость организации более строгой территориальной охраны колоний пеликанов в местах их гнездования на техногенных прудах АО «Каустик» в Волгоградской обл. Там сейчас целесообразно воссоздать природный заказник, существовавший в конце XX в., и перенести сроки начала осенней охоты на водоплавающих птиц на последнюю декаду октября, когда завершается отлет пеликанов на зимовку. Для сохранения колоний пеликанов было бы важно построить также искусственные гнездовые платформы (плоты) в зарослях тростника на прудах, что позволит увеличить там емкость гнездовых стаций. Для выяснения дальнейшей динамики популяций пеликанов на северной границе ареала необходимо продолжить мониторинг их новых гнездовых колоний, полностью исключив посещение этих территорий людьми в период насиживания кладок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абраменко М.И. Экологические и биологические закономерности пространственной динамики численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. Апатиты. 2001. С. 152–173.
2. Абраменко М.И. Закономерности функционирования популяций однополо-двуполого комплекса серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*) Азовского бассейна. Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Астрахань: Астраханский государственный технический университет. 2008. 50 с.
3. Алфераки С.Н. Птицы Восточного Приазовья // Орнитол. вестник. 1910. № 1. С. 11–35.
4. Аношин Р.М., 2024. О современном состоянии популяций кудрявого и розового пеликанов (*Pelecanus crispus* Bruch, 1832, *Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758) (Pelecaniformes, Pelecanidae) в регионе Маныча // Актуальные вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия юга России: Всерос. науч.-практ. конф.: Сб. материалов. Симферополь: КФУ им. В.И. Вернадского, 2024. С. 97–100.
5. Аношин Р.М., Валеев В.В., Рудакова О.Н. О целесообразности и современных методах оценки численности кудрявых и розовых пеликанов // Проблемы зоокультуры и экологии: Сб. науч. трудов. № 6. М.: Московский зоопарк, 2022. С. 124–133.
6. Аношин Р.М., Гугуева Е.В. Трансформация территорий юга Европейской части России и ее влияние на распределение и численность розового (*Pelecanus onocrotalus*) и кудрявого (*Pelecanus crispus*) пеликанов // Птицы трансформированных территорий: Сб. науч. статей и материалов Всерос. науч. конф. Иваново: Ивановский университет, 2024. С. 9–17.
7. Аношин Р.М., Гугуева Е.В., Белик В.П. и др. Пеликаны Волгоградской и Калмыцкой Сарпы: некоторые данные по распространению и численности в 2021 г. // Проблемы зоокультуры и экологии: Сб. науч. трудов. № 5. М.: Московский зоопарк, 2021. С. 110–119.
8. Аношин Р.М., Рожков П.С. Пеликаны Южного Предкавказья: полевые заметки, применительно к выполнению программы ЕАРАЗА: “Сохранение кудрявого и розового пеликанов” // Проблемы зоокультуры и экологии: Сб. науч. трудов. № 4. М.: Московский зоопарк, 2020. С. 13–31.
9. Аношин Р.М., Скуратов Н.И. Розовый и кудрявый пеликаны: материалы по разведению в неволе (Московский зоопарк) и биологии в природе (оз. Маныч) // Проблемы зоокультуры и экологии: Сб. науч. трудов. № 3. М.: Московский зоопарк, 2019. С. 14–31.
10. Бадмаев В.Б. Розовый пеликан. Кудрявый пеликан // Красная книга Республики Калмыкия. Т. 1: Животные. Элиста, 2013. С. 106–108.
11. Бадмаев В.Б., Сангаджиева Д.В. Размещение, численность и некоторые особенности биологии гнездования розового и кудрявого пеликанов на орнитологическом участке Маныч-Гудило заповедника “Черные земли” // Кавказский орнитол. вестник. 2012. № 24. С. 3–16.
12. Балыкин П.А. Изменения видового состава российских уловов в Черном и Азовском морях в XXI в. // Вопросы рыболовства. 2021. Т. 22. № 3. С. 51–60.
13. Белик В.П. Некоторые последствия использования пестицидов для степных птиц Восточной Европы // Беркут. 1997. Т. 6. № 1–2. С. 70–82.
14. Белик В.П. Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов н/Д.: Изд-во РГПУ. 2000. 376 с.
15. Белик В.П. Некоторые общие подходы к работе на ключевых орнитологических территориях // Достижения и проблемы орнитологии Сев. Евразии на рубеже веков: Труды международн. конф. “Акт. проблемы изучения и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии”. Казань: Магариф. 2001. С. 502–514.
16. Белик В.П. Птицы долины озера Маныч-Гудило: Non-Passeriformes // Труды природного заповедника “Ростовский”. № 3: Биоразнообразие заповедника “Ростовский” и его охрана. Ростов н/Д.: Донской издательский дом. 2004. С. 111–177.
17. Белик В.П. К расселению малого баклана (*Phalacrocorax pygmaeus*, Pelecaniformes) на юге России // Зоол. журнал. 2006. Т. 85. № 7. С. 859–864.
18. Белик В.П. Парадоксы ареалов некоторых видов уток в Северной Евразии // Зоол. журн. 2022. Т. 101. № 4. С. 439–450.
19. Белик В.П. Городская колония большого баклана на Дону // Мир птиц. 2025. № 60. С. 26–28.
20. Белик В.П. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo*) (Phalacrocoracidae, Aves) на Нижнем Дону и Нижней Волге // Поволжский экол. журн. 2026. В печати.
21. Белик В.П., Гугуева Е.В., Махмутов Р.Ш. Редкие виды птиц Волгоградской Сарпы // Охрана птиц в России: проблемы и перспективы: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием, посвященной 20-летию Союза охраны птиц России. Москва–Махачкала. 2013. С. 46–52.
22. Белик В.П., Динкевич М.А. Колониальные веслоногие и голенастые птицы Восточного Приазовья // Бранта: Сб. науч. трудов Азово-Черноморской орнитол. станции. № 7. Мелитополь. 2004. С. 131–157.
23. Белик В.П., Файфер В.В. Особо охраняемые виды птиц на Цимлянском водохранилище в 2025 году // Материалы по ведению Красной книги Волгоградской области. Вып. 1. Волгоград. 2026. В печати.

24. Белик В.П., Шергалин Е.Э., Франкьен И.Ж. М.М. Алфераки — Птицы Нижнего Дона: Non-Passeriformes // Стрепет. 2012. Т. 10. № 1. С. 5—53.
25. Богданов М.Н. Птицы и звери Черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги (био-географические материалы) // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете. 1871. Т. 1, отд. 1. С. 1—226.
26. Боровиков Г.А. Материалы для орнитологии Екатеринославской губернии // Сб. студенческого биол. кружка при Новороссийском ун-те. 1907. № 2. С. 1—141.
27. Бостанжогло В.Н. Орнитологическая фауна Арало-Каспийских степей. М. 1911. 410 с.
28. Букреев С.А., Дорофеева Н.А. Современное состояние и популяционно-географическая структура ареала розового пеликана *Pelecanus onocrotalus* в Палеарктике // Русск. орнитол. журн. 2021. Т. 30. № 2126. С. 4849—4875.
29. Букреев С.А., Чернобай В.Ф. Материалы по гусеобразным (Anseriformes) Волгоградской Сарпы // Казарка. Т. 14. Материалы Международной конф. “Гусеобразные Сев. Евразии: география, динамика и управление популяциями”. М. 2011. С. 223—239.
30. Букреев С.А., Чернобай В.Ф., Харитонов С.П. и др. Сарпинские озера // Ключевые орнитол. территории России: Информ. бюллетень. № 17. М.: СОПР. 2003. С. 2—3.
31. Букреева О.М., Шахно В.Н. Размещение и численность розового и кудрявого пеликанов на водоемах Калмыкии в 1996—1997 гг. // Кавказский орнитол. вестник. 1998. № 10. С. 13—15.
32. Вехов Д.А. Вероятные пути появления первых популяций серебряного карася в бассейнах Волги и Дона // Биология внутренних вод: Материалы докладов XIII международной молодежной школы-конференции. Рыбинск. 2007. С. 40—50.
33. Вехов Д.А. Серебряный карась *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygii) на участках с течением в водоемах бассейнов Дона и Нижней Волги // Поволжский экол. журн. 2015. № 2. С. 159—166.
34. Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009—2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах европейской части России. СПб.: ГосНИОРХ. 2014. С. 116—145.
35. Воробьев К.А. Материалы к орнитологической фауне дельты Волги и прилежащих степей // Труды Астраханского заповедника. 1936. № 1. С. 1—60.
36. Гмелин С.Г. Путешествие по России для исследования трех царств естества. Ч. 1: Путешествие из Санкт-Петербурга до Черкаска, главного города Донских казаков в 1768 и 1769 годах. СПб.: Изд-во Академии наук. 1771. 272 с.
37. Гмелин С.Г. Путешествие по России для исследования трех царств естества. Ч. 2: Путешествие от Черкаска до Астрахани и пребывание в сём городе: с начала августа 1769 по пятое июня 1770 г. СПб.: Изд-во Академии наук. 1777. 361 с.
38. Гугуева Е.В., Аношин Р.М., Белик В.П., Осинская В.А. Гнездование кудрявого пеликана на техногенных водоемах Сарпинской низменности в Волгоградской области // Проблемы зоокультуры и экологии: Сб. науч. трудов. № 5. М.: Московский зоопарк. 2021. С. 134—140.
39. Гугуева Е.В., Белик В.П. Результаты инвентаризации редких видов птиц Волгоградской области // Охрана птиц в России: проблемы и перспективы: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием, посвященной 20-летию Союза охраны птиц России. Москва—Махачкала. 2013. С. 68—73.
40. Гугуева Е.В., Белик В.П. Результаты мониторинга охраняемых видов птиц на техногенных водоемах Сарпинской низменности // Актуальные проблемы охраны птиц: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвященной 25-летию Союза охраны птиц России. М.: СОПР. 2018. С. 180—188.
41. Джамирзоев Г.С. Тарасов В.В., Динкевич М.А. Кудрявый пеликан // Красная книга Российской Федерации: Животные. 2-е изд. М. 2021. С. 529—531.
42. Динесман Л.Г. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: Изд-во АН СССР. 1960. 160 с.
43. Единая информационная база данных объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и Красную книгу Волгоградской области, и являющихся объектами специального внимания и мониторинга на территории Волгоградской области. Волгоград: Облкомприроды Волгоградской области, 2011—2025.
44. Ильичев В.Д., Фомин В.Е. Орнитофауна и изменение среды (на примере Южно-Уральского региона). М.: Наука. 1988. 248 с.
45. Ильях М.П., Хохлов А.Н. Кладки и размеры яиц птиц Центрального Предкавказья. 3-е изд. Ставрополь. 2023. 286 с.
46. История — АО “КАУСТИК” г. Волгоград, 2025. Доступно по адресу: <https://www.kaustik.ru/ru/index.php/o-kompanii/istoriya> (доступ получен 20.12.2025).
47. Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х., Белик В.П. и др. Птицы Северного Кавказа. Т. 1: Гагарообразные, Поганкообразные, Трубноносые, Веслоногие, Аистообразные, Фламингообразные, Гусеобразные. Ростов н/Д.: Изд-во РГПУ, 2004. 398 с.

48. Казаков Б.А., Языкова И.М. Пеликаны на озере Маныч-Гудило // Природа. 1972. № 3. С. 86–87.
49. Карамзин А.Н. К орнитофауне Бугурусланского и Белебейского уездов // Орнитол. вестник. 1911. Т. 2. № 1. С. 19–20.
50. Качиони С. Очерки охоты в низовьях Волги // Охота. 1906. № 7. С. 104–109.
51. Качиони С. Охота, как промысел, в Астраханской губернии // Охотничий вестник. 1908. № 8. С. 82–84.
52. Качиони С. Несколько слов об охотничьем промысле в Астраханской губернии // Природа и охота. 1910. № 11. С. 7–11.
53. Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII – XIX вв.): Степная зона и лесостепь. М.: Изд-во АН СССР. 1959. 175 с.
54. Кожурич Е.А., Чухнин В.А., Куценко И.В. Оценка состояния рыболовства и результаты исследований запасов промысловых видов рыб в ретроспективном аспекте и на современном этапе рыбохозяйственного освоения Цимлянского водохранилища // Вопросы рыболовства. 2025. Т. 26. №1. С. 7–32.
55. Кондратьев В. Систематическое описание животных в войске Донском, составленное в 1822 году // Казахский вестник, газета. Новочеркасск. 1885. № 48–59.
56. Кондратьев В. Систематическое описание животных в войске Донском, составленное в 1822 году // Стрепет. 2004. Т. 2. № 1. С. 12–34.
57. Красная книга Волгоградской области. Т. 1: Животные. 2-е изд. Воронеж. 2017. 216 с.
58. Красная книга Российской Федерации: Животные. 2-е изд. М. 2021. 1128 с.
59. Кривоносов Г.А. Природная среда водоемов и водоплавающие птицы дельты Волги (XVIII–XX вв.) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1981. Т. 86. № 5. С. 30–41.
60. Кривоносов Г.А., Бондарев Д.В. Судьба пеликанов в дельте Волги // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1978. Т. 83. № 5. С. 42–48.
61. Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. Динамика населения позвоночных животных За-волжской полупустыни. М.: Наука. 2005. 252 с.
62. Липкович А.Д. Многолетняя динамика численности некоторых редких гнездящихся птиц заповедника “Ростовский” и его охранный зоны // Сохранение и изучение степных экосистем Евразии и их компонентов: Труды заповедника “Ростовский”. № 7. Ростов н/Д.: Фонд науки и образования. 2020. С. 130–138.
63. Липкович А.Д. Встречи птиц, относимых к редким видам, на ООПТ федерального значения Ростовской области и сопредельных территориях. Находки 2024–2025 гг. // Птицы юга России: Материалы науч. конф. Северокавказской орнитол. группы. Ростов н/Д.–Таганрог: Изд-во ЮФУ. 2025. С. 118–124.
64. Лорец В.Ф. Список птиц окрестностей Сарепты // Известия Саратовского общества естествоиспытателей. 1928. Т. 3. № 1. С. 73–95.
65. Лохман Ю.В., Гожко А.А. Новое место гнездования розового пеликана *Pelecanus onocrotalus* в России (Краснодарский край, Таманский полуостров, Кизилташские лиманы, коса Голенькая) // Русск. орнитол. журнал. 2023. Т. 32. № 2344. С. 4098–4109.
66. Луговой А.Е. Птицы дельты Волги // Фауна и экология птиц дельты Волги и побережий Каспия: Труды Астраханского заповедника. 1963. № 8. С. 9–185.
67. Маловичко Л.В., Мнацеканов Р.А. Розовый пеликан // Красная книга Российской Федерации: Животные. 2-е изд. М. 2021. С. 526–529.
68. Мацына А.И., Мацына Е.Л. Кудрявый пеликан // Птицы России и сопредельных стран. Пеликаноподобные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. С. 24–37.
69. Мацына Е.Л. Розовый пеликан // Птицы России и сопредельных стран. Пеликаноподобные, Аистообразные, Фламингообразные. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. С. 12–24.
70. Мензбир М.А. Птицы России (Европейская Россия, Сибирь, Туркестан, Закаспийская область и Кавказ). Вып. 1. 3-е изд. М. 1918. 224 с.
71. Молодан Г.М. Пелікан кучерявий // Червона книга Донецької області: Тваринний світ. Науково-інформаційний довідник. Вінниця. 2017. С. 274.
72. Пименов В.Н., Байбаков М.М. Гнездование чаек и куликов на озере Булухта в Волгоградском Заволжье // Стрепет. 2012. Т. 10. № 2. С. 129–133.
73. Путенихин В.П. О болоте Берказан-камыш и пеликанах в Башкирии (историко-литературные сведения) // Учёные записки Челябинского отделения Русского ботанического общества. Вып. 2. Челябинск: Изд-во Челябинск. ун-та, 2019. С. 32–58.
74. Реуцкий Н.Д. Аннотированный список птиц Астраханского региона с указанием их распространения по природно-территориальным комплексам // Астраханский вестник экол. образования. 2014. № 1 (27). С. 159–208.
75. Русанов Г.М. Пеликаны на Северном Каспии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1997. Т. 102. № 5. С. 27–30.
76. Русанов Г.М. Несколько слов об охоте в дельте Волги: свидетельства минувшего и комментарии современника // Стрепет. 2004. Т. 2. № 1. С. 107–115.
77. Русанов Г.М. Птицы Нижней Волги. Астрахань. 2011. 390 с.

78. Русанов Г.М., Щёголев И.В. Эпидемия птичьего гриппа у кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* в дельтах Дуная, Волги и Кизлярском заливе Северного Каспия весной 2015 года // Русск. орнитол. журн. 2020. Т. 29. № 1929. С. 2429–2436.
79. Судиловская А.М. Отряд веслоногие // Птицы Сов. Союза. Т. 1. М.: Сов. наука. 1951. С. 13–69.
80. Сушкин П.П. Птицы Уфимской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. 1897. Вып. 4. С. I–XI + 1–331.
81. Сыроечковский Е.Е. Географическое распределение и численность колониальных водных птиц Северного Каспия в период снижения его уровня (1950-е годы) // Долговременный мониторинг и сохранение колониальных водных птиц Северного Каспия в связи с колебаниями уровня Каспийского моря. Москва–Астрахань. 2005. С. 17–186.
82. Тарасов В.В. Резкое падение численности кудрявого пеликана *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) на Урале и в Западной Сибири в 2021 г. // Вестник Томского университета. Биология. 2022. № 59. С. 128–146.
83. Тарасов В.В., Рябицев А.В. Экспоненциальный рост численности кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus*) в Курганской и Тюменской областях // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 9. С. 1143–1148.
84. Файфер В.В., Кудряшов Р.М. Редкие виды птиц Сарпинской озерной системы (Волгоградская область) по результатам наблюдений 2022–2025 гг. // Птицы юга России: Материалы науч. конф. Северокавказской орнитол. группы. Ростов н/Д.–Таганрог: Изд-во ЮФУ. 2025. С. 217–221.
85. Чернобай В.Ф. Водоплавающие и околоводные птицы Волгоградской области // Биоразнообразии водных экосистем юго-востока европейской части России: Сб. статей. Ч. 2. Волгоград. 2000. С. 226–243.
86. Чернобай В.Ф. Птицы Волгоградской области. Волгоград. 2004. 287 с.
87. Чернобай В.Ф. Розовый пеликан. Кудрявый пеликан // Красная книга Волгоградской области. Т. 1: Животные. 2-е изд. Воронеж. 2017. С. 118–119.
88. Чернобай В.Ф., Букреев С.А., Сохина Э.Н. Сарпинские озера // Ключевые орнитол. территории России. Т. 1: Ключевые орнитол. территории международного значения в Европейской России. М.: СОПР. 2000. С. 485–486.
89. Шевченко В.Л., Дебело П.В., Гаврилов Э.И. и др. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья // Фауна и биология птиц Казахстана. Алматы: Наука Каз. ССР. 1993. С. 7–103.
90. Яковлев В.Е. Список птиц, встречающихся в Астраханской губернии // Bull. de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1872. Т. 43. № 4. С. 323–361.
91. Яковлев В.Е. Список птиц, встречающихся в Астраханской губернии // Стрепет. 2015. Т. 13. № 1. С. 5–28.
92. Artzibascheff N. Excursions et observations ornithologiques sur les bords de la Sarpa en 1858 // Bull. de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1859. Т. 32. № 3. Р. 1–108.
93. Artzibascheff N. Excursions et observations ornithologiques sur les bords de la Sarpa en 1858 (русский перевод) // Стрепет. 2015. Т. 13. № 2. С. 5–50.
94. Catsadorakis G., Portolou D. (Compilers). Status Report for the Dalmatian Pelican (*Pelecanus crispus*). Report of Action A6 under the framework of Project LIFE EuroSAP (LIFE14 PRE/UK/002). Hellenic Ornithological Society and Society for the Protection of Prespa. 2017. 30 p.
95. Crivelli A.J., Leshem Y., Mitchev T., Jerrentrup H. Where do Palearctic Great White Pelicans (*Pelecanus onocrotalus*) presently over winter? // Rev. Ecology (Terre et Vie). 1991. Vol. 46. P. 145–171.
96. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. (Eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Barcelona: Lynx Ed. 1992. 696 p.
97. IUCN. Red List of Threatened Species IUCN. Version 2025-2. 2025. <https://www.iucnredlist.org>. Доступ получен 27.01.2026.
98. Moeschler H.F. Bericht aus Sarepta an H.F. Moeschler in Herrnhut // Naumannia: Archiv für die Ornithologie, vorzugsweise Europa's. 1853. № 4. S. 296–307.
99. Romashova A.T. Breeding biology and feeding ecology of *Pelecanus onocrotalus* and *P. crispus* in the northern Caspian // Pelicans in the former USSR. IWRB Publ. 27. Slimbridge, U.K.: International Waterfowl and Wetlands Research Bureau. 1994. P. 99–114.

REFERENCES

1. A unified information database of flora and fauna species listed in the Red Data Book of the Russian Federation and the Red Data Book of the Volgograd Region, and objects of special attention and monitoring in the Volgograd Region. Volgograd: Volgograd Regional Committee for Environmental Protection, 2011–2025. (In Russ.)
2. Abramenko M.I. Ecological and biological patterns of spatial dynamics of the Goldfish (*Carassius auratus gibelio*) Population in the Ponto-Caspian Region. *Environment, biota, and modeling of ecological processes in the Sea of Azov*. Apatity. 2001. Pp. 152–173. (In Russ.)

3. Abramenko M.I. *Patterns of functioning of populations of the unisexual-disexual complex of the Goldfish (Carassius auratus gibelio) in the Azov Basin*. Abstract of a doctor of biological sciences dissertation. Astrakhan: Astrakhan State Technical University. 2008. 50 p. (In Russ.)
4. Alferaki S.N. Birds of the Eastern Azov Region. *Ornithol. bulletin*, 1910. No. 1. Pp. 11–35. (In Russ.)
5. Anoshin R.M., 2024. On the current state of the populations of Dalmatian and White Pelicans (*Pelecanus crispus* Bruch, 1832, *Pelecanus onocrotalus* Linnaeus, 1758) (Pelecaniformes, Pelecanidae) in the Manych region. *Current issues of studying and preserving biological and landscape diversity in the south of Russia: All-Russian scientific and practical conference: Collection of materials*. Simferopol: Crimea Federal University named after V.I. Vernadsky. 2024. Pp. 97–100. (In Russ.)
6. Anoshin R.M., Gugueva E.V. Transformation of the territories of the south of the European part of Russia and its impact on the distribution and abundance of the White (*Pelecanus onocrotalus*) and Dalmatian (*Pelecanus crispus*) pelicans. *Birds of transformed territories: Collection of scientific articles and materials of the All-Russian scientific conf.* Ivanovo: Ivanovo University, 2024. Pp. 9–17. (In Russ.)
7. Anoshin R.M., Gugueva E.V., Belik V.P. et al. Pelicans of the Volgograd and Kalmyk Sarpa: some data on distribution and abundance in 2021. *Problems of zooculture and ecology: Collection of scientific papers*. № 5. M.: Moscow Zoo, 2021. Pp. 110–119. (In Russ.)
8. Anoshin R.M., Rozhkov P.S. Pelicans of the Southern Ciscaucasia: field notes applicable to the implementation of the EAZA program: “Conservation of Dalmatian and White Pelicans”. *Problems of zooculture and ecology: Collection of scientific papers*. № 4. M.: Moscow Zoo, 2020. Pp. 13–31. (In Russ.)
9. Anoshin R.M., Skuratov N.I. White and Dalmatian Pelicans: materials on breeding in captivity (Moscow Zoo) and biology in the wild (Lake Manych). *Problems of zooculture and ecology: Collection of scientific papers*. № 3. M.: Moscow Zoo, 2019. Pp. 14–31. (In Russ.)
10. Anoshin R.M., Valeev V.V., Rudakova O.N. On the feasibility and modern methods for assessing the numbers of Dalmatian and White Pelicans. *Problems of zooculture and ecology: Collection of scientific papers*. № 6. M.: Moscow Zoo, 2022. Pp. 124–133. (In Russ.)
11. Artzibascheff N. Excursions et observations ornithologiques sur les bords de la Sarpa en 1858. *Bull. de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*. 1859. Vol. 32. No. 3. Pp. 1–108. (In French)
12. Artzibascheff N. Excursions et observations ornithologiques sur les bords de la Sarpa en 1858 (Russian translation). *Streptet*. 2015. Vol. 13. No. 2. Pp. 5–50. (In Russ.)
13. Badmaev V.B. White Pelican. Dalmatian Pelican. *Red Data Book of the Republic of Kalmykia. Vol. 1: Animals*. Elista, 2013. Pp. 106–108. (In Russ.)
14. Badmaev V.B., Sangadzhieva D.V. Distribution, abundance, and some peculiarities of nesting biology of the White and Dalmatian Pelicans at the Manych-Gudilo Ornithological Site of the Black Lands Nature Reserve. *Caucasian ornithol. bulletin*. 2012. № 24. Pp. 3–16. (In Russ.)
15. Balykin P.A. Changes in the species composition of Russian catches in the Black and Azov Seas in the 21st Century. *Voprosy rybolovstva*. 2021. T. 22. No. 3. Pp. 51–60. (In Russ.)
16. Belik V.P. Some consequences of pesticide use for steppe birds of Eastern Europe. *Berkut*. 1997. Vol. 6. No. 1–2. Pp. 70–82. (In Russ.)
17. Belik V.P. *Birds of the Steppe Don Region: Formation of the fauna, its anthropogenic transformation, and conservation issues*. Rostov-on-Don: RSPU Publishing House. 2000. 376 p. (In Russ.)
18. Belik V.P. Some general approaches to work in Key Bird Areas. *Achievements and problems of ornithology in Northern Eurasia at the turn of the century: Proceedings of the International conf. “Current problems of studying and conserving birds of Eastern Europe and North Asia”*. Kazan: Magarif. 2001. Pp. 502–514. (In Russ.)
19. Belik V.P. Birds of the Manych-Gudilo Lake Valley: Non-Passeriformes. *Transactions of the Rostov Nature Reserve. No. 3: Biodiversity of the Rostov Reserve and its protection*. Rostov-on-Don: Donskoy Publishing House. 2004. Pp. 111–177. (In Russ.)
20. Belik V.P. On the distribution of the Pygmy Cormorant (*Phalacrocorax pygmaeus*, Pelecaniformes) in the south of Russia. *Russ. J. Zoology*. 2006. Vol. 85. No. 7. Pp. 859–864. (In Russ.)
21. Belik V.P. Paradoxes in the ranges of some duck species in Northern Eurasia. *Russ. J. Zoology*. 2022. Vol. 101. No. 4. Pp. 439–450. (In Russ.)
22. Belik V.P. Urban colony of the Great Cormorant on the Don. *World of Birds*. 2025. No. 60. Pp. 26–28. (In Russ.)
23. Belik V.P. Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) (Phalacrocoracidae, Aves) on the Lower Don and Lower Volga. *Povolzhskii ecol. zhurnal*. 2026. In press. (In Russ.)
24. Belik V.P., Dinkevich M.A. Colonial Pelecaniformes and Ciconiiformes of the Eastern Azov region. *Branta: Collection of scientific papers of the Azov-Black Sea ornithol. station*. No. 7. Melitopol. 2004. Pp. 131–157. (In Russ.)
25. Belik V.P., Faifer V.V. Specially protected bird species on the Tsimlyansk Reservoir in 2025. *Materials for maintaining the Red Data Book of the Volgograd Region*. Issue 1. Volgograd. 2026. In press. (In Russ.)
26. Belik V.P., Gugueva E.V., Makhmutov R.Sh. Rare bird species of the Volgograd Sarpa. *Bird conservation in Russia: Problems and prospects: Proceedings of the All-Russian scientific and practical Conf. with International participation*,

- dedicated to the 20th anniversary of the Russian Bird Conservation Union*. Moscow—Makhachkala. 2013. Pp. 46–52. (In Russ.)
27. Belik V.P., Shergalin J.E., Franquien Y.J. M.M. Alferaki – Birds of the Lower Don: Non-Passeriformes. *Streptet*. 2012. Vol. 10. No. 1. Pp. 5–53. (In Russ.)
 28. Bogdanov M.N. Birds and animals of the Chernozem belt of the Volga region and the valley of the Middle and Lower Volga (biogeographical materials). *Transactions of the Society of Naturalists at Kazan University*. 1871. Vol. 1, sec. 1. Pp. 1–226. (In Russ.)
 29. Borovikov G.A. Materials for the ornithology of the Yekaterinoslav province. *Coll. of the student biological circle at Novorossiysk University*. 1907. No. 2. Pp. 1–141. (In Russ.)
 30. Bostanzhoglo V.N. *Ornithological fauna of the Aral-Caspian steppes*. Moscow. 1911. 410 p. (In Russ.)
 31. Bukreev S.A., Chernobay V.F. Materials on Anseriformes of the Volgograd Sarpa. *Kazarka. Vol. 14. Proceedings of the International conf. "Anseriformes of Northern Eurasia: Geography, dynamics, and population management"*. Moscow, 2011. Pp. 223–239. (In Russ.)
 32. Bukreev S.A., Chernobay V.F., Kharitonov S.P. et al. Sarpa Lakes. *Key Ornithol. Territories of Russia: Information bulletin*. No. 17. Moscow: SOPR. 2003. Pp. 2–3. (In Russ.)
 33. Bukreev S.A., Dorofeeva N.A. Current state and population-geographic range structure of the White Pelican *Pelecanus onocrotalus* in the Palearctic. *Russ. J. Ornithol.* 2021. Vol. 30. No. 2126. Pp. 4849–4875. (In Russ.)
 34. Bukreeva O.M., Shakhno V.N. Distribution and number of White and Dalmatian Pelicans in water bodies of Kalmykia in 1996–1997. *Caucasian ornithol. bulletin*. 1998. No. 10. Pp. 13–15. (In Russ.)
 35. Catsadorakis G., Portolou D. (Compilers). *Status report for the Dalmatian Pelican (Pelecanus crispus). Report of Action A6 under the framework of Project LIFE EuroSAP (LIFE14 PRE/UK/002)*. Hellenic Ornithological Society and Society for the protection of Prespa. 2017. 30 p.
 36. Chernobay V.F. Waterfowl and semi-aquatic birds of the Volgograd region. *Biodiversity of aquatic ecosystems of the southeast of the European part of Russia: Collection of articles. Part 2*. Volgograd. 2000. Pp. 226–243. (In Russ.)
 37. Chernobay V.F. *Birds of the Volgograd region*. Volgograd. 2004. 287 p. (In Russ.)
 38. Chernobay V.F. White Pelican. Dalmatian Pelican. *The Red Data Book of the Volgograd Region. Vol. 1: Animals*. 2nd ed. Voronezh. 2017. Pp. 118–119. (In Russ.)
 39. Chernobay V.F., Bukreev S.A., Sokhina E.N. Sarpinsky Lakes. *Key ornithol. territories of Russia. Vol. 1: Key ornithol. territories of International importance in European Russia*. Moscow: SOPR. 2000. Pp. 485–486. (In Russ.)
 40. Crivelli A.J., Leshem Y., Mitchev T., Jerrentrup H. Where do Palearctic White Pelicans (*Pelecanus onocrotalus*) presently over winter? *Rev. ecology (Terre et Vie)*. 1991. Vol. 46. Pp. 145–171.
 41. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. (Eds.). *Handbook of the birds of the World. Vol. 1: Ostrich to Ducks*. Barcelona: Lynx Ed. 1992. 696 p.
 42. Dinesman L.G. *Changes in the nature of the northwest of the Caspian Lowland*. Moscow: Publishing house of the USSR Academy of Sciences. 1960. 160 p. (In Russ.)
 43. Dzhamirzoev G.S. Tarasov V.V., Dinkevich M.A. Dalmatian pelican. *Red Data Book of the Russian Federation: Animals*. 2nd ed. Moscow, 2021. Pp. 529–531. (In Russ.)
 44. Faifer V.V., Kudryashov R.M. Rare bird species of the Sarpinskaya lake system (Volgograd region) based on the results of observations in 2022–2025. *Birds of the South of Russia: Proceedings of the scientific conf. of the North Caucasian Ornithol. Group*. Rostov-on-Don—Taganrog: Publishing house of SFedU. 2025. Pp. 217–221. (In Russ.)
 45. Gmelin S.G. *Journey across Russia to explore the three kingdoms of Nature. Part 1: Journey from St. Petersburg to Cherkask, the main city of the Don Cossacks in 1768 and 1769*. St. Petersburg: Publishing House of the Academy of Sciences. 1771. 272 p. (In Russ.)
 46. Gmelin S.G. *Journey across Russia to explore the three kingdoms of Nature. Part 2: Journey from Cherkask to Astrakhan and stay in this city: From the beginning of August 1769 to the fifth of June 1770*. St. Petersburg: Publishing House of the Academy of Sciences. 1777. 361 p. (In Russ.)
 47. Gugueva E.V., Anoshin R.M., Belik V.P., Osinskaya V.A. Nesting of the Dalmatian Pelican in Man-Made Reservoirs of the Sarpinskaya Lowland in the Volgograd Region. *Problems of Zooculture and Ecology: Collection of Scientific Papers*. No. 5. Moscow: Moscow Zoo. 2021. Pp. 134–140. (In Russ.)
 48. Gugueva E.V., Belik V.P. Results of the inventory of rare bird species in the Volgograd region. *Bird conservation in Russia: problems and prospects: Proceedings of the All-Russian scientific and practical conference with international participation, dedicated to the 20th anniversary of the Russian Bird Conservation Union*. Moscow—Makhachkala. 2013. Pp. 68–73. (In Russ.)
 49. Gugueva E.V., Belik V.P. Results of monitoring protected bird species in man-made reservoirs of the Sarpinskaya Lowland. *Current issues of bird conservation: Proceedings of the All-Russian scientific and practical conference dedicated to the 25th anniversary of the Union for the Conservation of Birds of Russia*. Moscow: SOPR. 2018. Pp. 180–188. (In Russ.)
 50. *History – JSC "KAUSTIK", Volgograd*, 2025. Available at: <https://www.kaustik.ru/ru/index.php/o-kompanii/istoriya> (accessed 20.12.2025). (In Russ.)

51. Ilyichev V.D., Fomin V.E. *Avifauna and environmental change (using the South Ural region as an example)*. Moscow: Nauka. 1988. 248 p. (In Russ.)
52. Ilyukh M.P., Khokhlov A.N. *Clutches and egg sizes of birds in the Central Ciscaucasia*. 3rd ed. Stavropol. 2023. 286 p. (In Russ.)
53. *IUCN. Red List of Threatened Species IUCN*. Version 2025-2. 2025. <https://www.iucnredlist.org>. Access received 01/27/2026.
54. Kachioni S. Essays on hunting in the Lower Volga. *Hunting*. 1906. No. 7. Pp. 104–109. (In Russ.)
55. Kachioni S. Hunting as a trade in Astrakhan Province. *Hunting bulletin*. 1908. No. 8. Pp. 82–84. (In Russ.)
56. Kachioni S. A few words on hunting in Astrakhan Province. *Nature and hunting*. 1910. No. 11. Pp. 7–11. (In Russ.)
57. Karamzin A.N. On the avifauna of the Buguruslan and Belebey districts. *Ornithol. bulletin*. 1911. Vol. 2. No. 1. Pp. 19–20. (In Russ.)
58. Kazakov B.A., Lomadze N.Kh., Belik V.P. et al. *Birds of the Northern Caucasus. Vol. 1: Gaviiformes, Podicipediformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes, Anseriformes*. Rostov-on-Don: Publishing house of the Rostov State Pedagogical Univ. 2004. 398 p. (In Russ.)
59. Kazakov B.A., Yazykova I.M. Pelicans on Lake Manych-Gudilo. *Priroda*. 1972. No. 3. Pp. 86–87. (In Russ.)
60. Kirikov S.V. *Changes in the animal world in the natural zones of the USSR (13th–19th Centuries): Steppe zone and forest-steppe*. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. 1959. 175 p. (In Russ.)
61. Kondratiev V. Systematic description of animals in the Don Host, Compiled in 1822. *Kazachiy vestnik, Newspaper*. Novocherkassk. 1885. No. 48–59. (In Russ.)
62. Kondratiev V. Systematic description of animals in the Don Host, Compiled in 1822. *Strepet*. 2004. Vol. 2. No. 1. Pp. 12–34. (In Russ.)
63. Kozhurin E.A., Chukhnin V.A., Kutsenko I.V. Assessment of the state of fisheries and the results of research on commercial fish stocks in retrospect and at the current stage of fisheries development of the Tsimlyansk Reservoir. *Voprosy rybolovstva*. 2025. Vol. 26. No. 1. Pp. 7–32. (In Russ.)
64. Krivonosov G.A. Natural environment of reservoirs and waterfowl of the Volga Delta (18th–20th Centuries). *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Dep. biol.* 1981. Vol. 86. No. 5. Pp. 30–41. (In Russ.)
65. Krivonosov G.A., Bondarev D.V. The fate of pelicans in the Volga Delta. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Dept. biol.* 1978. Vol. 83. No. 5. Pp. 42–48. (In Russ.)
66. Lindeman G.V., Abaturon B.D., Bykov A.V., Lopushkov V.A. *Population dynamics of vertebrates in the Trans-Volga semi-desert*. Moscow: Nauka. 2005. 252 p. (In Russ.)
67. Lipkovich A.D. Long-term population dynamics of some rare nesting birds of the Rostov Reserve and its buffer zone. *Conservation and study of Eurasian steppe ecosystems and their components: Transactions of the Rostov Reserve*. No. 7. Rostov-on-Don: Science and Education Fund. 2020. Pp. 130–138. (In Russ.)
68. Lipkovich A.D. Encounters of birds classified as rare species in federal protected areas of the Rostov Region and adjacent territories. Finds in 2024–2025. *Birds of the south of Russia: Proceedings of the scientific conference of the North Caucasian ornithol. group*. Rostov-on-Don–Taganrog: Publishing house of SFedU. 2025. Pp. 118–124. (In Russ.)
69. Lokhman Yu.V., Gozhko A.A. New nesting site of the White Pelican *Pelecanus onocrotalus* in Russia (Krasnodar Krai, Taman Peninsula, Kiziltash Estuaries, Golenkaya Spit). *Russ. J. Ornithol.* 2023. Vol. 32. No. 2344. Pp. 4098–4109. (In Russ.)
70. Lorets V.F. List of birds of the Sarepta area. *Bulletin of the Saratov Society of Naturalists*. 1928. Vol. 3. No. 1. Pp. 73–95. (In Russ.)
71. Lugovoy A.E. Birds of the Volga Delta. *Fauna and ecology of birds of the Volga Delta and the Caspian coast: Transactions of the Astrakhan Nature Reserve*. 1963. No. 8. Pp. 9–185. (In Russ.)
72. Malovichko L.V., Mnatsekanov R.A. White Pelican. *Red Data Book of the Russian Federation: Animals*. 2nd ed. Moscow, 2021. Pp. 526–529. (In Russ.)
73. Matsyna A.I., Matsyna E.L. Dalmatian Pelican. *Birds of Russia and adjacent countries. Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriformes*. Moscow: KMK Scientific Publications Partnership. 2011. Pp. 24–37. (In Russ.)
74. Matsyna E.L. White Pelican. *Birds of Russia and adjacent countries. Pelecaniformes, Ciconiiformes, Phoenicopteriforme*. Moscow: KMK Scientific Publications Association. 2011. Pp. 12–24. (In Russ.)
75. Menzbir M.A. *Birds of Russia (European Russia, Siberia, Turkestan, the Transcaspiian Region, and the Caucasus)*. Vol. 1. 3rd ed. Moscow, 1918. 224 p. (In Russ.)
76. Moeschler H.F. Bericht aus Sarepta an H.F. Moeschler in Herrnhut. *Naumannia: Archiv für die ornithologie, vortzugsweise Europa's*. 1853. No. 4. S. 296–307. (in German)
77. Molodan G.M. Dalmatian Pelican. *Red Book of Donetsk Oblast: World of birds. Scientific and information directory*. Vinnytsa. 2017. P. 274. (In Russ.)
78. Pimenov V.N., Baibakov M.M. Nesting of gulls and sandpipers on Lake Bulukhta in the Volgograd Trans-Volga region. *Strepet*. 2012. Vol. 10. No. 2. Pp. 129–133. (In Russ.)
79. Putenikhin V.P. On the Berkazan-kamysh swamp and pelicans in Bashkiria (Historical and literary information). *Scientific notes of the Chelyabinsk branch of the Russian botanical society*. Issue 2. Chelyabinsk: Chelyabinsk University Press, 2019. Pp. 32–58. (In Russ.)

80. *Red Data Book of the Russian Federation: Animals*. 2nd ed. Moscow. 2021. 1128 p. (In Russ.)
81. *Red Data Book of Volgograd Oblast. Vol. 1: Animals*. 2nd ed. Voronezh. 2017. 216 p. (In Russ.)
82. Reutsky N.D. Annotated checklist of birds of the Astrakhan Region with an indication of their distribution in natural territorial complexes. *Astrakhan bulletin of ecological education*. 2014. No. 1 (27). Pp. 159–208. (In Russ.)
83. Romashova A.T. Breeding biology and feeding ecology of *Pelecanus onocrotalus* and *P. crispus* in the northern Caspian. *Pelicans in the former USSR*. IWRB Publ. 27. Slimbridge, U.K.: International Waterfowl and Wetlands Research Bureau. 1994. Pp. 99–114.
84. Rusanov G.M. Pelicans in the Northern Caspian Sea. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Dept. biol.* 1997. Vol. 102. No. 5. Pp. 27–30. (In Russ.)
85. Rusanov G.M. A few words on hunting in the Volga Delta: Evidence from the past and comments from a contemporary. *Streptet*. 2004. Vol. 2. No. 1. Pp. 107–115. (In Russ.)
86. Rusanov G.M. *Birds of the Lower Volga*. Astrakhan. 2011. 390 p. (In Russ.)
87. Rusanov G.M., Shchegolev I.V. Avian influenza epidemic in the Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* in the Danube and Volga Deltas and Kizlyar Bay of the Northern Caspian Sea in Spring 2015. *Russ. J. Ornithol.* 2020. Vol. 29, No. 1929, Pp. 2429–2436. (In Russ.)
88. Shevchenko V.L., Debelo P.V., Gavrilov E.I. et al. On the avifauna of the Volga-Ural interfluvium. *Fauna and biology of birds of Kazakhstan*. Almaty: Nauka Kaz. SSR. 1993. Pp. 7–103. (In Russ.)
89. Sudilovskaya A.M. Order Pelecaniformes. *Birds of the Soviet Union*. Vol. 1. Moscow: Sov. Science. 1951. Pp. 13–69. (In Russ.)
90. Sushkin P.P. Birds of the Ufa Province. *Materials for the study of the fauna and flora of the Russian Empire. Zool.* 1897. Issue 4. Pp. 1–11 + 1–331. (In Russ.)
91. Syroechkovsky E.E. Geographical distribution and number of colonial waterbirds of the Northern Caspian during the decline in its water level (1950s). *Long-term monitoring and conservation of colonial waterbirds of the Northern Caspian in connection with Caspian Sea level fluctuations*. Moscow–Astrakhan. 2005. Pp. 17–186. (In Russ.)
92. Tarasov V.V. A sharp decline in the numbers of the Dalmatian Pelican *Pelecanus crispus* (Aves: Pelecaniformes) in the Urals and Western Siberia in 2021. *Bulletin of Tomsk University. Biology*. 2022. No. 59. Pp. 128–146. (In Russ.)
93. Tarasov V.V., Ryabitsev A.V. Exponential growth in the numbers of the Dalmatian Pelican (*Pelecanus crispus*) in the Kurgan and Tyumen regions. *Russ. J. Zoology*. 2018. Vol. 97. No. 9. Pp. 1143–1148. (In Russ.)
94. Vekhov D.A. Probable paths of the first populations of the Goldfish in the Volga and Don River Basins. *Biology of inland waters: Proceedings of the XIII International youth conference-school*. Rybinsk. 2007. Pp. 40–50. (In Russ.)
95. Vekhov D.A. Goldfish *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygii) in Current-Like Areas in Reservoirs of the Don and Lower Volga River Basins. *Povolzhskii ecol. zhurnal*. 2015. No. 2. Pp. 159–166. (In Russ.)
96. Vekhov D.A., Naumenko A.N., Gorelov V.P. et al. Current State and Use of Aquatic Bioresources of the Tsimlyansk Reservoir (2009–2013). *Fishery research on water bodies of the European part of Russia*. St. Petersburg: GosNIORKh. 2014. Pp. 116–145. (In Russ.)
97. Vorobyov K.A. Materials on the Ornithological Fauna of the Volga Delta and Adjacent Steppes. *Works of the Astrakhan Nature Reserve*. 1936. No. 1. Pp. 1–60. (In Russ.)
98. Yakovlev V.E. List of birds found in the Astrakhan province. *Bull. de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*. 1872. Vol. 43. No. 4. Pp. 323–361. (In Russ.)
99. Yakovlev V.E. List of birds found in the Astrakhan province. *Streptet*. 2015. Vol. 13. No. 1. Pp. 5–28. (In Russ.)

