



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

Российская Академия Наук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ/ RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Том 105 № 5 Май

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](https://zoojournras.ru)*



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

Российская Академия Наук

ZOOLOGICHESKIY ZHURNAL / RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Volume 105 No. 5 May

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 5, 2026

Май

Первые находки <i>Urnula turpissima</i> Kormos, 1958 (Suctorea, Metacinetidae) на новых хозяевах в Москве и Московской области <i>И.В. Монашев</i>	5
Обнаружение инвазивного вида <i>Paradilepis scolecina</i> (Rudolphi, 1819) (Cestoda, Gynophrynchidae) в рыбах Северо-Запада РФ <i>В.Н. Воронин, Ф.В. Васильев, А.С. Дудин, А.В. Каменченко</i>	12
Жизненный цикл <i>Psammogalumna iranica</i> Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Acari, Oribatida, Galumnidae) <i>С.Г. Ермилов</i>	25
К фауне щетинохвосток рода <i>Allopsontus</i> Silv., 1911 (Microgrypha, Machilidae) юга Джунгарского Алатау <i>В.Г. Каплин</i>	39
О жуках-листоедах группы <i>Basilepta geminata</i> (Weise, 1922) (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) <i>П.В. Романцов, А.Г. Мосейко</i>	53
Фенология размножения, пространственное и биотопическое распределение гнезд и территориальные отношения лебедя-шипунa (<i>Cygnus olor</i> , Anseriformes, Anatidae) в восточной части Финского залива <i>С.А. Коузов, А.В. Кравчук, Д.А. Стариков, Е.В. Абакумов, Н.И. Коузова, Е.А. Новикова</i>	64
Состояние популяции и биология размножения топорка (<i>Fratercula cirrhata</i> , Alcidae, Charadriiformes) на острове Талан (северная часть Охотского моря) <i>Е.Ю. Голубова</i>	93
Бобры (<i>Castor fiber</i> L.) большого города — актуальное состояние московской популяции <i>И.В. Башинский, А.С. Мишин, Е.А. Кацман, В.В. Осипов</i>	115
Новая находка желтогорлой мыши (<i>Sylvaemus flavicollis</i> , Muridae) на Среднем Урале — уверенное продвижение вида на северо-восток <i>С.В. Мухачева, Г.Ю. Смирнов, Д.В. Полуэктова</i>	133

Contents

Volume 105, № 5, 2026

May

First Finds of <i>Urnula turpissima</i> Kormos, 1958 (Suctorea, Metacinetidae) on New Hosts in Moscow and Moscow Oblast <i>I.V. Monashev</i>	5
Discovery of the Invasive Species <i>Paradilepis scolecina</i> (Rudolphi, 1819) (Cestoda, Gryporhynchidae) in Fishes of the North-West of the Russian Federation <i>V.N. Voronin, F.V. Vasiliev, A.S. Dudin, A.V. Kamenchenko</i>	12
Life cycle of <i>Psammogalumna iranica</i> Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Acari, Oribatida, Galumnidae) <i>S.G. Ermilov</i>	25
To the Fauna of Bristletails of the Genus <i>Allopsontus</i> Silv., 1911 (Microcoryphia, Machilidae) of the Southern Dzungarian Alatau <i>V.G. Kaplin</i>	39
On Leaf Beetles from <i>Basilepta geminata</i> (Weise, 1