Сведения об авторах

About the authors

Виктор Павлович Белик — д-р биол. наук, профессор, Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Российская Федерация
E-mail: vpbelik@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2316-5353>

Viktor Pavlovich Belik — Dr. of Sci. in Biology, professor, Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation
E-mail: vpbelik@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2316-5353>

Елена Викторовна Гугуева — канд. биол. наук, главный специалист, Дирекция по управлению особо охраняемыми природными территориями и охотничьему надзору Волгоградской области, Волгоград, Российская Федерация
E-mail: elenagugueva@yandex.ru

Elena Viktorovna Gugueva — Candidate of Sci. in Biology, Chief Specialist, Directorate for Management of Specially Protected Natural Areas and Hunting Supervision of the Volgograd Region, Volgograd, Russian Federation
E-mail: elenagugueva@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.12.2025
После доработки 05.02.2026
Принята к публикации 19.03.2026

Received December 26, 2025
Revised February 5, 2026
Accepted March 19, 2026

УДК 598.285571.1./591. 543.4

DOI: 10.7868/S3034545626040046

Оригинальная статья

**Годовые циклы воробьеобразных птиц (Passeriformes, Aves):
субарктов, освоивших Субарктику и проникающих в Субарктику.
Сравнение реакции на условия внешней среды**

В.Н. Рыжановский

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: ryzhanovskiy@yandex.ru*

Аннотация. Сопоставлены годовые циклы субарктов и птиц более южного происхождения. В Западной Сибири, вплоть до северной оконечности материка, продвигаются субаркты (рогатый жаворонок, краснозобый конек, чечетка, подорожник, пуночка) и широко распространенные белая трясогузка и каменка. Эти птицы должны быть максимально адаптированы к условиям высоких широт, т.к. их годовой цикл состоит из полного набора сезонных явлений. Возникновение вида в Субарктике или освоение севера Субарктики не привело к редукции явлений и перестройке летней части годового цикла. Не отмечены существенные преобразования годовых циклов перелетных видов, продвижение на север которых ограничено кустарниковыми тундрами. Структура годовых циклов ближних мигрантов и видов, зимующих в южной части Субарктики, упрощена. Обсуждаются адаптации субарктов и несубарктов к фотопериодическим и климатическим условиям высоких широт.

Ключевые слова: Субарктика, годовые циклы воробьиных птиц, фотопериод, температура

Финансирование работы. Работа выполнена в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН по теме № 122021000096-7.

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

Конфликт интересов. Нет.

Вклад авторов. Автор единственный.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность коллегам В.К. Рябицеву, С.В. Шутину, студентам: С.И. Арефьеву, Е.С. Баянову, Е.Г., А.В. Перфенову, Е.Г. Стрельникову, В.Г. Яковлеву, М.Г. Расуловой, Т.В. Соловьевой, Т.И. Уткиной, Т.Г. Шаповаловой, Е.Г. Каплиной.

Ссылка для цитирования: Рыжановский В.Н. Годовые циклы воробьеобразных птиц (Passeriformes, Aves): субарктов, освоивших Субарктику и проникающих в Субарктику. Сравнение реакции на условия внешней среды // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. 56–70. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040046>

The Annual Cycles of the Subarctic Passerine Birds (Passeriformes, Aves) that Have Mastered the Subarctic and Penetrated therein. Comparison of their Responses to the External Environment

V.N. Ryzhanovsky

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,

Yekaterinburg, Russian Federation

e-mail: ryzhanovskiy@yandex.ru

Abstract. The annual cycles of true subarctic birds and those of more southern origins are compared. In western Siberia, subarctic birds such as the Horned lark, the Red-throated pipit, the Redpoll, the Lapland longspur, and the Snow bunting, as well as the widespread White wagtail and the Northern wheatear, are found to occur up to the northern tip of the continent. These birds must be highly adapted to high latitudes, as their annual cycles consist of a complete set of seasonal phenomena. The emergence of a species in the Subarctic or the colonization of the northern Subarctic has led to neither reduction of phenomena nor the structuring of the summer part of the annual cycle. There are no significant changes in the annual cycles of migratory species, whose northern expansion is limited to shrubby tundra. The structure of the annual cycles of near-migratory species and those that winter in the southern Subarctic has been simplified. The adaptations of Subarctic and non-Subarctic species to the photoperiodic, climatic, and geographical conditions of high latitudes are being discussed.

Keywords: Subarctic, annual cycles of passerine birds, photoperiod, temperature

Funding. State assignment № 122021000096-7.

Ethics declarations. This work does not include human or animal studies that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interests. No.

Authors contribution. No.

Acknowledgements. N.S. Alekseeva, V.K. Riabitsev, S.V. Shutov, S.I. Arefiev, E.S. Bajanov, A.V. Parvenov, E.G. Strelnikov, W.G. Jakowlev, M.G. Rasulowa, T.W. Solovieva, T.I. Utkina, T.G. Shapovlova, E.G. Koplina.

For Citation: Ryzhanovsky V.N. The Annual Cycles of the Subarctic Passerine Birds (Passeriformes, Aves) that have Mastered the Subarctic and Penetrated therein. Comparison of their Responses to the External Environment. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4. pp. 56–70. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040046>

ВВЕДЕНИЕ

Фауну воробьиных птиц (Passeriformes) Субарктики образуют: а) виды, становление которых связано с развитием ландшафта этой территории (настоящие субаркты); б) виды, освоившие всю Субарктику с очень широким или космополитическим распространением; в) освоившие южную и среднюю Субарктику лесные виды с происхождением из умеренных широт и г) проникающие в южную Субарктику виды средних широт (Данилов, 1966). Непосредственно территория Субарктики, по предложению Берга (1936) и Григорьева (1970), включает в себя всю тундровую зону, примыкающую на севере к арктическому поясу, на юге — к умеренному. По мнению автора, Субарктика — это комплекс географических подзон Евразии, от лесотундры на юге, до арктических тундр на севере. Такое определение включает в Субарктику область наших исследований: Приобскую лесотундру и п-ов Ямал с его субарктическими (кустарниковыми, мохово-лишайниковыми) и арктическими тундрами.

Деление северной авифауны, проведенное Даниловым (1966), в настоящее время редко привлекает внимание орнитологов. Более распространено объединение птиц в ландшафтно-зональные группы в соответствии с зоогеографическими представлениями Кишинского (1988), Жукова (2004), Чернова (1975), Юдкина (2009). Это долготно-широтное деление авифауны территории Евразии. Но анализ процесса освоения птицами Субарктики более удобен при широтном делении территории, от лесотундры к арктическим тундрам, так как изменение видового богатства птиц проходит преимущественно в широтном направлении, параллельно текущему глобальному потеплению (Павлов, Гравис, 2000; Переведенцев и др., 2002; Рыжановский, Гилев, 2020).

Изучая в течение длительного времени годовые циклы сезонных явлений воробьиных птиц Субарктики, автор опубликовал ряд работ, основные из которых: Рыжановский, 1997, 2001, 2005, 2008, 2015, 2018, 2019, 2022, 2023; Рыжановский, Гилев, 2020; Рыжановский, Рябицев, 2021; Рыжановский и др., 2024. В них приводятся сведения по годовым циклам 30 видов птиц в форме таблиц и графиков с обсуждением циклов отдельных групп видов (Motacillidae, Sylviidae, Turdidae, Emberizidae) или пар видов (*Eremophila alpestris* / *Plectrophenax nivalis*; *Passer domesticus* / *P. montanus*; *Bombicilla garrulus* / *Pyrrhula pyrrhula*). Задачей настоящей статьи является сопоставление программ годовых циклов настоящих субарктов и птиц более южного происхождения для обсуждения адаптаций этих программ к фотопериодическим и климатическим условиям Субарктики. Основной фактический

материал для анализа, в связи со значительным его объемом, приводится в виде сокращенных сведений из перечисленных выше публикаций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевыми наблюдениями охвачена территория от широты окрестностей г. Лабытнанги (66°30' с.ш., 66°25' в.д.) в Приобской лесотундре до широты пос. Тамбей (71°45' с.ш.) на Северном Ямале. Основные материалы получены в лесотундре на полевых стационарах Октябрьский и Харп, в окрестностях г. Лабытнанги, а также непосредственно в городе, в период с 1971 по 2020 г. В 1974–1976, 1989 гг. автор работал на Среднем Ямале в районе пос. Мыс Каменный, Бованенково, Сеяха. В 1974 и 1975 гг. наблюдения проводили на Северном Ямале — в районе пос. Тамбей и Харасавэй. В работе использованы опубликованные полевые наблюдения (даты прилета, яйцекладки, отлета) коллег по Арктическому стационару УрО РАН и лаборатории экологии птиц и наземных беспозвоночных ИЭРиЖ УрО РАН. Экспериментальные исследования проводили на стационаре Октябрьский (летом) и в лаборатории Арктического стационара (зимой).

Птиц отлавливали паутинными сетями в кустах и по берегам водоемов на стационарах Харп и Октябрьский в 1978–1990, 2005–2015 гг. В 1979–1983 гг. на берегу протока Оби Выл-Посл стояла ловушка “рыбачинского” типа, обращенная входом на юг весной и на север во второй половине лета. Сетями и ловушкой в конце мая — начале июня ловили до 80 птиц / сутки, в отдельные дни августа ловили до 300 особей. До 10% птиц отлавливались повторно и неоднократно. Прижизненная обработка отловленных птиц включала регистрацию веса, упитанности, пола, возраста, длины крыла, описание состояния оперения. Алюминиевыми кольцами MOSKWA окольцованы свыше 25 тыс. птиц, получено 9 возвратов из европейской части России и столько же из Южной Европы. На других стационарах проводили наблюдения, картирование пар, отыскивали гнезда. Общее число контрольных гнезд воробьиных птиц в Приобской лесотундре и тундрах Ямала превышало 3700.

Лабораторные исследования проводили на птицах, которые были пойманы весной на стационаре Октябрьский и находились на передержке в вольерах до осени, а также на первогодках, которые были взяты птенцами из гнезд в возрасте 10–12 сут и выкормлены мягким кормом, включающим творог, куриные яйца, морковь, муравьиные коконы, личинок мучного хрущака, поливитамины, летающих насекомых. При передержке готовность птиц к размножению проверяли в условиях “короткого

дня 14С: 10Т” и “длинного дня 24С: 0Т”. Это были пойманные в первые 4 дня с момента начала прилета самцы весничек (*Phylloscopus trochilus*), юрков (*Fringilla montifringilla*), овсянок-крошек (*Ocyris pusillus*), камышовых овсянок (*Schoeniclus schoeniclus*), лапландских подорожников (*Calcarius lapponicus*). У этих птиц регулярными осмотрами определяли размеры клоакального выступа и даты начала послебрачной линьки.

Птенцов для выкармливания при разных фотопериодах привозили со Среднего Ямала (пос. Бованенково), с Южного Ямала (ж.д. ст. Еркута), из поймы Нижней Оби (пос. Мужи), из окрестностей г. Лабытнанги. Мы формировали группы по 4–19 особей, чаще по 5–6, короткого, естественного и длинного светового дня широты Полярного круга. Птиц первой группы короткого дня выкармливали и содержали при фотопериоде 16С: 8Т. С середины июля светлую фазу сокращали на 30 мин каждые 5 дней. В конце августа птицы этой группы жили при 12–13-часовом дне. Птицы второй группы жили в вольере при естественном освещении: сначала при круглосуточном световом дне, затем (с середины июля) при дне, сокращающемся на 7–8 мин в сутки. Птиц группы длинного дня содержали в павильоне, где лампы выключали ночью на 2 ч: до середины июля птицы жили при круглосуточном освещении, позднее – при фотопериоде 22С: 2Т. В конце августа годовиков переводили в теплое помещение, где они жили при фотопериоде 10С: 14Т до мая – июня следующего года. В общей сложности в экспериментах участвовали 321 годовик и 75 птиц старших возрастных групп.

Описание состояния оперения проводили по методике Носкова и Рымкевич (1977). Для проведения анализа процесса замены оперения необходимо условно разделить его на ряд этапов – стадий. У воробьиных птиц при полной послебрачной линьке обычно выделяют 11 стадий, при частичной постювенальной линьке выделяют, в зависимости от полноты, 5–7 стадий. Среднепопуляционные даты начала, окончания и длительности линек определяли по средним для каждой стадии линьки датам, используя общепринятые статистические методы программ Statistica 6.0 (StatSoft Ink. 1984–2000). Источником сведений о среднесуточных температурах были данные по метеостанциям Салехард (66°31' с.ш., 66°36' в.д.), Мыс Каменный (68°51' с.ш., 73°56' в.д.), о-в Белый (73°24' с.ш., 72°30' в.д.). Температуру на широте поселка Тамбей (71°45' с.ш. 71°81' в.д.) считали средней величиной между температурой Мыса Каменного и данными метеостанции о-ва Белый.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура годовых циклов. Годовой цикл воробьиных птиц-первогодков в наиболее полном виде состоит из роста–развития, расселения молодняка, постювенальной линьки, осенней миграции, зимовки, предбрачной линьки, весенней миграции, предбрачной активности. У взрослых особей – из половой активности, послегнездовых перемещений, послебрачной линьки, осенней миграции, зимовки, предбрачной линьки, весенней миграции (Носков, 1989; Носков, Рымкевич, 1988, 2010). Программы годовых циклов различаются у разных видов и групп птиц наличием или отсутствием тех или иных сезонных явлений, сроками, продолжительностью, приуроченностью к разным частям ареала. Отличие видов, связанных, по мнению Данилова (1966), происхождением с Субарктикой (субарктов), от видов, освоивших ее, и видов, проникающих в южные пределы Субарктики, по наличию / отсутствию перечисленных элементов годового цикла представлено в табл. 1. В таблицу не включены птицы, сведения о сезонных явлениях которых отрывочны.

На севере Западной Сибири в лесотундрово-тундровой полосе гнездятся виды, отнесенные Даниловым (1966) к субарктам: краснозобый конек (*Anthus cervinus*), лапландский подорожник, пучок (*Plectrophenax nivalis*), северный подвид рогатого жаворонка, или рюма (*Eremophila alpestris flava*), а также чечетки, объединенные по размерам и окраске оперения в группу (*Acanthis flammea sensu lato*). Среди более 6000 пойманных в долине Нижней Оби и на Ямале чечеток были формы: *A. f. holboellii*, *A. f. exilipes*, *A. f. hornemanni* и промежуточные между ними, включая смешанные гнездовые пары (Рыжановский, Рябицев, 2021). До оконечности материка, в арктические тундры, продвигаются белая трясогузка (*Motacilla alba*) и обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*), значительная часть ареала которых лежит в умеренных широтах. Эти птицы должны быть максимально адаптированы к высоким широтам. Важно, что их годоводный цикл состоит из полного набора сезонных явлений, т.е. возможное возникновение вида в Субарктике и гнездование на ее территории (5 видов) или освоение видом всей Субарктики (2 вида) не привело к редукции явлений и перестройке летней части годового цикла. Нет выраженного сокращения полноты, т.е. количества заменяемых перьев в процессе послебрачной и постювенальной линек как наиболее частых событий при сокращении набора сезонных явлений (Рыжановский, 2017), причем у рогатого жаворонка постювенальная линька полная. Зимняя часть годового цикла только у краснозобого конька и белой трясогузки включает значительную по полноте частичную

Таблица 1. Структура годовых циклов доминирующих видов воробьиных севера Западной Сибири

Table 1. Structure of annual cycles of the dominant species of passerine birds of the north of Western Siberia

Вид	1-й год жизни								2-й год жизни							
	Рр	Рм	Пюл	Ом	З	Пбл	Вм	Пба	Ба	Пгп	Пбл	Ом	З	Пбл	Вм	Пба
Субаркты																
<i>Eremophila alpestris flava</i>	X	X	X	X	X	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Anthus cervinus</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	—	X	X	X	+	X	X
<i>Acanthis flammea</i>	X	X	+	X	X	—	X	X	X	X	X	X	X	—	X	X
<i>Plectrophenax nivalis</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Calcarius lapponicus</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
Освоившие всю Субарктику																
<i>Motacilla alba</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Oenanthe oenanthe</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
Освоившие Южную и Среднюю Субарктику																
<i>Anthus pratensis</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	—	X	X	X	+	X	X
<i>Motacilla citreola</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Acr. schoenobaenus</i>	X	X	+	X	X	X	X	X	X	□	+	X	X	X	X	X
<i>Phylloscopus trochilus.</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Phylloscopus collybita</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Cyanecula svecica</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Turdus pilaris</i>	X	X	+	X	X	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Ocyris pusillus</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
Проникающие в Южную Субарктику																
<i>Motacilla tschutschensis</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	+	X	X	X	+	X	X
<i>Prunella montanella</i>	X	X	X	X	X	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Phylloscopus borealis</i>	X	X	—	X	X	X	X	X	X	□	+	X	X	X	X	X
<i>Saxicola maurus</i>	X	X	+	X	X	+	X	X	X	□	X	X	X	+	X	X
<i>Turdus iliacus</i>	X	X	+	X	X	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Tarsiger cyanurus</i>	X	X	+	X	X	□	X	X	X	□	X	X	X	□	X	X
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	X	X	+	X	X	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Parus cinctus</i>	X	X	+	—	—	—	—	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Pica pica</i>	X	X	+	—	—	—	X	X	X	+	X	X	X	—	X	X
<i>Corvus cornix</i>	X	X	+	X	X	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Corvus corax</i>	X	X	+	—	—	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Passer domesticus</i>	X	X	X	—	—	—	+	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Passer montanus</i>	X	X	X	+	+	—	+	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Fringilla montifringilla</i>	X	X	+	X	X	—	X	X	X	□	X	X	X	—	X	X
<i>Carpodacus erythrurus</i>	X	X	—	X	X	X	X	X	X	□	—	X	X	X	X	X
<i>Pinicola enucleator</i>	X	X	+	X	X	—	—	X	X	□	X	X	X	—	X	X

Примечания. Рр — рост-развитие, Рм — расселение молодняка, Пюл — постювенальная линька, Ом — осенняя миграция, З — зимовка за пределами гнездового ареала, Пбл — предбрачная линька, Вм — весенняя миграция, Пба — предбрачная активность, Ба — брачная (половая) активность, Пгп — послегнездовые перемещения, Пбл — послебрачная линька. Событие имеет место: X — в полном объеме (полная линька, кочевки у всех, миграция у всех), + — в частичном объеме (частичная линька, кочевки части выводка). Прочерк — событие в годовом цикле отсутствует, □ — нет данных. Списки проникающих видов не полные

Notes. Rr — growth-development, Pm — settlement of young, Pyul — postjuvenile molt, Om — autumn migration, Z — wintering outside the nesting area, Pbl — pre-mating molt, Vm — spring migration, Pba — pre-mating activity, Ba — mating (sexual) activity, Pgp — post-nesting movements, Pbl — post-mating molt. The event takes place: X — in full (complete molting, all nomadic, all migratory), + — in partial (partial molting, nomadic part of the brood). Dash — the event in the annual cycle is absent, □ — no data. The lists of the penetrating species are not complete

предбрачную линьку (кроющие перья головы, туловища, крыла), лапландский подорожник и пуночка имеют незначительную по объему линьку кроющих головы; рогатый жаворонок и чечетка оперение зимой не меняют.

Не найдено существенных преобразований структуры годовых циклов у перелетных видов, продвижение на север которых ограничено кустарниковыми тундрами (берингийская желтая трясогузка (*Motacilla tshutschensis*), сибирская завирушка (*Prunella montanella*), таловка (*Phylloscopus borealis*), юрок) и мохово-лишайниковыми тундрами (луговой конек (*Anthus pratensis*), желтоголовая трясогузка (*Motacilla citreola*), рябинник (*Turdus pilaris*), белобровик (*Turdus iliacus*), варакушка (*Cyanecula svecica*), камышовка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*), весничка, теньковка (*Phylloscopus collybita*), серая ворона (*Corvus cornix*), камышовая овсянка и овсянка-крошка). За исключением дроздов и юрков, не имеющих зимней линьки, остальные виды, будучи дальними мигрантами, имеют зимнюю линьку разной полноты, от кроющих головы у овсянок, до полной линьки у таловки, камышовки-барсучка, обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*), и кочевки разной продолжительности (Рыжановский, 2017).

Структура годовых циклов видов, мигрирующих в бореальную зону (серая ворона, чечетка серой формы, шур (*Pinicola enucleator*)), и видов, зимующих в южной части Субарктики (пухляк (*Poecile montanus*), сероголовая гаичка (*P. cinctus*), большая синица (*Parus major*), сорока (*Pica pica*), ворон (*Corvus corax*), домовый (*Passer domesticus*) и полевой (*P. montanus*) воробьи), и ряда других видов наиболее простая: гнездование, линька, послегнездовые кочевки или ближняя миграция, зимовка, весенняя миграция или оседлая предбрачная активность.

Влияние на годовые циклы фотопериодических условий Субарктики. Северный Полярный круг разделяет северное полушарие Земли на зону с ежесуточным чередованием дня и ночи и зону, где часть года длится ночь, часть года — день. Весной северные перелетные птицы на подлете к Полярному кругу попадают в условия 24-часового дня. Сокращение длины дня после перехода от круглосуточного освещения к чередованию светлой и темной фаз суток в Субарктике и тем более в Арктике начинается значительно позднее, чем в умеренных широтах, в середине—конце лета.

Весенние световые условия влияют на сроки начала прилета птиц в Субарктику (Рыжановский, Гилев, 2020). Эффект растущего дня имеет место в характерном для каждого вида фотопериодическом интервале весенней миграционной активности (Носков, Рымкевич, 2010) и чувствительности

гонад к освещенности, которая у субарктов, вероятно, выше, чем у проникающих в нее видов (Данилов, 1966). По нашим данным (Рыжановский, 2008), с максимально сформированными семенниками в Нижнее Приобье прилетали берингийская желтая трясогузка, таловка, юрок — виды, продвижение которых на север ограничено югом субарктических тундр (кустарниковыми тундрами), т.е. проникающие в Южную Субарктику. Самцы видов, граница ареала которых проходит по северным субарктическим и арктическим тундрам, в лесотундре появлялись с недоразвитыми гонадами и нуждались в дальнейшей “засветке”. Это субаркты и виды, освоившие Субарктику (см. табл. 2).

Вне зоны полярного дня у северных птиц может затянуться период, в течение которого они приходят в состояние половой активности и происходит созревание гонад. В экспериментах (Рыжановский, 2001) задержку созревания гонад и по этой причине позднюю послебрачную линьку при коротком дне (14C: 10T) наблюдали у четырех из десяти лапландских подорожников (субаркт), у шести из девяти весничек, у двух из девяти овсянок-крошек, у трех из девяти камышовых овсянок, у двух из семи юрков (освоивших Среднюю Субарктику). Гонады части особей созревали в период подлета, особенно при затянутой миграции, но для некоторых особей для “засветки” был необходим полярный день. В пределах Уральского хребта полоса горных тундр доходит до 52° с.ш. с разрывом на Среднем Урале, но краснозобый конек, лапландский подорожник, пуночка южнее 64° с.ш., т.е. в широтах с чередованием дня и ночи, не гнездятся. Проникновение в болотную зону Западно-Сибирской равнины краснозобых коньков и лапландских подорожников также ограничено 63°–64° с.ш. Несомненно, фотопериод — важный фактор, ограничивающий распространение этих видов на юг.

В лесотундре у врановых (сорока, серая ворона) яйцекладка и часть периода насиживания могут совмещаться с ночными сумерками начала мая. Ворон начинает яйцекладку в апреле, после весеннего равноденствия и в темные ночи, но световой день на широте Полярного круга увеличивается с января, что должно стимулировать очень раннее созревание гонад при высокой чувствительности. У домовых воробьев элементы территориального поведения наблюдали в конце февраля как реакцию на растущий день, птиц с гнездовым материалом встречали на улицах в конце марта, слетков видели в начале мая. Такие ранние процессы стали возможны при жизни в теплых освещенных в рабочие часы или круглосуточно складах-ангарах, построенных в Заполярье в последние десятилетия. Гнездование прочих видов в Субарктике протекает

Таблица 2. Показатели постювенальной линьки при короткодневном (числитель) и длиннодневном (знаменатель) фотопериодах**Table 2.** Postjuvenile molting rates under short-day (numerator) and long-day (denominator) photoperiods

Вид	Возраст начала линьки, сутки	Длительность линьки, сутки
Субаркты		
<i>Anthus cervinus</i>	<u>23.4 ± 0.4 (8)</u> 25.0 ± 0.2 (9)	34.0 ± 0.8 (8) 45.0 ± 1.6 (9)
<i>Acanthis flammea</i>	25.3 ± 0.5 (3) 54.6 ± 2.4 (7)	45–50 (3) 50–70
<i>Plectrophenax nivalis</i>	30.7 ± 1.3 (3) 37.4 ± 1.9 (5)	39.3 ± 1.0 (3) 49.6 ± 0.6 (5)
<i>Calcarius lapponicus</i>	<u>22.3 ± 0.5 (8)</u> 22.2 ± 1.2 (6)	44.3 ± 0.7 (4) 48.8 ± 2.5 (3)
Освоившие всю Субарктику		
<i>Motacilla alba</i>	<u>30.2 ± 0.4 (7)</u> 30.5 ± 0.2 (55)	36.3 ± 0.8 (11) 53.2 ± 0.7 (42)
<i>Oenanthe oenanthe</i>	<u>26.4 ± 0.2 (6)</u> 24.2 ± 1.0 (5)	27.0 ± 2.5 (5) 51.2 ± 0.6 (5)
Освоившие Южную и Среднюю Субарктику		
<i>Anthus pratensis</i>	31.8 ± 1.1 (8) 46.7 ± 1.0 (5)	39.7 ± 1.2 (4) 59.5 ± 0.5 (4)
<i>Motacilla citreola</i>	<u>24.2 ± 1.0 (4)</u> 25.0 ± 0.7 (4)	25.5 ± 0.5 (4) 35.0 ± 1.2 (4)
<i>Phylloscopus trochilus</i>	<u>26.1 ± 1.0 (9)</u> 26.4 ± 0.9 (19)	27.5 ± 2.5 (9) 37.8 ± 0.6 (16)
<i>Cyanecula svecica</i>	<u>25.0 ± 0.2 (9)</u> 22.5 ± 1.0 (7)	42.2 ± 0.5 (6) 49.2 ± 0.8 (7)
<i>Turdus pilaris</i>	<u>28.6 ± 0.8 (5)</u> 30.2 ± 1.5 (4)	54.0 ± 1.4 (5) 87.7 ± 1.5 (4)
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	<u>25.0 ± 0.8 (5)</u> 26.0 ± 0.8 (5)	47.2 ± 0.9 (4) 58.3 ± 3.6 (5)
<i>Ocyris pusillus</i>	<u>21.2 ± 0.5 (9)</u> 20.1 ± 0.2 (14)	38.7 ± 0.8 (4) 61.8 ± 2.4 (5)
Проникающие в Южную Субарктику		
<i>Motacilla tschutschensis</i>	<u>22.9 ± 0.3 (9)</u> 23.6 ± 0.3 (7)	37.2 ± 0.9 (5) 58.6 ± 0.9 (5)
<i>Parus cinctus</i>	36.2 ± 0.6 (5) 46.0 ± 1.0 (4)	46.2 ± 1.0 (5) 77.7 ± 1.2 (3)
<i>Fringilla montifringilla</i>	23.0 ± 0.9 (7) 29.2 ± 1.3 (7)	43.2 ± 1.9 (7) 65.8 ± 1.8 (7)

Примечания. Жирным шрифтом выделены достоверные ($t > 3$) различия возраста и длительности линьки при разных фотопериодах, в скобках – величина выборки, т.е. количество передержанных птиц.

Notes. Bold text indicates significant ($t > 3$) differences in age and molting duration under different photoperiods, and the sample size is indicated in parentheses.

при полярном дне, т.е. без темных ночей лета, которые характерны для умеренных широт.

Наиболее интересно влияние летнего фотопериода на процесс замены оперения. Известно два типа контроля постювенальной линьки: фотопериодический и эндогенный (Носков, 1989). В наших опытах при эндогенном контроле, в возрасте

20–30 сут, независимо от фотопериодических условий, начиналась линька желтых и желтоголовых трясогузок, краснозобых коньков, рябинников, варакушек, весничек, овсянок-крошек, камышовых овсянок, лапландских подорожников (табл. 2). Эти птицы даже на пределе ареала, на севере субарктических тундр, вступают в линьку не позднее

конца июля, т.е. при 24-часовом дне, и заканчивают ее в конце августа—сентябре. Или, как таловка, обыкновенная чечевича из лесотундры, переносят линьку на зимний период.

Фотопериодический контроль сроков начала линьки в Субарктике трудно совместим с условиями освещения. На юге этой территории ночи становятся темными в середине июля и стимулируют начало линьки до конца месяца. На севере, где ночи становятся темными в середине—конце августа, при фотопериодическом контроле линька должна начинаться в позднем возрасте, соответственно, в поздние сроки: в начале—середине августа. По экспериментальным данным (Рыжановский, 2008), к таким видам относятся чечетка, пуночка, луговой конек, юрок. Начиная линьку при сокращающемся дне августа, птицы заканчивают ее при еще более коротком дне середины—конца сентября с отлетом в начале зимы. В особенностях контроля сроков начала линьки принципиальных различий нет. По достижении определенного возраста (40–50 сут в эксперименте) птицы с фотопериодическим контролем начинают линьку при 24-часовом дне (при освещении электролампами), т.е. сроки начала регенерации оперения у них также находятся под эндогенным контролем. Переход от одного типа регуляции к другому может происходить на популяционном уровне, так как есть виды, у которых сроки начала линьки в южных частях ареала зависят от освещения, а на севере ареала не зависят. Из приведенного выше перечня птиц Нижнего Приобья с эндогенным контролем сроков линьки, в Приладожье и Западной Европе фотопериодом контролируются сроки линьки белой и желтой трясогузок, рябинника, камышовки (Рымкевич и др., 1990).

В пределах нашего региона такой переход найден у белой трясогузки. Возраст начала линьки молодых птиц, взятых из гнезд на Южном ($68^{\circ}30'$ с.ш.) и Среднем ($70^{\circ}30'$ с.ш.) Ямале, затем выкормленных и передержанных в лаборатории при полярном дне (24С: 0Т), был одинаковым 29.1 ± 0.6 ($n = 21$) и 30.9 ± 0.4 ($n = 5$) сут соответственно, различия между группами недостоверны. При фотопериоде 12С: 12Т трясогузки с Южного Ямала начинали линьку в 26.8 ± 0.5 сут, отличия от группы длинного дня также недостоверны. Несомненно, сроки начала линьки наиболее северных трясогузок контролировались эндогенно (внутренним ритмом развития), как у краснозобого конька. В 1986 и 2000–2005 гг. в окрестностях г. Лабытнанги были взяты из гнезд и выкормлены при фотопериоде 24С: 0Т 64 слетка из 20 выводков. По возрасту начала линьки выводки разделились на две группы: начинающие линьку в возрасте старше 32 сут (средний возраст начала линьки

36.5 ± 0.7 сут, $n = 16$; 5 выводков с фотопериодическим контролем сроков начала линьки) и начинающие линьку (как ямальские трясогузки) в возрасте моложе 32 сут (средний возраст 28.6 ± 0.3 сут, $n = 48$; 15 выводков с эндогенным контролем сроков начала линьки), различия достоверны ($P \leq 0.05$). На этом основании был сделан вывод о том, что в пределах ареала западносибирского подвида *M. a. dukhunensis* существуют по меньшей мере две популяции белой трясогузки: тундровая и бореальная (Рыжановский, 2011). Граница между популяциями проходит близ широты Полярного круга. На 65-й параллели, у пос. Войкар, были взяты 2 выводка (8 птенцов), выкормлены при 24С: 0Т. Эти особи, как и часть выводков из окрестностей г. Лабытнанги, начали линьку достоверно ($P \leq 0.05$) позднее, чем трясогузки Южного и Среднего Ямала, в возрасте 35.5 ± 0.8 дней, что подтверждает различия северотажных и тундровых птиц.

Виды субарктического происхождения (краснозобый конек, лапландский подорожник) и некоторые северные популяции широко распространенных видов (желтая, желтоголовая, белая трясогузки, варакушка, весничка, теньковка, камышовка-барсучок, камышовая овсянка, овсянка-крошка) весенне-летнюю часть годового цикла проводят преимущественно под эндогенным контролем, что позволяет существенно эту часть сжать. Но у самого северного вида, пуночки с территории Среднего Ямала, фотопериодическая реакция сохраняется (показано экспериментально, Рыжановский, 2015), даты начала и темпы постювенальной линьки корректируются длиной дня. На севере Субарктики и юге Арктики (острова), в связи с необходимостью отлета в конце сентября — первой половине октября, но до начала темных ночей в октябре, линька пуночек должна протекать ускоренными эндогенно контролируемыми темпами. Green, Summers (1975) при обсуждении темпов послебрачной линьки пуночек Исландии показали, что к северу эти темпы возрастают, в Гренландии взрослые пуночки даже утрачивают способность летать в связи с бурной линькой маховых. Действительно, в Нижнем Приобье на 66.5° с.ш., послебрачная линька пуночек в вольерах при естественном дне длилась 51–65 сут, в среднем 57.8 ± 2.0 сут ($n = 7$) против 28 суток в Гренландии на 72° с.ш. Даже в пределах Субарктики / Арктики у пуночек вероятен переход от фотопериодического контроля элементов годового цикла к эндогенному.

Темпы постювенальной линьки в экспериментах у всех видов зависели от фотопериодических условий (табл. 2). В Нижнем Приобье ночи становятся темными, продолжительность дня сокращается со второй декады июля, на Среднем

Ямале — с конца июля, на Северном — в августе. Различия в длительности линьки при короткодневном и длиннопдневном режимах почти всегда были достоверны, т.е. не связаны с особенностями освоения высоких широт. При этом сокращение длительности при коротком дне, по сравнению с длинным днем, было больше 20 сут у желтой трясогузки, лугового конька, рябинника, каменки, сероголовой гаички, юрка, овсянки-крошки. У остальных видов, включая субарктов, различия в длительности (темпах) постювенальной линьки были значительно меньше, до 4.5 сут у подорожника.

Полнота (количество заменяемого оперения) постювенальной линьки субаркта — чечетки — и аналогичной линьки проникающих в Субарктику юрка, щура и снегиря (*Pyrrhula pyrrhula*) практически не равная. Такая линька включает замену контурного оперения головы, туловища, большей части кроющих маховых (Рыжановский, 2017). Но в группе трясогузковых минимальная полнота отмечена у субаркта — краснозобого конька при сравнении с луговым коньком, желтой, желтоголовой и белой трясогузками. Из овсянковых меньшая полнота также у субарктов — подорожника и пуночки при сравнении с освоившими Субарктику овсянкой-крошкой и камышовый овсянкой. Сокращение полноты у видов — субарктов вполне понятно: короткое северное лето требует быстрого завершения линьки, что возможно при небольшом количестве линяющих перьев.

Послебрачная линька у всех наших видов одинаково полная. Исключение составляют северные пеночки — таловка, теньковка и весничка. У первого вида заменяется контурное оперение головы и туловища, часть верхних кроющих крыла, третьестепенные маховые, центральные рулевые, иногда линяют все рулевые. Отсутствие линьки второстепенных маховых (12–16-е), малых верхних кроющих второстепенных маховых, больших и средних нижних кроющих второстепенных маховых наблюдали у части весничек и теньковок (Рыжановский, 2017). Оперение они меняют на зимовках: частично — теньковка, полностью — таловка, весничка. В старом оперении из нашего региона отлетают чечевицы и барсучки.

Зимой севернее Полярного круга, до 68°–69° с.ш., остаются птицы, способные отыскивать корм в сумерках и при очень низкой температуре (Андреев, 1980), т.е. на продвижение этих видов на север влияет не только климат, но и зимний фотопериод. Список зимующих видов достаточно велик, но к субарктам относится только пепельная чечетка — подвид обыкновенной чечетки (с точки зрения автора).

Влияние на годовые циклы климатических условий Субарктики. Севернее Полярного круга находится субарктический климатический пояс

со средней продолжительностью безморозного периода в лесотундре 94 сут, в арктических тундрах — 51 сут (Шиятов, Мазепа, 1995). Каждый вид птиц в силу особенностей метаболизма толерантен к определенному интервалу температур, поэтому температурный режим конкретной местности непосредственно влияет на возможность его существования (Шилов, 1985). Субаркт пуночка начинает прилет в лесотундру до таяния снега, при средней многолетней температуре -9.7°C ($n = 39$). Прилет остальных, обычных весной в лесотундре видов, начинался при средней многолетней температуре выше 0°C , но в годы с поздними веснами ряд видов (рогатый жаворонок, луговой конек, белая трясогузка, пеночка-весничка, рябинник, чечетка, овсянка-крошка, лапландский подорожник) начинали прилет при температурах ниже 0°C (табл. 3). С продвижением в субарктические и арктические тундры выявлено достоверное снижение средних температур начала прилета у рюма, краснозобого конька, белой трясогузки, лапландского подорожника (Рыжановский и др., 2024).

Для умеренных широт орнитологи выделяют температурные пороги начала откладки яиц (Болотников и др., 1973; Зимин 1988; Naartman, 1954; Hesse, 1979). Показано, что в северных частях ареала эти пороги ниже, чем в южных (Зимин, 1988; Järvinen, Linden, 1980). В Субарктике откладывание яиц обычно начинается при температурах выше нуля (табл. 3), но вороны в лесотундре начинают откладывать яйца в зимних и ранневесенних температурных условиях марта–апреля, сороки — в апреле–середине мая при температурах ниже нуля. В тундрах Северного Ямала наиболее низкие температуры начала яйцекладки ($0.7\text{--}1.5^{\circ}\text{C}$) мы наблюдали у рогатого жаворонка, краснозобого конька, белой трясогузки, лапландского подорожника, т.е. у субарктов и видов, освоивших всю Субарктику (Рыжановский и др., 2024).

На Среднем и Северном Ямале слетки пуночек встречались одновременно со слетками рогатых жаворонок, белых трясогузок, лапландских подорожников, соответственно, яйцекладка у пуночек, несмотря на ранний прилет, начиналась при близких температурах, которые были выше 0°C . При этом гнезда трясогузок и пуночек находились в укрытиях, норах, под крышей, т.е. кладка была защищена от ветра и осадков. Мелкое открытое гнездо рюма меньше защищает кладку от непогоды. При июньских похолоданиях со снегопадами, что в Субарктике весьма обычно, открытые кладки нередко гибнут. Несколько большая смертность яиц и птенцов рюмов (Рыжановский и др., 2022) компенсируется вторым выводком, достаточно обычным у этого вида (Рябицев, Тюлькин, 1985). Вторые выводки мы находили у чечеток

Таблица 3. Среднесуточная температура воздуха (°C) в первый день начала прилета птиц в Приобскую лесотундру (66°30'), начала яйцекладки, окончания отлета**Table 3.** The average daily air temperature (°C) on the first day of bird arrival in the Priobskaya forest-tundra (66°30'), the beginning of egg-laying, and the end of departure

Вид	Прилет	Яйцекладка	Отлет
Субаркты			
<i>Eremophila alpestris</i>	1.1 ± 0.9 (28)	1.5 (3)	1.1 ± 0.9 (12)
<i>Anthus cervinus</i>	2.5 ± 0.6 (21)	8.1 ± 1.5 (5)	6.0 ± 1.2 (13)
<i>Acanthis flammea</i>	−1.0 ± 0.9 (18)	6.4 ± 0.9 (15)	—
<i>Plectrophenax nivalis</i>	−9.7 ± 0.7 (38)	—	−2.6 ± 0.9 (15)
<i>Calcarius lapponicus</i>	1.0 ± 0.8 (23)	10.9 ± 2.0 (5)	5.7 ± 1.1 (7)
Освоившие всю Субарктику			
<i>Motacilla alba</i>	0.3 ± 0.6 (42)	4.5 ± 1.4 (7)	3.5 ± 0.7 (14)
<i>Oenanthe oenanthe</i>	3.6 ± 0.8 (15)	3.4 ± 1.3 (7)	—
Освоившие Южную и Среднюю Субарктику			
<i>Anthus pratensis</i>	2.5 ± 1.0 (26)	7.8 ± 1.3 (4)	3.6 ± 0.9 (20)
<i>Motacilla citreola</i>	4.3 (2)	—	—
<i>Phylloscopus trochilus</i>	3.4 ± 0.6 (29)	9.9 ± 1.2 (14)	6.4 ± 1.1 (14)
<i>Phylloscopus collybita</i>	3.6 ± 0.6 (17)	11.5 ± 2.7 (7)	8.0 ± 1.4 (8)
<i>Cyanecula svecica</i>	4.1 ± 0.7 (27)	8.1 ± 1.4 (11)	6.9 ± 1.3 (10)
<i>Turdus pilaris</i>	1.3 ± 1.0 (26)	5.1 ± 1.6 (8)	0.2 ± 0.7 (14)
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	3.1 ± 1.1 (21)	—	2.9 ± 0.7 (22)
<i>Ocyris pusillus</i>	2.5 ± 0.7 (29)	10.7 ± 1.4 (11)	6.3 ± 0.8 (15)
Проникающие в Южную Субарктику			
<i>Motacilla tschutschensis</i>	5.1 ± 1.1 (22)	7.4 ± 2.2 (6)	9.7 ± 1.2 (6)
<i>Fringilla montifringilla</i>	2.4 ± 0.6 (34)	—	6.2 ± 1.4 (14)
<i>Phylloscopus borealis</i>	7.4 ± 1.0 (27)	13.4 ± 2.4 (7)	6.7 ± 0.9 (6)
<i>Turdus iliacus</i>	2.4 ± 0.5 (32)	6.1 ± 0.1 (7)	5.4 ± 1.3 (5)
<i>Carpodacus erythrinus</i>	4.2 ± 0.7 (12)	—	—

Примечания. В скобках — число лет наблюдений. Прочерк — нет данных.

Notes. The number in parentheses indicates the number of observation years. A dash indicates that there is no data available.

и лапландских подорожников на Ямале (Рыжановский, Рябицев, 2021; Рябицев, Рыжановский, 2022), а также у субарктов. Отлет всех северных птиц, за исключением пуночек и чечеток, происходит при положительных температурах воздуха. Через лесотундру они летят в начале зимы. Достаточно холодостойки рюмы, но краснозобые коньки и подорожники отлетают при положительных суточных температурах воздуха (табл. 3).

Жуков (2013) показал сходство границ ареалов ряда тундровых видов Западной Сибири с изотермами летних месяцев Климатического атласа СССР (1960). Для пуночки изотерма южной границы ареала на равнине Ямала — это июльская температура 10°C. В горах Урала наиболее южная регистрация пуночки — вершины горы Сабля, 64°30' с.ш. с такой же средней температурой июля (Бойко, 1998). В предгорьях Полярного Урала, на 67°–68° с.ш.,

пуночки начинают гнездиться на нижних склонах, где июльская изотерма также близка 10°C. Июльская изотерма арктических островов (северной границы ареала) — 2–3°C, что можно назвать температурным интервалом (2–10°C) гнездового ареала пуночки. Примерные температурные интервалы ареалов рогатого жаворонка, краснозобого конька, лапландского подорожника 3–13°C, чечетки 4–15°C. Интервалы птиц, освоивших южную и среднюю часть Субарктики и проникающих на эту территорию видов, смещаются в сторону более высоких температур тайги, лесостепи, степи (изотермы июля 15–20°C) при общей для многих видов северной границе, проходящей по субарктическим тундрам (изотермы июля 4–5°C).

Миграции как часть годового цикла северных воробьиных. Перемещения птиц в пространстве на расстояние географического масштаба является

миграцией. Освоение видом Субарктики, как правило, является расширением гнездового ареала в северном направлении. Продолжительная и холодная зима принуждает птиц к отлету в умеренные и низкие широты. Из 60 видов воробьиных птиц, гнезда которых найдены в Приобской лесотундре и на п-ове Ямал, при полном списке авифауны 227 видов 12 отрядов, зимой в лесотундре встречаются и не участвуют в миграциях сероголовая гаичка, сорока, ворон, белокрылый клест (*Loxia leucoptera*), в поселках — пухляк, большая синица, домовый и полевой воробьи, на горных ручьях и реках — оляпка (*Cinclus cinclus*). Пепельную чечетку можно отнести к кочующим субарктам с южной границей зимовки по 60°–64° с.ш. Чечетки серой окраски, по результатам кольцевания на стационаре Октябрьский, проводят зиму в лесах и лесостепи Западной Сибири, Урала и Восточной Европы — по одному возврату колец из Нижнего Тагила и Ярославской области. Серые вороны совершают миграции в долину Волги и на Приволжскую возвышенность — возвраты колец из гг. Пермь, Балаково и Тамбов. Освоившие Южную Субарктику юрки, белобровики, рябинники зимуют на юге Западной Европы. Возвраты колец из Югославии (юрок — 1), Болгарии (рябинник — 1), Италии (белобровик — 2, рябинник — 1, юрок — 1), Франции (белобровик — 3), Нидерланды (белобровик — 1), Финляндия (белобровик — 1). Веснички подвида *Ph. t. acredula*, вероятно, зимуют в Восточной Африке (возврат кольца с побережья Красного моря) вместе с весничками из Приладожья (Носков и др., 2020) и Восточной Сибири (Ktitorov et al., 2018). В тропики Юго-Восточной Азии мигрируют освоившие Субарктику синехвостки, таловки, зарнички, овсянки-крошки, обыкновенные чечевицы, т.к. они встречаются там зимой (Дементьев, Гладков, ред. 1954). Варакушки, судя по августовскому возврату из бассейна Нижней Волги, вероятно, летят в Индию и Пакистан, где и встречаются. Юг Средней Азии, Иранское нагорье является возможным районом зимовки камышовой овсянки. Берингийская желтая трясогузка (*M. tsch. plexa*) зимует в Южной и Юго-Восточной Азии. Западносибирская белая трясогузка (*M. alba dukhunensis*) зимует в Пакистане и Индии. Зимовочные ареалы рогатого жаворонка, лапландского подорожника, пуночки вытянуты в широтном протяжении по лесостепи, степи и полупустыне Евразии. Краснозобый конек летит в Переднюю Азию и Африку. Из воробьиных—субарктов это единственный дальний мигрант, проводящий зиму в низких широтах. Таким образом, субаркты есть среди кочующих птиц, мигрантов средней дальности и дальних мигрантов при доминирующем числе видов более южного происхождения.

В определенной степени у северных воробьиных удаленность мест зимовки от мест гнездования связана с питанием. Пепельная чечетка с ее маленьким клювом зимой кормится семенами трав на пойменных лугах северных рек, представители серой формы с более крупным клювом придерживаются березняков и ольховников умеренных широт, семенами которых преимущественно питаются. Рогатые жаворонки, лапландские подорожники, пуночки при близком спектре растительных кормов зимуют на общих широтах. Краснозобые коньки, как и другие трясогузковые, зимуют в теплых регионах с круглогодично активными беспозвоночными — основной пищей вида. Птицы, насекомоядные летом, чаще не меняют спектр питания зимой, выбирая длительный перелет на основе генетических программ годовых циклов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Субарктическими видами являются краснозобый конек, лапландский подорожник, пуночка, субарктическими подвидами — рогатый жаворонек и пепельная чечетка. Субарктической популяцией мы считаем белых трясогузок субарктических и арктических тундр Ямала, а возможно, и всей тундровой зоны Евразии. Годовой цикл субарктов состоит из полного набора сезонных явлений. Нет существенных преобразований годовых циклов видов, продвижение на север которых ограничено кустарниковыми тундрами, но сокращение отдельных элементов имеет место. Еще более упрощена структура годовых циклов ближних мигрантов и видов, зимующих в южной части Субарктики, за счет отсутствия ряда зимних событий. Это основное отличие годовых циклов субарктов от несубарктов.

К полярному дню адаптированы не только субаркты, но часть видов, освоивших Южную и Среднюю Субарктику: берингийская желтая и желтоголовая трясогузки, рябинник, варакушка, обыкновенная каменка, весничка, теньковка, овсянка-крошка, камышовая овсянка. Вне зоны полярного дня у субарктов затянется приход в состояние половой активности, созревание гонад и, соответственно, начало гнездования. Начало постювенальной линьки всей этой группы контролируется возрастом, в отличие от чечетки, пуночки (субаркты), бореальной белой трясогузки, белобровика, сероголовой гаички, юрка, вступление в линьку которых зависит от фотопериодических условий региона. Фотопериод влияет также на полноту и темпы линек. У четырех субарктов полнота линьки меньше, чем у систематически близких видов — не субарктов, у двух равная. Для видов, освоивших Субарктику или проникающих в нее, не найдено оснований связывать различия в полноте линьки, а они есть, с особенностями освоения высоких широт.

Для субарктов характерна повышенная устойчивость к низким температурам. У чечеток она проявляется не только зимой, но и летом при прилете и яйцекладке в условиях, близких 0°C. Близкий по холодостойкости к чечетке вид — пуночка — в Арктике летом живет при положительных температурах не более 2.5 месяцев, в Субарктике не более трех месяцев. Весной, по прилете в Субарктику, пуночки выдерживают ночные температуры ниже -25°C. Благодаря холодостойкости северных температурных пределов распространения

у пуночек нет (до полюса), но есть южные пределы. Это летние температуры, июльские — не выше 10°C. У остальных субарктов эти июльские лимиты сдвинуты в сторону тепла: 3–4°C у северных пределов, 13–15°C у южных пределов ареалов. Температурные июльские лимиты птиц из умеренных широт, но освоивших Субарктику и проникающих в нее, превышают 4–5° = 15–20°C. Расположение мест зимовки не связано с особенностями освоения Субарктики, т.к. субаркты есть среди кочующих птиц, мигрантов средней дальности и дальних мигрантов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев А.В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука, 1980. 176 с.
2. Берг Л.С. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР. Ч. 1. Л.: Учпедгиз, 1936. 320 с.
3. Бойко Г.В. К фауне птиц южной части Приполярного Урала и северной части Северного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1998. С. 45–46.
4. Болотников А.М., Шураков А.И., Шкарин В.С. К экологии размножения дроздов в Предуралье // Сб. статей по орнитологии. Пермь: 1973. С. 29–34. (Учен. Зап. Пермского пед. ин-та; Т. 113).
5. Данилов Н.Н. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск: 1966. Т. 2. Птицы. 140 с.
6. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.). Птицы Советского Союза. М.: Советская наука, 1954. Т. 5. 792 с.
7. Григорьев А.А. Типы географической среды. М.: Мысль. 1970. 470 с.
8. Жуков В.С. Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект. Новосибирск: Сибирское отделение РАН, 2004. 181 с.
9. Жуков В.С. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжск. экол. журн. 2013. № 1. С. 16–28.
10. Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
11. Климатический атлас СССР. М.: ГУГК, 1960. Т. 1. 181 с.
12. Носков Г.А. Закономерности адаптивных преобразований годового цикла у птиц // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ленинград. 1989. 37 с.
13. Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс. 1977. Вып. 1. С. 37–48.
14. Носков Г.А., Рымкевич Т.А. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц // Доклады АН СССР. 1988. Т. 301. № 2. С. 505–508.
15. Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в 496 микроэволюционном процессе у птиц // Успехи совр. биол. 2010. Т. 130. № 4. С. 346–359.
16. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. Ред. Миграции птиц Северо-Запада России. СПб.: Реноме, 2020. 532 с.
17. Павлов А.В., Гравис Г.Ф. Вечная мерзлота и современный климат // Природа. 2000. № 4. С. 10–17.
18. Переведенцев Ю.П., Верещагин М.А., Шанталинский К.М., Наумов Э.П. Потепление климата Земли в XIX–XX столетии и его проявление в Атлантико-Европейском регионе // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальным изменением климата. Казань: ЗАО “Новое знание”, 2002. С. 6–16.
19. Рыжановский В.Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 282 с.
20. Рыжановский В.Н. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. 2001. С. 3–22.
21. Рыжановский В.Н. Сроки и продолжительность сезонных явлений годового цикла жизни воробьиных Субарктики на примере птиц Нижнего Приобья // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С. 475–487.
22. Рыжановский В.Н. Роль фотопериодических условий в жизни воробьиных птиц высоких широт // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 6. С. 732–747.
23. Рыжановский В.Н. Географическая изменчивость линек белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*. 1. Постовенальная линька // Рус. орнитол. журн. 2011. Т. 20 (700): 2135–2155.
24. Рыжановский В.Н. Экология рюма (*Eremophila alpestris flava* Gm.) и пуночки (*Plectrophenax nivalis* L.) в Субарктике и Арктике — сравнительный аспект // Сиб. экол. журн. 2015. № 3. С. 379–387.
25. Рыжановский В.Н. Полнота сезонных линек воробьиных птиц (Aves, Passeriformes) Северо-Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2017. № 5. С. 583–594.

26. Рыжановский В.Н. Годовые циклы трясогузковых (Passeriformes, Motacillidae) северо-западной Сибири: сравнительный аспект // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 5. С. 559–571.
27. Рыжановский В.Н. Годовые циклы воробьеобразных птиц (Passeriformes) севера Западной Сибири: адаптационный аспект // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2019. № 1 (53). С. 188–202.
28. Рыжановский В.Н. Годовые циклы славковых (Passeriformes, Sylviidae) Северо-Западной Сибири и особенности их изменений при потеплении Субарктики // Сиб. экол. журн. 2022. № 2. С. 215–225.
29. Рыжановский В.Н. Экология и годовые циклы овсянковых (Emberizidae, Aves) Северо-Западной Сибири как отражение адаптаций к условиям Субарктики и Арктики // Зоол. журн. 2023. Т. 102. № 10. С. 1139–1151.
30. Рыжановский В.Н., Гилев А.В. Об иерархии факторов, определяющих сроки начала прилета воробьеобразных птиц (Passeriformes) в Приобскую лесотундру // Зоол. журн. 2020. Т. 98. № 12. С. 436–449.
31. Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Биология и экология чечетки (*Acanthis flammea* sensu lato, Passeriformes, Fringillidae) на Ямале и в Приобской лесотундре // Зоол. журн. 2021. Т. 99. № 2. С. 209–219.
32. Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., Гилев А.В. Успешность размножения воробьеобразных птиц (Passeriformes) Приобской лесотундры и полуострова Ямал // Экология. 2022. № 2. С. 140–144.
33. Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., Гилев А.В. Широтные температурные характеристики прилета, гнездования, отлета воробьеобразных птиц (Passeriformes, Aves) севера Западной Сибири // Зоол. журн. 2024. Т. 103. № 8. С. 79–86.
34. Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1990. 304 с.
35. Рябицев В.К., Тюлькин Ю.А. Два вывода у рогатого жаворонка *Eremophila alpestris* в Субарктике // Орнитология. М.: МГУ, 1985. Вып. 20. С. 193–194.
36. Рябицев В.К., Рыжановский В.Н. Птицы полуострова Ямал и Приобской лесотундры. Москва–Екатеринбург: Кабинетный ученый, 2022. Т. 2. 392 с.
37. Кищинский А.А. Орнитофауна Северо-Востока Азии. М.: Наука, 1988. 289 с.
38. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
39. Шилов И.А. Физиологическая экология животных: Учеб. пособие. М.: Высшая школа, 1985. 328 с.
40. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климат / Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. С.32–68.
41. Юдкин В.А. Экологические аспекты географии птиц Северной Азии. Новосибирск: Наука, 2009. 416 с.
42. Ali S. Bird migration studies in India // Трансконтинентальные связи перелетных птиц и их роль в распространении арбовирусов. Новосибирск: Наука, 1972. С. 42–53.
43. Green G.H., Summers R.W. Snow Bunting moult in Northeast Greenland // Bird Study. 1975. Vol. 22. N 1. Pp. 9–17.
44. Haartman L. von. Der Trauerfliegenschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie // Acta Zool. Fenn. 1954. N 83. Pp. 1–96.
45. Hecke P. von. Zur Brutbiologie des Baumpiepers (*Anthus trivialis*): Legeperiode, Gelegegrösse, Bruterfolg // J. Ornithol. 1979. Bd. 120. N 1. S. 12–29.
46. Järvinen A., Linden H. Timing of breeding and clutch size in Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // Ornis Fenn. 1980. Vol. 57. N 3. Pp. 112–116.
47. Ktitorov P., Shamin R., Bairtein F., et al. Eurasian-African vs Asian Migration systems: comparison of Body Mass Variation in two Leaf Warbler Species during Fall Migration // 27-th International Ornithological Congress, Vancouver, Canada, August 19-26 2018 / Abstract Vancouver Canada. 2018. Pp. 260.

REFERENCES

1. Andreev A.V. Adaptation of Birds to Winter Conditions in the Subarctic. M.: Nauka, 1980. 176 p.
2. Berg L.S. Physical and Geographical (Landscape) Zones of the USSR. Part 1. Leningrad: Uchpedgiz, 1936. 320 p.
3. Boyko G.V. On the Bird Fauna of the Southern Part of the Subpolar Urals and the Northern Part of the Northern Urals // Materials on the Distribution of Birds in the Urals, the Cis-Urals, and Western Siberia. Yekaterinburg: Ural Publishing House. University, 1998. Pp. 45–46.
4. Bolotnikov A.M., Shurakov A.I., Shkarin V.S. On the ecology of blackbird breeding in the Urals // Collection of articles on ornithology. Perm. 1973. Pp. 29–34. (Scientific Notes. Perm Pedagogical Institute; Vol. 113).
5. Danilov N.N. Ways of Adaptation of Terrestrial Vertebrates to the Conditions of Existence in the Subarctic. Sverdlovsk :1966. Vol. 2. Birds. 140 p.
6. Dementyev G.P., Gladkov N.A. (eds.). Birds of the Soviet Union. M.: Nauka. 1954. Vol. 5. 792 p.
7. Grigoriev A.A. Types of the Geographical Environment. M.: Mysl. 1970. 470 p.
8. Zhukov V.S. Horological analysis of the ornithofauna of Northern Eurasia: landscape-ecological aspect. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch. 2004. 181 p.
9. Zhukov V.S. Similarity of the boundaries of bird habitats with the isotherms of summer months in the tundra zone of the West Siberian Plain // Volga region. Ecol. Journal. 2013. N. 1. Pp. 16–28.
10. Zimin V.B. Ecology of passerine birds of the north-west of the USSR. L.: Nauka. 1988. 184 p.
11. Climatic atlas of the USSR. M. GUGK. 1960. Vol. 1. 181 p.

12. Noskov G.A. Patterns of adaptive transformations of the annual cycle in birds // Abstract of the dis. ... doct. biol. sciences. Leningrad. 1989. 37 p.
13. Noskov G.A., Rymkevich T.A. The method of studying the intraspecific variability of moulting in birds // The method of studying the productivity and structure of species within their habitats. Vilnius. 1977. Issue 1. Pp. 37–48.
14. Noskov G.A., Rymkevich T.A. On the patterns of adaptive transformations of the annual cycle of birds // Reports of the USSR Academy of Sciences. 1988. Vol. 301. N. 2. Pp. 505.
15. Noskov G.A., Rymkevich T.A. Regulation of annual cycle parameters and its role in the 496 microevolutionary process in birds // Uspekhi sovr. biol. 2010. Vol. 130. N. 4. Pp. 346–359.
16. Noskov G.A., Rymkevich T.A., Gagin'skaya A.R. Ed. Migrations of birds of the North-West of Russia. St. Petersburg: Renome. 2020. 532 p.
17. Pavlov A.V., Gravis G.F. Permafrost and the Modern Climate // Nature. 2000. N. 4. Pp. 10–17.
18. Perevdtsev Yu.P., Vereshchagin M.A., Shantalinsky K.M., Naumov E.P. Warming of the Earth's Climate in the 19th–20th Centuries and Its Manifestation in the Atlantic-European Region // Long-Term Dynamics of Bird and Mammal Populations in Relation to Global Climate Change. Kazan: CJSC "New Knowledge". 2002. Pp. 6–16.
19. Ryzhanovsky V.N. Ecology of the post-nesting period of life of passerine birds of the Subarctic. Yekaterinburg: Ural Publishing House. University. 1997. 282 p.
20. Ryzhanovsky V.N. Breeding season as part of the annual cycle of passerines of the Subarctic // Breeding life of birds. Perm. 2001. Pp. 3–22.
21. Ryzhanovsky V.N. Terms and duration of seasonal phenomena of the annual cycle of life of the sparrow-like birds of the Subarctic on the example of birds of the Lower Ob region // Sib. Ecol. Journal. 2005. N. 3. Pp. 475–487.
22. Ryzhanovsky V.N. The role of photoperiodic conditions in the life of passerine birds of high latitudes // Zool. Journal, 2008. Vol. 87. N. 6. Pp. 732–747.
23. Ryzhanovsky V.N. Geographical variability of white wagtail molts *Motacilla alba dukhunensis*. 1. Post-juvenile molt // Rus. Ornithol. Journal. 2011. V. 20 (700). Pp. 2135–2155.
24. Ryzhanovsky V.N. Ecology of the Rump (*Eremophila alpestris flava* Gm.) and the Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis* L.) in the Subarctic and the Arctic – a Comparative Aspect // Sib. Ecol. Journal. 2015. N. 3. Pp. 379–387.
25. Ryzhanovsky V.N. Completeness of seasonal molts of passerine birds (Aves, Passeriformes) of North-Western Siberia // Sib. Ecol. Journal. 2017. N. 5. Pp. 583–594.
26. Ryzhanovsky V.N. Annual cycles of the wagtails (Passeriformes, Motacillidae) of North-Western Siberia: a comparative aspect // Zool. Journal. 2018. Vol. 97. N. 5. Pp. 559–571.
27. Ryzhanovsky V.N. Annual cycles of passerine birds (Passeriformes) in the north of Western Siberia: an adaptive aspect // Bulletin of Tver State University. Ser. Biology and Ecology. 2019. N. 1 (53). Pp. 188–202.
28. Ryzhanovsky V.N. Annual cycles of the warblers (Passeriformes, Sylviidae) of North-Western Siberia and the features of their changes during the warming of the Subarctic // Sib. Ecol. Journal. 2022. N. 2. Pp. 215–225.
29. Ryzhanovsky V.N. Ecology and Annual Cycles of the Bunting (Emberizidae, Aves) of North-Western Siberia as a Reflection of Adaptations to the Subarctic and Arctic Conditions // Zool. Journal. 2023. Vol. 102. N. 10. Pp. 1139–1151.
30. Ryzhanovsky V.N., Gilev A.V. On the hierarchy of factors determining the timing of the arrival of passerine birds (Passeriformes) in the Priobskaya forest tundra // Zool. Journal. 2020. Vol. 98. N. 12. Pp. 436–449.
31. Ryzhanovsky V.N., Riabitsev V.K. Biology and ecology of the red finch (*Acanthis flammea* sensu lato, Passeriformes, Fringillidae) in Yamal and the Priobskaya forest-tundra // Zool. Journal. 2021. Vol. 99. N. 2. Pp. 209–219.
32. Ryzhanovsky V.N., Riabitsev V.K., Gilev A.V. Breeding success of passerine birds (Passeriformes) The Ob Forest-Tundra and the Yamal Peninsula // Ecology. 2022. N. 2. Pp. 140–144.
33. Ryzhanovsky V.N., Riabitsev V.K., Gilev A.V. Latitudinal temperature characteristics of arrival, nesting, and departure of passerine birds (Passeriformes, Aves) of the north of Western Siberia // Zool. Journal. 2024. Vol. 103. N. 8. Pp. 79–86.
34. Rymkevich T.A., Savinich I.B., Noskov G.A. Moulting of Passerine Birds in the North-West of the USSR. Leningrad: Leningrad University Press. 1990. 304 p.
35. Ryabitsev V.K., Tyulkin Yu.A. Two broods of the horned lark *Eremophila alpestris* in the Subarctic // Ornithology. M.: MSU. 1985. Vol. 20. Pp. 193–194.
36. Riabitsev V.K., Ryzhanovsky V.N. Birds of the Yamal Peninsula and the Ob Forest-Tundra. Moscow–Yekaterinburg: Kabinetny Ucheny. 2022. Vol. 2. 392 p.
37. Kishchinsky A.A. The Avifauna of Northeast Asia. M.: Nauka. 1988. 289 p.
38. Chernov Yu.I. Natural Zonation and Terrestrial Wildlife. M.: Mysl. 1975. 222 p.
39. Shilov I.A. Physiological Ecology of Animals: Textbook. M.: Vysshaya Shkola, 1985. 328 p.
40. Shiyatov S.G., Mazepa V.S. Climate / Nature of Yamal. Yekaterinburg, Nauka. 1995. Pp. 32–68.
41. Yudkin V.A. Ecological Aspects of the Geography of Birds in Northern Asia. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch. 2009. 416 p.
42. Ali S. Bird migration studies in India // Transcontinental connections of migratory birds and their role in the distribution of arboviruses. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch. 1972. Pp. 42–53

43. *Green G.H., Summers R.W.* Snow Bunting moult in Northeast Greenland // *Bird Study*. 1975. Vol. 22. N 1. Pp. 9–17.
44. *Haartman L. von.* Der Trauerfligelschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie // *Acta Zool.Fenn.* 1954. N 83. Pp. 1–96.
45. *Hecke P. von.* Zur Brutbiologie des Baumpiepers (*Anthus trivialis*): Legeperiode, Gelegegrösse, Bruterfolg // *J. Ornithol.* 1979. Bd. 120. N. 1. S. 12–29.
46. *Järvinen A., Linden H.* Timing of breeding and clutch size in Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ornis Fenn.* 1980. Vol. 57. N. 3. Pp. 112–116.
47. *Kiitorov P., Shamin R., Bairtein F., et al.* Eurasian-African vs Asian Migration systems: comparison of Body Mass Variation in two Leaf Warbler Species during Fall Migration // 27-th International Ornithological Congress, Vancouver, Canada, August 19-26 2018 / Abstract Vancouver Canada. 2018. Pp. 260.

*Сведения об авторе**About Autor*

Вячеслав Николаевич Рыжановский – ведущий научный сотрудник, доктор биологических наук, Институт экологии растений и животных УрО РАН Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru

Vatheslav Nikolaevich Ryzhanovskiy – Leading scientific collaborator Dr. of Sci. in Biology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation
e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru

Поступила в редакцию 25.11.2025
После доработки 20.03.2026
Принята к публикации 24.03.2026

Received November 25, 2025
Revised March 20, 2026
Accepted March 24, 2026

УДК 569.723

DOI: 10.7868/S3034545626040052

Обзор

Полуторавековая дискуссия: что мы знаем о тарпане (*Equus ferus*, Equidae, Perissodactyla)

Н.А. Пластеева*, П.А. Косинцев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация

*e-mail: natalya-plasteeva@yandex.ru

Аннотация. Статья посвящена историографическому обзору взглядов на тарпана, а также анализу последних данных в исследовании древней ДНК по проблеме происхождения домашних лошадей. Систематизированы основные публикации, которые затрагивают тему тарпана и которые были изданы начиная с середины XVIII в. Обозначены аспекты, которые остались неизученными или дискуссионными. Рассмотрены направления дальнейшего изучения диких лошадей, обитавших в Евразийском степном поясе в геологическом прошлом, задолго до начала процесса доместикиции.

Ключевые слова: дикие лошади, Евразийская степная зона, голоцен, вымирание

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Государственной программы РФ “История формирования современной биоты Урала и прилегающих территорий за последние 150 тыс. лет” (2019–2027) (тема 122021000095-0).

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

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

Вклад авторов. Концепция обзорной статьи – ПНА; анализ данных литературы – ПНА, КПА; написание рукописи – ПНА, КПА; работа со списком литературы и рисунками – ПНА.

Благодарности. Авторы признательны Н.Н. Спасской (Зоологический музей МГУ) за предоставленную литературу, рецензентам и научному редактору – за внимательное прочтение работы и сделанные замечания.

Ссылка для цитирования: Пластеева Н.А., Косинцев П.А. Полуторавековая дискуссия: что мы знаем о тарпане (*Equus ferus*, Equidae, Perissodactyla) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. 71–86. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040052>

Discussion that Spans 150 Years: What Do We Know about Tarpan (*Equus ferus*, Equidae, Perissodactyla)

N.A. Plasteeva*, P.A. Kosintsev

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

**e-mail: natalya-plasteeva@yandex.ru*

Abstract. The article is devoted to a historiographical review of studies on tarpan, as well as an analysis of the latest data in the study of ancient DNA on the problem of the origin of domestic horses. Such works include travel descriptions and reports, monographs and scientific articles published in Russia since the 18th century. We summarized original description of tarpan, their existing images, and detailed scientific examination of skeletal remains of two preserved specimens. The purpose of this article is to analyze the problems in the study and to highlight the aspects that have remained unexplored or debatable. There are a number of issues that require further research. Of particular interest is morphological description of wild horses that lived in the Eurasian steppe belt long before the domestication.

Keywords: wild horses, Eurasian steppes, Holocene, extinction

Funding. This work was supported by State Program of the Russian Federation “The history of the formation of the modern biota of the Urals and adjacent territories over the past 150 000 years” (2019–2027) (№ 122021000095-0).

Ethics declarations. This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

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

Authors' contribution. Concept of the manuscript – PNA; analysis of published sources – PNA, KPA; writing of the manuscript – PNA, KPA; preparation of figures and bibliography – PNA.

Acknowledgements. The authors are grateful to N.N. Spasskaya (Zoological Museum of Moscow State University) for the literature provided, and to the reviewers and the scientific editor for their careful reading of the work and comments.

For Citation: Plasteeva N.A., Kosintsev P.A. Discussion that Spans 150 Years: What Do We Know about Tarpan (*Equus ferus*, Equidae, Perissodactyla). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4, pp. 71–86 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040052>

ВВЕДЕНИЕ

Дикие лошади подрода *Equus* непрерывно обитали в умеренной зоне Евразии на протяжении четвертичного периода и лишь с началом голоцена, вслед за исчезновением перигляциальных ландшафтов и формированием сплошной лесной зоны, их ареал сократился и ограничился преимущественно зоной евразийских степей (Sommer et al., 2011; Пластеева и др., 2020).

Голоценовые дикие лошади традиционно привлекали внимание исследователей лишь в контексте одомашнивания. До настоящего времени не проводилось систематического изучения их костных остатков. Имеющиеся работы ограничены описанием возрастного состава и размеров костей лошадей из археологических памятников (Громова, 1949; Цалкин, 1970; Бибикова, Белан, 1981; Ахинжанов и др., 1992; Levine et al., 1999; Гайдученко, 2017). Их изучение было затруднено, прежде всего, отсутствием очевидных физических изменений в скелете лошади, связанных с одомашниванием, и, как следствие, сложностями в различении остатков домашней и дикой форм. Наиболее массовый костный материал происходит из неолитических и энеолитических памятников Восточной Европы и Казахстана. Так как время и место одомашнивания долго оставались предметом дискуссии, костные остатки лошадей из этих памятников не могли быть достоверно отнесены к дикой или домашней форме. Однако недавний палеогенетический анализ костей лошадей из разных регионов Евразии показал, что одомашнивание лошадей и их дальнейшее распространение произошло около 2200 cal BC в степях Волги и Дона (Librado et al., 2021; 2024). Лошади более раннего времени, обитавшие в степной зоне России и Казахстана, а также в других регионах, не являются предками современных домашних лошадей. Вытеснение диких лошадей происходило постепенно. Последние представители этого вида, обитавшие в дикой природе — тарпаны, дожили до современной эпохи. Еще в XVIII в. тарпаны были широко представлены в южнорусских и казахстанских степях, однако не были приняты попытки полноценного научного изучения этих лошадей или сохранения и обеспечения их дальнейшего существования в диком состоянии.

Долгое время представление о тарпанах ограничивалось описаниями их внешнего вида и образа жизни в природе, сделанными естествоиспытателями и путешественниками. Первый живой экземпляр тарпана был передан для научного изучения в Академию наук в Петербурге лишь в 1862 г. С этого момента начинается научная дискуссия о возможности существования диких лошадей в евразийских степях, растянувшаяся более чем на 150 лет. К концу XIX в. тарпаны повсеместно

исчезли, от бывшего множества этих животных ничего не осталось, и до наших дней сохранились только два музейных экземпляра. Мы считаем необходимым вернуться к первоисточникам, в которых приводится описание экстерьера тарпанов, а также обобщить результаты морфологического и молекулярно-генетического изучения двух последних особей. В настоящей работе мы систематизировали и критически осмыслили известные сведения о тарпанах, опубликованные с середины XVIII века.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами собраны и проанализированы публикации натуралистов, путешественников и профессиональных зоологов, которые изданы в России с середины XVIII в. и в которых приводятся первичные описания тарпанов или обзоры имеющихся данных. Объединены разрозненные сведения о внешнем виде этих животных, включая их изображения, о результатах морфометрического и молекулярно-генетического методов анализа последних сохранившихся экземпляров.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Взгляды на систематическое положение тарпана

Первые упоминания о диких лошадях, которые водятся в степной зоне Восточной Европы, а именно в Северном Причерноморье, в письменных источниках относятся к XVI в. (Кириков, 1983). Термин “тарпан” впервые появляется в работах исследователей Западной Сибири. Первое упоминание датируется 1745 г.: согласно сведениям, собранным путешественником и исследователем Г.И. Потаниным (1867) в архиве правления области Сибирских киргизов, киргиз-кайсаки охотились на “тарпан”, т.е. диких лошадей, с целью получения мяса. Позднее П.И. Рычков (1762) упоминает о диких лошадях Заяицкой степи в первой половине XVIII в. — тарпанах и куланах. Происхождение тарпанов и их связи с другими дикими и домашними лошадьми долгое время оставались спорными.

Первое описание внешнего вида тарпана сделал С.Г. Гмелин, вживую наблюдавший диких лошадей недалеко от Воронежа во время своей Астраханской экспедиции в 1768 г. Из текста работы (Gmelin, 1770) следует, что он не называет виденных им диких лошадей тарпанами. Очевидно, это слово ему незнакомо, хотя, как сказано выше, в это время оно уже используется (Рычков, 1887) для обозначения диких лошадей, обитавших за р. Урал. Позднее П.С. Паллас, путешествуя по югу Российской империи, встретил в завожских степях диких лошадей, которых он уже именует тарпанами.

Однако он считал, что это были одичавшие домашние лошади, которые “по большей части расплодились от ушедших дворовых лошадей” (Паллас, 1773, с. 316–317) и теперь распространены на всем пространстве степей в междуречье Дона и Урала, а также в Барабинской низменности (Паллас, 1778, с. 82). Описание тарпана П.С. Паллас приводит в разделе, посвященном домашним лошадям *Equus caballus* (L. 1758) (Pallas, 1811, с. 256). В 1785 г., опираясь на описание С.Г. Гмелина, П. Боддарт дал тарпану видовое название *Equus ferus* (Boddaert, 1785), таким образом считая тарпана диким видом, разновидностью которого является домашняя лошадь (Boddaert, 1785). В 1786 г. И.П. Фальк упоминает диких лошадей, или тарпанов, из Причерноморских степей под названием *Equus sylvestris* (Falk, 1786, p. 290).

Несмотря на собранные и опубликованные свидетельства об этих животных, тарпаны, к сожалению, не стали в свое время объектом полноценного научного изучения. После сообщений вышеуказанных натуралистов XVIII в. новых данных о диких лошадях не было опубликовано вплоть до 1862 г., когда был добыт первый живой экземпляр тарпана. Животное было поймано жеребенком в Таврической губернии и передано И.Н. Шатиловым в Московский Зоологический сад в 1862 г., а затем в Академию наук в Петербурге. Вышеуказанного “Таврического” тарпана дикой лошадью не признали: Ф.Ф. Брандт, осмотревший животное, заключил, что экземпляр не обнаруживает ни окраса, ни других признаков диких лошадей (Brandt, 1871), является “скверной крестьянской лошадежкой” и, как следствие, не представляет научной ценности (Шатилев, 1884). Однако И.Н. Шатилов, убежденный в дикой природе тарпанов, доставил в 1864 г. в Москву второй экземпляр тарпана и позднее опубликовал всю собранную им информацию в своей работе “Сообщение о тарпанах” (1884). Одним из первых поддержал идею о дикой природе тарпана А.Ф. Брандт (1884). Он считал, что тарпаны обитали в восточноевропейских степях задолго до современности. Дискуссия о последнем представителе диких лошадей получила новое развитие после того, как в 1879 г. Н.М. Пржевальский доставил из Джунгарии шкуру и череп дикой лошади, которая впоследствии была описана И.С. Поляковым под именем *Equus przewalskii* (Poljakov, 1881). В связи с этим возник вопрос — как соотносятся между собой тарпан и лошадь Пржевальского?

Первая работа, посвященная обобщению всех сведений о тарпане, опубликована Ф.П. Кеппеном в 1895 г. Он рассматривал тарпанов как диких лошадей, прямых потомков местных лошадей более раннего геологического периода, которые

имели постоянные признаки — масть, форму головы, рост, наличие черного ремня по спине и т.д. Ф.П. Кеппен был убежден, что тарпан “...как по наружности своей, так и по анатомическому строению, составлял совершенно особую породу, которая при том, из всех диких лошадей, наиболее приближалась к ослу...” (Кеппен, 1895, с. 149). Не соглашался с ним Д.Н. Анучин, считая, что приводимые Ф.П. Кеппеном типичные признаки тарпана присущи и другим породам лошадей, т.е. не являются специфичными, а “...преобладание мышастой масти у тарпанов объясняется ... возвращением к типу первобытной породы, преобладавшей в крови домашних лошадей соответственных местностей” (Анучин, 1896, с. 259). По мнению Д.Н. Анучина, обитавшие в XVIII в. тарпаны — это сильно смешанные с одичавшими лошадьми особи, а настоящие дикие лошади исчезли задолго до XII в.: “диких лошадей в первобытном виде мы собственно не знаем, так как нет местности, где бы водились только они, и не встречались бы также и домашние” (Анучин, 1896, с. 268–269).

И.Д. Черский, сравнивая относительные размеры черепов последних тарпанов, отметил, что они схожи между собой и заметно отличаются от черепов других представителей рода *Equus*. Качественные и количественные краниальные признаки, по мнению И. Черского, позволяют отнести тарпана к восточной группе лошадей, тогда как короткая пястная кость сближает его с современными европейскими породами. В итоге исследователь приходит к заключению, что “...череп обоих тарпанов необходимо было бы отделить от других [лошадей] в роли представителей одной, самостоятельной породы” (Черский, 1891, с. 428).

Не соглашался с утверждением, что лошади, обитавшие в южнорусских степях в историческое время, представляют собой одичавшую домашнюю лошадь, и А.А. Браунер. Он сближал тарпана с ископаемыми лошадьми Европы и севера Сибири, а также европейскими заводскими породами домашних лошадей на основании признака массивности пястной кости. Вышеперечисленных лошадей он отнес к категории средненогих, тогда как лошадь Пржевальского и абorigенные восточные породы — к категориям полутонконогих и тонконогих лошадей (Браунер, 1916). По его мнению, тарпан — это или дикая лошадь, или домашняя, которая одичала намного раньше, во время великого переселения народов (Браунер, 1916).

Впоследствии детальное морфологическое сравнение не только черепа, но и посткраниального скелета тарпана с другими дикими лошадьми провела В.И. Громова. Она отметила многочисленные отличия тарпана от лошади Пржевальского, выражавшиеся в строении и размерах черепа,

относительных размеров костей конечностей (1959, 1963). Значения некоторых из этих признаков не трансгрессировали у тарпана и лошади Пржевальского, что дало ей возможность отнести этих двух представителей к разным видам. Наблюдаемые ею различия сохранялись, даже если считать тарпана гибридом диких и домашних лошадей, одичавшей лошастью или предком домашней породы. Отличия тарпана от позднеплейстоценовых лошадей Восточной Европы, выраженные в абсолютных и относительных размерах костей скелета, позволили В.И. Громовой высказать предположение, что тарпан не является их потомком, а появился в европейской степной зоне в голоцене, возможно, из Азии (Громова, 1949).

Таким образом, три исследователя — И. Черский, А. Браунер, В. Громова — подчеркивают морфологическую обособленность тарпана и его отличие от лошади Пржевальского и рассматривают тарпана как дикую лошадь, но расходятся во взглядах на то, откуда он ведет свое происхождение.

В 1912 г. вышла в свет работа О. Антониуса “Was ist der “Tarpan”?” (Что такое “тарпан”?), в которой рассматриваются взаимоотношения тарпана с дикими и домашними лошадьми. О. Антониус считал тарпанов последними прямыми, хотя и выродившимися, потомками настоящих диких лошадей, отличных от лошади Пржевальского (Antonius, 1912). Опираясь на описание С.Г. Гмелина и не зная о работе П. Бодарта, он предложил дать тарпану видовое название в честь его первооткрывателя. Согласно правилам зоологической номенклатуры, название, данное О. Антониусом — *Equus gmelini* (Antonius, 1912), ныне рассматривается как младший синоним видового названия *Equus ferus* (Usage ..., 2003).

Т. Ветуляни, на основании сравнения остеологических коллекций польских коников из Беловежской пуши, которых он считал потомками настоящих диких лошадей, с ископаемыми лошадьми Европы и последними, “шатиловскими”, тарпанами описал лесную форму тарпана (*E. c. gmelini forma sylvatica* Vet., 1928). Им были отмечены метрические различия между лесным и степным тарпаном. По мнению Т. Ветуляни, “тарпан из степей южной России, известный нам также по ископаемым остаткам средней и северо-западной Европы ... из ледникового и послеледникового периода, впоследствии преобразовался под влиянием послеледниковых климатических перемен в экологический лесной вид ...” (Ветуляни, 1952, с. 729).

В.Г. Гептнер (1955) считал, что в прошлом, несомненно, имела место гибридизация тарпанов с домашними лошадьми и это отражалось на их экстерьере, однако тарпанов следует считать дикими. В целом он рассматривал дикую лошадь как политипический вид, с подвидовым статусом

степного тарпана, лесного тарпана и джунгарского тарпана, т.е. лошади Пржевальского (Гептнер, 1955). По мнению исследователя, морфологические различия между степным тарпаном и лошадью Пржевальского установлены на недостаточном количестве экземпляров и могут отражать индивидуальную или групповую изменчивость. Таким образом, он предлагает использовать для тарпана видовое название *Equus przewalskii*. Зона гибридизации двух подвидов — европейского и джунгарского тарпанов — могла находиться в междуречье Волги и Урала (Гептнер и др., 1961).

Подробных описаний диких лошадей, обитавших в степях за Уралом, не было, и точного представления, что это были за лошади, не существовало. Имеется краткая информация в работах П. Рычкова (1887) и Э. Эверсмана (1850) об обитании в западноказахстанских степях тарпана, которого они считали дикой лошадью. Поэтому некоторые исследователи допускали, что к востоку от реки Волга (Соколов, 1959) или, по крайней мере, от реки Тобол (Бажанова, 1954; Кожамкулова, 1958, 1981) обитала лошадь Пржевальского, а не тарпан. Обитание европейского тарпана допускалось лишь в северо-западном Казахстане, вслед за П. Рычковым (1887), который сообщал о тарпанах за р. Урал. Однако морфометрический анализ костей лошадей из археологических памятников Западной Сибири и Казахстана, относящихся к периоду энеолита, продемонстрировал, что они принадлежат дикой лошади *Equus ferus*, а не лошади Пржевальского (Косинцев и др., 2013). По результатам работы вышеуказанные лошади оказались тождественны лошадям, обитавшим в степях Восточной Европы, т.е. южнорусскому тарпану, следовательно, на всем пространстве евразийских степей до Алтая был представлен лишь один вид диких лошадей.

Изучение размерных признаков двух черепов тарпанов методами статистического анализа показало конспецифичность последних представителей тарпанов и домашних лошадей (Спасская, Павлинов, 2008). Результаты исследования демонстрируют, что “шатиловские” тарпаны были гибридами: по большинству изученных зубных и черепных признаков они обнаруживают значительное сходство с аборигенным породами домашней лошади, но не с лошадью Пржевальского.

Таким образом, все эти годы неоднократно высказывались сомнения в дикой природе тарпана, однако большинство исследователей считало его, во-первых, диким животным, возможно, с той или иной примесью домашней лошади, и во-вторых, отдельным от лошади Пржевальского видом. Главной проблемой в изучении тарпана стало то, что морфологические различия установлены на недостаточном

числе исследованных экземпляров. По современным представлениям лошадь Пржевальского рассматривается как отдельный вид *E. przewalskii* или объединяется с европейским тарпаном в вид *E. ferus* в его расширенной трактовке (Groves, Grubb, 2011; Млекопитающие России, 2012).

Некоторую ясность в многолетнюю дискуссию внесли результаты молекулярно-генетического исследования. Полногеномный анализ ДНК, полученной из образца кости тарпана (“Таврического”), показал, что последний не является ни диким предком всех современных домашних лошадей, ни одичавшей домашней лошади (Librado et al., 2021). Изученный образец попал в один кластер с лошадьми из археологических памятников неолита — энеолита — бронзового века Восточной Европы (3500–2600 BC). Этот кластер близок к кластеру, который объединяет всех современных домашних лошадей и который получил условное название DOM2. Кроме того, изученный экземпляр тарпана, наряду с современными домашними лошадьми, противостоит кладе лошадей из энеолитических поселений Казахстана (ботайско-терсекская культурная общность), которые формируют сестринскую им группу. “Таврический” тарпан относится к группе лошадей, которая появилась в результате смешения лошадей бронзового века Центральной Европы (культура шнуровой керамики) и лошадей Восточной Европы. Филогенетические реконструкции позволили выявить географический регион, где, вероятно, жили предки “Таврического” тарпана — это западная окраина евразийской степной зоны (современная западная Украина). Включение в дальнейшем в генетический анализ второго коллекционного экземпляра тарпана позволит уточнить его положение в генетической структуре диких и домашних лошадей.

Внешний вид, строение черепа и посткраниального скелета тарпана

Первое описание внешнего вида тарпана сделал С.Г. Гмелин, который охотился на диких лошадях недалеко от Воронежа в 1768 г. Мы приводим ниже данную им характеристику лошадей: “В 45 км от Бобровска, в с. Чихонке, Гмелин увидел «бегущих вместе шесть лошадей, которые, завидя охотников, с несказанною скоростью ударились бежать»”. “Полудни, — сообщил путешественник, — увидели мы их стадо, попереди которого бежал жеребец, предводительствующий прочими. Крестьяне говорили, что как скоро низложен будет жеребец, то нетрудно будет их поймать. Для того употребили они все свои силы, чтобы его заманить в тенета... Самые большие дикие лошади величиною едва могут сравниться с самыми малыми домашними лошадьми. Голова у них чрезмерно

толста. Уши весьма остры и бывают такой же величины, как у домашних лошадей (такие были у пойманных мною на охоте), или долги, почти как у осла, и опустились вниз. Глаза у них огненные. Грива весьма коротка и курчава. Хвост у иных густ, у иных редок, однако всегда короче, чем у домашних лошадей. Цветом схожи на мышей, и сей признак примечен на всех находящихся в сих местах диких лошадях, хотя, впрочем, писатели упоминают о белых и пепелистых. Однако цвет на брюхе у них сходствует с пепелистым, а ноги, начиная от колена до копыта, черны. Шерсть на них весьма долга и столь густа, что при осязании более похожа на мех, нежели на лошадиную шерсть. Они бегают с несказанной скоростью, по крайней мере вдвое против доброй домашней лошади. При малейшем шуме приходят в страх и убегают. Каждое стадо имеет предводителем жеребца, который идет наперед, а другие ему следуют. Сие самое причиною, что как скоро его убьют, то прочие рассыпаются, не знают, куда бежать, и таким образом попадают в руки охотникам... Дикий жеребец весьма падок до домашних кобыл; и если он может успеть в своем намерении, то уводит их с собою... Дикий жеребец увидел одиножды ходящего в поле домашнего жеребца с кобылами. Ему нужна была до последних, но как первый не хотел до сего допустить, то произошла между ними жестокая брань. Домашний жеребец оборонялся ногами, а дикий грыз своего неприятеля зубами и напоследок, невзирая на все сопротивление соперника, загрыз его до смерти. Оставшись победителем, овладел он добычею. Для того неудивительно, что крестьяне изыскивают всевозможные средства для защищения себя от их обид и прогоняют их далее в степи... Ловящиеся всегда тенетами живые дикие лошади с великим трудом оставляют свою дикость и приучаются к работе” (Гмелин, 1771. Цит. по: Соколов, Парнес, 2002, с. 6–7). К сожалению, С.Г. Гмелин не оставил шкуры или скелета описываемых им животных. В своей работе он приводит лишь рисунок жеребенка (рис. 1), хотя в тексте описывает экстерьерные признаки взрослых особей.

П.С. Паллас также приводит краткое описание внешнего вида тарпанов и рисунок добытого жителями Тоцкой крепости жеребенка (рис. 2). Из его описания следует, что тарпаны “большей частью гнедые, рыжие или буланые” по причине постоянного смешивания с домашними кобылами, коих одичавшие жеребцы уводят из табунов кочевых народов (Паллас, 1778, с. 83), а пегих среди них нет (Паллас, 1773, с. 317). В своем фундаментальном труде “Zoographia Rosso-Asiatica” (1811) Паллас дает следующее описание тарпана: лошадь с хвостом, покрытым с обеих сторон щетинистыми волосами, с довольно короткими ушами. Большинство из них серо-коричневого или бледно-серого цвета,

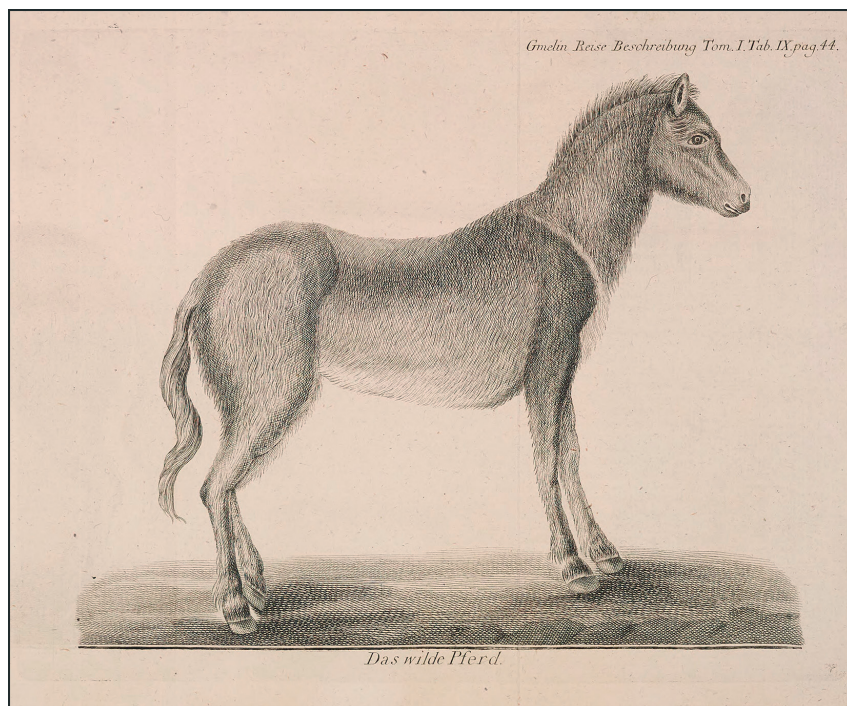


Рис. 1. Изображение жеребенка дикой лошади, приведенное в работе С.Г. Гмелина (Gmelin, 1770)
Fig. 1. The depiction of the foal of the wild horse made by S.G. Gmelin (Gmelin, 1770)

с темной гривой, полосой на спине и хвостом, с беловатой мордой. Они меньше ростом, чем домашние, с большей головой, более длинными ногами, немного большими ушами, слегка загнутыми на кончиках. Лоб над глазами более выпуклый, с завитком между глазами. Грива от промежутка между глазами до лопаток, не очень длинная, слегка приподнятая. Обитают тарпаны от Днепра до Алтайского хребта, не выходя за пределы умеренных зон, примерно до 50° с.ш. (Pallas, 1811, p. 260).

По сообщениям И.П. Фалька, который вживую диких лошадей не видел, но собрал о них устные сведения, тарпаны едва достигают размеров обычных лошадей, длинношерстные, с большими головами и большими свисающими ушами; большинство мышино-серые с черной полосой на спине, короткой черной гривой и коротким, черным хвостом; некоторые бывают и других цветов, от беловато-пегого до коричневого, рыжего (Falk, 1786, p. 291).

Известный рисунок Ч.Г. Смита, художника и натуралиста, был выполнен на основании устных описаний местных жителей, а не с натуры (рис. 3). По сообщениям автора, тарпаны имеют небольшие размеры тела, “не крупнее мула”, окрас неизменно коричневый, кремовый или серый, жесткую гриву, а также дикий нрав, отчего не приручаются (Smith, 1841, с. 163–164). Тарпаны совершают сезонные

миграции и, хотя и уводят домашних кобыл, местные жители хорошо различают тарпанов, домашних лошадей и их гибридов.

Существуют также описания очевидцев, которые наблюдали тарпанов, уже редких на тот момент, в южной России в конце XIX в. Эти описания собраны воедино в работах Ф.П. Кеппена (1895) и А.А. Браунера (1923). Согласно им, отличительными чертами тарпанов были небольшой рост, большая голова с выпуклым лбом, мышастая масть с черным ремнем по спине и черными ногами, короткая и почти прямостоячая грива, редко — с челкой. Таким образом, все имеющиеся описания внешнего вида и телосложения тарпанов достаточно близки между собой.

Подробных описаний или изображений тарпанов азиатских степей нет. П.И. Рычков в “Топографии Оренбургской” (1887, с. 206) так описывает тарпанов Заяицкой (Зауральской) степи: “ростом со среднюю лошадь, только круглее, шерстью саврасые и голубые, другим цветом шерсти бывают, но редко. От киргизских лошадей отличны они головами, потому что головы у них больше и на лбу имеют впадины”. Э.А. Эверсман в своей работе “Естественная история Оренбургского края” (1850) упоминает тарпанов, которых он считает дикими и которых он видел в степях на восток от Каспийского моря. Исследователь отмечает постоянство размеров, склада и окраса животных:

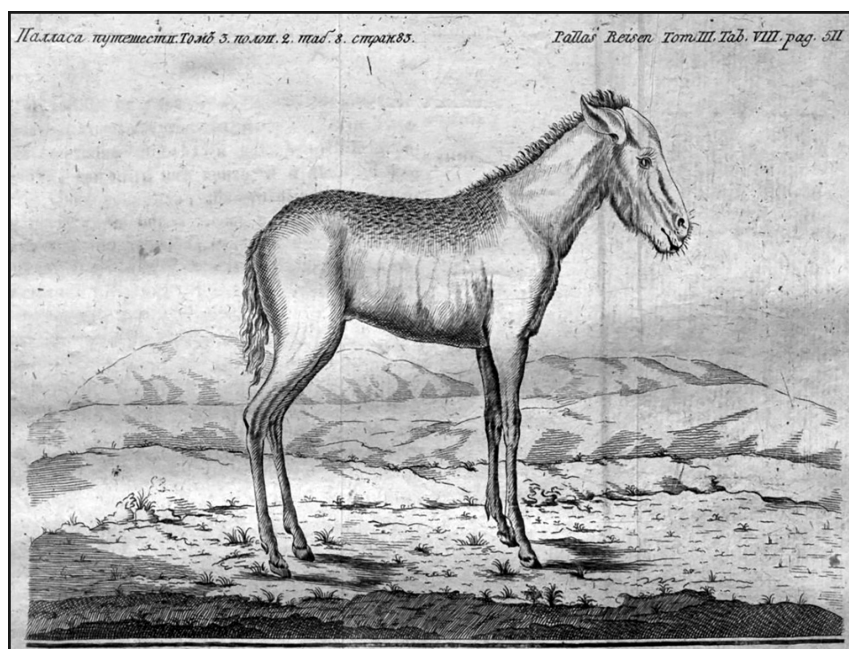


Рис. 2. Изображение жеребенка тарпана, приведенное в работе П.С. Палласа (Паллас, 1778)

Fig. 2. The depiction of the foal of the tarpan made by P.S. Pallas (Pallas, 1778)

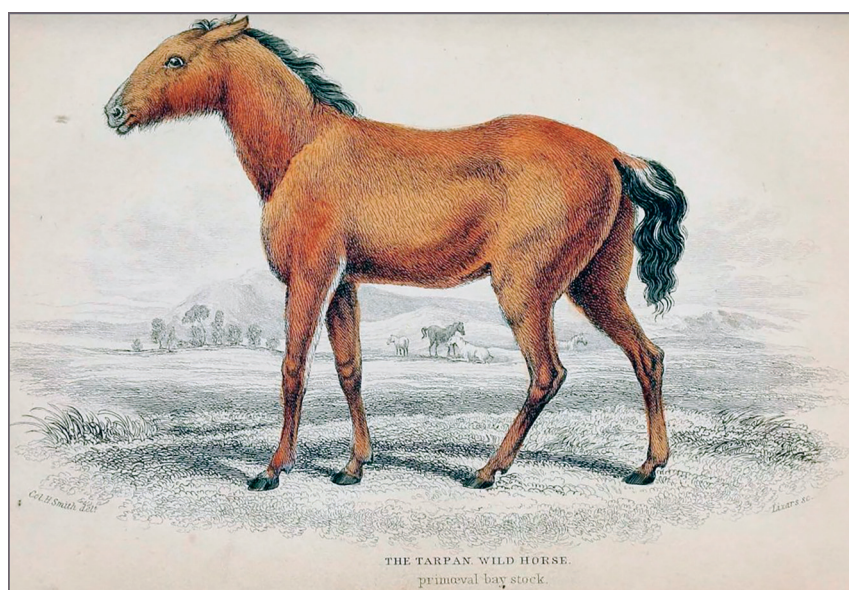


Рис. 3. Изображение тарпана, приведенное в работе Ч.Г. Смита (Smith, 1841)

Fig. 3. The depiction of the tarpan made by Ch.H. Smith (Smith, 1841)

тарпаны ростом ниже домашней лошади, с большой головой, короткой и кудрявой гривой, цвет шкуры — серый или песочный, полоса вдоль спины и хвост — темно-бурые.

При первоначальном описании вида не был выделен голотип тарпана, не описаны экземпляры типовой серии. К настоящему времени сохранились

только два музейных экземпляра — это т.н. “шатиловские” тарпаны, которые представляют собой гибриды с домашней лошадью. Первый экземпляр — скелет тарпана с черепом (коллекция ЗИН № О.521). Животное поймано жеребенком в Таврической губернии (Рахмановская степь) и передано И.Н. Шатиловым в Московский Зоологический

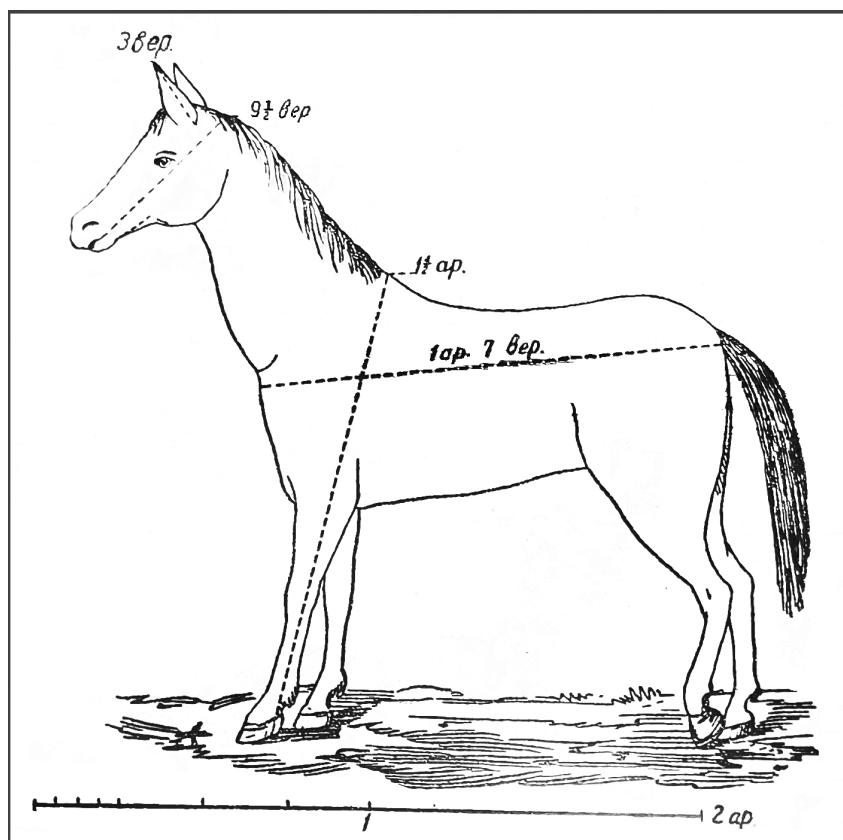


Рис. 4. Рисунок “Таврического” тарпана, сделанный рукой И.Н. Шатилова (Шатилов, 1861)

Fig. 4. The depiction of the “Tavrichesky” tarpan made by I.N. Shatilov (Shatilov, 1861)

сад в 1862 г., а затем в 1863 г. перевезено в Академию наук в Петербурге, где и умерло в 1868 г. Этот экземпляр называют “Таврическим” тарпаном. Жеребец был темно-мышастой масти, со слабым ремнем на спине и более темными до колена ногами. Высота в холке составляла около 107 см (Шатилов, 1861). И.Н. Шатилов пишет, что “перед отправкой животного в Петербург ... снял с него два фотографических снимка в частной фотографии, и это изображение едва ли до сего времени не единственное, снятое с живого экземпляра этой породы” (Шатилов, 1884, с. 4), однако дальнейшая судьба этих изображений неизвестна. Подробное научное описание внешнего вида этого тарпана также отсутствует. Сохранился лишь сделанный самим Шатиловым рисунок с основными промерами (рис. 4).

Второй экземпляр (Зоомузей МГУ S-94535) состоит из черепа, посткраниальный скелет утрачен. Животное поймано жеребенком в Заградовской степи Херсонского уезда Российской империи, было кастрировано, содержалось долгое время в неволе и в 1884 г. в возрасте 18 лет передано И.Н. Шатиловым в Московский зоосад,

где и умерло в 1887 г. Это т.н. “Херсонский” тарпан. И.Н. Шатилов приводит его фотографии (рис. 5) и подробное описание его экстерьера: мышастого цвета, с ремнем на спине, грива, челка и хвост — черно-бурые. Высота в холке у животного составляла 136 см (Шатилов, 1884).

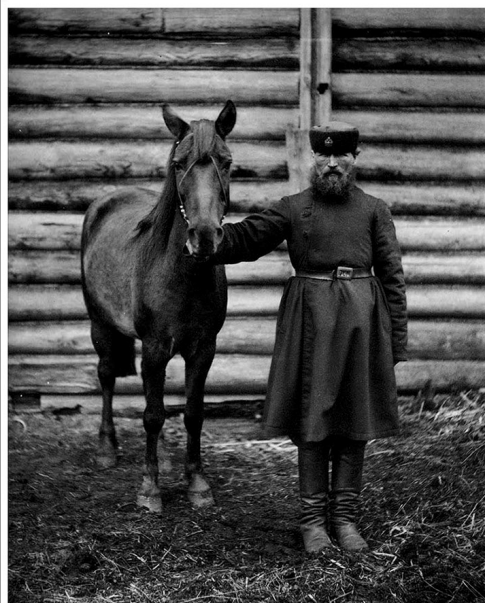
“Шатиловские” тарпаны — единственные экземпляры, достаточно полно исследованные зоологами. Первое морфометрическое описание черепов тарпанов выполнено И.Д. Черским. Он отметил, что два сохранившихся черепа принадлежат наиболее короткомордым особям среди диких и домашних лошадей. Различия между тарпаном и лошастью Пржевальского проявляются в размерах мозговой части черепа, форме лба, строении слезных костей, глазниц, длине носовых костей и т.д. (Черский, 1891). Другим заметным отличительным признаком стал размер пястной кости: ее длина у единственного скелета “Таврического” тарпана оказалась самой короткой среди всех рассматриваемых лошадей, за исключением ослов и куланов, что делало тарпана почти малорослым.

Различия между тарпаном и лошастью Пржевальского проявляются не только в размерах



Фотография Шерера, Набоков и Ко, Газетный переулок.

ТАРПАНЪ ИЗЪ НОВОРОССИИ.
TARPAN DES STEPPES DE LA RUSSIE MÉRIDIONALE.
(JARDIN D'ACCLIMATATION DE MOSCOU.)



Фотография Шерера, Набоков и Ко, Газетный переулок.

ТАРПАНЪ ИЗЪ НОВОРОССИИ.
TARPAN DES STEPPES DE LA RUSSIE MÉRIDIONALE.
(JARDIN D'ACCLIMATATION DE MOSCOU.)



Фотография Шерера, Набоков и Ко, Газетный переулок.

ТАРПАНЪ ИЗЪ НОВОРОССИИ.
TARPAN DES STEPPES DE LA RUSSIE MÉRIDIONALE.
(JARDIN D'ACCLIMATATION DE MOSCOU.)

Рис. 5. Фотографический снимок “Херсонского” тарпана (Шатилов, 1884)

Fig. 5. The photographic image of the “Kherson” tarpan (Shatilov, 1861)

отдельных костей, но и в соотношении отделов посткраниального скелета. Так, для лошади Пржевальского, как и для ослов и куланов, характерны короткое плечо и бедро, но длинные кости стопы и кисти; для тарпана — длинное плечо и бедро при коротких костях стопы и кисти (Громова, 1963). Многие из краниальных особенностей тарпана представляют собой крайние проявления кабаллоидного типа — минимальный излом черепа, наибольший сошниковый индекс, очень большой хоанальный индекс. Однако, в отличие от других представителей подрода *Equus*, у которых относительные размеры костей дистальных отделов конечностей коррелировали между собой, у тарпана, при относительно тонких метаподиях, наблюдались массивные фаланги пальцев (Громова, 1949).

Среди признаков, отличающих тарпана от лошади Пржевальского, также отмечаются следующие: расстояние от сошниковой вырезки до заднего края нёба, длина зубного ряда, основная базальная длина черепа, передняя глазная линия, анатомическая лицевая ось, длина хоанальной трубки, ширина нёба у P2, высота челюсти у середины M1. Эти параметры имеют наименьшие значения у тарпана по сравнению с другими группами лошадей (Спаская, Павлинов, 2008).

Восстановленный ареал

В XVII–XVIII вв. восстановленная северная граница ареала тарпана проходила от Северного Причерноморья на восток по низовьям Волги, нижнему и среднему течению Урала и до Барабинской степи и Предалтайских степей включительно. Южная его граница захватывала степи Предкавказья, Прикаспий и, вероятно, достигала северной оконечности Аральского моря и оз. Балхаш (Гептнер и др., 1961). В более ранние эпохи дикие лошади встречались в лесной зоне Европы (Паавер, 1965; Sommer et al., 2011) и ряде других мест (Пластеева и др., 2020), но их численность в облесенных районах, вероятно, не была высокой.

Что касается времени исчезновения тарпанов, то в лесостепном Поднепровье они уже не встречались в первой половине XVIII в., а в лесостепном Подонье — к концу XVIII в. К началу XIX в. в лесостепи тарпанов почти не было, откуда они ушли в степи Причерноморья (Кириков, 1966; 1979), где и были отловлены последние особи. В XVIII в. тарпаны еще были довольно многочисленны в южной части Волго-Уральского междуречья. По сообщениям очевидцев, они отмечались здесь вплоть до середины XIX в. (Эверсман, 1850; Кириков, 1983), а в степном Казахстане последние свидетельства о диких лошадях относятся к началу XIX в.: Я.П. Гавердовский описывает диких лошадей, виденных им на западной окраине Казахской

степи по пути своей дипломатической миссии в Бухару в 1803–1804 гг. (История Казахстана..., 2007), и еще в 20-х гг. тарпаны имели высокую численность в степях на восток от Каспийского моря (Эверсман, 1850).

ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство исследователей рассматривали тарпанов как диких лошадей. На это указывают устойчивость их внешних черт, приводимых в разных письменных источниках. Результаты молекулярно-генетического анализа демонстрируют, что “Таврический” тарпан не является одичавшей домашней лошастью. Последние особи тарпанов, являясь гибридами с домашними лошадьми, тем не менее продолжали демонстрировать дикий нрав и невозможность приручения, хотя жили большую часть жизни в неволе. А.Ф. Бранд (1884), лично наблюдавший “Таврического” тарпана, описывал его поведение следующим образом: “В течение нескольких лет он попеременно содержался при музее и гостил на даче у одного из академиков, но как тут, так и там вел себя одинаково дурно: опрокидывал и разбивал повозки, кусался и брыкался, при случае сжевывал вывешенное для просушки белье, выхватывал из рук сигары, точно также с тем, чтобы их съесть; с той же целью он похищал и снесенные курами яйца, словом сказать, видно было, что он «рожден для дикой доли»”.

Описанные ранее натуралистами экстерьерные признаки, такие как постоянство окраса шерсти и наличие черного ремня по спине, мелкие размеры тела с крупной головой, короткая стоячая грива, вероятно, являются типичными для тарпанов, т.к. совпадают в описаниях зоологов-натуралистов, видевших животных в природе. У С.Г. Гмелина и П.С. Палласа имеет место расхождение в определении преобладающих мастей — мышастые или гнедые. Однако определение мастей сопряжено с трудностями, т.к. цвет шерсти подвержен индивидуальной, возрастной и сезонной изменчивости, а на живых животных зачастую определяется исследователем издали и может не отражать действительности. Все вышесказанное касается лишь тарпанов, населявших евразийские степи в XVIII–XIX вв. Экстерьерные черты “шатиловских” тарпанов не соответствовали таковым — животные имели длинную свисающую гриву и оволосенный по всей длине хвост — что указывает на значительную помесь с домашней лошастью. Диагностическими признаками, описанными на двух черепах и посткраниальном скелете, являются абсолютные и относительные размеры костей.

В связи с вышесказанным остаются дискуссионными некоторые аспекты в изучении тарпана.

Прежде всего, это вопрос трактовки термина “тарпан”, который зачастую используется как синоним дикой лошади. Как известно, тарпанами, часто — южнорусскими тарпанами — называют всех европейских диких лошадей (Groves, Grubb, 2011). Иногда тарпан рассматривается как подвид лошадей четвертичного периода, имевших сплошной ареал в Северной Евразии (Bennett, Hoffmann, 1999). Однако использование данного названия по отношению к диким лошадям Европы встречает возражения на основании того, что, во-первых, лошади четвертичного периода демонстрируют генетическую неоднородность (Librado et al., 2021; 2024), а во-вторых, описанные из евразийских степей в XVIII — начале XIX вв. тарпаны уже не были однозначно дикими. По мнению некоторых исследователей, идея о дикой лошади, сохранившейся в степях Евразии, не более чем миф (Lovász, Fages, 2021). Таким образом, необходимо внести ясность, считать ли тарпанами всех диких голоценовых лошадей евразийской степной зоны или только тех из них, которые обитали здесь в историческое время.

Необходима комплексная ревизия имеющегося палеозоологического и археозоологического материала по лошадям с привлечением как морфологических, так и генетических методов исследования. В частности, необходима критическая оценка описанных ранее диагностических признаков скелета тарпана. В распоряжении исследователей имеется два экземпляра, и лишь для одного из них сохранился посткраниальный скелет. Для решения вопроса потребуются изучение методами сравнительного морфологического анализа репрезентативных выборок заведомо диких лошадей более ранних эпох — от неолита до бронзового века. Это даст наиболее полную морфологическую

характеристику диких лошадей голоцена, позволит сравнить их с музейными экземплярами тарпана, а также использовать полученные данные в качестве реперной точки в изучении доместициционных изменений в скелете лошади. Накопленные к настоящему времени обширные коллекции по диким лошадям евразийской степной зоны недостаточно изучены, отсутствует представление об экстерьере диких голоценовых лошадей.

Также необходимо рассмотреть обоснованность выделения двух подвидов тарпана — лесного и степного. Как было сказано выше, лесной подвид тарпана был выделен только по морфологическим данным и нуждается в подтверждении методами молекулярно-генетического анализа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог, стоит отметить, что, несмотря на многолетнюю научную дискуссию, в изучении тарпанов сохраняются заметные пробелы. Наши сведения о них фрагментарны и включают описание внешнего вида животных, сделанные натуралистами в XVIII—XIX вв., когда тарпаны еще были многочисленны, а морфологические признаки скелета описаны только на двух особях, которые были пойманы одними из последних в дикой природе. Имеющиеся в распоряжении “шатиловские” тарпаны несут в себе значительную примесь домашних лошадей, поэтому их признаки не могут рассматриваться как специфичные для диких лошадей голоцена. Решение отмеченных выше проблем в изучении тарпана возможно на основе комплексного анализа материалов по голоценовым диким лошадям Северной Евразии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анучин Д. Н.* К вопросу о диких лошадях и об их приручении в России // Журнал Министерства народного просвещения. 1896. Ч. 305. С. 223–269.
2. *Ахинжанов С. М., Макарова Л. А., Нурумов Т. Н.* К истории скотоводства и охоты в Казахстане. Алма-Ата: Гылым, 1992. 218 с.
3. *Бажанова М. В.* Влияние хозяйственной деятельности человека на распространение и численность охотничье-промысловых зверей Казахстана. Дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, Ин-т зоологии АН КазССР, 1954. С. 206–223.
4. *Бибикина В. И., Белан Н. Г.* Раннеголоценовый тарпан на территории Северо-Западного Причерноморья // Вестник зоологии. 1981. № 3. С. 21–26.
5. *Брандт А. Ф.* Дикая лошадь // Нива. 1884. № 38. С. 906–913.
6. *Брандт А. Ф.* Дикая лошадь // Нива. 1884. № 39. С. 930–931.
7. *Брандт А. Ф.* Дикая лошадь // Нива. 1884. № 40. С. 954–955.
8. *Браунер А. А.* Материалы к познанию домашних животных России. I. Лошадь курганных погребений Тираспольского уезда Херсонской губернии // Записки Общества сельского хозяйства Южной России. 1916. Т. 86. № 1. 184 с.
9. *Браунер А. А.* Сельскохозяйственная зоология. Одесса: Государственное Изд-во Украины, 1923. С. 91–98.
10. *Ветуляни Т.* Проблема тарпана на фоне новейших работ Академии Наук СССР по истории лошадей в старом свете // Зоологический журнал. 1952. Т. XXXI. Вып. 5. С. 727–735.

11. Гайдученко Л.Л. Археозоологические материалы из раскопок Кумкешу 1 // Калиева С.С., Логвин В.Н. Поселение Кумкешу 1 — эталонный памятник терсекской культуры. Материалы и исследования по археологии Казахстана. 2017. Т. IX. Астана: Қазақ ғылыми-зерттеу мәдениет институтының баспа тобы. С. 282–301.
12. Гептнер В.Г. Заметки о тарпанах // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. Вып. 6. С. 1404–1423.
13. Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа, 1961. С. 700–707.
14. Громова В.И. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 374 с.
15. Громова В.И. О скелете тарпана (*Equus caballus gmelini* Ant.) и других современных диких лошадей (часть 1) // Бюллетень Московского общества испытат. природы. Отд. Биол. 1959. Т. LXIV. Вып. 4. С. 99–124.
16. Громова В.И. О скелете тарпана (*Equus caballus gmelini* Ant.) и других современных диких лошадей (часть 2) // Труды Московского общества испытат. природы. 1963. Т. X. С. 10–61.
17. История Казахстана в русских источниках XVI–XX веков. Т. 5. Алматы: Дайк-Пресс, 2007. С. 276.
18. Кеппен Ф.П. К истории тарпана в России. СПб: Типография В.С. Балашева и К^о, 1895. 78 с.
19. Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.
20. Кириков С.В. Человек и природа восточно-европейской лесостепи в X — начале XIX в. М.: Наука, 1979. 183 с.
21. Кириков С.В., 1983. Человек и природа степной зоны конец X — середина XIX в. (Европейская часть СССР) М.: Наука. 128 с.
22. Кожамкулова Б.С. Нахождение ископаемых костей лошади Пржевальского (*Equus przewalskii* Pol.) // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. 1958. Т. 2. С. 34–38.
23. Кожамкулова Б.С. Позднекайнозойские копытные Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1981. С. 37–39.
24. Косинцев П.А., Пластеева Н.А., Васильев С.К. Дикие лошади (*Equus (Equus)* s.l.) Западной Сибири в голоцене // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 9. С. 1107–1116. <https://doi.org/10.7868/s0044513413090092>
25. Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во Института зоологии АН ЭстССР, 1965. 504 с.
26. Млекопитающие России: Систематико-географический справочник. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 604 с.
27. Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского Государства. Ч. 1, половина 1. Санкт-Петербург: Императорская Академия Наук, 1773. С. 316–318.
28. Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского Государства. Ч. 3, половина 2. Санкт-Петербург: Императорская Академия Наук, 1788. С. 82–84.
29. Пластеева Н.А., Гасилин В.В., Девяшин М.М. и др. Голоценовое распространение и вымирание копытных в Северной Евразии // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 5. С. 554–568. <https://doi.org/10.31857/S0044513420050104>
30. Потанин Г.Н. Путешествие на озеро Зайсан и речную область Черного Иртыша до озера Маркакуль и горы Сарытау летом 1863 года Карла Струве и Григория Потанина // Записки Имп. Рус. Геогр. Общества. 1867. Т. 1. С. 363–429.
31. Рычков П.И. Топография Оренбургская. Санкт-Петербург: Императорская Академия наук, 1762. Переиздание (Отв. ред. С.В. Богданов). Оренбург: Димур, 2012. 432 с.
32. Соколов И.И. Копытные звери (Отряды Perissodactyla и Artiodactyla) // Фауна СССР. Млекопитающие. Одесса: Изд-во АН СССР, 1959. С. 45–52.
33. Соколов В.Е., Парнес Я.А. Самуэль Готлиб Гмелин // Биология. 2002. № 29. С. 6–7. https://bio.1sept.ru/view_article.php?ID=200202906.
34. Спасская Н.Н., Павлинов И.Я. Сравнительная краниометрия “Шатиловского тарпана” (*Equus gmelini* Antonius, 1912): проблема видоспецифичности // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2008. Т. 49. С. 428–446.
35. Цалкин В.И. Древнейшие домашние животные Восточной Европы. М.: Наука, 1970. 280 с.
36. Черский И.Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных Новосибирской экспедицией 1885–86 гг. Санкт-Петербург: типография Императорской Академии наук, 1891. 706 с.
37. Шатилов И.Н. Письмо к редактору Я.Н. Калиновскому // Акклиматизация. 1861. Т. 2. Вып. 11. С. 515–516.
38. Шатилов И.Н. Сообщение о тарпанах. Соч. Чл. Моск. общества акклиматизации И.Н. Шатилова. М.: Типография А.А. Левенсон, 1884. 7 с. 3 л. ил.
39. Эверсман Э.А. Естественная история Оренбургского края. Ч. 2. Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, их образ жизни, способы ловли и отношение к промышленности. Казань, 1850. 294 с.
40. Antonius O. Was ist der “Tarpan?” // Naturwissenschaftliche Wochenschrift. 1912. Vol. 27(33). P. 513–517.
41. Brandt F. Neue Untersuchungen über die in den altaischen Höhlen aufgefundenen Säugethierreste, ein Beitrag zur quaternären Fauna des Russischen Reiches // Bulletin de L’Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. 1871. Т. 15. S. 147–202.
42. Boddaert P. Elenchus Animalium. V. 1 (Sistens Quadrupedia). Rotterodami, 1785. P. 159.

43. *Falk J.P.* Beiträge zur topographischen Kenntniss des Russischen Reichs. Bd. 1–3. St. Petersburg: Gedruckt bey der Kayserl. Akademie der Wissenschaften, 1786. P. 290–291.
44. *Gmelin S.* Reise Durch Russland zur Untersuchung der drey Natur-Reiche. St Petersburg: Die Kayserliche Akademie der Wißenschaften, 1770. 632 p. (in German).
45. *Groves C., Grubb P.* Ungulate taxonomy. Baltimore, MD: John Hopkins University Press, 2011. 310 p.
46. *Levine M.A., Rassamakin Y.Y., Kislenko A.M., Tatarintseva N.S.* Late Prehistoric exploitation of the Eurasian steppe. Cambridge: McDonald Institute, 1999. P. 5–58.
47. *Librado P., Khan N., Fages A.* et al. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes // *Nature*. 2021. Vol. 598. № 7882. P. 634–640. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04018-9>
48. *Librado P., Tressières G., Chauvey L.* et al. Widespread horse-based mobility arose around 2200 BCE in Eurasia // *Nature*. 2024. Vol. 631. P. 819–825. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07597-5>
49. *Lovász L., Fages A.* Konik, tarpan, European wild horse: An origin story with conservation implications // *Global ecology and conservation*. 2021. Vol. 32. e01911. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01911>
50. *Pallas P.S.* Zoographia Rosso-Asiatica: sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico, et adjacentibus maribus observatorum recensioem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum. Petropoli: In officina Caes. Acadamae Scientiarum Impress, 1811. P. 255–262.
51. *Smith C.H.* The natural history of horses. The Equidae or genus Equus of authors. Edinburgh: W.H. Lizars, 1841. P. 160–172.
52. *Sommer R.S., Benecke N., Lõugas L.* et al. Holocene survival of the wild horse in Europe: a matter of open landscape? // *Journal of Quaternary Science*. 2011. Vol. 26. P. 805–812. <https://doi.org/10.1002/JQS.1509>
53. Usage of 17 specific names based on wild species which are pre-dated by or contemporary with those based on domestic animals (Lepidoptera, Osteichthyes, Mammalia): conserved. Opinion 2027 (Case 3010) / Intern. Commission on Zool. Nomenclature // *Bull. of Zool. Nomenclature*. 2003. Vol. 60. № 1. P. 81–84.

REFERENCES

1. Anuchin D.N. On the question about wild horses and their taming in Russia. *Journal of the Ministry of Public Education*. 1896. Vol. 305. P. 223–269. (In Russ.)
2. Akhinzhanov S.M., Makarova L.A., Nurumov T.N. *On the history of husbandry and hunting in Kazakhstan*. Alma-Ata: Gylym, 1992. 218 p. (In Russ.)
3. Bazhanova M.V. The impact of human activity on the distribution and abundance of game animals in Kazakhstan. Diss. ... Cand. of sci. in biology. Alma-Ata: Institute of zoology Academy of Sciences of KazSSSR, 1954. P. 206–223. (In Russ.)
4. Bibikova V.I., Belan N.G. The Early Holocene tarpan in the North-Western Black Sea area. *Vestnik zoologii*. 1981. № 3. P. 21–26. (In Russ.)
5. Brandt A.F. The wild horse. *Niva*. 1884. № 38. P. 906–913. (In Russ.)
6. Brandt A.F. The wild horse. *Niva*. 1884. № 39. P. 930–931. (In Russ.)
7. Brandt A.F. The wild horse. *Niva*. 1884. № 40. P. 954–955. (In Russ.)
8. Brauner A.A. Materials on domestic animals' knowledge in Russia. Part I. Horse from kurgan burials of Tiraspol district of the Kherson province. *Notes of the Southern Russia Agricultural Society*. 1916. Vol. 86. № 1. 184 p. (In Russ.)
9. Brauner A.A. *Agricultural zoology*. Odessa: State Publishing House of the Ukraine, 1923. P. 91–98. (In Russ.)
10. Vetulani T. The tarpan problem in the context of recent studies by the Academy of Sciences USSR on the history of horses in the Old World. *Zoological journal*. 1952. Vol. XXXI. iss. 5. P. 727–735. (In Russ.)
11. Gayduchenko L.L. Archaeozoological materials from excavations of the Kumkeshu 1. In: Kalieva S.S., Logvin V.N. *Kumkeshu 1 settlement – reference site of the Tersek culture*. 2017. Vol. IX. Astana: Қазақ ғылыми-зерттеу мәдениет институтының баспа тобы. P. 282–301. (In Russ.)
12. Heptner V.G. Notes on tarpans. *Zoological journal*. 1955. Vol. 34. Iss. 6. P. 1404–1423. (In Russ.)
13. Heptner V.G., Nasimovich A.A., Bannikov A.G. *Mammals of the USSR*. Vol. 1. Moscow: Vyshaya shkola, 1961. P. 700–707. (In Russ.)
14. Gromova V.I. *The history of horses (genus Equus) in the Old World*. Moscow, Leningrad: Academy of Sciences of the USSR, 1949. 374 p. (In Russ.)
15. Gromova V.I. On the skeleton of the tarpan (*Equus caballus gmelini* Ant.) and other modern wild horses (part 1). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 1959. Vol. LXIV. Iss. 4. P. 99–124. (In Russ.)
16. Gromova V.I. On the skeleton of the tarpan (*Equus caballus gmelini* Ant.) and other modern wild horses (part 2). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 1963. Vol. X. P. 10–61. (In Russ.)
17. *The history of Kazakhstan in Russian sources of the XVI–XX centuries*. Vol. 5. Almaty: Daik-Press, 2007. P. 276. (In Russ.)
18. Keppen F.P. *On the history of the tarpan in Russia*. Saint-Petersburg: Balashev and Co. Publishing, 1895. 78 p. (In Russ.)

19. Kirikov S.V. *Game animals, natural environment, and humans*. Moscow: Nauka, 1966. 348 p. (In Russ.)
20. Kirikov S.V. *The man and nature in the Eastern European forest-steppe in X – beginning of the XIX century*. Moscow: Nauka, 1979. 183 p. (In Russ.)
21. Kirikov S.V. *The man and nature in the steppe zone in the end of X – middle of the XIX century (European part of the USSR)*. Moscow: Nauka, 1983. 128 p. (In Russ.)
22. Kozhamkulova B.S. Findings of the fossil remains of the Przewalski's horse (*Equus przewalskii* Pol.). *Materials on history of fauna and flora of the Kazakhstan*. 1958. Vol. 2. P. 34–38. (In Russ.)
23. Kozhamkulova B.S. *Late Cenozoic Ungulates of Kazakhstan*. Alma-Ata: Nauka, 1981. P. 37–39. (In Russ.)
24. Kosintsev P.A., Plasteeva N.A., Vasiliev S.K. Western Siberian wild horses (*Equus (Equus) s.l.*) in the Holocene. *Zoological journal*. 2013. Vol. 92. № 9. P. 1107–1116. <https://doi.org/10.7868/s0044513413090092>. (In Russ.)
25. Paaver K.L. *Formation of the teriofauna and variability of Baltic mammals in the Holocene*. Tartu: Institute of zoology Academy of Sciences of EstSSSR, 1965. 504 p. (In Russ.)
26. *Mammals of Russia: species list and applied issues*. Pavlinov I. Ya., Lissovsky A.A. (Eds). Moscow: KMK, 2012. 604 p. (In Russ.)
27. Pallas P.S. *Traveling to Different Provinces of the Russian State*. Part 1, chapter 1. Saint-Petersburg: the Imperial Academy of Sciences, 1773. C. 316–318. (In Russ.)
28. Pallas P.S. *Traveling to Different Provinces of the Russian State*. Part 3, chapter 2. Saint-Petersburg: the Imperial Academy of Sciences, 1788. P. 82–84. (In Russ.)
29. Plasteeva N.A., Gasilin V.V., Devjashin M.M. et al. Holocene distribution and extinction of ungulates in Northern Eurasia. *Zoological journal*. 2020. Vol. 99. № 5. C. 554–568. <https://doi.org/10.31857/S0044513420050104>. (In Russ.)
30. Potanin G.N. A journey to Lake Zaysan and the Black Irtysh River region to Lake Markakul and Mount Sarytau in the summer of 1863 by Karl Struve and Grigory Potanin. *Notes of the Imperial Russian Geographical Society*. 1867. Vol. 1. P. 363–429. (In Russ.)
31. Rychkov P.I. Topography Orenburg, that is: a detailed description of the Orenburg province. St. Petersburg: the Imperial Academy of Sciences, 1762. Reprint (S.V. Bogdanov (Ed.)). Orenburg: Dimur, 2012. 432 p. (In Russ.)
32. Sokolov I.I. Ungulates. (Perissodactyla and Artiodactyla). *The fauna of the USSR. Mammals*. Odessa: Academy of sciences of the USSR, 1959. P. 45–52. (In Russ.)
33. Sokolov V.E., Parnes Ya.A. Samuel Gotlib Gmelin. *Biology*. 2002. № 29. P. 6–7. https://bio.1sept.ru/view_article.php?ID=200202906. (In Russ.)
34. Spasskaya N.N., Pavlinov I. Ya. Comparative craniometry of “Shatilov's tarpan” (*Equus gmelini* Antonius, 1912): a problem of species status. *The Proceedings of the Zoological Museum of Moscow State University*. 2008. Vol. 49. P. 428–446. (In Russ.)
35. Tsalkin V.I. Ancient domestic animals in Eastern Europe. Moscow: Nauka, 1970. 280 p. (In Russ.)
36. Tchersky I.D. *Description of the collection of post-Tertiary mammals collected by the Novosibirsk Expedition in 1885–86 yrs*. Saint-Petersburg: printing house of the Imperial Academy of Sciences, 1891. 706 p. (In Russ.)
37. Shatilov I.N. The letter to the editor Ya.N. Kalinovsky. *Akklimatizatsiya*. 1861. Vol. 2. Iss. 11. P. 515–516. (In Russ.)
38. Shatilov I.N. *The report on tarpans*. Moscow: A.A. Levenson, 1884. 7 p. (In Russ.)
39. Eversmann E.A. *Natural History of the Orenburg Region*. Part 2. Kazan, 1850. 294 p. (In Russ.)
40. Antonius O. Was ist der “Tarpan”? *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*. 1912. Vol. 27(33). P. 513–517.
41. Brandt F. Neue Untersuchungen über die in den altaischen Höhlen aufgefundenen Säugethierreste, ein Beitrag zur quaternären Fauna des Russischen Reiches. *Bulletin de L'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*. 1871. T. 15. S. 147–202.
42. Boddaert P. *Elenchus Animalium*. V. 1 (Sistens Quadrupedia). Rotterodami, 1785. P. 159.
43. Falk J.P. *Beyträge zur topographischen Kenntniss des Russischen Reichs*. Bd. 1–3. St. Petersburg: Gedruckt bey der Kayserl. Akademie der Wissenschaften, 1786. P. 290–291.
44. Gmelin S. *Reise Durch Russland zur Untersuchung der drey Natur-Reiche*. St Petersburg: Die Kayserliche Akademie der Wißenschaften, 1770. 632 p. (in German).
45. Groves C., Grubb P. *Ungulate taxonomy*. Baltimore, MD: John Hopkins University Press, 2011. 310 p.
46. Levine M.A., Rassamakin Y.Y., Kislenko A.M. et al. *Late Prehistoric exploitation of the Eurasian steppe*. Cambridge: McDonald Institute, 1999. P. 5–58.
47. Librado P., Khan N., Fages A. et al. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes. *Nature*. 2021. Vol. 598. № 7882. P. 634–640. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04018-9>
48. Librado P., Tressières G., Chauvey L. et al. Widespread horse-based mobility arose around 2200 BCE in Eurasia. *Nature*. 2024. Vol. 631. P. 819–825. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07597-5>
49. Lovász L., Fages A. Konik, tarpan, European wild horse: An origin story with conservation implications. *Global ecology and conservation*. 2021. Vol. 32. e01911. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01911>
50. Pallas P.S. *Zoographia Rosso-Asiatica: sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico, et adjacentibus maribus observatorum recensioem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum*. Petropoli: In officina Caes. Academiae Scientiarum Impress, 1811. P. 255–262.

51. Smith C.H. *The natural history of horses*. The Equidae or genus Equus of authors. Edinburgh: W.H. Lizards, 1841. P. 160–172.
52. Sommer R.S., Benecke N., Lõugas L. et al. Holocene survival of the wild horse in Europe: a matter of open landscape? *Journal of Quaternary Science*. 2011. Vol. 26. P. 805–812. <https://doi.org/10.1002/JQS.1509>
53. Usage of 17 specific names based on wild species which are pre-dated by or contemporary with those based on domestic animals (Lepidoptera, Osteichthyes, Mammalia): conserved. Opinion 2027 (Case 3010). *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 2003. Vol. 60. № 1. P. 81–84.

*Сведения об авторе**About Autor*

Наталья Алексеевна Пластеева — канд. биол. наук, научный сотрудник, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация

e-mail: natalya-plasteeva@yandex.ru

<https://orcid.org/0000-0001-8207-6065>

Павел Андреевич Косинцев — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация

e-mail: kpa@ipae.uran.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0973-7426>

Natalya Alexeevna Plasteeva — Cand. of Sci. in Biology, researcher, Institute of Plant and Animal Ecology of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

e-mail: natalya-plasteeva@yandex.ru

<https://orcid.org/0000-0001-8207-6065>

Pavel Andreevich Kosintsev — Cand. of Sci. in Biology, senior researcher, Institute of Plant and Animal Ecology of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

e-mail: kpa@ipae.uran.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0973-7426>

Поступила в редакцию 25.12.2025

После доработки 19.03.2026

Принята к публикации 26.03.2026

Received December 25, 2025

Revised March 19, 2026

Accepted March 26, 2026

УДК 599.742.71

DOI: 10.7868/S3034545626040068

Оригинальная статья

Маркировочная активность амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) как метод оценки состояния его популяции

В.С. Лукаревский^{1,2, *}, А.Ю. Олейников³, С.А. Колчин^{4,5}

¹АНО “Центр изучения и сохранения диких кошек (ABCR)”, Черноголовка, Российская Федерация

²Пермский зоопарк, Пермь, Российская Федерация

³ФГБУ “Заповедное Приамурье”, Хабаровск, Российская Федерация

⁴Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, Российская Федерация

⁵Национальный парк “Удэгейская легенда”, с. Рошино, Российская Федерация

* e-mail: vlukarevsky@mail.ru

Аннотация. Исследование направлено на разработку метода оценки состояния популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*), основанного на выявлении семейных группировок (репродуктивных ядер) — наиболее значимых для сохранения популяции структурных единиц. Установлена положительная корреляция между интенсивностью маркировочных поскребов и числом взрослых особей в репродуктивном ядре (r -Спирмена = 0.15, p = 0.01). Таким образом, показатели маркировочной активности позволяют косвенно оценить количество присутствующих на участке размножающихся особей. Рассматриваемый методический подход хотя и не заменит метод зимнего учета тигра по следам, но при соблюдении норм набора статистических данных может быть использован для мониторинга состояния популяции или ее отдельных группировок. Предложенный метод имеет практическое значение для охраны амурского тигра, так как позволяет с ограниченным числом участников учета получать данные о пространственно-этологической структуре популяции и эффективно оценивать состояние популяции.

Ключевые слова: амурский тигр, коммуникативная система, маркировочная активность, популяция, репродуктивное ядро, поскреб, пространственно-этологическая структура

Финансирование. Работа выполнена частично в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования России (проект № 126031118637-5) (ИВЭП ДВО РАН).

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, которые бы приводили к их беспокойству и травмам.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии потенциальных или явных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Концепция статьи — ЛВС, ОАЮ, КСА; анализ данных литературы — ЛВС, ОАЮ, КСА; редактирование — КСА, ОАЮ; анализ экспериментальных данных — ЛВС, ОАЮ, КСА; статистический анализ и работа с рисунками — ОАЮ; написание, рецензирование и редактирование — ЛВС, ОАЮ, КСА.

Благодарности. За помощь в полевой работе авторы выражают признательность охотникам и охотоведам А.Д. Степных, А.С. Баталову, Н.М. Сацюку, В.Н. Гордееву, В.Г. Трачу, А. Ольховскому, С. Булгакову и другим.

Ссылка для цитирования: Лукаревский В.С., Олейников А.Ю., Колчин С.А. Маркировочная активность амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) как метод оценки состояния его популяции // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. 87–102. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040068>

Marking Activity of the Amur Tiger (*Panthera tigris altaica*) as a Method for Assessing the State of its Population

V.S. Lukarevskiy^{1,2, *}, A.Yu. Oleynikov³, S.A. Kolchin^{4,5}

¹The Center for Research and Conservation of Wild Cats (ABCR), Chernogolovka, Russian Federation

²Perm Zoo State Scientific and Educational Institution, Perm, Russian Federation

³Federal State Budgetary Institution “Zapovednoe Priamurye”, Khabarovsk, Russian Federation

⁴Institute of Water and Ecology Problems, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russian Federation

⁵Udege Legend National Park, Roschino, Russia

*e-mail: vlukarevsky@mail.ru

Abstract. This study aims to develop a method for assessing the population status of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) based on the identification of family groups (reproductive nuclei)—the most critical structural units for population persistence. A positive correlation was established between the intensity of marking scratch marks and the number of adult individuals within a reproductive nucleus (Spearman’s $r = 0.15$, $p = 0.01$). Thus, marking activity metrics can serve as an indirect indicator of the number of breeding individuals present in a given area. Although this methodological approach does not replace traditional winter track surveys for tiger counting, it can be effectively employed for monitoring population status or specific subpopulations, provided that adequate statistical sampling standards are met. The proposed method holds practical significance for Amur tiger conservation, as it enables small field teams to gather data on the spatial-ethological structure of the population and efficiently detect potential threats.

Keywords: Amur tiger, communication system, marking activity, population, reproductive nucleus, scratch mark, spatial-ethological structure

Funding. The work was partially carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of Russia (project No. 126031118637–5) (IVEP FEB RAS).

Ethics declarations. This work does not include studies of humans or animals that would result in their anxiety or injury.

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

Authors contribution. Article concept – LVS, OAYu, KSA; Literature data analysis – LVS, OAYu, KSA; Editing – KSA, OAYu; Experimental data analysis – LVS, OAYu, KSA; Statistical analysis and figure preparation – OAYu; Writing, reviewing, and editing – LVS, OAYu, KSA.

Acknowledgements. For assistance in field work, the authors express their gratitude to hunters and game managers A.D. Stepnykh, A.S. Batalov, N.M. Satsyuk, V.N. Gordeev, V.G. Trach, A. Olkhovsky, S. Bulgakov and others.

For Citation: Lukarevskiy V.S., Oleynikov A.Yu., Kolchin S.A. Marking Activity of the Amur Tiger (*Panthera tigris altaica*) as a Method for Assessing the State of its Population. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4. pp. 87–102 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040068>

ВВЕДЕНИЕ

Оставление меток разного типа в пространстве характерно практически для всех видов наземных млекопитающих с развитыми коммуникативными функциями биологического сигнального поля (Наумов, 1977). Множество методов оценки состояния популяций редких и охотничьих видов основано на учете следов их жизнедеятельности (Новиков, 1949; Челинцев, 2000; Wilson, Delahay, 2001; Кузякин, 2017). Например, использование визуальных маркировочных меток или уборных для определения численности, пространственного размещения и половозрастного состава особей в популяциях применяется достаточно давно для хищных (Mason, Macdonald, 1987; Tuytens et al., 2001) и копытных (Русанов, Сорокина, 1984; Зайцев и др., 1988; Wronski et al., 2012). Однако использование таких методов имеет как сильные, так и слабые стороны, что связано с особенностями биологии разных видов. Маркировочная активность неоднородна в пространстве, может меняться в разные сезоны года, зависит от пола, возраста и репродуктивного статуса животных (Gallant et al., 2007). Иными словами, пространственно-этологическая структура популяции весьма динамична, а маркировочная активность зачастую является свойством резидентных особей (Salkina, 2011). Тем не менее разработка и усовершенствование подобных методов представляют значительный практический интерес с точки зрения оценки состояния популяций видов.

Тигру свойствен территориальный консерватизм, одним из проявлений которого является маркировка занятого участка обитания ольфакторными и визуальными метками, с помощью которых осуществляется опосредованная коммуникация соседствующих особей (Schaller, 1967; Матюшкин, 1977, 1981, 1987; Sunquist, 1981; Юдаков, Николаев, 1987; Smith et al., 1989; Гудрич и др., 2010). Репертуар маркировочного поведения тигра достаточно разнообразен. Одним из наиболее характерных его элементов является поскреб, когда животное, приседая, задними ногами поочередно скребет субстрат, нагребая холмик, на который производится акт урикации или дефекации. Кроме того, тигры метят уриной и экскретом прианальных желез отдельные приметные деревья, скалы и иные объекты, царапают и кусают стволы маркировочных деревьев, скучивают подрост древесно-кустарниковой растительности (Матюшкин, 1981, 1987; Юдаков, Николаев, 1987; Юдина, 2009; Колчин, Сутырина, 2012). Наличие многолетнего сигнального поля — неотъемлемое свойство стабильной размножающейся группировки тигра (Матюшкин, 1987, 1992). При этом тигры, как и другие крупные кошки, более интенсивно метят центральную часть индивидуального

участка, места перекрытия нескольких индивидуальных участков, которые, как правило, совпадают с центральной частью репродуктивного ядра (Leyhausen, 1965; Лукаревский, 2001; Матюшкин, 1977, 1981; Lukarevskiy et al., 2021). Вопросы взаимосвязи плотности популяции и маркировочной активности тигра уже обсуждались исследователями (Матюшкин, 1987; Salkina, 2011).

В настоящее время наиболее доступным и общепринятым методом учета численности тигра на обширных территориях юга Дальнего Востока России является зимний следовой метод, последовательно совершенствовавшийся с 1940-х гг. (Капланов, 1948; Абрамов, 1961; Юдаков, Николаев, 1973; Пикун и др., 2014). Впервые он был широко апробирован в 1995 г. во время проведения первого единовременного учета тигра (Матюшкин и др., 1999). Позже в 2005 г. этот метод был утвержден Минприроды России в качестве основного метода учета и мониторинга амурского тигра, также были утверждены положения мониторинга популяции тигра на 16 мониторинговых площадках (Приказ МПР России, 2005). Последующий учет был проведен в 2005/2006 гг. с соблюдением преимущественности основных положений методики учета (Miquell et al., 2006). Таким образом фактически с 1995 по 2012 г. соблюдались единая методика учета и преимущественность основных положений мониторинга популяции тигра на 16 мониторинговых площадках (Программа мониторинга популяции амурского тигра¹; Швецов, 2012²).

Используемый ранее метод был дополнен необоснованными нововведениями, существенно расширившими возможности для манипуляций при интерпретации как первичных, так и итоговых результатов. Основные нововведения относятся к критериям, по которым встреченный след хищника относят к одной или разным особям. В соответствии с утвержденной методикой учета (Приказ МПР России, 2005) основными критериями, по которым встреченный след хищника относят к одной или разным особям, — это ширина отпечатка подушки лапы, свежесть следа и расстояние между следами одинакового размера. Методика предусматривает проведение работ при определенных погодных условиях (как правило, не менее суток и не более 2–3 суток после выпадения значительного количества осадков), а также роль и обязанности координаторов. После 2012 г. практически

¹ Программа мониторинга популяции амурского тигра. Отчет за 13 лет: 1998–2010. 24 с. (рукопись).

² Швецов Е. П. (сост.) Отчет о выполнении выборочных учетов амурского тигра в зимний сезон 2011–2012 гг. (в продолжение Программы мониторинга популяции амурского тигра, реализуемой с 1998 г.). Владивосток: ФБУ Специнспекция “Тигр”, 2012. 84 с. (рукопись).

все мониторинговые работы прекратились, а учеты проводились с нарушением критериев и методических рекомендаций. До предыдущего единовременного учета 2014/2015 гг. считалось, что если ширина встреченных поблизости следов различается менее чем на 1 см, то их следует относить к одному животному. Теперь о присутствии двух разных тигров будет свидетельствовать разница в размерах следа в 0.5 см, что является нарушением методики. Наши данные полностью подтверждают исследования Юдина (2005), что характер субстрата в разных частях индивидуального участка обитания (легкая пороша на укатанной дороге, влажный/рыхлый снег, плотный наст и др.) существенно влияет на размеры следа одного и того же зверя. Изначально все учетные работы организовывались зоологами ООПТ, ведущих институтов ДВО РАН и других профильных научных организаций. Однако вот уже более 10 лет практика осуществления мониторинга прекращена, в то время как единовременные учеты 2015 и 2022 гг. организовывались и проводились региональными Департаментами охотничьего хозяйства без привлечения независимых зоологов.

Роль координаторов свелась лишь к сбору отчетных ведомостей маршрутов, а материалы учетов недоступны для анализа профессиональными зоологами.

Использование зимнего следового метода имеет ряд преимуществ – возможность провести полевые работы в течение короткого промежутка времени и оценить численность на обширных территориях. При квалифицированном подходе метод позволяет получить дополнительные данные о плотности следов, наличии и размерах выводков, отчасти – о половозрастной и пространственной структуре популяции.

К недостаткам следовых учетов можно отнести зависимость от снежного покрова и погодных условий, трудности в идентификации особей и определении их половозрастных характеристик, недоучет в местах высокой плотности населения тигров из-за близких размерных характеристик следов особей одного пола и возраста (Юдин, 2005, 2006; Сутырина и др., 2013; Сутырина и др., 2014). Кроме того, организация единовременного учета требует значительных ресурсов, квалифицированных специалистов, а также создает возможности для манипуляций с итоговыми результатами. Также могут возникать трудности с инвентаризацией ареала: оценкой качества местообитаний, выявлением областей регулярного обитания, размножения и временных заходов.

Как было отмечено выше, в настоящее время основной проблемой применения зимнего следового метода стало его сведение исключительно

к объявлению лишь общей оценки численности тигров без учета половозрастной структуры популяции и пространственного распределения репродуктивных группировок – аспектов, критически важных для понимания устойчивости вида.

В последние десятилетия при исследовании локальных группировок тигра также были опробованы и другие современные неинвазивные методы – ДНК-идентификация (Рожнов и др., 2009; Sugimoto et al., 2012) и учет с помощью фотоловушек (Karanth, Nichols, 1998; Сутырина и др., 2013; Эрнандес-Бланко и др., 2013; Сутырина и др., 2014). Однако они имеют существенные ограничения из-за высокой трудоемкости и значительных материальных затрат и мало пригодны для регулярного мониторинга популяций на обширных территориях (Perkins et al., 2013; Riley et al., 2017; Lukarevsky et al., 2021). При этом их плюсами являются высокая точность, возможность верификации и низкая степень субъективности в интерпретации данных.

В контексте описанных проблем целью настоящей работы стала разработка альтернативного методического подхода к оценке состояния популяции тигра. Такой подход основан на регистрации маркировочных меток (поскребов), позволяющей выявлять пространственное распределение репродуктивных ядер и зоны устойчивого обитания вида.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- выявить численность и структуру группировок тигра на модельных площадках;
- выявить пространственное распределение и частоту сигнальных меток тигра на 1 км маршрута на исследуемых территориях;
- проверить наличие корреляции между интенсивностью маркировочной активности и численностью тигров на модельных площадках;
- выявить наличие и пространственную организацию репродуктивных ядер.

Термины и определения

Репродуктивным ядром, или парцеллярной группировкой вслед за Н.П. Наумовым (1967), мы называем группу знакомых, в том числе родственных особей, внутри которой происходит регулярное размножение. Как правило, такая группа включает от одной и более взрослых самок, одного и более взрослых самцов, и их детенышей из текущих и предыдущих выводков. В зависимости от состояния парцеллярной группировки (нарушенная/ненарушенная) ее социальная организация может иметь различную структуру (Лукаревский и др., 2021). Основу ненарушенных группировок составляют семейные группы, которые сохраняются

продолжительное время (Lukarevskiy et al., 2020). В нарушенных группировках из-за частого обновления взрослых особей (Керли, Борисенко, 2017; Salkina et al., 2022a, 2022b) и сокращения количества самцов образуются неустойчивые полигамные группы с низкими репродуктивными свойствами (Гудрич и др., 2005; Goodrich et al., 2010; Лукаревский и др., 2021). Репродуктивное ядро имеет развитую коммуникативную систему с высокой маркировочной активностью взрослых особей.

Локальная группировка включает несколько репродуктивных ядер.

Очагом мы называем группу особей из одной взрослой самки и одного взрослого самца; размножение в группе происходит нерегулярно. При этом участки их обитания не соприкасаются с участками обитания соседних особей того же пола. Коммуникативная система в очаге выражена слабо. Его исчезновение формирует разрыв между ближайшими репродуктивными ядрами и приводит к фрагментации ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований

Исследования проводились в период с 2020 по 2022 г. на двух модельных площадках, расположенных на западном макросклоне Центрального Сихотэ-Алиня в зоне хвойно-широколиственных лесов — типичных местообитаний тигра в регионе (рис. 1). Первый участок, площадью 1300 км², находился в бассейнах верхнего течения рек Дурмин, Обор, Кия, среднем течении реки Хор с ее правыми притоками (между селами Гвасюги и Кутузовка) (Хорский участок). Вторая площадка, площадью 2400 км², включала бассейны рек Первая Седьмая, Вторая Седьмая, Третья Седьмая, Аван, Подхоренок и Бира в границах заказника “Бирский” (Вяземский участок). Вся исследуемая область в настоящее время пройдена выборочными рубками разной интенсивности.

Регистрация следов жизнедеятельности

В ноябре—декабре 2020 г. (Хорский участок), феврале—марте 2021 г. и ноябре 2021 г. — марте

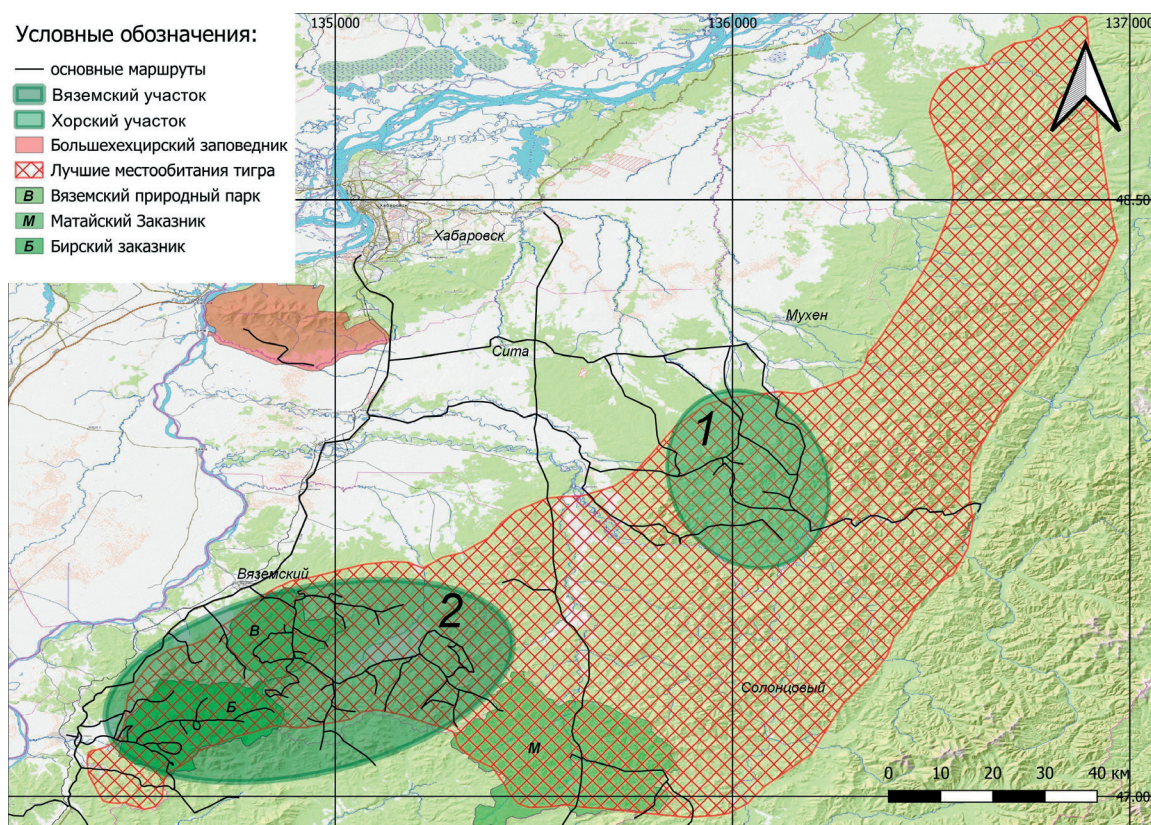


Рис. 1. Схема маршрутов и районы основных исследований в 2020–2022 гг.: 1 – Хорский участок, 2 – Вяземский участок. Красной штриховкой выделена зона хвойно-широколиственных лесов (лучшие местообитания тигра в Хабаровском крае)

Fig. 1. Route map and main research areas for 2020–2022: 1 – Khorsky site, 2 – Vyazemsky site. The coniferous-broadleaf forest zone (the best tiger habitat in Khabarovsk Krai) is highlighted in red



Рис. 2. Маркировочные поскребы тигров: А — с экскрементом, Б — с уриной
Fig. 2. Tiger markings: А — with excrement, Б — with urine

2022 г. (Вяземский участок) при прохождении 771 км снегоходных, пеших и автомобильных маршрутов фиксировались следовые дорожки тигров независимо от их свежести. Маршруты закладывали с учетом известных критериев выбора пути тигром — вдоль долин, по террасам и низким гребням горных отрогов (Матюшкин, 1977; Зайцев, 2017). На 382.3 км маршрутов с целью выявления репродуктивных ядер также регистрировали сигнальные метки тигров: поскребы (рис. 2), маркировку древесно-кустарниковой растительности и иных объектов.

В качестве показателя, отражающего относительную интенсивность использования участка взрослыми резидентными особями, применяли коэффициент маркировочной активности (К), рассчитываемый как отношение длины маршрута (км) к количеству зарегистрированных поскребов или совокупному комплексу иных меток:

$$K = L / N$$

где К — коэффициент маркировочной активности, L — протяженность маршрута (км), N — количество

зарегистрированных поскребов или иных меток на маршруте.

Следы жизнедеятельности тигра фиксировались с географической привязкой при помощи программы для смартфона с навигатором Locus Map Pro 3.56.5. Для наглядного представления пространственной концентрации маркировочных поскребов использовали метод ядерной оценки плотности (Kernel Density Estimation), реализованный в программной среде QGIS3.30.

Определение численности тигра на стационарных участках

С целью изучения корреляции коэффициента маркировочной активности с количеством взрослых особей определяли численность тигров на исследуемых участках. Для Хорского участка использовали только данные следового учета 2020/2021 гг., осуществленного с применением традиционной методики (Матюшкин и др., 1999; Пикунов и др., 2014). Для Вяземского участка дополнительно использовали данные, полученные с помощью сети

из 30 фоторегистраторов, работавших с ноября 2021 по май 2022 г. Методы и результаты учета тигра двумя разными способами подробно изложены нами ранее (Лукаревский и др., 2024).

Для пространственной визуализации участков обитания репродуктивных ядер тигра использовали метод минимального выпуклого многоугольника (Minimum Convex Polygon, MCP). Для каждого из четырех выделенных репродуктивных ядер полигон строили по координатам всех фотоловушек, на которых были зарегистрированы особи, отнесенные к соответствующему репродуктивному ядру. Границы репродуктивных ядер и степень их перекрытия мы определяли на основе 100% локаций в связи с ограниченным числом регистраций (Hayne, 1949; Worton, 1989). Метод не интерпретировался как точная оценка индивидуальных или групповых участков обитания.

Статистический анализ проводили с помощью методов ранговой корреляции Спирмена и линейной корреляции Пирсона. Построение модели линейной регрессии (Quinn, Keough, 2002) выполнено в статистической среде R версии 4.3.1 (R Core Team, 2024). Перед построением модели выполнили проверку ее основных предпосылок: линейность связи оценивали визуально по диаграмме рассеяния, нормальность распределения остатков проверяли с помощью

критерия Шапиро–Уилка, а однородность дисперсий остатков (гомоскедастичность) анализировали по соответствующим диагностическим графикам (Zuur et al., 2010). На основе данных, прошедших проверку, было выведено уравнение регрессии и был рассчитан коэффициент детерминации (R^2) для оценки силы связи.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зимой 2020/2021 гг. на Хорском участке зарегистрированы 50 следовых дорожек, 143 поскреба и 34 иные метки. Идентифицированы девять тигров, шесть из которых были резидентными (четыре самца и две самки).

На Вяземском участке в пределах учетных маршрутов отмечено 78 следовых дорожек, 351 поскреб и 156 иных меток. Идентифицировано семь–восемь взрослых тигров: три–четыре самца и четыре самки. На основе полученных для Вяземского участка 211 фоторегистраций тигра идентифицировано 35 особей, из которых 18 были резидентными: девять самцов и девять самок.

Информация о коэффициентах маркировочной активности и количестве тигров для учетных маршрутов представлена в табл. 1. На рис. 3 отображено

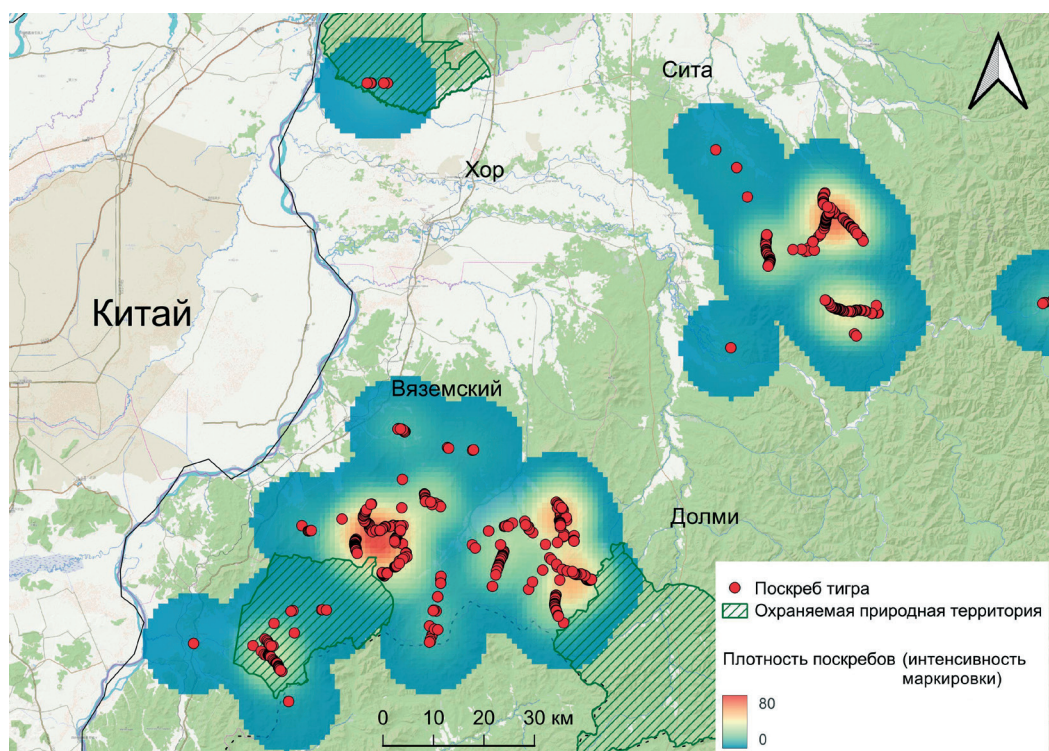


Рис. 3. Ядерная оценка плотности распределения маркировочных поскребов тигра в районе исследований (поскребов/км²)

Fig. 3. Kernel density estimation of the distribution of tiger scrape marks in the study area (scrapes/km²)

Таблица 1. Показатели маркировочной активности тигра на учетных маршрутах и количество взрослых особей на участках исследования**Table 1.** Indicators of tiger marking activity on survey routes and the number of adult individuals in the study areas

№	Участок исследований	Протяженность маршрута, км	Коэффициент маркировочной активности (К)		Количество взрослых тигров на участке
			Для поскребов	Для иных меток	
1	Верховья реки Правый Подхоренок	124.1	0.90	0.39	3
2	Хорский участок	69.7	2.06	0.49	6
3	Дорога между поселками Шумный и Медвежий	19.0	0.37	0	2
4	Ключи Тигровый, 2-й Подхоренок, 3-й Подхоренок, 4-й Подхоренок, 5-й Подхоренок	93.6	1.39	0.63	4
5	Река Горбун	20.9	1.15	1.15	4
6	Верховья реки Левый Подхоренок	2.6	1.15	0	3
7	Ключ Медвежий	13.8	2.10	0.65	3
8	Река 2-я Седьмая	9.7	1.20	0.30	3
9	Ключи Партизанский и Широкий	11.9	2.18	0.59	5
10	Река Аван	6.8	0.74	0.44	2
11	Река Омутная	10.2	0.39	0.20	2

пространственное распределение поскребов тигра на маршрутах на модельных участках.

Комплексный анализ следовой информации и данных фотоучета позволил выявить на Вяземском участке четыре репродуктивных ядра, каждое из которых включало двух–трех взрослых самок, двух–четырех взрослых самцов и тигрят разного возраста. Центральную часть каждого из этих участков посещало большинство обитающих здесь тигров (рис. 4).

Значение ранговой корреляции Спирмена между коэффициентом маркировочной активности и количеством зарегистрированных тигров оказалось положительным и статистически значимым при уровне $p = 0.01$ (r -Спирмена = 0.15, $n = 354$) (рис. 5). Также наблюдалась умеренная положительная связь ($r = 0.46$, $n = 11$, линейная корреляция Пирсона) между количеством поскребов на один километр маршрута и числом других объектов маркировки, однако она не была статистически значимой ($p = 0.154$), что может объясняться небольшим размером выборки.

Построенная линейная регрессионная модель выявила статистически значимую положительную связь между численностью тигров на участке

и средней плотностью поскребов (F-тест, $p < 0.01$). Уравнение линейной регрессии, описывающее данную зависимость, имеет вид:

$$m = -0.107 + 0.400 \times N,$$

где m – среднее число поскребов, зарегистрированных на 1 км маршрута; N – число взрослых тигров на участке. Коэффициент регрессии достоверно отличается от нуля ($p < 0.01$). Модель объясняет 63.3% наблюдаемой дисперсии ($R^2 = 0.63$, $n = 11$). Таким образом, результаты анализа количественно описывают общую тенденцию: увеличение численности тигров на одну особь в среднем связано с приростом плотности поскребов примерно на 0.4 на 1 км маршрута.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее устоявшиеся представления о тигре как об исключительно одиночном животном (Leyhausen, 1965; Гептнер, Слудский, 1972) были существенно пересмотрены по мере дальнейших полевых и экспериментальных исследований вида. Для амурского тигра были выявлены не только широкое перекрывание индивидуальных участков соседствующих разнополых особей, но и их прямые дружелюбные контакты (Брагин, 1986; Юдаков,

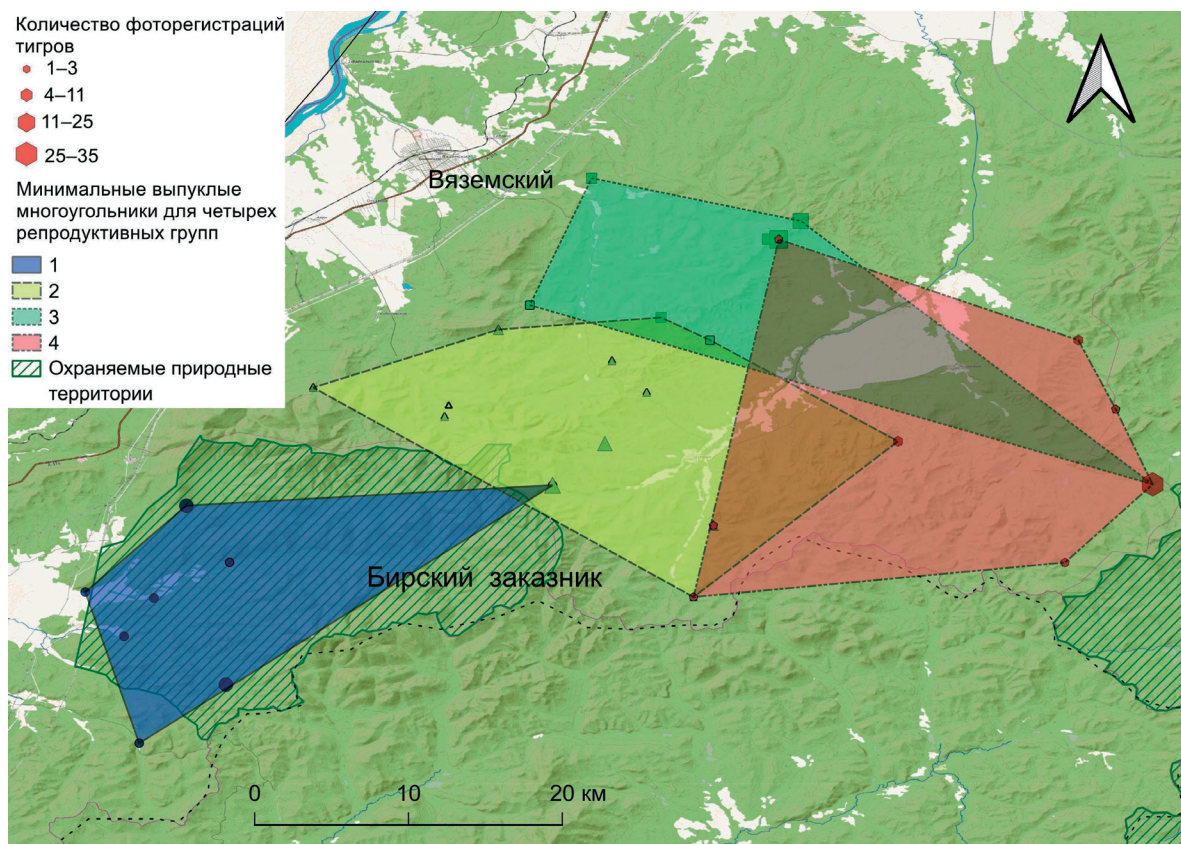


Рис. 4. Пространственное размещение репродуктивных ядер тигра на Вяземском участке. Разными геометрическими фигурами указаны локации фотоловушек для каждого репродуктивного ядра. Размер фигур пропорционален количеству регистраций

Fig. 4. Spatial arrangement of tiger reproductive nuclei in the Vyazemsky study area. Different geometric symbols indicate camera-trap locations assigned to each reproductive nucleus. Symbol size is proportional to the number of records

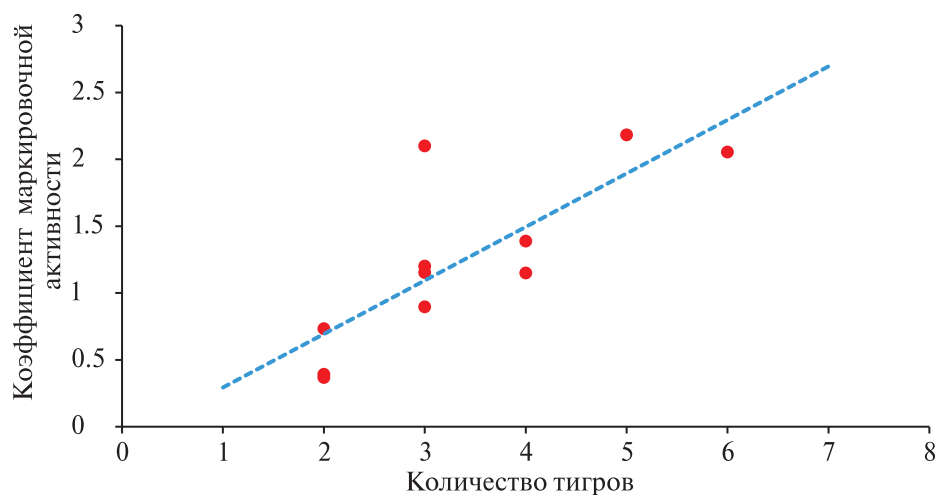


Рис. 5. Зависимость коэффициента маркировочной активности от количества взрослых тигров на участке (пунктиром показан линейный тренд)

Fig. 5. Relationship between the marking activity coefficient and the number of adult tigers in the study area (dashed line indicates the linear trend)

Николаев, 1987; Ткаченко, 2004; Юдин, Юдина, 2009; Гудрич и др., 2005; Goodrich et al., 2010; Hernandez-Blanco et al., 2015). Наши фотоловушки также фиксировали временные объединения самки с потомством и взрослого самца, мирное следование друг за другом взрослого и молодого самцов (предположительно отца и сына), совместную охоту молодой самки и взрослой тигрицы, оставившей полугодовалых тигрят во временном логове. Таким образом, социальные связи внутри репродуктивных ядер, объединяющих знакомых и родственных особей, сложны и многообразны.

Анализ данных фотоловушек и следовой информации показал, что группировка тигра на Вяземском участке состояла из нескольких репродуктивных ядер (рис. 3 и 4). При этом из 35 отмеченных здесь тигров лишь 18–20 относились к категории взрослых размножающихся особей-резидентов (Лукаревский и др., 2024). Именно эта часть группировки формирует основу пространственно-этологической структуры популяции и обеспечивает реализацию ее репродуктивных свойств (Лукаревский и др., 2021).

Необходимо отметить, что молодых не размножающихся особей (старше одного года), а также взрослых нетерриториальных тигров во время зимнего учета по следам закономерно относят к категории “взрослых”, т.е. репродуктивному ядру популяции. Для таких особей характерна повышенная двигательная активность, включая выходы за пределы зоны устойчивого обитания (ареала) вида. Подвижность тигров может существенно увеличиваться в условиях острого дефицита пищевых ресурсов и связанной с этим пространственной перестройки популяции (Юдин, Юдина, 2009; Oleynikov et al., 2025). В совокупности это создает иллюзию высокой численности и расширения ареала. В то же время присутствие молодых тигров практически не отражается на плотности маркировочных меток, характерных, прежде всего, для резидентных особей. Данная особенность позволяет успешно использовать показатели маркировочной активности для выявления репродуктивных ядер, составляющих основу популяции. При этом оптимальным для регистрации признаком мы считаем поскреб. Поскребы сохраняются относительно долго, заметны даже после небольших снегопадов, а также в теплое время года, тогда как фиксирование иных меток далеко не всегда поддается количественной и временной оценке, может осложняться погодными условиями и отсутствием следовых дорожек тигров.

В местах переходов и на “границах” репродуктивных ядер маркировочная активность резко сокращается до ее полного отсутствия (рис. 3). В центральной части репродуктивного ядра коэффициент маркировочной активности превышает 1.5, а в некоторых местах достигает значений 3.0 и выше. Динамика

данного показателя, по-видимому, зависит от количества взрослых самцов и физиологического статуса резидентных самок. Известно, что в состоянии эструса самки метят территорию с такой же интенсивностью, что и территориальные самцы (Юдин, Юдина, 2009). Маркировка значительно усиливается и в том случае, если на участке резидентного самца появляется равный по силам соперник, оставляющий собственные метки. Например, в верховьях р. Правый Подхоренок на маршруте протяженностью пять километров в течение всей зимы 2021/2022 гг. три самца регулярно следовали друг за другом и активно маркировали участок дороги поскребками и другими метками. 22 декабря 2021 г. здесь была зарегистрирована максимальная маркировочная активность — 5.0 поскребов/км. Безусловно, данный показатель может быть значительно выше в зависимости от сезона года, качества местообитаний и плотности популяции. Например, в Лазовском заповеднике, где тигры в среднем оставляют две запаховые метки на один километр маршрута, в центре участка обитания этот показатель мог достигать 6.4 (Salkina, 2011). В летний период только у одного маркировочного дерева можно обнаружить до 6–8 поскребов разной свежести (Колчин, Сутырина, 2012).

В онтогенезе молодые самцы способны делать первые поскребы в возрасте старше 20–24 месяцев, но лишь к возрасту трех лет их поскребы становятся похожими на поскребы взрослых особей (Юдин, Юдина, 2009). При этом в условиях вольерного содержания семейной группы молодые самцы могли оставлять свои метки рядом с метками родителей (там же). Эти моменты требуют дополнительного внимания при дальнейшем совершенствовании рассматриваемого нами методического подхода.

Результаты регрессионного анализа демонстрируют статистически значимую положительную тенденцию увеличения числа поскребов на 1 км маршрута с ростом численности тигров. Однако ввиду малого объема выборки ($n = 11$), к количественным оценкам силы этой связи следует относиться как к предварительным. Выявленная зависимость отражает общий тренд, а для установления более точных количественных закономерностей необходимы дальнейшие исследования с накоплением данных. Значительная доля необъясненной дисперсии (около 37%) указывает на важную роль других факторов (например, сезон года, пол и возраст тигров), не учтенных в настоящей модели.

К важным параметрам рассматриваемого методического подхода относятся временной отрезок, в течение которого животные оставляют регистрируемые исследователем поскребы, и ширина учетной полосы. Поскольку точно оценить свежесть поскребов — сложная задача, следует ориентироваться на период, в течение которого они могут быть заметны

наблюдателю. Например, в зимние месяцы такой временной отрезок может быть ограничен снегопадом, после которого высота снежного покрова превышает 10 см (или немного меньше) и старые признаки оказываются полностью скрыты от наблюдателя. В теплый сезон период регистрации может быть ограничен началом интенсивной вегетации, сильными ливневыми осадками или листопадом. При этом видимость поскребов в условиях густой летней растительности и в предзимний период (после листопада) будет существенно различаться, что может отразиться на результатах исследования. Влияние данных факторов можно избежать, придерживаясь учетной полосы не более 2 м в обе стороны от линии маршрута наблюдателя.

Исследования по выявлению репродуктивных ядер описанным нами способом необходимо проводить в относительно сжатые сроки, чтобы минимизировать влияние сезонных изменений в маркировочной активности. Не следует начинать работы ранее чем через 2 недели после снегопадов, в результате которых высота снежного покрова превышает 10 см, после сильных дождей, обильного листопада. Оптимальные периоды для применения метода — зимние месяцы, с задержкой в 2 недели после обильных снегопадов, первая половина мая (до обильной вегетации), а также вторая половина октября.

Особое значение имеет выбор маршрутов, при планировании которых необходимо учитывать рельеф, погодные условия, антропогенную нарушенность территории, общие и локальные особенности перемещения тигров. Поэтому важным и необходимым этапом является предварительная подготовка — анализ доступных материалов, в том числе отчетов охотпользователей, а также опрос охотников, что позволит выявить известные охотникам места присутствия тигров, их традиционные маршруты, районы появления выводов.

Необходимо отметить, что уровень маркировочной активности и размещение сигнальных меток в пространстве во многом обусловлены наличием на территории взрослых самок. Например, зимой 2018/2019 гг. на Вяземском участке на маршруте вдоль ключа Светлый (бассейн р. Правый Подхоренок), где присутствовали следы взрослых разнополых тигров, были отмечены признаки их интенсивной маркировочной активности. Зимой 2020/2021 гг. признаков присутствия тигров на данном участке не обнаружено. В последующие две зимы здесь вновь были встречены многочисленные поскребы и другие метки тигров (разной свежести), в том числе самки.

Зиммерман с соавторами (Zimmermann et al., 2013), оценивая плотность популяции рыси, показали, что для районов с низким обилием животных исследуемую территорию следует расширять. Это справедливо и в отношении рассмотренного

нами методического подхода: для мониторинга популяции тигра в районах с низкой плотностью его населения необходимо увеличивать обследуемую площадь. При этом задача описанного нами метода состоит не в выявлении абсолютной численности тигров, а, прежде всего, в использовании метода в качестве инструмента для идентификации на местности структурных единиц популяции: репродуктивных ядер и очагов. В свою очередь, это позволит оценить состояние популяции, описать структуру ареала и при необходимости организовать учетные работы на более качественном уровне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что интенсивность маркировочной активности в репродуктивном ядре достоверно коррелирует с количеством присутствующих здесь резидентных особей, поэтому рассмотренный методический подход может применяться для оценки состояния как локальных группировок, так и всей популяции тигра. Высокие показатели маркировочной активности являются признаком устойчивой пространственно-этологической структуры и характерны для репродуктивных ядер, состоящих из 4–5 и более резидентных особей. Выявление таких групп позволит определить реальные границы и внутреннее кружево ареала — зоны устойчивого обитания и размножения, а также выделить наиболее ценные участки с мало нарушенной структурой территориальных группировок. Кроме того, рассмотренный подход даст возможность выявить районы, которые тигры посещают кратковременно и нерегулярно. Это, в свою очередь, исключит возможность ошибок, когда контуры ареала очерчиваются, например, по точкам сверхдальних заходов отдельных нетерриториальных особей (см., например: Рожнов и др., 2021; <https://www.iucnredlist.org/species/15955/214862019#geographic-range>). Таким образом, применение описанного метода возможно и в качестве независимой экспертизы результатов зимних следовых учетов.

Рассмотренный метод менее трудоемок и позволяет охватить значительные площади, что особенно важно для оценки состояния популяции тигра на обширных территориях. Применение метода возможно в разные сезоны года при соблюдении ряда описанных выше условий. Регулярные исследования в формате мониторинга позволяют оценить динамику изменений в популяции и своевременно выявить негативные изменения. Наряду с установлением причин разрушения репродуктивных ядер это может стать фундаментальной основой для управления популяцией тигра на более высоком уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов К.Г. К методике учета тигров // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. Тезисы докладов. М.: Московское общество испытателей природы, 1961. С. 53–54.
2. Брагин А.П. Территориальное поведение и возможные механизмы регуляции плотности популяции у амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) // Зоологический журнал. 1986. Т. 65. Вып. 2. С. 272–282.
3. Гентнер В.Г., Слудский А.А. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 2. Хищные (гиены и кошки). М.: Высшая школа, 1972. 552 с.
4. Гудрич Дж.М., Керли Л.Л., Микелл Д. Дж. и др. Социальная структура популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Владивосток: ПСП. 2005. С. 50–60.
5. Гудрич Д.М., Микелл Е.Н., Смирнов Л.Л. и др. Размер индивидуального участка, характеристики пространственного распределения и расчетная плотность популяции амурского тигра // Международная научно-практическая конференция “Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке”. Сб. научн. трудов. 15–18 марта 2010 г. Владивосток: Дальнаука, 2010. С. 49–59.
6. Зайцев В.А., Зайцева В.К., Назаров А.А. Методические указания по учету кабарги. М.: Главное управление охотничьего хозяйства и заповедников, 1988. 15 с.
7. Зайцев В.А. Структура центра активности амурского тигра (*Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844)) у добычи // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. № 6. 2017. С. 3–13.
8. Капланов Л.Г. Тигр. Изюбрь. Лось. Москва. Изд-во: Московское общество испытателей природы. 1948. 128 с.
9. Керли Л.Л., Борисенко М.М. Выживание амурских тигров и их перемещение между Лазовским заповедником и национальным парком “Зов Тигра” // XII Дальневосточная конференция по проблемам охраны природы: Материалы научной конференции в Биробиджане, 10–13 октября 2017 г., под редакцией Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП. 2017. С. 87–89.
10. Колчин С.А., Сутырина С.В. Сигнальные деревья и опосредованная коммуникация медведей (*Ursus arctos*, *Ursus thibetanus*) и тигра (*Panthera tigris*) на Сихотэ-Алине // Вестник охотоведения. 2012. Т. 9. № 1. С. 5–16.
11. Кузякин В.А. Учет численности охотничьих животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 320 с.
12. Лукаревский В.С. Леопард, полосатая гиена и волк в Туркменистане. М.: Сигнар, 2001. 128 с.
13. Лукаревский В.С., Колчин С.А., Олейников А.Ю. и др. Оценка состояния популяции амурского тигра на обширных территориях: анализ различных подходов // Ветеринарная патология. 2021. № 3. С. 59–71.
14. Лукаревский В.С., Олейников А.Ю., Колчин С.А. Перспективы сохранения амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) на примере группировки в Хабаровском крае // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 10. С. 88–106.
15. Матюшкин Е.Н. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М.: Наука, 1977. С. 146–178.
16. Матюшкин Е.Н. Вехи тигровых троп // Охота и охотничье хозяйство. 1981. № 10. С. 10–11.
17. Матюшкин Е.Н. Деревья с тигровыми метками // Охота и охотничье хозяйство. 1987. № 7. С. 16–17.
18. Матюшкин Е.Н. Тигр и изюбрь на приморских склонах Сихотэ-Алиня // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 3–20.
19. Матюшкин Е.Н., Пикун Д.Г., Дунищенко Ю.М. и др. Ареал и численность амурского тигра на Дальнем Востоке России в середине 90-х годов // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. М.: ВТО РАН, 1999. С. 242–271.
20. Наумов Н.П. Структура популяции и динамика численности наземных позвоночных // Зоологический журнал. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1470–1486.
21. Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 93–110.
22. Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М.: Советская наука, 1949. 602 с.
23. Пикун Д.Г., Микелл Д.Г., Серёдкин И.В. и др. Зимние следовые учеты амурского тигра на Дальнем Востоке России (методика и история проведения учетов). Владивосток: Дальнаука, 2014. 132 с.
24. Приказ МПР России от 15.03.2005 №63 “Об утверждении Методических рекомендаций по организации и проведению учета амурского тигра в Российской Федерации”. 66 с.
25. Рожнов В.В., Сорокин П.А., Найдено С.В. и др. Неинвазивная индивидуальная идентификация амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) молекулярно-генетическими методами // Доклады Академии Наук. 2009. Т. 429. № 2. С. 278–282.
26. Рожнов В.В., Найдено С.В., Эрнандес-Бланко Х.А. и др. Восстановление популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) на северо-западе ареала // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 79–103.
27. Русанов Я.С., Сорокина Л.И. Лес и копытные. М.: Лесная промышленность, 1984. 128 с.
28. Сутырина С.В., Райли М.Д., Гудрич Д.М. и др. Оценка популяции амурского тигра с помощью фотоловушек. Владивосток: Дальнаука, 2013. 156 с.

29. Сутырина С.В., Серёдкин И.В., Микелл Д.Г. Смена состава группировки амурского тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике по данным фотоучетов // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1–4. С. 1176–1179.
30. Ткаченко К.Н. Тигры на Хехцире // Природа. 2004. Т. 1. С. 37–41.
31. Челинцев Н.Г. Математические основы учета животных. М.: ГУ Центрохотконтроль, 2000. 431 с.
32. Эрнандес-Бланко Х.А., Рожнов В.В., Лукаревский В.С., и др. Метод пространственно-эксплицитного повторного отлова (SECR, SPACECAP): новый подход к определению плотности популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) с помощью автоматических фоторегистраторов // Доклады Академии наук. 2013. Т. 453. № 2. С. 230–233.
33. Юдаков А.Г., Николаев И.Г. Состояние популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) в Приморском крае // Зоологический журнал. 1973. Т. 52. Вып. 6. С. 909–919.
34. Юдаков А.Г., Николаев И.Г. Экология амурского тигра. М.: Наука, 1987. 152 с.
35. Юдин В.Г. Индивидуальные и возрастные особенности размеров больших мозолей лап амурского тигра // Многолетние наблюдения в ООПТ. История. Современное состояние. Перспективы. Красноярск: Кларетианум, 2005. С. 171–179.
36. Юдин В.Г. Возрастные изменения плантарной мозоли амурского тигра // Международная конференция по сохранению амурского тигра. Хабаровск, 25–27 сентября 2003 г. Сборник научных трудов. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 220–227.
37. Юдин В.Г., Юдина Е.В. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 485 с.
38. Gallant D., Vasseur L., Bérubé C.H. Unveiling the limitations of scat surveys to monitor social species: a case study on river otters // The Journal of Wildlife Management. 2007. Vol. 71(1). Pp. 258–265.
39. Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N. et al. Social Structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia // Journal of Mammalogy. 2010. Vol. 91(3). P. 737–748.
40. Hayne D.W. Calculation of Size of Home Range // Journal of Mammalogy. 1949. Vol. 30(1). P. 1–18.
41. Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V., Chistopolova M.D. et al. Social structure and space use of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in Southern Russian Far East based on GPS telemetry data // Integrative Zoology. 2015. Vol. 10(4). P. 365–375.
42. Karanth K.U., Nichols J.D. Estimating tiger densities in India from camera trap data using photographic captures and recaptures // Ecology. 1998. Vol. 79(8). P. 2852–2862.
43. Leyhausen P. The communal organization of solitary mammals // Symposia of the Zoological Society of London. 1965. Vol. 14. P. 249–263.
44. Lukarevskiy V.S., Vereshchagin A.P., Lukarevskiy S.V. The spatial structure of a snow leopard population (*Panthera uncia*, Felidae, Carnivora) in east Kyrgyzstan // Ecologica Montenegrina. 2020. Vol. 33. P. 17–28.
45. Lukarevskiy V.S., Lukarevskiy S.V., Kolchin S.A., Oleynikov A.Yu. Population structure and spatial distribution of the tiger (*Panthera tigris*, Felidae, Carnivora) in Southwestern Primorye (Russian Far East) // Ecologica Montenegrina. 2021. Vol. 43. P. 1–15.
46. Mason C.F., Macdonald S.M. The use of spraints for surveying the otter *Lutra lutra* populations: an evaluation // Biological conservation. 1987. 41(3). P. 167–177.
47. Miquelle D.G., Pikunov D.G., Dunishenko Y.M. et al. A survey of Amur (Siberian) tigers in the Russian Far East, 2004–2005. Final Report to the Save the Tiger Fund. Wildlife Conservation Society, New York, 2006. 77 p.
48. Oleynikov A. Yu., Kolchin S.A., Lukarevskiy V.S. African swine fever effects on the northernmost Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) subpopulation // Journal of Wildlife Management. 2025. Vol. 89(6): e70039.
49. Perkins G.C., Kutt A.S., Vanderduys E.P. et al. Evaluating the costs and sampling adequacy of a vertebrate monitoring program // Australian Zoologist. 2013. V. 36(3). P. 373–380.
50. Quinn G.P., Keough M.J. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
51. Riley M., Sutyryna S., Miquel D. et al. Comparison of methods for estimating Amur tiger abundance // Wildlife Biology. 2017. Vol. 2017(1). P. 1–9.
52. R Core Team, 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/>
53. Salkina G. The Tiger and it's relations with other species in South Sikhote-Alin. Germany: Lambert Academic Publishing, 2011. 168 p.
54. Salkina G.P., Poddubnaya N.Ya., Kolchin S.A., Kolesnikov V.S. The survivability of individuals within a tiger (*Panthera tigris*) subpopulation in the Lazovsky nature reserve and Zov tигра national park, Russian Far East // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 12. С. 1429–1438.
55. Salkina G.P., Poddubnaya N.Ya., Kolesnikov V.S., Nikandrova V.A. *Panthera tigris altaica* (Carnivora, Felidae) in the Lazovsky State Nature Reserve and in the adjacent non-protected area (Far East of Russia) // Nature Conservation Research. 2022a. Т. 7. № 4. С. 97–108.
56. Schaller G.B. The deer and the tiger: a study of wildlife in India. Chicago: University of Chicago Press, 1967. 370 p.
57. Sugimoto T., Nagata J., Aramilev V.V., McCullough D.R. Population size estimation of Amur tigers in Russian Far East using noninvasive genetic samples // Journal of Mammalogy. 2012. Vol. 93(1). P. 93–101.

58. *Sunquist M.E.* The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Chitwan National Park, Nepal // Smithsonian Contributions to Zoology. 1981. Vol. 336. P. 1–98.
59. *Smith J.L.D., McDougal C., Miquelle D.* Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris* // Animal Behaviour. 1989. Vol. 37. P. 1–10.
60. *Tuytens F.A.M., Long B., Fawcett T. et al.* Estimating Group Size and Population Density of Eurasian Badgers *Meles meles* by Quantifying Latrine Use // Journal of Applied Ecology. 2001. Vol. 38(5). P. 1114–1121.
61. *Wilson G.J., Delahay R.J.* A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation // Wildlife Research. 2001. Vol. 28(2). P. 151–164.
62. *Worton B.J.* Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home Range Studies // Ecology. 1989. Vol. 70(1). P. 164–168.
63. *Wronski T., Islam M., Plath M.* Latrine survey as a method to estimate the population size of Arabian gazelles (*Gazella arabica*) // Mammalian Biology. 2012. V. 78(3). P. 226–230.
64. *Zimmermann F., Breitenmoser-Würsten Ch., Molinari-Jobin A., Breitenmoser U.* Optimizing the size of the area surveyed for monitoring a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population in the Swiss Alps by means of photographic capture–recapture // Integrative Zoology. 2013. Vol. 8(3). P. 232–243.
65. *Zuur A.F., Ieno E.N., Elphick C.S.* A protocol for data exploration to avoid common statistical problems // Methods in Ecology and Evolution. 2010. Vol. 1(1). P. 3–14.

REFERENCES

1. Abramov K.G. On the methodology of tiger census. Issues of organization and methods of census of terrestrial vertebrate fauna resources. Abstracts of reports. M.: Moskovskoye obshchestvo ispytateley prirody, 1961. Pp. 53–54. (In Russ.)
2. Bragin A.P. Territorial behavior and possible mechanisms of population density regulation in the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*). Zoologicheskii zhurnal. 1986. T. 65. Vyp. 2. Pp. 272–282. (In Russ.)
3. Heptner V.G., Sludskiy A.A. Mammals of the Soviet Union. Vol. 2. Part 2. Carnivores (Hyenas and Cats). M.: Vysshaya shkola, 1972. 552 p. (In Russ.)
4. Goodrich J.M., Kurley L.L., Mikell D.G. et al. Social structure of the Amur tiger population in the Sikhote-Alin Biosphere Reserve. Tigers of the Sikhote-Alin Reserve: Ecology and Conservation. Vladivostok: PSP, 2005. Pp. 50–60. (In Russ.)
5. Goodrich D.M., Mikell E.N., Smirnov L.L. et al. Size of individual territory, characteristics of spatial distribution and estimated population density of the Amur tiger. International scientific and practical conference “Amur tiger in North-East Asia: conservation problems in the 21st century”. Sbornik nauchnykh trudov. 15–18 marta 2010 g. Vladivostok: Dal’nauka. 2010. Pp. 49–59. (In Russ.)
6. Zaitsev V.A., Zaitseva V.K., Nazarov A.A. Methodical instructions on accounting for musk deer. M.: Glavnoye upravleniye okhotnich’yego khozyaystva i zapovednikov. 1988. 15 p. (In Russ.)
7. Zaitsev V.A. Structure of the activity center of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844)) near prey. MOIP Bulletin. Biological Department. No. 6. 2017. Pp. 3–13. (In Russ.)
8. Kaplanov L.G. Tiger. Red deer. Elk. Moskva. Izd-vo: Moskovskoye obshchestvo ispytateley prirody. 1948. 128 p. (In Russ.)
9. Kerli L.L., Borisenko M.M. Survival of Amur tigers and their movement between the Lazovsky Nature Reserve and the “Call of the Tiger” National Park. XII Dal’nevostochnaya konferentsiya po problemam okhrany prirody: Materialy nauchnoy konferentsii v Birobidzhane, 10–13 oktyabrya 2017 g., pod redaktsiyey Ye.YA. Frisman. Birobidzhan: IKARP. 2017. Pp. 87–89. (In Russ.)
10. Kolchin S.A., Sutyryna S.V. Signal trees and mediated communication of bears (*Ursus arctos*, *Ursus thibetanus*) and tigers (*Panthera tigris*) in Sikhote-Alin. Vestnik ohotovedeniâ. 2012. T. 9. № 1. Pp. 5–16. (In Russ.)
11. Kuzyakin V.A. Accounting for the number of game animals. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 2017. 320 p. (In Russ.)
12. Lukarevsky V.S. Leopard, Striped Hyena and Wolf in Turkmenistan. M.: Signar, 2001. 128 p. (In Russ.)
13. Lukarevsky V.S., Kolchin S.A., Oleynikov A. Yu. et al. Assessment of the state of the Amur tiger population in vast territories: analysis of various approaches. Veterinarnaya patologiya. 2021. № 3. Pp. 59–71. (In Russ.)
14. Lukarevsky V.S., Oleynikov A. Yu., Kolchin S.A. Perspectives of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) conservation of the population in Khabarovsk Krai taken as an example. Zoologicheskii zhurnal. 2024. T. 103. № 10. Pp. 88–106. (In Russ.)
15. Matyushkin E.N. Choice of route and development of territory by the Amur tiger (based on winter tracking data). Povedeniye mlekopitayushchikh. Voprosy teriologii. M.: Nauka, 1977. Pp. 146–178. (In Russ.)
16. Matyushkin E.N. Highlights of the Tiger Trails. Okhota i okhotnich’ye khozyaystvo. 1981. № 10. Pp. 10–11. (In Russ.)
17. Matyushkin E.N. Trees with tiger marks. Okhota i okhotnich’ye khozyaystvo. 1987. № 7. Pp. 16–17. (In Russ.)
18. Matyushkin E.N. Tiger and red deer on the coastal slopes of Sikhote-Alin. Byulleten’ MOIP. Otdel biologicheskii. 1992. T. 97. Vyp. 1. Pp. 3–20. (In Russ.)
19. Matyushkin E.N., Pikunov D.G., Dunishenko Yu.M. et al. Range and population of the Amur tiger in the Russian Far East in the mid-90s. Redkiye vidy mlekopitayushchikh Rossii i sopredel’nykh territoriy. M.: VTO RAN, 1999. Pp. 242–271. (In Russ.)

20. Naumov N.P. Population structure and population dynamics of terrestrial vertebrates. *Zoologicheskii zhurnal*. 1967. T. 46. Vyp. 10. S. 1470–1486. (In Russ.)
21. Naumov N.P. Biological (signal) fields and their significance in the life of mammals. *Uspekhi sovremennoy teriologii*. M.: Nauka, 1977. Pp. 93–110. (In Russ.)
22. Novikov G.A. Field studies of the ecology of terrestrial vertebrates. M.: Sovetskaya nauka, 1949. 602 p. (In Russ.)
23. Pikunov D.G., Mikell D.G., Seredkin I.V. et al. Winter track counts of the Amur tiger in the Russian Far East (methodology and history of the counts). Vladivostok: Dal'nauka, 2014. 132 p. (In Russ.)
24. Order of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation dated March 15, 2005, No. 63 "On approval of Methodological recommendations for organizing and conducting a census of the Amur tiger in the Russian Federation." 66 p. (In Russ.)
25. Rozhnov V.V., Sorokin P.A., Naidenko S.V. et al. Non-invasive individual identification of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) by molecular genetic methods. *Doklady Akademii Nauk*. 2009. T. 429. № 2. Pp. 278–282. (In Russ.)
26. Rozhnov V.V., Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A. et al. Restoration of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population in the northwest of its range. *Zoologicheskii zhurnal*. 2021. T. 100. № 1. Pp. 79–103. (In Russ.)
27. Rusanov Ya.S., Sorokina L.I. Forest and ungulates. M.: Lesnaya promyshlennost'. 1984. 128 p. (In Russ.)
28. Sutyryna S.V., Riley M.D., Goodrich J.M. et al. Assessment of the Amur tiger population using camera traps. Vladivostok: Dal'nauka, 2013. 156 p. (In Russ.)
29. Sutyryna S.V., Seryodkin I.V., Mikell D.G. Change of composition of the group of the Amur tiger in the Sikhote-Alinsky reserve according to photo counts. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2014. T. 16. № 1–4. Pp. 1176–1179. (In Russ.)
30. Tkachenko K.N. Tigers on Khekhtsir. *Zhurnal Priroda*. 2004. T. 1. Pp. 37–41. (In Russ.)
31. Chelintsev N.G. Mathematical foundations of animal accounting. M.: GU Tsentrokhotkontrol', 2000. 431 p. (In Russ.)
32. Hernandez-Blanco J.A., Rozhnov V.V., Lukarevsky V.S. et al. The spatially explicit capture-recapture method (SECR, SPACECAP): a new approach to determining the population density of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) using automatic photorecorders. *Doklady Akademii nauk*. 2013. T. 453. № 2. Pp. 230–233. (In Russ.)
33. Yudakov A.G., Nikolaev I.G. The state of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population in Primorsky Krai. *Zoologicheskii zhurnal*. 1973. T. 52. Vyp. 6. Pp. 909–919. (In Russ.)
34. Yudakov A.G., Nikolaev I.G. Ecology of the Amur tiger. M.: Nauka, 1987. 152 p. (In Russ.)
35. Yudin V.G. Individual and age-related characteristics of the sizes of large calluses on the paws of the Amur tiger. *Mnogoletniye nablyudeniya v OOPT. Istoriya. Sovremennoye sostoyaniye. Perspektivy*. Krasnoyarsk: Klaretianum. 2005. Pp. 171–179. (In Russ.)
36. Yudin V.G. Age-related changes in the plantar callus of the Amur tiger. *Mezhdunarodnaya konferentsiya po sokhraneniyu amurskogo tigra. Khabarovsk, 25–27 sentyabrya 2003 g. Sbornik nauchnykh trudov*. Vladivostok: Dal'nauka, 2006. Pp. 220–227. (In Russ.)
37. Yudin V.G., Yudina E.V. Tiger of the Russian Far East. Vladivostok: Dal'nauka, 2009. 485 p. (In Russ.)
38. Gallant D., Vasseur L., Bérubé C.H. Unveiling the limitations of scat surveys to monitor social species: a case study on river otters // *The Journal of Wildlife Management*. 2007. Vol. 71(1). Pp. 258–265.
39. Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N. et al. Social Structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia // *Journal of Mammalogy*. 2010. Vol. 91(3). P. 737–748.
40. Hayne D.W. Calculation of Size of Home Range // *Journal of Mammalogy*. 1949. Vol. 30(1). P. 1–18.
41. Hernandez-Blanco J.A., Naidenko S.V., Chistopolova M.D. et al. Social structure and space use of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in Southern Russian Far East based on GPS telemetry data // *Integrative Zoology*. 2015. Vol. 10(4). P. 365–375.
42. Karanth K.U., Nichols J.D. Estimating tiger densities in India from camera trap data using photographic captures and recaptures // *Ecology*. 1998. Vol. 79(8). P. 2852–2862.
43. Leyhausen P. The communal organization of solitary mammals // *Symposia of the Zoological Society of London*. 1965. Vol. 14. P. 249–263.
44. Lukarevskiy V.S., Vereshchagin A.P., Lukarevskiy S.V. The spatial structure of a snow leopard population (*Panthera uncia*, Felidae, Carnivora) in east Kyrgyzstan // *Ecologica Montenegrina*. 2020. Vol. 33. P. 17–28.
45. Lukarevskiy V.S., Lukarevskiy S.V., Kolchin S.A., Oleynikov A.Yu. Population structure and spatial distribution of the tiger (*Panthera tigris*, Felidae, Carnivora) in Southwestern Primorye (Russian Far East) // *Ecologica Montenegrina*. 2021. Vol. 43. P. 1–15.
46. Mason C.F., Macdonald S.M. The use of spraints for surveying the otter *Lutra lutra* populations: an evaluation // *Biological conservation*. 1987. 41(3). P. 167–177.
47. Miquelle D.G., Pikunov D.G., Dunishenko Y.M. et al. A survey of Amur (Siberian) tigers in the Russian Far East, 2004–2005. Final Report to the Save the Tiger Fund. Wildlife Conservation Society, New York, 2006. 77 p.
48. Oleynikov A. Yu., Kolchin S.A., Lukarevskiy V.S. African swine fever effects on the northernmost Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) subpopulation // *Journal of Wildlife Management*. 2025. Vol. 89(6): e70039.
49. Perkins G.C., Kutt A.S., Vanderduys E.P. et al. Evaluating the costs and sampling adequacy of a vertebrate monitoring program // *Australian Zoologist*. 2013. V. 36(3). P. 373–380.

50. Quinn G.P., Keough M.J. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge: Cambridge University Press. 2002.
51. Riley M., Soutyrina S., Miquel D. et al. Comparison of methods for estimating Amur tiger abundance // Wildlife Biology. 2017. Vol. 2017(1). P. 1–9.
52. R Core Team, 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/>
53. Salkina G. The Tiger and it's relations with other species in South Sikhote-Alin. Germany: Lambert Academic Publishing. 2011. 168 p.
54. Salkina G.P., Poddubnaya N.Ya., Kolchin S.A., Kolesnikov V.S. The survivability of individuals within a tiger (*Panthera tigris*) subpopulation in the Lazovsky nature reserve and Zov tigr national park, Russian Far East // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 12. С. 1429–1438.
55. Salkina G.P., Poddubnaya N.Ya., Kolesnikov V.S., Nikandrova V.A. *Panthera tigris altaica* (Carnivora, Felidae) in the Lazovsky State Nature Reserve and in the adjacent non-protected area (Far East of Russia) // Nature Conservation Research. 2022a. Т. 7. № 4. С. 97–108.
56. Schaller G.B. The deer and the tiger: a study of wildlife in India. Chicago: University of Chicago Press, 1967. 370 p.
57. Sugimoto T., Nagata J., Aramilev V.V., McCullough D.R. Population size estimation of Amur tigers in Russian Far East using noninvasive genetic samples // Journal of Mammalogy. 2012. Vol. 93(1). P. 93–101.
58. Sunquist M.E. The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Chitwan National Park, Nepal // Smithsonian Contributions to Zoology. 1981. Vol. 336. P. 1–98.
59. Smith J.L.D., McDougal C., Miquelle D. Scent marking in free-ranging tigers, *Panthera tigris* // Animal Behaviour. 1989. Vol. 37. P. 1–10.
60. Tuytens F.A.M., Long B., Fawcett T. et al. Estimating Group Size and Population Density of Eurasian Badgers *Meles meles* by Quantifying Latrine Use // Journal of Applied Ecology. 2001. Vol. 38(5). P. 1114–1121.
61. Wilson G.J., Delahay R.J. A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation // Wildlife Research. 2001. Vol. 28(2). P. 151–164.
62. Worton B.J. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home Range Studies // Ecology. 1989. Vol. 70(1). P. 164–168.
63. Wronski T., Islam M., Plath M. Latrine survey as a method to estimate the population size of Arabian gazelles (*Gazella arabica*) // Mammalian Biology. 2012. V. 78(3). P. 226–230.
64. Zimmermann F., Breitenmoser-Würsten Ch., Molinari-Jobin A., Breitenmoser U. Optimizing the size of the area surveyed for monitoring a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population in the Swiss Alps by means of photographic capture–recapture // Integrative Zoology. 2013. Vol. 8(3). P. 232–243.
65. Zuur A.F., Ieno E.N., Elphick C.S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems // Methods in Ecology and Evolution. 2010. Vol. 1(1). P. 3–14.

Сведения об авторах

About the authors

Лукаревский Виктор Семенович – канд. биол. наук, Ученый секретарь, Государственное краевое автономное учреждение культуры “Пермский зоопарк” (ГКАУК “Пермский зоопарк”) e-mail: vlukarevsky@mail.ru <https://orcid.org/0009-0000-1981-9575>

Lukarevskiy Victor Semenovich – PhD, Scientific Secretary, State Regional Autonomous Cultural Institution “Perm Zoo” e-mail: vlukarevsky@mail.ru <https://orcid.org/0009-0000-1981-9575>

Олейников Алексей Юрьевич – канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУ “Объединенная дирекция государственных природных заповедников и национальных парков Хабаровского края”, Хабаровск, Российская Федерация e-mail: oleynikov.pr@gmail.com <https://orcid.org/0000-0003-3079-8036>

Oleynikov Aleksey Yurievich – PhD, “Joint Directorate of State Nature Reserves and National Parks of Khabarovsk Krai”, Khabarovsk, Russian Federation e-mail: oleynikov.pr@gmail.com <https://orcid.org/0000-0003-3079-8036>

Колчин Сергей Алексеевич – канд. биол. наук, научный сотрудник, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, Российская Федерация e-mail: abbears@gmail.com <https://orcid.org/0000-0001-9049-5710>

Kolchin Sergey Alekseevich – PhD, Research Fellow, Institute of Water and Ecology Problems of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russian Federation e-mail: abbears@gmail.com <https://orcid.org/0000-0001-9049-5710>

Поступила в редакцию 13.10.2025
После доработки 20.03.2026
Принята к публикации 20.04.2026

Received Oktober 13, 2025
Revised March 20, 2026
Accepted April 20, 2026

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ / BRIEF COMMUNICATION

УДК 576.895.133:595.133

Оригинальная статья / Original Article

DOI: 10.7868/S3034545626040079

Покровный эпителий Syndermata: синцитий или симпласт?

В.П. Никишин

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Магадан, Российская Федерация
e-mail: nikishin@ibpn.ru*

Аннотация. Показано, что покровный эпителий акантоцефалов и, вероятно, коловраток, объединенных в таксоне Syndermata, является не синцитием, как полагалось ранее, а симпластом. Эту особенность необходимо учитывать при анализе морфологии организмов, входящих в состав Syndermata.

Ключевые слова: акантоцефалы, Syndermata, покровный эпителий, симпласт, синцитий, тегумент

Финансирование. Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме: “Гельминты в биоценозах северо-восточной Азии: биоразнообразие, морфология и молекулярная филогенетика” (№ регистрации: 1021060307693-0).

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Вклад автора в публикацию. Автор лично проводил исследование, обобщение и интерпретацию результатов, а также написание и редактирование текста статьи.

Благодарности. Автор благодарит рецензентов и научного редактора за внимательное отношение и конструктивную критику.

Ссылка для цитирования: Никишин В.П. Покровный эпителий Syndermata: синцитий или симпласт? // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040079>

Covering Epithelium of Syndermata: Syncytium or Symplast?

V.P. Nikishin

*Institute for the Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, Russian Federation
e-mail: nikishin@ibpn.ru*

Abstract. The covering epithelium of acanthocephalans and likely also rotifers, both grouped within the taxon Syndermata, has been shown to represent not a syncytium, as previously believed, but a symplast. This feature must be taken into account when analyzing the morphology of organisms within Syndermata.

Keywords: acanthocephalans, Syndermata, covering epithelium, symplast, syncytium, tegument

Funding. The studies were conducted as part of the state assignment on the topic: “Helminths in biocenoses of Northeast Asia: biodiversity, morphology and molecular phylogenetics” (registration number: 1021060307693-0).

Ethics declarations. This work does not contain any human or animal studies.

Conflict of interests. The author declares that he has no conflict of interest.

Authors contribution. The author personally carried out the research, generalization and interpretation of the results, as well as writing and editing the text of the article.

Acknowledgements. The author thanks the reviewers and the scientific editor for their attentive attitude and constructive criticism.

For Citation: Nikishin V.P. Covering Epithelium of Syndermata: Syncytium or Symplast? *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4. pp. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040079>

В конце прошлого века был основан таксон Syndermata Ahlrich, 1995, объединяющий акантоцефалов и коловраток. Основанием для такого объединения послужили данные о наличии сходных морфологических признаков в строении этих животных (Ahlrich, 1997, 1998). В число этих признаков автор включил синцитиальную (по его мнению) организацию покровного эпителия, а также некоторых внутренних органов. Очевидно, исходя из этого сходства, автором таксона и было предложено его название Syndermata (syncytium+ derma), подразумевающее синцитиальное строение покрова у входящих в него животных. Молекулярные исследования подтвердили родственные отношения коловраток и акантоцефалов (Garey et al., 1996, 1998; и др.). Ни в коей степени не подвергая сомнению правомерность объединения столь разных по биологии организмов, должен остановиться на постулате о “синцитиальной” организации покрова коловраток и акантоцефалов. Подобный постулат мы встречаем у многих западных авторов как в частных сообщениях, так и в обзорных трудах (Miller, Dunagan, 1985; Mehlhorn, 1988; Garey et al., 1996, 1998; Taraschewski, 2000, 2016; и др.). Однако в компактном, но детальном “Введении в цитологию и гистологию животных” читаем: “Симпластное строение эпидермиса свойственно также коловраткам и скребням” (Вельш, Шторх, 1976). Но здесь же эти авторы эпидермальным симпластом называют и поверхностную часть тегумента плоских червей, которая не имеет ядер и морфологически существенно отличается от тегумента акантоцефалов и эпидермиса коловраток. Возникает вопрос, как правильно именовать покров Syndermata и, соответственно, акантоцефалов и коловраток: синцитий это или симпласт?

В результате обращения к искусственному интеллекту получена следующая формулировка: “Синцитий (syncytium) — это многоядерная структура, представляющая собой массу цитоплазмы, не разделенную клеточными мембранами, где несколько ядер находятся в общей цитоплазме, что

образуется либо в результате слияния отдельных клеток, либо в результате деления ядра без деления клетки. Классические примеры — волокна скелетных мышц”. “Симпласт — это многоядерная структура, которая образуется при слиянии клеток или при делении ядер без разделения цитоплазмы и характеризуется отсутствием клеточных границ и сплошной цитоплазмой с ядрами, например, скелетные мышечные волокна; характерен для поперечнополосатых мышечных волокон”. Стало ясно, что искусственный интеллект, как и многие авторы, не видит разницы между синцитиальной и симпластической организацией ткани. Примечательно, что ИИ нашел англоязычное название только для синцития и проигнорировал англоязычное название симпласта — symplastum.

Недвусмысленный ответ дал биологический энциклопедический словарь (Гиляров, 1986): “Симпласт — строение ткани, характеризующееся отсутствием границ между клетками и расположением ядер в сплошной массе цитоплазмы” и “Синцитий — строение ткани у животных, при котором клеточные границы не полностью отделяют клетки друг от друга, и обособленные участки цитоплазмы с ядрами связаны между собой цитоплазматическими перемычками”. Примерно такие же определения можно найти во многих отечественных учебниках по цитологии и гистологии. Исходя из этих определений, волокно поперечнополосатой мышцы является не синцитием, а типичным симпластом.

Таким образом, синцитий и симпласт — это структуры, кардинально различающиеся по морфологии. В паразитологии ярким примером синцития является покровный эпителий (тегумент) плоских паразитических червей (рис. 1), состоящий из единой поверхностной цитоплазматической пластинки и связанных с ней “цитоплазматическими мостиками” клеточных тел (цитонов тегумента), погруженных в паренхиму и содержащих ядра (Lumsden, 1975; Куперман, 1988; Корнева, 2007; и др.). Каждый цитон содержит обычно

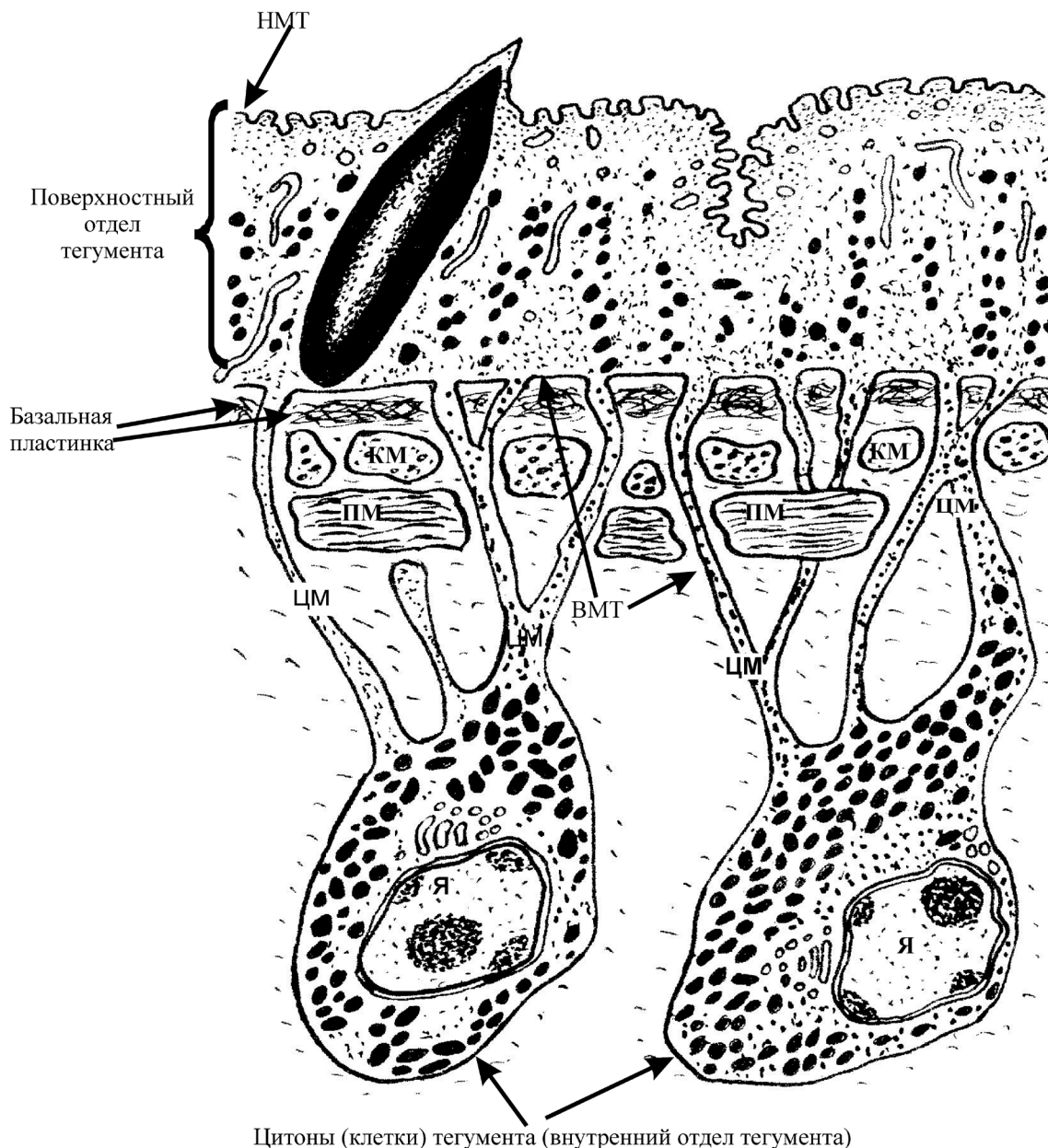


Рис. 1. Схема строения синцитиального эпидермиса (тегумента) трематод (по: Threadgold, 1963, с изменениями): БМТ – внутренняя мембрана тегумента, КМ – кольцевая мускулатура, НМТ – наружная мембрана тегумента, ПМ – продольная мускулатура, ЦМ – цитоплазматические мостики, Я – ядра тегумента

Fig. 1. Diagram of the structure of the syncytial epidermis (tegument) of trematodes (according to: Threadgold, 1963, with changes): БМТ – inner membrane of the tegument, КМ – circular muscles, НМТ – outer membrane of the tegument, ПМ – longitudinal muscles, ЦМ – cytoplasmic bridges, Я – nuclei of the tegument

одно ядро, хотя в ряде случаев некоторые цитоны тегумента сколекса и шейки цестод являются многоядерными (Morseth, 1966; и др.), что может быть обусловлено задержкой цитотомии после деления их ядер (Краснощёков, 1979).

У акантоцефалов же покровный эпителий (тегумент) является типичным симпластом и представляет собой пласт цитоплазмы, в котором

располагаются ядра (рис. 2). Этот пласт на протяжении полного жизненного цикла никогда даже частично не разделяется на клеточные тела (Никишин, 2004; и др.), поэтому именовать тегумент акантоцефалов синцитием невозможно.

Помимо принципиальных морфологических различий синцитий и симпласт имеют различия и по механизму образования. Например, по мере

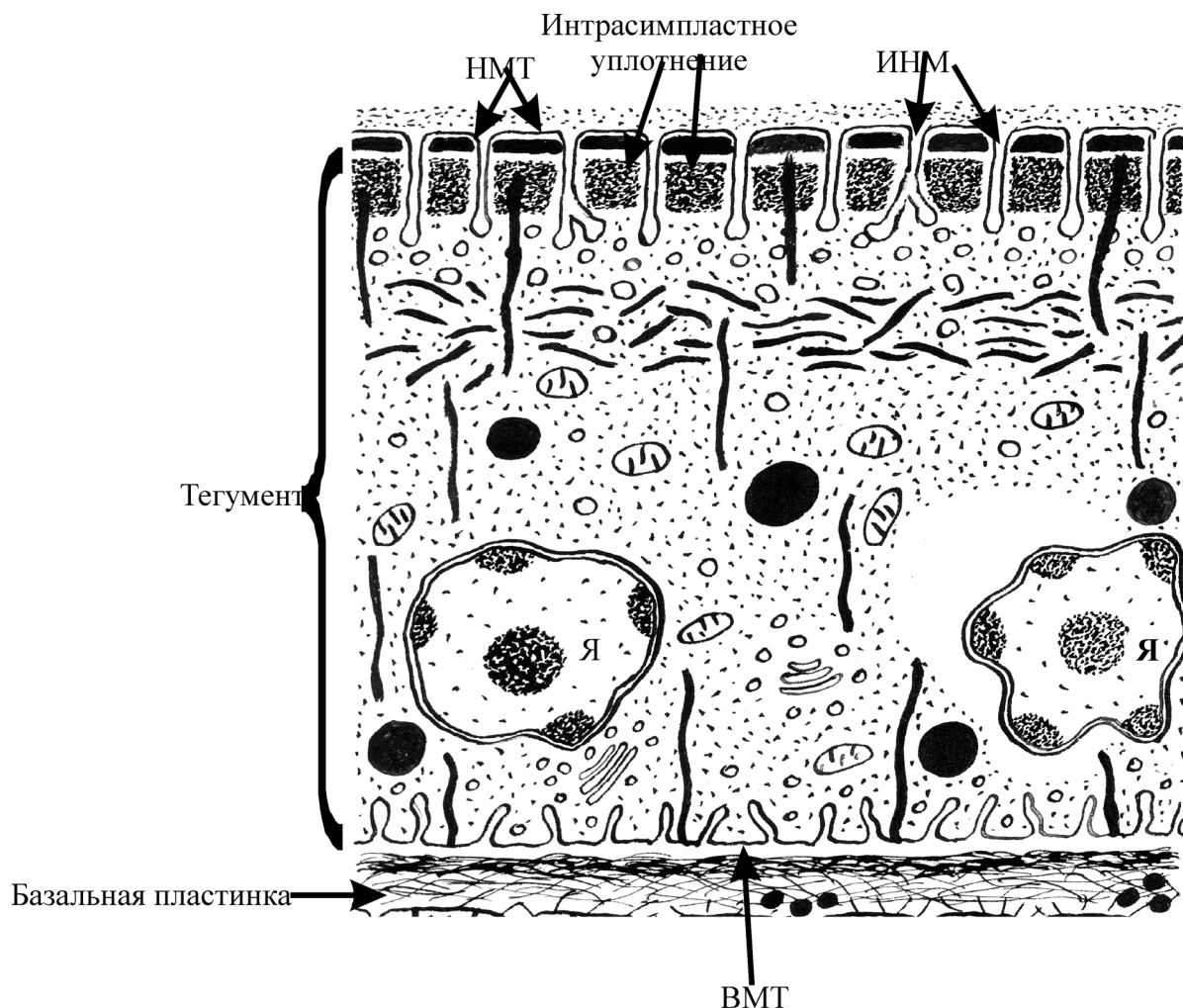


Рис. 2. Схема строения симпластического эпидермиса (тегумента) акантоцефалов (по: Никишин, 2004): BMT – внутренняя мембрана тегумента, ИНМ – инвагинаты наружной мембраны тегумента, HMT – наружная мембрана тегумента, Я – ядра тегумента

Fig. 2. Diagram of the structure of the symplastic epidermis (tegument) of acanthocephalans (according to: Nikishin, 2004): BMT – inner tegument membrane, INM – outer tegument membrane invaginations, HMT – outer membrane of the tegument, Я – tegument nuclei

роста или регенерации цестоды в состав ее тегумента могут включаться недифференцированные клетки с последующей их трансформацией в цитоны тегумента (Корнева, 2007; Wikgren, Knut, 1970; и др.), что, однако, не меняет его синцитиальный характер. У акантоцефалов ядра тегумента либо сохраняются в изначальном количестве (у представителей класса *Eoacanthocephala*), либо в период роста паразита в промежуточном хозяине подвергаются фрагментации (у представителей классов *Palaeacanthocephala* и *Archiacanthocephala*) (Van Cleave, 1928). При этом фрагментация не является полной, по крайней мере, в ряде случаев, и фрагменты ядер неопределенное

время остаются связанными друг с другом тонкими отростками (Давыденко, Никишин, 2023; Никишин Пономарев, 2023).

Таким образом, название таксона “Syndermata”, под которым подразумевается синцитиальная организация покрова, не соответствует одному из основных морфологических признаков животных, которые относятся к этому таксону и у которых эпидермис является не синцитием, а симпластом. Автор, однако, не призывает менять название таксона, а лишь предлагает учитывать симпластическую организацию покрова входящих в его состав животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М.: Мир, 1976. 259 с.
2. Гиляров М.С. (ред.). Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1986. 831 с.
3. Давыденко Т.В., Никишин В.П. Неполная фрагментация гигантских ядер тегумента у акантелл скребня *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida). Паразитология. 2023. Т. 57. № 4. С. 337–343.
4. Корнева Ж.В. Тканевая пластичность и морфогенезы у цестод. М.: Наука, 2007. 187 с.
5. Краснощёков Г.П. Морфология покровных тканей плоских червей // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 93–115.
6. Куперман Б.И. Функциональная морфология низших цестод: онтогенетический и эволюционный аспекты. Л.: Наука, 1988. 167 с.
7. Никишин В.П. Цитоморфология скребней: покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки. М., ГЕОС. 2004. 233 с.
8. Никишин В.П., Пономарёв Д.В. Об организации ядер в тегументе некоторых скребней классов Palaeacanthocephala и Archiacanthocephala. Паразитология. 2023. Т. 57. № 1. С. 44–51.
9. Ahlrichs W.H. Epidermis ultrastructure of *Seison nebaliae* and *Seison annulatus*, and comparison of epidermal structures within the Gnathifer // Zoomorphology. 1997. Vol. 117. No. 1. P. 41–48.
10. Ahlrichs W.H. Spermatogenesis and ultrastructure of the spermatozoa of *Seison nebaliae* (Syndermata) // Zoomorphology. 1998. Vol. 118. Is. 4. P. 255–261.
11. Garey J.R., Near T.J., Nonnemacher M.R., Nadler S.A. Molecular evidence for Acanthocephala as a subtaxon of Rotifer // Journal of Molecular Evolution. 1996. Vol. 43. P. 287–292.
12. Garey J.R., Schmidt-Rhaesa T.J., Near S.A., Nadler S.A. The evolutionary relationships of rotifers and acanthocephalans // Hydrobiologia. 1998. 387/388: P. 83–91.
13. Lumsden R.D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Experimental Parasitology. 1975. Vol. 37. № 2. P. 267–339.
14. Mehlhorn H. (ed.) Parasitology in focus: Facts and Trend. Berlin, Heidelberg, N.Y., London, Paris, Tokyo: Springer Verlag, 1988. 924 p.
15. Miller D.M., Dunagan T.T. Functional morphology. In: Biology of the Acanthocephala. Edited by D.W.T. Crompton, B.B. Nickol. Cambridge University Press, 1985. P. 73–123.
16. Morseth D.J. The fine structure of the tegument of adult *Echinococcus granulosus*, *Taenia hydatigena* and *Taenia pisiformis* // J. of Parasitology. 1966. Vol. 52. № 6. P. 1074–1085.
17. Taraschewski H. Host-Parasite interactions in Acanthocephala: Morphological approach // Advances in Parasitology. 2000. Vol. 46. P. 1–179.
18. Taraschewski H. Acanthocephala. In Encyclopedia of Parasitology. Mehlhorn H. (ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2016. P. 6–29.
19. Threadgold L.T. The tegument and associated structures of *Fasciola hepatica* // Quarterly Journal of Microscopic Society. 1963. V. 104. P. 505–512.
20. Van Cleave H.J. Nuclei of the subcuticula in the Acanthocephala // Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. 1928. Vol. 7. P. 109–113.
21. Wikgren B.J.P., Knut G.M. Growth of subtegumental tissue in cestodes by cell migration // Acta Acad. Aboensis (B). 1970. Vol. 30. № 16. P. 1–6.

REFERENCES

1. Ahlrichs W.H. Epidermis ultrastructure of *Seison nebaliae* and *Seison annulatus*, and comparison of epidermal structures within the Gnathifer. *Zoomorphology*. 1997. Vol. 117. No. 1. P. 41–48.
2. Ahlrichs W.H. Spermatogenesis and ultrastructure of the spermatozoa of *Seison nebaliae* (Syndermata). *Zoomorphology*. 1998. Vol. 118. Is. 4. P. 255–261.
3. Davydenko T.V., Nikishin V.P. Incomplete fragmentation of giant nuclei of the tegument in acanthellae of the acanthocephalan *Acanthocephalus tenuirostris* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchida). *Parazitologiya*. 2023. Vol. 57. No. 4. P. 337–343. (In Russ.).
4. Gilyarov M.S. (ed.). *Biological Encyclopedic Dictionary*. Moscow: Soviet Encyclopedia, 1986. 831 p. (In Russ.).
5. Korneva Zh.V. *Tissue plasticity and morphogenesis in cestodes*. Moscow: Nauka, 2007. 187 p. (In Russ.).
6. Kuperman B.I. *Functional morphology of lower cestodes: ontogenetic and evolutionary aspects*. Leningrad: Nauka, 1988. 167 p. (In Russ.).
7. Krasnoshchekov G.P. *Morphology of integumentary tissues of flatworms*. In *Ecology and morphology of vertebrate helminths of Chukotka*. M.: Nauka, 1979. P. 93–115. (In Russ.).
8. Garey J.R., Near T.J., Nonnemacher M.R., Nadler S.A. Molecular evidence for Acanthocephala as a subtaxon of Rotifer. *Journal of Molecular Evolution*. 1996. Vol. 43. P. 287–292.

9. Garey J.R., Schmidt-Rhaesa T.J., Near S.A., Nadler S.A. The evolutionary relationships of rotifers and acanthocephalans. *Hydrobiologia*. 1998. 387/388: P. 83–91.
10. Lumsden R.D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. *Experimental Parasitology*. 1975. Vol. 37. № 2. P. 267–339.
11. Mehlhorn H. (ed.) *Parasitology in focus: Facts and Trend*. Berlin, Heidelberg, N.Y., London, Paris, Tokyo: Springer Verlag, 1988. 924 p.
12. Miller D.M., Dunagan T.T. *Functional morphology*. In: *Biology of the Acanthocephala*. Edited by D.W.T. Crompton, B.B. Nickol. Cambridge University Press, 1985. P. 73–123.
13. Morseth D.J. The fine structure of the tegument of adult *Echinococcus granulosus*, *Taenia hydatigena* and *Taenia pisiformis*. *J. of Parasitology*. 1966. Vol. 52. № 6. P. 1074–1085.
14. Nikishin V.P. *Cytomorphology of Acanthocephala (integuments, protective membranes, embryonic larvae)*. M.: GEOS, 2004. 234 p. (In Russ.)
15. Nikishin V.P., Ponomarev D.V. On the organization of nuclei in the tegument of some acanthocephalans of the classes Palaeacanthocephala and Archiacanthocephala *Parazitologiya*. 2023. Vol. 57. No. 1. P. 44–51. (In Russ.)
16. Taraschewski H. Host-Parasite interactions in Acanthocephala: Morphological approach. *Advances in Parasitology*. 2000. Vol. 46. P. 1–179.
17. Taraschewski H. *Acanthocephala*. In: *Encyclopedia of Parasitology*. Mehlhorn H. (ed.). Verlag Berlin: Heidelberg Springer, 2016. P. 6–29.
18. Threadgold L.T. The tegument and associated structures of *Fasciola hepatica*. *Quarterly Journal of Microscopic Society*. 1963. Vol. 104. P. 505–512.
19. Van Cleave H.J. Nuclei of the subcuticula in the Acanthocephala. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*. 1928. Vol. 7. P. 109–113.
20. Welsch U., Storch V. *Introduction to animal cytology and histology*. M.: Mir, 1976. 259 s. (In Russ.).
21. Wikgren B.J.P., Knut G.M. *Growth of subtegumental tissue in cestodes by cell migration*. *Acta Acad. Aboensis (B)*. 1970. Vol. 30. № 16. P. 1–6.

Сведения об авторе

Владимир Павлович Никишин — доктор биологических наук, г.н.с. ИБПС ДВО РАН, г. Магадан, Российская Федерация
 E-mail: nikishin@ibpn.ru;
<https://orcid.org/0000-0003-2209-5357>

About the author

Vladimir Pavlovich Nikishin — Doctor of biological Sciences, Chief Researcher of the IBPN FEB RAS, Magadan, Russian Federation
 E-mail: nikishin@ibpn.ru;
<https://orcid.org/0000-0003-2209-5357>

Поступила в редакцию 17.02.2026
 После доработки 23.02.2026
 Принята к публикации 04.03.2026

Received February 17, 2026
 Revised February 23, 2026
 Accepted March 04, 2026

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ / BRIEF COMMUNICATION

УДК 616.98:578.824.11-036.22:569.745

Оригинальная статья / Original Article

DOI: 10.7868/S3034545626040089

Ластоногие (Pinnipedia) и бешенство: случайность или реальная угроза

А.Д. Ботвинкин

Иркутский государственный медицинский университет, Иркутск, Российская Федерация

e-mail: botvinkin_ismu@mail.ru

Аннотация. Приведен обзор публикаций о бешенстве ластоногих и укусах людей этими животными. Основное внимание уделено вспышке бешенства в 2022–2025 гг. на юге Африки среди капских морских котиков (*Arctocephalus pusillus*) и подозрительным случаям в северном полушарии. Обсуждается два возможных варианта развития событий: 1) случайные спорадические заболевания ластоногих после контактов с наземными хищными млекопитающими без дальнейшего распространения и 2) адаптация вируса бешенства к новым хозяевам после преодоления межвидового барьера. Массовая гибель ластоногих в обоих случаях мало вероятна. Подозрения должны вызывать спорадические случаи неспровоцированной агрессии, локальные вспышки гибели тюленей с признаками параличей или необычного поведения. Несмотря на отсутствие данных о заболевании людей бешенством после укусов ластоногими, имеются основания для постэкспозиционной профилактики, которая проводится после укусов другими дикими млекопитающими.

Ключевые слова: морские млекопитающие, бешенство, новые инфекции, мониторинг

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Соблюдение этических стандартов. Статья представляет собой обзор литературных данных.

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

Вклад авторов. Обзор полностью подготовлен автором статьи.

Ссылка для цитирования: Ботвинкин А.А. Ластоногие (Pinnipedia) и бешенство: случайность или реальная угроза // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. 109–115. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040089>

Pinnipeds and Rabies: Random Event or Real Threat

A.D. Botvinkin

Irkutsk State Medical University, Irkutsk, Russian Federation

e-mail: botvinkin_ismu@mail.ru

Abstract. Publications on pinniped rabies and pinniped bites in humans and companion animals are briefly reviewed. The review focuses on the 2022–2025 rabies outbreak in southern Africa among Cape fur seals (*Arctocephalus pusillus*) and suspected cases in the Northern Hemisphere. Two possible scenarios are discussed: occasional spill over cases in pinnipeds from terrestrial Carnivora without further spread, and adaptations of the rabies virus to new hosts after shifting to a new host with further independent virus circulation. In either case, mass mortality of pinnipeds is unlikely. Sporadic cases of unprovoked aggression and localized outbreaks of seal deaths with signs of paralysis or unusual behavior should raise awareness. Although there are no data on human rabies following pinniped bites, there are grounds for post-exposure prophylaxis, like after bites from other wild mammals.

Keywords: marine mammals, rabies, emerging infections, monitoring

Funding. No funding.

Ethics declarations. The article is a review of the literature data.

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

Authors contribution. The review was prepared entirely by the author of the article.

For Citation: Botvinkin A.D. Pinnipeds and Rabies: Random Event or Real Threat. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4. pp. 109–115. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040089>

Короткое обзорное сообщение подготовлено по «горячим следам» после публикации в начале 2026 г. обзора с оригинальной интерпретацией сообщений о вспышке бешенства среди капских морских котиков (*Arctocephalus pusillus*) на юге атлантического побережье Африки. С 2022 по 2025 г. выявлено более 50 больных бешенством котиков; в ряде случаев они вели себя агрессивно и нанесли травмы людям (Rupprecht, Belsare, 2026). Информация быстро распространилась в средствах массовой информации, в том числе доступны весьма убедительные видеоролики (Первый научный, 2026). Однако комментарии журналистов далеко не всегда корректны.

Бешенство — фатальная зоонозная инфекция, симптомы которой позволяют заподозрить заболевание по поведению животного. Чаще всего регистрируются случаи, связанные с вирусом бешенства (*Lyssavirus rabies*), но в Старом Свете заболевания людей и животных могут быть вызваны другими вирусами рода *Lyssavirus*. Млекопитающие двух отрядов — хищные (Carnivora) и рукокрылые (Chiroptera) — служат основным резервуаром лиссавирусов. Представители других отрядов могут быть восприимчивы к бешенству, но лишь в редких случаях участвуют в заражении других животных (включая особей своего вида) и человека. Представления о глобальном распространении бешенства трансформировались по мере накопления научных знаний. Австралия, Антарктида и многие другие островные территории долго считались благополучными по бешенству. В последние десятилетия Австралия, Британские острова, Тайвань и многие страны Европы утратили такой статус после обнаружения лиссавирусов у местных видов рукокрылых или хищных млекопитающих, несмотря на отсутствие вируса бешенства в популяциях собак и других «традиционных» хозяев вируса — лисиц, волков и др. (Ботвинкин, 2019; Rupprecht et al., 2025). Обширные водные пространства всегда рассматривались в качестве барьера для естественного распространения бешенства. В связи с наблюдениями на юге Африки возникает сомнение в надежности этого барьера.

Цель — привлечь внимание к возможной роли морских млекопитающих в циркуляции вируса

бешенства и к необходимости расследования подозрительных случаев.

Факты, относящиеся к южному полушарию

Эта часть информации опубликована преимущественно на английском языке и подробно проанализирована в обзоре Rupprecht, Belsare (2026). Первый случай, ассоциированный с *A. pusillus*, был выявлен у собаки в ЮАР в провинции Западный Кейп в мае 2024 г. (City of Capetown, 2024; Western Cape Government, 2024). Со слов владельца, собака за 2 недели до заболевания была покусана котиком на пляже. Диагноз у собаки подтвердили лабораторно, а вирус, судя по антигенным свойствам, принадлежал к варианту, циркулирующему среди Canidae. Примерно в это же время другой котик покусал двух серферов. Котика поймали, он вскоре погиб, и при исследовании головного мозга бешенство было подтверждено иммуногистохимическим методом. Покусанным людям назначили профилактические прививки. Связав эти случаи, специалисты пришли к выводу, что передача вируса бешенства котикам произошла от чепрачных шакалов (*Lupulella mesomelas*), которые регулярно посещают колонии котиков на побережье (Rupprecht, Belsare, 2026).

Этот инцидент послужил основанием для усиления текущего надзора и ретроспективного анализа, в том числе были лабораторно исследованы на бешенство пробы биологического материала от погибших и больных котиков, архивированные в ветеринарных лабораториях. Из 80 образцов головного мозга капских морских котиков, поступивших в лаборатории в 2022–2024 гг. с атлантического побережья ЮАР и Намибии, в 36 (45%) обнаружен вирус бешенства с помощью теста, который считается «золотым» стандартом диагностики этой инфекции. Составлена карта подтвержденных случаев (Animal Health Directorate, 2024; Winkler, Parker, 2024). Результаты исследования указывали на значительно более масштабную вспышку бешенства среди капских морских котиков во времени и пространстве. В обзоре представлена динамика выявления бешенства у котиков с августа 2022 г. по декабрь 2025 г. с пиком осенью 2024 г. (Rupprecht, Belsare, 2026). К концу 2025 г.

бешенство было подтверждено у 39 морских котиков в Западном Кейпе, 16 — в Северном Кейпе и одного — в Намибии. Самая ранняя положительная находка относилась к августу 2022 г. (National Institute for Communicable Diseases, 2025).

Филогенетический анализ изолятов вируса бешенства из различных колоний морских котиков в двух провинциях ЮАР выявил почти 100% сходство нуклеотидных последовательностей между собой, а также с изолятом от шакала (*L. mesomelas*) из Намибии. Таким образом, первоначальная гипотеза о заражении морских котиков от шакалов получила убедительное подтверждение. Вместе с тем стало очевидным, что один больной бешенством шакал не мог заразить такое количество котиков в разных районах. Скорее это указывало на внутривидовую передачу вируса бешенства в нескольких колониях капских морских котиков после одного или нескольких контактов с бешеными шакалами (National Institute for Communicable Diseases, 2025).

Факты, относящиеся к северному полушарию

В северном полушарии описан единственный лабораторно установленный случай бешенства у ластоногих. При изучении вспышки на Шпицбергене в 1980 г. вирус арктического бешенства обнаружен в головном мозге кольчатой нерпы (*Phoca hispida*) и одновременно у песцов (*Alopex lagopus*) и северных оленей (*Rangifer tarandus*). Обследование пяти нерп, добытых на Шпицбергене позднее, не выявило новых положительных находок (Odegaard, Krogsrud, 1981; Prestrud et al., 1992). Авторы (Rupprecht, Belsare, 2026), упомянутые в начале нашего обзора, провели тщательный информационный поиск с использованием электронных систем, но не смогли найти других сообщений о подтвержденных случаях. Однако имеются сообщения о нападении тюленей на людей без ссылок на то, что животные обследовались на бешенство. Например, в середине зимы 2017–2018 гг. четыре человека подверглись нападению морских львов (*Zalophus californianus*) во время купания на пляже около Сан-Франциско (Калифорния). Потребовалась хирургическая обработка ран, и обсуждался вопрос о назначении прививок против бешенства (Kornblith et al., 2019).

В длинном списке животных, у которых отмечены заболевания бешенством за весь период наблюдений на территории России, ластоногие отсутствуют (Сидоров и др., 2025). Дополнительные поиски публикаций на русском языке позволили нам обнаружить описание нескольких предполагаемых случаев без лабораторного подтверждения. Все они связаны с нападением каспийских тюленей (*Pusa caspica*) на людей в Каспийском море. Прежде

всего, приводим цитату из книги основоположника отечественной эпидемиологии: «Несколько лет тому назад в СССР был описан случай нанесения укусов купающемуся в Каспийском море человеку бешеным тюленем. Описавший этот случай автор высказывает предположение, что тюлень мог быть укушен на берегу моря бешеным шакалом, которые нередко встречаются в этой местности» (Громашевский, Вайндрах, 1947, с. 679). Первоисточник, на который ссылался Л. В. Громашевский, обнаружить не удалось. В 2012 г. Н. А. Бутрина описала нападение тюленя в Дагестане на купающего в море мужчину. Тюлень разорвал надувную камеру, на которой плавал мужчина, искусал ему ноги, а затем выбросился на берег, где был убит (Бутрина, 2012). В августе 2022 г. с интервалом в один день на пляже в г. Актау (Казахстан) подверглись нападению тюленя 3 человека, в том числе 2 детей. Тюлень уплыл и не был исследован. Пострадавшим от укусов были назначены профилактические прививки от бешенства (Актау, Казинформ, 2022). В сентябре 2023 г. тюлень напал на двух купающихся мужчин на пляже в Баку (Азербайджан) (Редакция Вести.ру, 2023). Следует подчеркнуть, что все эти сообщения опубликованы до того, как стало известно о вспышке этого заболевания среди капских морских котиков на юге Африки.

По результатам филогенетического анализа ластоногие включены в отряд хищных (Carnivora), подотряд собакообразных (Caniformia) и входят в состав монофилетической группы (парвоотряд Pinnipedia) вместе с Musteloidae (Park et al., 2024). Именно хищные млекопитающие, особенно Canidae, а также кунцеобразные, скунсы и еноты, которые относятся к Musteloidae, наиболее эффективно распространяют бешенство. Список пораженных видов обширен, и известны генетические линии вируса бешенства, адаптированные к различным таксонам Carnivora (Rupprecht et al., 2025). Однако заболевания ластоногих бешенством крайне редки и достоверно подтверждены только у двух видов, представителей двух разных таксонов: ушастые тюлени (Otariidae) и настоящие тюлени (Phocidae). В мировом океане и внутренних водоемах обитает более 30 видов ластоногих; многие из них образуют большие скопления на побережьях или на льду. В этих условиях возможны и документированы контакты с хищными млекопитающими, известными как основные хозяева вируса бешенства (Rupprecht, Belsare, 2026).

Хотя экспериментальные данные о чувствительности ластоногих к вирусу бешенства и экскреции вируса со слюной отсутствуют, вспышка на юге Африки свидетельствует о том, что возможно развитие продуктивной инфекции и передачи вируса другим животным (Rupprecht, Belsare, 2026). Случаи

заболевания людей бешенством после укусов, нанесенных ластоногими, неизвестны (Сидоров и др., 2019, 2025; Rupprecht, Belsare, 2026). Публикации, в которых бы сообщалось о тестировании биологического материала от тюленей на бешенство с отрицательным результатом, также очень редки и не позволяют оценить качество исследований. Например, при выяснении причин гибели каспийских тюленей на Дагестанском побережье Каспийского моря осенью 2020 г. сообщалось, что получены отрицательные результаты тестирования материала от девяти погибших тюленей на различные группы вирусов, включая лиссавирусы, без описания методов. В то же время в статье имеются цветные макрофотографии головного мозга тюленей с изменениями, которые могут наблюдаться при вирусных энцефалитах (Рожнов и др., 2022). Значительно чаще ластоногих исследовали на зараженность морбилливирусами и вирусами гриппа. Очевидно, что в прошлом бешенство тюленей крайне редко привлекало внимание специалистов, осуществлявших надзор за зоонозными инфекциями.

Эпизоды массовой гибели ластоногих известны давно, в том числе в Каспийском море, на Байкале и морских побережьях. Их связывали с самыми разными причинами, в том числе с эпизоотиями (Чапский, 1932; Беликов и др., 1999; Рожнов и др., 2022). Но бешенство крайне редко вызывает одновременную гибель большого количества диких животных из-за случайного характера передачи инфекции, продолжительного инкубационного периода и ряда других особенностей болезни. Вода, как фактор передачи вируса бешенства, не имеет значения. Она скорее снижает эффективность раневого пути передачи, так как хорошо известно, что промывание раны уменьшает риск заболевания. Возможно, это одна из причин отсутствия выявленных случаев заболеваний людей, покусанных тюленями во время купания.

Вспышка, описанная на юге Африки, согласуется с концепцией новых и возвращающихся инфекций, согласно которой периодически возникают новые связи между патогенами и их хозяевами. Для лиссавирусов известны ситуации, когда они преодолевали межвидовые барьеры, занимали новые экологические ниши, распространяясь среди несвойственных им хозяев. Так, имеются генетические доказательства того, что изоляты вируса

бешенства от скунсов и лисиц в Аризоне (США) связаны с линиями вируса бешенства, ранее циркулировавшими среди рукокрылых (Kuzmin et al., 2012; Ding et al., 2017). На юге Африки описана эпизоотия бешенства среди куду (*Tragelaphus strepsiceros*), и получила известность гипотеза о возможности самостоятельного цикла циркуляции вируса бешенства в популяции антилоп с передачей через слюну (Barnard, Hassel, 1981). В настоящее время эта гипотеза поставлена под сомнение (Müller et al., 2022), но остается фактом, что бешенство в Намибии чаще всего регистрируется среди куду и шакалов (Madzingira et al., 2025).

На возможность подобного развития событий с участием морских млекопитающих указывается в обзоре Rupprecht, Belsare (2026). Авторы этого обзора обращают внимание, что побережье мыса Доброй Надежды регулярно посещается ластоногими из Антарктиды — южными морскими слонами (*Mirounga leonina*) и морскими леопардами (*Hydrurga leptonyx*), где они могут контактировать с капскими морскими котиками. Это создает угрозу проникновения вируса бешенства из Африки на континент, в пределах которого нет рукокрылых и наземных хищных млекопитающих и для которого бешенство, казалось бы, не имеет никакого значения.

Биологи, изучающие тюленей, нередко подвергаются укусам этих животных. В 2020 г. была опубликована статья с обсуждением тактики лечения ран, нанесенных ластоногими на острове Марион (расположен в Южном океане на полпути между Африкой и Антарктидой (около 46° ю.ш.)). Приведены данные наблюдений за 22 биологами, покусанными тюленями, обсуждались протоколы лечения разных раневых инфекций, но только не профилактика бешенства (Reisinger et al., 2020).

После вспышки бешенства среди ластоногих на юге Африки отношение к постэкспозиционной профилактике бешенства после контактов с морскими млекопитающими должно измениться. Риск заражения необходимо учитывать, даже если территория ранее считалась благополучной по бешенству. Укушенную рану необходимо немедленно и обильно промыть водой и обработать дезинфектантом. Биологический материал (головной мозг) от павших или убитых с признаками необычного поведения ластоногих следует направлять в лабораторию для исследования на вирус бешенства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Актау, Казинформ. Тюлень напал на детей в Актау [Электронный ресурс]. 2022. Режим доступа: https://www.inform.kz/ru/tyulen-napal-na-detei-v-aktau_a3969182. Дата обновления: 20.08.2022.
2. Беликов С.И., Бутина Т.В., Деникина Н.И. и др. Морбилливирус, вызвавший эпизоотию в 1987 г., продолжает циркулировать в популяции байкальской нерпы // Сибирский экологический журнал. 1999. № 6. С. 663–666.
3. Ботвинкин А.Д. Бешенство // Руководство по эпидемиологии инфекционных болезней. Ред. Н.И. Брико, Г.Г. Онищенко, В.И. Покровский. М.: Медицинское информационное агентство, 2019. Глава 7.11. С. 199–223.
4. Бутрина Н.А. Бешеный морской тюлень [Электронный ресурс]. 2012. Режим доступа: <https://bytrina11.ru/zanimatelnyie-istorii/beshenyiy-morskoy-tyulen.html><https://bytrina11.ru/zanimatelnyie-istorii/beshenyiy-morskoy-tyulen.html>. Дата обновления: 06.05.2012.
5. Громашевский Л.В., Вайндрах Г.М. Бешенство // Частная эпидемиология. Москва: Государственное издание медицинской литературы, 1947. Глава XXXVII. С. 672–688.
6. Первый научный. Тюлени, как и другие млекопитающие, восприимчивы к вирусу бешенства... [Электронный ресурс, видео]. 2026. Режим доступа: <https://ok.ru/tehmir/topic/157803940377564>. Дата обновления: 11.01.2026.
7. Редакция Вести.ру. В Азербайджане тюлень напал на плавающих в море мужчин [Электронный ресурс]. 2023. Режим доступа: <https://www.vesti.ru/article/3531372>. Дата обновления 02.09.2023.
8. Рожнов В.В., Бизиков В.А., Магомедов М.Д. и др. О гибели каспийских тюленей на Дагестанском побережье Каспийского моря осенью 2020 г. и ее возможных причинах // Труды ВНИРО. 2022. Т. 187. С. 87–109. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-187-87-109>
9. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Сидорова Д.Г. Изменение роли млекопитающих в заражении людей бешенством в России за исторически обозримый период в 16–21 веках // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 4. С. 437–452. <https://doi.org/10.1134/S0044513419040159>
10. Сидоров Г.Н., Полещук Е.М., Савкина Е.С. Бешенство животных и людей в России: сравнительный исторический анализ // Успехи современной биологии. 2025. Т. 145. № 4. С. 320–340. <https://doi.org/10.31857/S0042132425040038>
11. Чанский К.К. О каспийском тюлене-«пловуне» // Известия Ленинградского ихтиологического института. 1932. Т. 13. № 2. С. 159–165.
12. Animal Health Directorate, Republic of South Africa, Agriculture, Land Reform, and Rural Development. Rabies in cape fur seals: outbreak update report. 2024. 9 p. Available online: https://www.nicd.ac.za/wp-content/uploads/2025/07/rabies-in-seals_dalrrdreport_oct2024_final.pdf (accessed on 10 March 2025).
13. Barnard B.J., Hassel R.H. Rabies in kudus (*Tragelaphus strepsiceros*) in South West Africa/Namibia // J.S. Afr. Vet. Assoc. 1981. V. 52. № 4. P. 309–314.
14. City of Capetown. Outcome of expert cape fur seal workshop on unprovoked seal aggression. 2024. Available online: <https://www.capetown.gov.za/Media-and-news/Outcome%20of%20Expert%20Cape%20Fur%20Seal%20workshop%20on%20unprovoked%20seal%20aggression> (accessed on 10 March 2025).
15. Ding N.Z., Xu D.S., Sun Y.Y., et al. A permanent host shift of rabies virus from Chiroptera to Carnivora associated with recombination // Sci. Rep. 2017. V. 7. № 1. P. 289. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00395-2>
16. Kornblith A.E., Budak J.Z., Simeone C.A., Nuckton T.J. Severe sea lion bites in urban cold-water swimmers // J. Emerg. Med. 2019. V. 57. № 6. 859–865. <https://doi.org/10.1016/j.jemermed.2019.09.009>
17. Kuzmin I.V., Shi M., Orciari L.A., et al. Molecular inferences suggest multiple host shifts of rabies viruses from bats to mesocarnivores in Arizona during 2001–2009 // PLoS Pathog. 2012. V. 8. № 6. e1002786. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002786>
18. National Institute for Communicable Diseases, Division of the National Health Laboratory Service, South Africa, 2025. What you need to know about rabies in seals in South Africa, August, 2025. Available online: https://www.nicd.ac.za/wpcontent/uploads/2025/08/Rabies-and-seals_-August-2025-final.pdf (accessed on 10 March 2025)
19. Madzingira O., Hikufe E.H., Byaruhanga C., et al. Epidemiology of wild animal rabies in Namibia from 2001 to 2019: implications for controlling the infection in domestic animals // BMC. Vet. Res. 2025. V. 21. № 1. P. 227. <https://doi.org/10.1186/s12917-025-04692-1>
20. Müller T., Hassel R., Jago M., et al. Rabies in kudu: Revisited // Adv. Virus. Res. 2022. V. 112. P. 115–173. <https://doi.org/10.1016/bs.aivir.2022.04.001>
21. Odegaard O.A., Krogsrud J. Rabies in Svalbard: Infection diagnosed in arctic fox, reindeer and seal // Vet. Rec. 1981. V. 109. № 7. P. 141–142. <https://doi.org/10.1136/vr.109.7.141>
22. Park T., Burin G., Lazo-Cancino D., et al. Charting the course of pinniped evolution: insights from molecular phylogeny and fossil record integration // Evolution. 2024. V. 78. № 7. P. 1212–1226.
23. Prestrud P., Krogsrud J., Gjertz I. The occurrence of rabies in the Svalbard Islands of Norway // J. Wildl. Dis. 1992. V. 28. № 1. P. 57–63. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-28.1.57>
24. Reisinger R.R., Penfold M., Bester M.N., Steenkamp G. Seal bites at sub-Antarctic Marion Island: Incidence, outcomes and treatment recommendations // J.S. Afr. Vet. Assoc. 2020. V. 91. e1–e6. <https://doi.org/10.4102/jsava.v91i0.1720>

25. *Rupprecht C.E., Belsare A.V., Cliquet F.* The challenge of Lyssavirus infections in domestic and other animals: a mix of virological confusion, consternation, chagrin, and curiosity // *Pathogens*. 2025. V. 14. № 6. P. 586. <https://doi.org/10.3390/pathogens14060586>
26. *Rupprecht C.E., Belsare A.V.* Rabies and Pinnipeds Reviewed: Premonitions, Perturbations, and Projections? // *Vet. Sci.* 2026. V. 13. P. 200. <https://doi.org/10.3390/vetsci13020200>
27. *Western Cape Government.* Rabies confirmed in a seal from Cape Town—report seal bites // Western Cape Government: Cape Town, South Africa. 2024. Available online: <https://www.westerncape.gov.za/agriculture/article/rabies-confirmed-seal-cape-town-report-seal-bites> (accessed on 10 March 2026).
28. *Winkler M.P., Parker S.* Rabies in seals: Visitors to Cape Town marine areas urged to be alert // *J. Travel. Med.* 2024. V. 31. taee.106. <https://doi.org/10.1093/jtm/taee106>

REFERENCES

1. Aktau, Kazinform. Seal attacks children in Aktau [Electronic resource]. 2022. Access mode: https://www.inform.kz/ru/tyulen-napal-na-detey-v-aktau_a3969182 (accessed on 20 August 2026) (In Russ.)
2. Belikov S.I., Butina T.V., Denikina N.I., et al. The morbillivirus that caused the 1987 epizootic continues to circulate in the Baikal seal population. *Contemporary Problems of Ecology*. 1999. No. 6. Pp. 663–666. (In Russ.)
3. Botvinkin A.D. Rabies // *Handbook of Epidemiology of Infectious Diseases*. Ed. N.I. Briko, G.G. Onishchenko, V.I. Pokrovsky. Moscow: Medical Information Agency, 2019. Chapter 7.11. Pp. 199–223. (In Russ.)
4. Butrina N.A. Mad seal [Electronic resource]. 2012. Access mode: <https://bytrina11.ru/zanimatelnyie-istorii/beshenyiy-morskoy-tyulen.htmlhttps://bytrina11.ru/zanimatelnyie-istorii/beshenyiy-morskoy-tyulen.html> (accessed on 06 May 2026) (In Russ.)
5. Gromashevsky L.V., Vaindrakh G.M. Rabies // *Private Epidemiology*. Moscow: State Publication of Medical Literature, 1947. Chapter XXXVII. Pp. 672–688. (In Russ.)
6. First scientific. Seals, like other mammals, are susceptible to the rabies virus... [Electronic resource, video] Access mode: <https://ok.ru/tehmir/topic/157803940377564> (accessed on 11 January 2026) (In Russ.)
7. Vesti.ru Editorial Team. In Azerbaijan, a seal attacked men swimming in the sea [Electronic resource]. 2023. Access mode: <https://www.vesti.ru/article/3531372> (accessed on 02 February 2026) (In Russ.)
8. Rozhnov V.V., Bizikov V.A., Magomedov M.D., et al. On the death of Caspian seals on the Dagestan coast of the Caspian Sea in the fall of 2020 and its possible causes // *Trudi VNIRO*. 2022. Vol. 187. Pp. 87–109. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-187-87-109> (In Russ.)
9. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Sidorova D.G. Changing role of mammals in human rabies infection in Russia over the historically observable period in the 16th–21st centuries // *Zoological journal*. 2019. Vol. 98. No. 4. Pp. 437–452. <https://doi.org/10.1134/S0044513419040159> (In Russ.)
10. Sidorov G.N., Poleshchuk E.M., Savkina E.S. Rabies of animals and people in Russia: comparative historical analysis. *Biology Bulletin Reviews*. 2025. Vol. 145. No. 4. Pp. 320–340. <https://doi.org/10.31857/S0042132425040038> (In Russ.)
11. Chapsky K.K. On the Caspian seal–“quicksand” // *Bulletin of the Leningrad Ichthyological Institute*. 1932. Vol. 13. No. 2. Pp. 159–165. (In Russ.)
12. Animal Health Directorate, Republic of South Africa, Agriculture, Land Reform, and Rural Development. Rabies in cape fur seals: outbreak update report. 2024. 9 p. Available online: https://www.nicd.ac.za/wp-content/uploads/2025/07/rabies-in-seals_dalrrdreport_oct2024_final.pdf (accessed on 10 March 2025).
13. Barnard B.J., Hassel R.H. Rabies in kudus (*Tragelaphus strepsiceros*) in South West Africa/Namibia // *J.S. Afr. Vet. Assoc.* 1981. V. 52. № 4. P. 309–314.
14. City of Capetown. Outcome of expert cape fur seal workshop on unprovoked seal aggression. 2024. Available online: <https://www.capetown.gov.za/Media-and-news/Outcome%20of%20Expert%20Cape%20Fur%20Seal%20workshop%20on%20unprovoked%20seal%20aggression> (accessed on 10 March 2025).
15. Ding N.Z., Xu D.S., Sun Y.Y., et al. A permanent host shift of rabies virus from Chiroptera to Carnivora associated with recombination // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. № 1. P. 289. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00395-2>
16. Kornblith A.E., Budak J.Z., Simeone C.A., Nuckton T.J. Severe sea lion bites in urban cold-water swimmers // *J. Emerg. Med.* 2019. V. 57. № 6. 859–865. <https://doi.org/10.1016/j.jemermed.2019.09.009>
17. Kuzmin I.V., Shi M., Orciari L.A., et al. Molecular inferences suggest multiple host shifts of rabies viruses from bats to mesocarnivores in Arizona during 2001–2009 // *PLoS Pathog.* 2012. V. 8. № 6. e1002786. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002786>
18. National Institute for Communicable Diseases, Division of the National Health Laboratory Service, South Africa, 2025. What you need to know about rabies in seals in South Africa, August, 2025. Available online: https://www.nicd.ac.za/wpcontent/uploads/2025/08/Rabies-and-seals_-_August-2025-final.pdf (accessed on 10 March 2025)
19. Madzingira O., Hikufe E.H., Byaruhanga C., et al. Epidemiology of wild animal rabies in Namibia from 2001 to 2019: implications for controlling the infection in domestic animals // *BMC. Vet. Res.* 2025. V. 21. № 1. P. 227. <https://doi.org/10.1186/s12917-025-04692-1>

20. Müller T., Hassel R., Jago M., et al. Rabies in kudu: Revisited // Adv. Virus. Res. 2022. V. 112. P. 115–173. <https://doi.org/10.1016/bs.aivir.2022.04.001>
21. Odegaard O.A., Krogsrud J. Rabies in Svalbard: Infection diagnosed in arctic fox, reindeer and seal // Vet. Rec. 1981. V. 109. № 7. P. 141–142. <https://doi.org/10.1136/vr.109.7.141>
22. Park T., Burin G., Lazo-Cancino D., et al. Charting the course of pinniped evolution: insights from molecular phylogeny and fossil record integration // Evolution. 2024. V. 78. № 7. P. 1212–1226.
23. Prestud P., Krogsrud J., Gjertz I. The occurrence of rabies in the Svalbard Islands of Norway // J. Wildl. Dis. 1992. V. 28. № 1. P. 57–63. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-28.1.57>
24. Reisinger R.R., Penfold M., Bester M.N., Steenkamp G. Seal bites at sub-Antarctic Marion Island: Incidence, outcomes and treatment recommendations. J.S. Afr. Vet. Assoc. 2020. V. 91. e1–e6. <https://doi.org/10.4102/jsava.v91i0.1720>
25. Rupprecht C.E., Belsare A.V., Cliquet F. The challenge of Lyssavirus infections in domestic and other animals: a mix of virological confusion, consternation, chagrin, and curiosity // Pathogens. 2025. V. 14. № 6. P. 586. <https://doi.org/10.3390/pathogens14060586>
26. Rupprecht C.E., Belsare A.V. Rabies and Pinnipeds Reviewed: Premonitions, Perturbations, and Projections? // Vet. Sci. 2026. V. 13. P. 200. <https://doi.org/10.3390/vetsci13020200>
27. Western Cape Government. Rabies confirmed in a seal from Cape Town—report seal bites // Western Cape Government: Cape Town, South Africa. 2024. Available online: <https://www.westerncape.gov.za/agriculture/article/rabies-confirmed-seal-cape-town-report-seal-bites> (accessed on 10 March 2026).
28. Winkler M.P., Parker S. Rabies in seals: Visitors to Cape Town marine areas urged to be alert // J. Travel. Med. 2024. V. 31. taee.106. <https://doi.org/10.1093/jtm/taee106>

Сведения об авторе

Александр Дмитриевич Ботвинкин — доктор медицинских наук, профессор, ФГБОУ ВО ИГМУ Минздрава России, г. Иркутск, Российская Федерация
e-mail: botvinkin_ismu@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1324-7374>

Поступила в редакцию 12.03.2026
После доработки 16.03.2026
Принята к публикации 17.03.2026

About the author

Aleksandr D. Botvinkin — Dr. Sci. (Med.), Professor, Irkutsk State Medical University, Irkutsk, Russian Federation
e-mail: botvinkin_ismu@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1324-7374>

Received March 12, 2026
Revised March 16, 2026
Accepted March 17, 2026

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ / BRIEF COMMUNICATION

УДК 599.323.45:591.522(470.1)

Оригинальная статья / Original Article

DOI: 10.7868/S3034545626040091

Распространение мыши-малютки (*Micromys minutus*, Rodentia, Muridae) на северо-востоке европейской части России

А.В. Бобрецов¹*, А.Н. Петров², Н.М. Быховец², А.Н. Королев²

¹Печоро-Илычский государственный природный заповедник, Якша, Российская Федерация

²Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Российская Федерация

*e-mail: avbobr@mail.ru

Аннотация. Северо-восток европейской части России является северной границей ареала мыши-малютки. В настоящее время здесь она найдена в 24 локалитетах. Чаще всего встречается в долине р. Вычегда и к югу от нее. Самой северной точкой ее регистрации является с. Ижма (65.0206° N, 53.9336° E). На востоке вид встречается в верховьях р. Печора от пос. Якша до устья р. Елима. На Северном Урале мышшь-малютка отсутствует. В регионе повсеместно редкий вид.

Ключевые слова: распространение, местообитания, численность, *Micromys minutus*

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания № 125013101229-9 Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук и государственного задания Печоро-Илычского государственного природного заповедника.

Соблюдение этических стандартов. Данное исследование не нарушает нормы ответственного обращения с животными (нормы биоэтики); Протокол Комиссии по соблюдению норм ответственного обращения с животными (соблюдению норм биоэтики) Института биологии Коми НЦ УрО РАН № 07-2026 от 27.04.2026.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов, связанных с публикацией данной статьи.

Вклад авторов. Концепция статьи — БАВ; анализ полевых, архивных данных и литературы — БАВ, ПАН, БНМ, КАН; написание рукописи — БАВ; редактирование — БНМ, ПАН, КАН; работа со списком литературы — БАВ; подготовка иллюстраций — БАВ.

Благодарности. Авторы выражают благодарность О.В. Раскоше (зав. отделом радиоэкологии Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) и А.Г. Есеву (сотруднику лаборатории вирусных и природно-очаговых инфекций ФБУЗ “Центр гигиены и эпидемиологии в Республике Коми”) за сообщения о находках мыши-малютки.

Ссылка для цитирования: Бобрецов А.В., Петров А.Н., Быховец Н.М., Королев А.Н. Распространение мыши-малютки (*Micromys minutus*, Rodentia, Muridae) на северо-востоке европейской части России // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 4. С. 116–123. <https://doi.org/10.7868/S3034545626040091>

Distribution of Harvest Mouse (*Micromys minutus*, Rodentia, Muridae) in the North-East of the European Part of Russia

A.V. Bobretsov¹*, A.N. Petrov², N.M. Bykhovets², A.N. Korolev²

¹Pechoro-Ilych State Nature Reserve, Yaksha, Russian Federation

²Institute of Biology, Komi Scientific Research Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar, Russian Federation

*e-mail: avbobr@mail.ru

Abstract. The northeast of European Russia is the northern periphery of the harvest mouse's range. To date, 24 localities have been identified where this species has been recorded. Its primary distribution

area is south of the Vychegda River. In the flat part of the Komi Republic, it extends north to the Izhma village (65.0206° N, 53.9336° E). In the east, it is found in the upper reaches of the Pechora River from the Yaksha village to the mouth of the Yelima River. Harvest mouse is absent in the Northern Ural Mountains. It is a rare species everywhere.

Keywords: distribution, northeast of European Russia, *Micromys minutus*

Funding. This work was supported by state contract No. 125013101229-9 to the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences and a state contract to the Pechora-Ilych State Nature Reserve.

Ethics declarations. The study does not violate the standards of responsible treatment of animals (bioethics standards); Protocol of the Bioethics Commission of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences No. 07–2026; 27.04.2026.

Conflict of interests. The authors of this work declare that they have no conflict of interest related to the publication of this article.

Authors contribution. Article concept – BAV; literature data analysis – BAV, PAN, BNM, KAN; manuscript writing – BAV; editing – BNM, PAN, KAN; work with the bibliography – BAV; preparation of illustrations – BAV.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to O.V. Raskosha (Head of the Department of Radioecology, Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences) and A.G. Esev (Laboratory of Viral and Natural Focal Infections, Center for Hygiene and Epidemiology in the Komi Republic) for reporting the findings of the harvest mouse and providing field materials.

For Citation: Bobretsov A.V., Petrov A.N., Bykhovets N.M., Korolev A.N. Distribution of Harvest Mouse (*Micromys minutus*, Rodentia, Muridae) in the North-East of the European Part of Russia. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 4, pp. 116–123. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626040091>

Самые северо-восточные точки находок мыши-малютки в Архангельской области расположены недалеко от г. Архангельска — п. Лесная речка и Уемский (Антипина, 1968, 1972). От этих пунктов в южном направлении находки прослеживаются по долине р. Северная Двина до г. Котлас (Запорожец, 1978), восточнее вид не обнаружен. От Котласа мыш-малютка встречается по р. Вычегда до границы с Республикой Коми. В этом регионе большая часть находок животных приурочена к долине р. Вычегда и южным районам (Марвин, Турьева, 1979). Севернее мыш-малютка отмечена в верховьях р. Мезень (с. Глотова), в п. Водный недалеко от г. Ухта. В 2024 г. 3 экз. данного вида отловлены А.Г. Есевым в с. Ижма (65.0096° N, 53.9088° E). К востоку от этой точки на большей части бассейна р. Печоры (реки являются основными путями расселения мыши-малютки) этот вид пока не выявлен. Она встречается здесь только в верхнем течении реки от пос. Якша до устья р. Елима. Видимо, здесь проходит северная граница распространения данного вида в Предуралье. Севернее в непосредственной близости от верховий Печоры на хребте Яны-Пупунёр и на р. Илыч (Куприянова и др., 2020) мыш-малютка отсутствовала, хотя сборы мелких млекопитающих в этих локалитетах

были значительными (8465 и 12177 особей соответственно). Южнее, в северной части Свердловской области (Северный Урал) и в Пермском крае, этот вид регистрировался как редкий (Мальков, 1966; Большаков и др., 2000).

На Северном Урале в пределах границ Республики Коми *Micromys minutus* не обнаружена. Отсутствовала она и в Зауралье в непосредственной близости от гор (Стариков, Вартапетов, 2021). На равнине в Западной Сибири вид становится относительно обычным ближе к долине р. Обь. На Приполярном Урале мыш-малютка пока не найдена, хотя сборы мелких млекопитающих проводились на разных макросклонах хребта (Турьева, 1977; Бердюгин, 1986; Стариков и др., 2020). Этот вид включен в список видов млекопитающих Полярного Урала (Бердюгин и др., 2007), но без указания конкретных точек. Имеются только ссылки на находки его в долине р. Обь, которая в низовьях подходит близко к Уральскому хребту.

Большой интерес представляет находка мыши-малютки на крайнем северо-востоке Республики Коми (Атлас распространения млекопитающих ..., 2025). Однако локализация и координаты этой точки, приведенные в публикации Пилевич с соавторами (Pilevich et al., 2023), не совпадают.

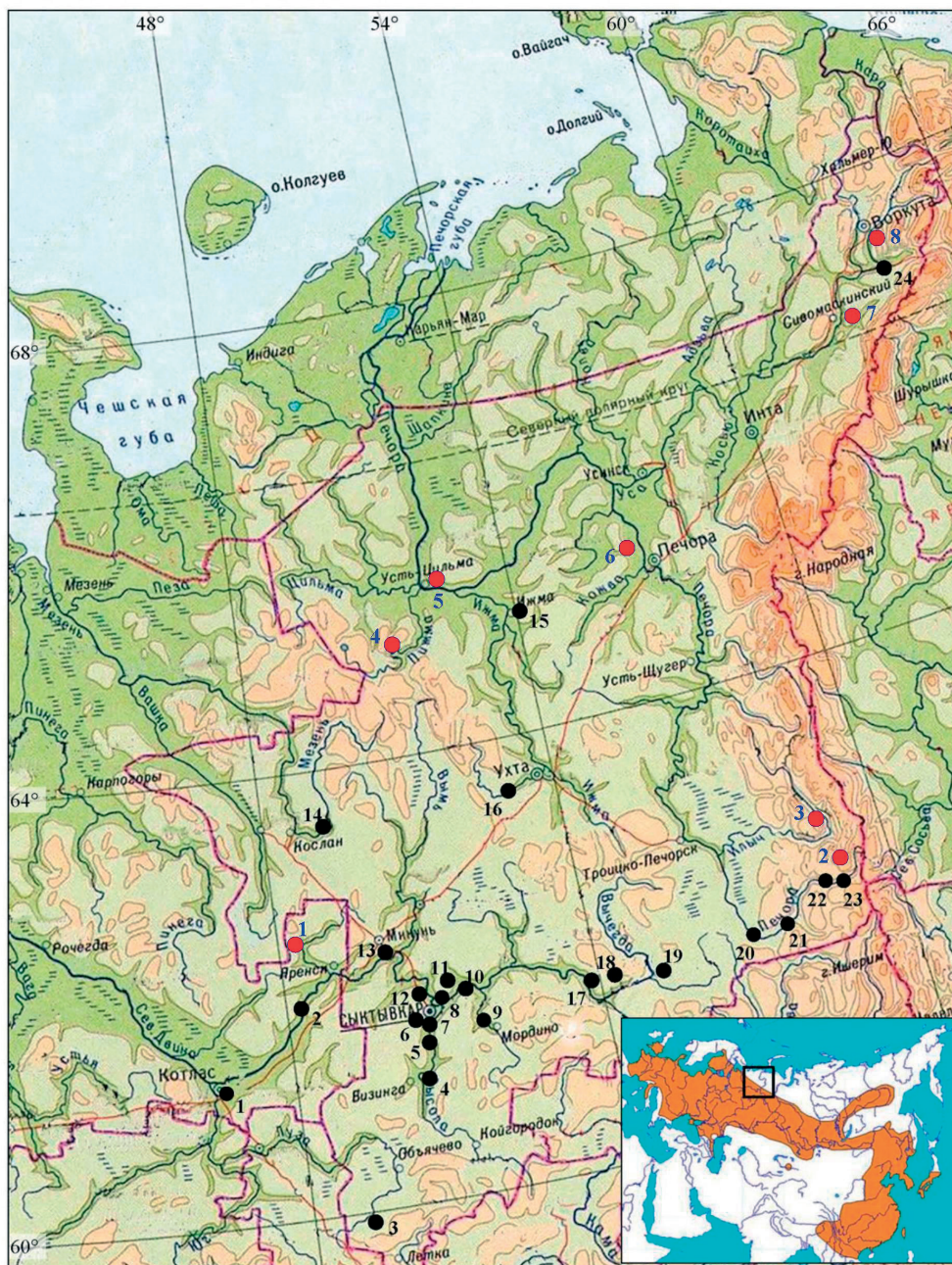


Рис. 1. Распространение мыши-малютки на северо-востоке европейской части России.

Черные кружки — места находок вида, красные кружки — места отсутствия вида. Цифрами указаны пункты. На врезке карты ареал вида (Позвоночные животные ..., 2012). Квадрат на врезке карты — регион исследований.

Места находок вида:

1 — окрестности г. Котлас, Котласский район, Архангельская область (далее АО) (61.2372° N, 46.6561° E) — Запорожец Л.Д., 1987 (давилки); **2** — с. Слободчиково, Ленский район, АО (61.7385° N, 48.2529° E) — Марвин и др., 1975 (давилки); **3** — р. Сокся, левый приток верхнего течения р. Луза, Прилузский район, Республика Коми (далее РК) (59.8680° N, 49.1041° E) — Петров, Порошин, 2005 (давилки); **4** — п. Первомайский, Сысольский район РК (61.1219° N, 50.3229° E) — Королев А.Н., 2006. (давилки); **5** — с. Лэзым, Сыктывдинский район, РК (61.4457° N, 50.5771° E) — сборы А.Г. Есева, 2023 (давилки); **6** — р. Важъяль, левый приток р. Сысола, Сыктывдинский район, РК (61.6347° N, 50.6772° E) — сборы А.Н. Королева, 2021–2023 гг. (канавки); **7** — с. Вильгорт, к югу от села, Сыктывдинский район, РК (61.6269° N, 50.7683° E) — сборы А.Н. Петрова, 1994 г. (поймана живой); **8** — п. Трехозерка, городской округ г. Сыктывкар, РК (61.7091° N, 50.8678° E) — Млекопитающие ..., 1994 (давилки); **9** — д. Дань, Корткеросский район, РК (61.3789° N, 51.7967° E) — сборы И.Ф. Куприяновой, 1981–1988 (канавки); **10** — с. Корткерос, РК (61.8138° N, 51.5626° E) — сборы А.Н. Королева, 2005, 2006 (пойманы собакой); **11** — с. Озёл, Сыктывдинский

район, РК (61.7740° N, 51.0854° E) – Остроумов, 1972 (давилки); **12** – лесополоса вдоль дороги Сыктывкар – Эжва, РК (61.7721° N, 50.7579° E) – сборы А.Н. Королева, 2015 г. (давилки); **13** – д. Оквад, Усть-Вымский район, РК (62.2040° N, 50.2564° E) – Кулик, Никитина, 1960 (давилки); **14** – с. Глово, Удорский район, РК (63.4806° N, 49.4812° E) – сборы В.В. Туревой, 1976 (давилки); **15** – с. Ижма, РК (65.0206° N, 53.9336° E) – сборы А.Г. Есева, 2024 г. (давилки); **16** – п. Водный, недалеко от г. Ухта, РК (63.5043° N, 53.4084° E) – устное сообщение О.В. Раскоши, 1998 г. (живоловки); **17** – с. Усть-Кулом, РК (61.7015° N, 53.6677° E) – сборы А.Г. Есева, 2024 г. (давилки); **18** – с. Дон, Усть-Куломский район, РК (61.6360° N, 58.8873° E) – Турьева, 1953 (давилки); **19** – п. Югыдъяг, Усть-Куломский район, РК (61.6297° N, 54.9436° E) – сборы А.Г. Есева, 2025 г. (давилки); **20** – п. Якша, Троицко-Печорский район, РК (61.8241° N, 56.8278° E) – Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004 (канавки); **21** – д. Пачгино, Троицко-Печорский район, РК (61.7641° N, 57.5307° E) – Теплов, Теплова, 1947 (давилки); **22** – устье р. Гаревка, левый приток р. Печора, Троицко-Печорский район, РК (62.0586° N, 58.4752° E) – Бобрецов и др., 2020 (канавки); **23** – устье р. Елима, левый приток р. Печора, Троицко-Печорский район, РК (61.9875° N, 58.7699° E) – сборы Л.В. Симакина, 2013 г. (давилки); **24** – р. Уса, рядом с устьем р. Елец Воркутинский городской округ, РК (неточно 62.0586° N, 58.4752° E) – Pilevich et al., 2023, ссылка на сборы В.С. Балахонова, 1978 (давилки). Места отсутствия вида:

1 – п. Усть-Очя, Ленский район, АО (62.4108° N, 48.6041° E) – Колоскова, 1981 (1977–1978 гг.); **2** – хр. Яны-Пупунёр, Северный Урал, Троицко-Печорский район, РК (62.0847° N, 59.0911° E) – сборы А.В. Бобрецова (1989–2004 гг.); **3** – урочище Кыбла-Кырта, р. Илыч, Троицко-Печорский район, РК (62.6441° N, 58.9002° E) – Куприянова и др., 2020 (2004–2019 гг.); **4** – д. Уляшово, Печорский район, РК (65.4344° N, 57.0311° E) – Куприянова, 1996 (1992–1995 гг.); **5** – урочище Каменный, р. Печорская Пижма, Усть-Цилемский район, РК (64.8830° N, 51.4786° E) – Бобрецов, 2020 (2014–2020 гг.); **6** – д. Карпушевка, Усть-Цилемский район, РК (65.4111° N, 52.2452° E) – сборы А.В. Бобрецова (2021–2025 гг.); **7** – окрестности п. Сивая Маска, р. Лагорта, Воркутинский городской округ, РК (66.6633° N, 63.2516° E) – Колоскова, 1981 (1978–1980 гг.); **8** – окрестности г. Воркута, РК (67.5297° N, 64.1322° E) – сборы А.Н. Петров, Н.М. Быховец (1988–1994, 1999–2003, 2007, 2009, 2015–2025 гг.).

Fig. 1. The distribution of the harvest mouse in the north-east of the European part of Russia.

The Black circles are places where the species is found, red circles are places where the species is missing. The numbers indicate the points. The inset of the map shows the range of the species (Vertebrates ..., 2012). The square on the inset of the map – research region. Places of finds of the species:

1 – surroundings of Kotlas, Kotlasky district, Arkhangelsk region (hereinafter AR) (61.2372° N, 46.6561° E) – Zaporozhets L.D., 1987 (traps); **2** – Slobodchikovo village, Lena district, AR (61.7385° N, 48.2529° E) – Marvin et al., 1975 (traps); **3** – Soksia River, left tributary of the upper reaches of the Luza River, Priluzsky district, Komi Republic (hereinafter RK) (59.8680° N, 49.1041° E) – Petrov, Poroshin, 2005 (traps); **4** – Pervomaisky settlement, Sysolsky district, RK (61.1219° N, 50.3229° E) – Korolev A.N., 2006 (traps); **5** – Lazym village, Syktyvkar district, RK (61.4457° N, 50.5771° E) – collecting of A.G. Yesev, 2023 (traps); **6** – Vazhyelyu River, left tributary of the Sysola River, Syktyvkar district, RK (61.6347° N, 50.6772° E) – collections of A.N. Korolev, 2021–2023 (grooves); **7** – Vylgort village, south of the village, Syktyvkar district, RK (61.6269° N, 50.7683° E) – collections of A.N. Petrov, 1994 (caught alive); **8** – Trekhozerka settlement, Syktyvkar city district, RK (61.7091° N, 50.8678° E) – Mammals ..., 1994 (traps); **9** – Dan' village, Kortkeros district, RK (61.3789° N, 51.7967° E) – collections of I.F. Kupriyanova, 1981–1988 (grooves); **10** – Kortkeros village, RK (61.8138° N, 51.5626° E) – collections of A.N. Koroleva, 2005, 2006 (caught by a dog); **11** – Ozel village, Syktyvkar district, RK (61.7740° N, 51.0854° E) – Ostroumov, 1972 (traps); **12** – forest belt along Syktyvkar – Ezhva road, RK (61.7721° N, 50.7579° E) – collections of A.N. Korolev, 2015 (traps); **13** – Okvad village, Ust-Vymsky district, RK (62.2040° N, 50.2564° E) – Kulik, Nikitina, 1960 (traps); **14** – Glotovo village, Udorsky district, RK (63.4806° N, 49.4812° E) – collections of V.V. Turueva, 1976 (traps); **15** – Izhma village, RK (65.0206° N, 53.9336° E) – collections of A.G. Yesev, 2024 (traps); **16** – Vodny settlement, near Ukhta, RK (63.5043° N, 53.4084° E) – oral report by O.V. Raskoshi, 1998 (live traps); **17** – Ust-Kulom village, Republic of Kazakhstan (61.7015° N, 53.6677° E) – collections of A.G. Yesev, 2024 (traps); **18** – Don village, Ust-Kulomsky district, RK (61.6360° N, 58.8873° E) – Turueva, 1953 (traps); **19** – Yugydyag settlement, Ust-Kulomsky district, RK (61.6297° N, 54.9436° E) – collections of A.G. Yesev fees, 2025 (traps); **20** – Yaksha settlement, Troitsko-Pechora district, RK (61.8241° N, 56.8278° E) – Mammals of the Pechora-Ilych Reserve, 2004 (grooves); **21** – Pachgino village, Troitsko-Pechora district, Republic of Kazakhstan (61.7641° N, 57.5307° E) – Teplov, Teplova, 1947 (traps); **22** – mouth of the Garevka River, left tributary of the Pechora River, Troitsko-Pechorsky district, RK (62.0586° N, 58.4752° E) – Bobretsov et al., 2020 (grooves); **23** – mouth of the Elima River, left tributary of the Pechora River, Troitsko-Pechorsky district, RK (61.9875° N, 58.7699° E) – collections of L.V. Simakin, 2013 (traps); **24** – Usa River, near the mouth of the Yelets River, Vorkuta City District, RK (inaccurately 62.0586° N, 58.4752° E) – Pilevich et al., 2023, reference to V.S. Balakhonov's collections, 1978 (traps).

Places where the view is missing:

1 – Ust-Ocha settlement, Lena district, AO (62.4108° N, 48.6041° E) – Koloskova, 1981 (1977–1978); **2** – Yany-Pupuner village, Northern Urals, Troitsko-Pechorsky district, RK (62.0847° N, 59.0911° E) – collecting of A.V. Bobretsov's (1989–2004); **3** – Kybla-Kyrta tract, Ilych river, Troitsko-Pechora district, RK (62.6441° N, 58.9002° E) – Kupriyanova et al., 2020 (2004–2019); **4** – Ulyashovo village, Pechora district, RK (65.4344° N, 57.0311° E) – Kupriyanova, 1996 (1992–1995); **5** – Kamenny tract, Pechorskaya Pizhma river, Ust-Tsilemsky district, RK (64.8830° N, 51.4786° E) – Bobretsov, 2020 (2014–2020); **6** – Karpushevka village, Ust-Tsilemsky district, RK (65.4111° N, 52.2452° E) – collecting of A.V. Bobretsov (2021–2025); **7** – environs of the village of Siyaya Mask, Lagorta river, Vorkuta city district, RK (66.6633° N, 63.2516° E) – Koloskova, 1981 (1978–1980); **8** – surroundings of Vorkuta, Republic of Kazakhstan (67.5297° N, 64.1322° E) – collecting of A.N. Petrov, N.M. Bykhovets (1988–1994, 1999–2003, 2007, 2009, 2015–2025).

В качестве места находки данного вида приведены окрестности г. Воркута, а координаты (67.03° N, 64.12° E) указывают на район п. Елецкий, расположенный близ впадения р. Елец в р. Уса. Хотя расстояние между этими точками относительно небольшое (50 км), но они расположены в разных природных зонах: в первом случае в тундре, во втором в лесотундре. В окрестностях Воркуты продолжительное время (1988 1994, 1999 2003, 2007, 2009, 2015 2025 гг.) проводили сборы мелких млекопитающих А.Н. Петров и Н.М. Быховец. Ими были отловлены 7640 особей разных видов, среди которых мышь-малютка отсутствовала. Единственный экземпляр в этом районе был пойман В.С. Балахоновым на р. Уса в 1987 г., соответствующая ссылка имеется в базе музея Института экологии растений и животных УрО РАН. На этом участке вдоль реки проложена ж/д Лабытнанги — Сейда. Не исключено, что именно вдоль этой дороги и проникла мышь-малютка в этот район с востока или запада.

В последние десятилетия на северо-востоке европейской части России в летний период ($n = 49$) большая часть мышей (71.4%) была отловлена в двух естественных биотопах — ельниках травяных (28.6%) и лугах (20.4%), а также в населенных пунктах (22.4%). Эти местообитания, а также кустарниковые заросли, сельскохозяйственные угодья являются оптимальными местообитаниями и в других частях ареала (Dickman, 1986; Зайцев, 2006; Млекопитающие севера ..., 2009; Малышев, 2017; Ивантер, 2018; Машков и др., 2021; Атлас распространения млекопитающих ..., 2025). В других биотопах они регистрировались единично. В зимний период ($n = 23$) мышь отлавливали

только в жилых домах и различных хозяйственных постройках.

На северо-востоке европейской части России мышь-малютка является редким видом. Средние значения ее обилия варьировали в разных локалитетах Республики Коми — от 0.02 до 0.28 особей на 10 канавко-суток. Доля вида в общих сборах колебалась от 0.02 до 0.78%. При этом особи данного вида далеко не каждый год регистрировались в уловах. Так, в верхнем течении р. Печора за 37 лет учетов мышь-малютка отлавливалась лишь в течение двух учетных периодов, в окрестностях п. Якша — четырех периодов. Ловилась она здесь исключительно в ловчие канавки. Несмотря на значительные объемы ловчих усилий ловушками (в Якше отработано 40 тыс. ловушко-суток) этот вид в учетах давилками отсутствовал. В 1953—2025 гг. в п. Водный на северной границе ареала вида при проведении отловов живоловками мышь-малютка была отмечена лишь один раз (сообщение О.В. Раскоши).

Зимой в местах хранения сена часто наблюдается концентрация мышей, которые мигрируют сюда из соседних местообитаний. В этот период они хорошо ловятся в давилки. Показатели численности животных в местах их концентрации могут значительно возрастать: в скирдах сена и на гумнах до 34 особей, в стогах — до 24 особей на 100 ловушко-суток (Млекопитающие ..., 1994).

На территории Республики Коми мышь-малютка появилась сравнительно недавно. По данным Турьевой (1953), в конце 40-х начале 50-х годов прошлого века она встречалась относительно широко на полях в привычных районах. В настоящее время численность вида остается стабильно низкой, но отмечено расширение ареала на север.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антипина Ф.А. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=234065>. Млекопитающие России. 1968. Загружено: Лидия Сабурова 06.05.2023
2. Антипина Ф.А. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=234064>. Млекопитающие России. 1972. Загружено: Лидия Сабурова 06.05.2023
3. Атлас распространения млекопитающих европейской части России / Лисовский А.А., Стахеев В.В., Савельев А.П. и др. (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2025. 448 с.
4. Бердюгин К.И. Грызуны гор Приполярного Урала // Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 73–77.
5. Бердюгин К.И., Большаков В.Н., Балахонов В.С. и др. Млекопитающие Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2007. 384 с.
6. Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е., Петров А.Н., Быховец Н.М. Результаты мониторинга населения мелких млекопитающих в припечорской части предгорного района Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. 2020. Вып. 18. Якша. С. 12–23.
7. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. Екатеринбург: Издательство “Екатеринбург”, 2000. 240 с.
8. Зайцев В.А. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона России (Виды фауны, численность и ее изменения). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 513 с.
9. Запорожец Л.Д. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=234245>. Млекопитающие России. 1987. Загружено: Лидия Сабурова 06.05.2023

10. Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 770 с.
11. Королев А.Н. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=36588>. Млекопитающие России. 2006. Загружено: Андрей Королев 28.06.2019
12. Кулик И.Л., Никитина Н.А. Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюлл. МОИП. 1960. Отд. биол. Т. 65. Вып. 6. С. 3–16.
13. Куприянова И.Ф., Калинин А.А., Черняховский М.Е. Динамика численности мелких млекопитающих в прии-льчской части Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. 2020. Вып. 18. С. 52–60.
14. Мальков Г.В. Экологические особенности и движение численности лесных мышевидных грызунов Перм-ской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Омск. 1966. 24 с.
15. Малышев Ю.С. Восточноазиатская мышь — *Apodemus peninsulae* Thomas. 1907 и мышь-малютка — *Micromys minutus* Pallas. 1771 Верхнеангарской котловины: численность, ландшафтное распределение, особенности структуры и репродукции популяций // Байкальский зоологический журнал. 2017. № 2 (21). С. 105–114.
16. Марвин М.Я., Турьева В.В. Млекопитающие Коми АССР // Фауна Урала и Европейского Севера. Сверд-ловск: Уральский гос. университет, 1979. С. 45–78.
17. Марвин М.Я., Марвина Л.Н., Садакова А.Д. Список млекопитающих юго-восточных районов Архангель-ской области // Фауна Европейского Севера и Урала. Вып. 4. Свердловск. 1975. С. 37–41.
18. Машков Е.И., Кришук И.А., Гайдученко Е.С. Оценка обилия и биотопического распределения *Micromys minutus* в природных экосистемах Беларуси // Зоологические чтения – 2001. Материалы VI международной научн.-практ. конф. Гродно. 2021. С. 146–149.
19. Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. СПб.: Наука, 1994. 280 с. (Фа-уна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т.2 Ч.1).
20. Млекопитающие севера Нижнего Поволжья. Кн. 1. Состав териофауны / Г.В. Шляхтин, В.Ю. Ильин, М.Л. Опарин и др.). Саратов: Саратовский университет, 2009. 248 с.
21. Остроумов Н.А. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. 2-е изд. переработанное. Сыктывкар: Коми книжное издательство, 1972. 276 с.
22. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 604 с.
23. Петров А.Н., Порошин Е.А. Мелкие млекопитающие подзоны южной тайги европейского Северо-Вос-тока // Закономерности зональной организации комплексов животного населения европейского Севе-ро-Востока России. Сыктывкар, 2005. С. 21–29. (Труды Коми научного центра УрО РАН. № 177).
24. Позвоночные животные России (Информационно-поисковая система). М., 2012. URL: <http://www.sevin.ru/vertebrates/> (дата обращения: 27.04.2022).
25. Стариков В.П., Вартапетов Л.Г. Географо-экологический анализ мелких млекопитающих северной тайги Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2021. Т. 28. № 1. С. 61–74. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210106>
26. Стариков В.П., Наконечный Н.В., Берников К.А., Бородин А.В. Население мелких млекопитающих Припо-лярного Урала // Безопасный Север – чистая Арктика: материалы III Всероссийской научно-практической конференции. Сургут: Сургутский гос. университет, 2020. С. 300–304.
27. Теплов В.П., Теплова Е.Н. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Вып. 5. М., 1947. С. 3–85.
28. Турьева В.В. Мышевидные грызуны лесной части Коми АССР // Труды Коми филиала АН СССР. 1953. № 1. С. 38–63.
29. Турьева В.В. Эколого-фаунистический обзор мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала // Животный мир западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977. С. 30–43. (Тр. Коми филиала АН СССР; № 34).
30. Dickman C.R. Habitat utilization and diet of the harvest mouse, *Micromys minutus*, in an urban environment // Acta Theriol. 1986. Vol. 31. No. 19. P. 249–256.
31. Pilevich D.S., Yalovskaya L.E., Sibiryakov P.A., Borodin A.V. Harvest mouse *Micromys minutus* of the Urals and Western Siberia: range boundaries and genetic diversity // Russian J. Theriol. 2023. Vol. 22. No. 1. P. 44–52. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.22.1.05>

REFERENCES

1. Antipina F.A. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=234065>. Mammals of Russia. 1968. Uploaded by: Lydia Saburova on 05/06/2023 (In Russ.)
2. Antipina F.A. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=234064>. Mammals of Russia. 1972. Uploaded by: Lydia Saburova on 05/06/2023 (In Russ.)
3. *Atlas of the distribution of mammals in the European part of Russia*. Lisovsky A.A., Stakheev V.V., Savelyev A.P. et al. (ed.). Moscow: Association of Scientific Publications of the KMK. 2025. 448 p. (In Russ.)

4. Berdyugin K.I. Rodents of the mountains of the Circumpolar Urals // Small mammals of the Ural Mountains (ecology of mammals of the Urals). Sverdlovsk: UNC of the USSR Academy of Sciences. 1986. Pp. 73–77. (In Russ.)
5. Berdyugin K.I., Bol'shakov V.N., Balakhonov V.S. et al. Mammals of the Polar Urals. Yekaterinburg: Publishing house of the Ural University. 2007. 384 p. (In Russ.)
6. Bobretsov A.V., Lukyanova L.E., Petrov A.N., Bykhovets N.M. The results of monitoring the population of small mammals in the Pechora part of the foothill area of the Pechora-Ilych Nature Reserve. *Proceedings of the Pechora-Ilych Nature Reserve*. 2020. No. 18. Yaksha. Pp. 12–23. (In Russ.)
7. Bol'shakov V.N., Berdyugin K.I., Vasilyeva I.A., Kuznetsova I.A. Mammals of the Sverdlovsk region. The reference guide is a determinant. Yekaterinburg: Publishing house "Yekaterinburg". 2000. 240 p. (In Russ.)
8. Zaitsev V.A. Vertebrates of the North-east of the Central region of Russia (Species of fauna, abundance and its changes). Moscow: Association of Scientific Publications of the KMK. 2006. 513 p. (In Russ.)
9. Zaporozhets L.D. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=234245>. Mammals of Russia. 1987. Uploaded by: Lydia Saburova on 05/06/2023
10. Ivanter E.V. Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range. Moscow: Association of Scientific Publications of the KMK. 2018. 770 p. (In Russ.)
11. Korolev A.N. *Micromys minutus*. <https://rusmam.ru/data/view?id=36588>. Mammals of Russia. 2006. Uploaded by: Andrey Korolev on 06/28/2019
12. Kulik I.L., Nikitina N.A. Fauna of small mammals of the Komi ASSR forest zone. *Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Biolog*. 1960. Vol. 65. No. 6. Pp. 3–16. (In Russ.)
13. Kupriyanova I.F., Kalinin A.A., Chernyakhovsky M.E. Dynamics of the number of small mammals in the Priilychsky part of the Pechora-Ilychsky reserve. *Proceedings of the Pechora-Ilych Nature Reserve*. 2020. No. 18. Pp. 52–60. (In Russ.)
14. Malkov G.V. Ecological features and population movement of forest mouse-like rodents of the Perm region. Abstract of the dissertation ... kand. Biol. sciences. Omsk. 1966. 24 p. (In Russ.)
15. Malyshev Yu.S. East Asian mouse – *Apodemus peninsulae* Thomas. 1907 and the baby mouse *Micromys minutus* Pallas. 1771 of the Verkhneangara basin: abundance, landscape distribution, features of the structure and reproduction of populations. *Baikal Zoological Journal*. 2017. No. 2 (21). Pp. 105–114. (In Russ.)
16. Marvin M.Ya., Turyeva V.V. Mammals of the Komi ASSR. *Fauna of the Urals and the European North*. Sverdlovsk: Ural State University. 1979. Pp. 45–78. (In Russ.)
17. Marvin M.Ya., Marvinina L.N., Sadakova A.D. List of mammals of the southeastern regions of the Arkhangelsk region. *Fauna of the European North and the Urals*. No. 4. Sverdlovsk. 1975. Pp. 37–41. (In Russ.)
18. Mashkov E.I., Krischuk I.A., Gaiduchenko E.S. Assessment of the abundance and biotopic distribution of *Micromys minutus* in natural ecosystems of Belarus. *Zoological Readings– 2001*. Materials of the VI International Scientific Conference. Grodno. 2021. Pp. 146–149. (In Russ.)
19. *Mammals. Insectivores, bats, rabbit-like, rodents*. St. Petersburg: Nauka Publ. 1994. 280 p. (Fauna of the European Northeast of Russia. Mammals. Vol. 2. Part 1). (In Russ.)
20. *Mammals of the north of the Lower Volga region*. Book 1. The composition of theriofauna. G.V. Shlyakhtin, V.Y. Ilyin, M.L. Oparin et al. Saratov: Saratov University. 2009. 248 p. (In Russ.)
21. Ostroumov N.A. *The animal world of the Komi ASSR. Vertebrates*. 2nd ed. revised. Syktyvkar: Komi Book Publishing House. 1972. 276 p. (In Russ.)
22. Pavlinov I.Ya., Lisovsky A.A. (ed.). *Mammals of Russia: A systematic and geographical reference book*. Moscow: Association of Scientific Publications of the KMK. 2012. 604 p. (In Russ.)
23. Petrov A.N., Poroshin E.A. Small mammals of the southern taiga subzone of the European Northeast. *Patterns of zonal organization of animal population complexes of the European Northeast of Russia*. Syktyvkar. 2005. Pp. 21–29. (Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, No. 177). (In Russ.)
24. *Vertebrates of Russia (Information search system)*. Moscow. 2012. URL: <http://www.sevin.ru/vertebrates/> (date of access: 04/27/2022).
25. Starikov V.P., Vartapetov L.G. Geographical and ecological analysis of small mammals of the northern taiga of Western Siberia. *Siberian Ecological Journal*. 2021. Vol. 28. No. 1. Pp. 61–74. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210106> (In Russ.)
26. Starikov V.P., Nakonechny N.V., Bernikov K.A., Borodin A.V. Population of small mammals of the Circumpolar Urals. *Safe North– clean Arctic*: proceedings of the III All-Russian Scientific Conference. Surgut: Surgut State University. 2020. Pp. 300–304. (In Russ.)
27. Teplov V.P., Teplova E.N. Mammals of the Pechora-Ilych reserve. M. 1947. No. 5. Pp. 3–85. (In Russ.)
28. Turyeva V.V. Mouse-like rodents of the forest part of the Komi ASSR. *Proceedings of the Komi branch of the USSR Academy of Sciences*. 1953. No. 1. Pp. 38–63. (In Russ.)

29. Turyeva V.V. Ecological and faunal review of small mammals of the western slope of the Circumpolar Urals. *Wildlife of the western slope of the Circumpolar Urals*. Syktyvkar. 1977. Pp. 30–43. (Tr. Komi branch of the USSR Academy of Sciences; No. 34). (In Russ.)
30. Dickman C.R. Habitat utilization and diet of the harvest mouse, *Micromys minutus*, in an urban environment. *Acta Theriol.* 1986. Vol. 31. No. 19. P. 249–256.
31. Pilevich D.S., Yalkovskaya L.E., Sibiryakov P.A., Borodin A.V. Harvest mouse *Micromys minutus* of the Urals and Western Siberia: range boundaries and genetic diversity. *Russian J. Theriol.* 2023. Vol. 22. No. 1. P. 44–52. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.22.1.05> (In Russ.)

Сведения об авторах

About the authors

Анатолий Васильевич Бобрецов — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, Печоро-Илычский государственный природный заповедник, Российская Федерация

e-mail: avbobr@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>

Анатолий Николаевич Петров — канд. биол. наук, научный сотрудник, Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Российская Федерация

e-mail: tpetrov@ib.komisc.ru

<https://orcid.org/0000-0002-7118-1916>

Наталья Михайловна Быховец — канд. биол. наук, научный сотрудник, Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Российская Федерация

e-mail: bykhovets.n@ib.komisc.ru

<https://orcid.org/0000-0002-9102-0693>

Королев Андрей Николаевич — младший научный сотрудник, Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Российская Федерация

e-mail: korolev@ib.komisc.ru;

<https://orcid.org/0000-0001-5735-5951>

Anatoly Vasilyevich Bobretsov — PhD. Biol. Sciences, Leading Researcher, Pechora-Ilych State Nature Reserve, Russian Federation

e-mail: avbobr@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0921-2566>

Anatoly Nikolaevich Petrov — PhD. Biol. Sciences, Researcher, Institute of Biology, Komi Scientific Research Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation

e-mail: tpetrov@ib.komisc.ru

<https://orcid.org/0000-0002-7118-1916>

Natalia Mikhailovna Bykhovets — PhD. Biol. Sciences, Researcher, Institute of Biology, Komi Scientific Research Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation

e-mail: bykhovets.n@ib.komisc.ru

<https://orcid.org/0000-0002-9102-0693>

Korolev Andrey Nikolaevich — Junior Researcher, Institute of Biology, Komi Scientific Research Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation

e-mail: korolev@ib.komisc.ru;

<https://orcid.org/0000-0001-5735-5951>

Поступила в редакцию 02.03.2026

После доработки 10.03.2026

Принята к публикации 11.03.2026

Received March 2, 2026

Revised March 10, 2026

Accepted March 11, 2026

ПОТЕРИ НАУКИ / OBITUARY

Николай Люцианович Орлов (12.06.1952–25.03.2026)

Н.Б. Ананьева*, И.В. Доронин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

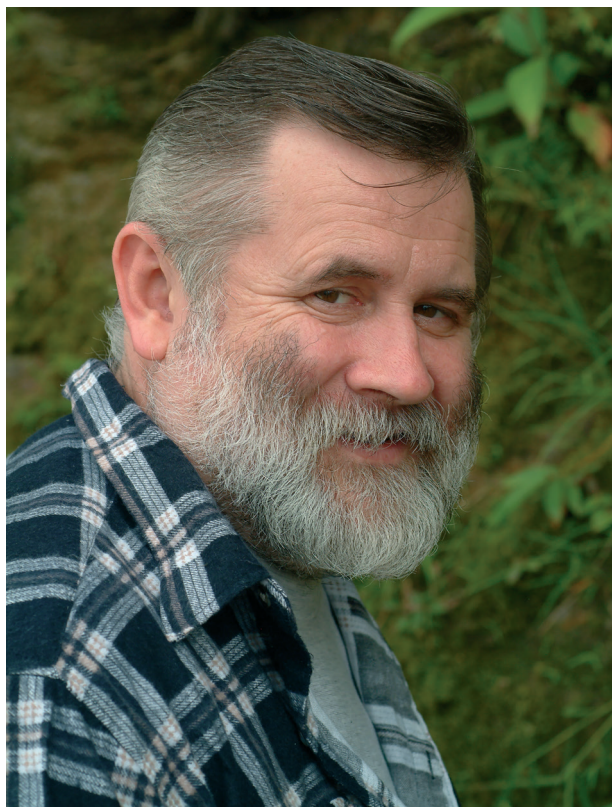
**e-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru*

Nikolai Lyutsianovich Orlov (12.06.1952–25.03.2026)

N.B. Ananjeva*, I.V. Doronin

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

**e-mail: Natalia.Ananjeva@zin.ru*



25 марта 2026 г. скоропостижно скончался выдающийся натуралист, всемирно известный зоолог, путешественник, ведущий научный сотрудник лаборатории герпетологии Зоологического института РАН Николай Люцианович Орлов. Наш Институт и вся отечественная наука понесли невосполнимую утрату.

Николай Люцианович родился 12 июня 1952 г. в г. Черкассы Киевской области Украинской ССР в семье служащих: Люциана Павловича и Людмилы Сергеевны. В 1953 г. семья переехала в Ленинград. В школьные годы он увлекся аквариумистикой и террариумистикой, занимаясь в Клубе

биологов при Дворце пионеров под руководством известного педагога и гидробиолога Тамары Георгиевны Жадиной (1918–1999). В это же время произошло его знакомство с ведущим отечественным герпетологом Ильей Сергеевичем Даревским (1924–2009), который стал для него наставником и учителем. Через всю жизнь Орлов пронес благодарность “Шефу”, с первого дня знакомства называвшего тогда совсем юного Николая “коллегой”. В 1970 г. Николай Люцианович окончил школу № 222 (знаменитая “Петершule”) и в этом же году был призван в ряды Советской Армии. Его служба прошла на территории ГДР, где он смог посетить

Дрезденский зоологический музей и познакомиться с куратором его герпетологической коллекции Фрицем Юргеном Обстом (1939–2018).

После службы в Армии он поступил на работу в Ленинградский зоопарк, параллельно обучаясь на биологическом факультете Ленинградского государственного педагогического института имени А.И. Герцена. С 1978 г. Николай Люцианович работал в Зоологическом институте. Здесь он стал ведущим герпетологом в области изучения биоразнообразия, морфологии, систематики и биогеографии амфибий и рептилий не только в нашей стране, но и за ее пределами. В 2006 г. в диссертационном совете ЗИН РАН им была защищена кандидатская “Фауна амфибий Вьетнама: распространение, таксономическое и экологическое разнообразие”. Ее основой стали полевые работы, проведенные с 1987 по 2006 г. За это время им была организована 21 экспедиция общей продолжительностью 53 месяца. Были описаны 27 новых для науки видов земноводных, а более 100 видов впервые найдены во Вьетнаме. Данное исследование стало значимым вкладом в изучение биоразнообразия Индокитая. Бюрократические препоны не позволили присвоить за эту работу ученую степень доктора наук, которую он безусловно заслуживал. Но звания и награды мало интересовали Орлова, что стало причиной столь поздней защиты диссертации — в 54 года.

Его постоянно приглашали с чтением лекций о биоразнообразии и сохранении тропических лесов Индокитая в университеты и музеи Германии, Франции, Швеции, США, Канады, Японии, Китая, Вьетнама. Со свойственной ему энергией, целеустремленностью и тщательностью в работе он изучал проблемы систематики, морфологии, экологии и биогеографии многих групп амфибий и рептилий Азии. Описал 5 новых родов (сцинки *Paralipinia* Darevsky et Orlov, 1997 и *Vietnascincus* Darevsky et Orlov, 1994, ужеобразные змеи *Colubroelaps* Orlov, Kharin, Ananjeva, Nguyen et Nguyen, 2009, гадюки *Montivipera* Nilson, Tuniyev, Andrén, Orlov, Joger, Herrmann, 1999 и *Triceratolepidophis* Ziegler, Herrmann, David, Orlov et Pauwels, 2000), 1 подрод (веслоногие лягушки *Stelladerma* Poyarkov, Orlov, Moiseeva, Pawangkhanant, Ruangsuwan, Vassilieva, Galoyan, Nguyen et Gogoleva, 2015) и более 150 новых для науки видов и подвидов этих животных, сложных как в таксономическом отношении, так и в плане доступности объектов.

В честь самого Н.Л. Орлова названы многие таксоны растений, насекомых, амфибий, рептилий и млекопитающих, к примеру — орхидеи *Bulbophyllum cariniflorum* var. *orlovii* Averyanov, 2018 и *Robiquetia orlovii* Averyanov, 2018, иксодовый клещ *Aponomma orlovi* Kolonin, 1992, бражник *Dahira orlovi*

Zolotuhin et Ryabov, 2012, кузнечики *Austrohancockia orlovi* Storozhenko, 2016, *Decma orlovi* Gorochov, 2004, *Elimaia orlovi* Gorochov, 2009, *Lipotactes orlovi* Gorochov, 1996 и *Xizicus orlovi* Gorochov, 2005, пещерные кузнечики *Diestrammena nicolai* Gorochov, 2002, *Eurhaphidophora orlovi* Gorochov, 2010 и *Megadiestrammina orlovi* Gorochov, 1994, листокрутящий сверчок *Diaphanogryllacris orlovi* Gorochov et Dawwrueng, 2015, паучий сверчок *Trellius orlovi* Gorochov, 1999, тараканы *Ctenoneura orlovi* Anisutkin, 2021 и *Rhabdoblatta orlovi* Anisutkin, 2000, богомол *Haania orlovi* Anisutkin, 2005, жуки-златки *Agrilus orlovi* Jendek, 2021 и *Coomaniella orlovi* Jendek et Kalashian, 1999, жуки-трубковерты *Caenorhinus orlovi* Legalov, 2007, *Mirabinvolvulus orlovi* Legalov, 2003 и *Proteugnamptellus orlovi* Legalov, 2003, жуки-долгоносики *Hainokisaruzo orlovi* Korotyaev, 2015 и *Sirocalodes orlovi* Korotyaev, 2017, жук-краснокрыл *Plateros orlovi* Kazantsev, 2011, микрохилидная лягушка *Vietnamophryne orlovi* Poyarkov, Suwannapoom, Pawangkhanant, Aksornneam, Duong, Korost et Che, 2018, веслоногая лягушка *Rhacophorus orlovi* Ziegler et Köhler, 2001, кривопалый геккон *Cyrtodactylus orlovi* Do, Phung, Ngo, Le, Ziegler, Pham et Nguyen, 2021, вееропалый геккон *Ptyodactylus orlovi* Nazarov, Melnikov et Melnikova, 2013, калот *Bronchocela orlovi* Hallermann, 2004, гадюка *Vipera orlovi* Tuniyev et Ostrovskikh, 2001, крот *Euroscaptor orlovi* Zemlemerova, Bannikova, Lebedev, Rozhnov et Abramov, 2016.

Им опубликовано более 350 работ, среди которых 12 монографий. Эти цифры будут увеличиваться: в печати находятся десятки рукописей, написанных совместно с Николаем Люциановичем, включая и описания новых таксонов. Он один из наиболее цитируемых сотрудников Зоологического института РАН (на данный момент в базе scholar.google.ru насчитывается около 10 300 ссылок на его работы).

Экспедиционные исследования Николая Люциановича проходили в самых разных и самых труднодоступных районах Азиатского континента. Он являлся одним из самых востребованных полевых зоологов и экспертов в области изучения герпетофауны Азии во многих мировых научных центрах; он почетный доктор Гетеборгского университета (Швеция) и университета г. Хайкоу (КНР), почетный член Герпетологического общества имени А.М. Никольского при РАН. Благодаря его сборам коллекция лаборатории герпетологии ЗИН РАН непрерывно пополнялась; значительно выросло число типовых экземпляров. Он сотрудничал с крупнейшими музеями мира, куда его постоянно приглашали в качестве ведущего эксперта по герпетофауне Азии.

Николай Люцианович достиг профессионального мастерства в фотосъемке; его снимки опубликованы во многих научных и научно-популярных изданиях России и зарубежья. Пятый том советского издания “Жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся”, изданный под редакцией А.Г. Банникова (1985), был проиллюстрирован его 19 фотографиями, а “Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус)” (2004) и его английский перевод 2006 г. состоят преимущественно из фотографий Орлова. Практически все обложки номеров Russian Journal of Herpetology (Н.Л. Орлов – один из основателей этого журнала) украшены фотопортретами представителей в основном вьетнамской батрахо- и герпетофауны. Этот список еще долго можно продолжать, называя монографии, журналы, базы данных.

Сведения об авторах

Наталья Борисовна Ананьева – доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией герпетологии Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: natalia.ananjeva@zin.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2288-0961>

Игорь Владимирович Доронин – кандидат биологических наук, заведующий отделом аспирантуры, старший научный сотрудник лаборатории герпетологии Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: igor.doronin@zin.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1000-3144>

В октябре 2026 г. в рамках проведения Третьей международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран: “Современная герпетология: проблемы и пути их решения” планируется открытие его персональной фотовыставки “Моя Азия”. Николай Люцианович с большим воодушевлением откликнулся на предложение по ее организации. Теперь выставка и конференция будут посвящены его памяти.

Уход специалиста и человека такого масштаба – огромная трагедия. Лаборатория герпетологии по-настоящему осиротела, потеряв коллегу, наставника, куратора исследований тропической фауны. Сложно осознать и принять это.

Светлая память о Николае Люциановиче навсегда останется с нами. Его работы будут востребованы и актуальны, пока будут идти исследования Азии – мира удивительной, неповторимой природы, которой он посвятил свою яркую жизнь.

About the authors

Natalia Borisovna Ananjeva – Doctor of Biological Sciences, Professor, Head of the Laboratory of Herpetology at the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (ZIN RAS), Saint-Petersburg, Russian Federation
e-mail: natalia.ananjeva@zin.ru
<https://orcid.org/0000-0003-2288-0961>

Igor Vladimirovich Doronin – Candidate of Biological Sciences, Head of the Postgraduate Department, Senior Researcher at the Laboratory of Herpetology Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (ZIN RAS), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: igor.doronin@zin.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1000-3144>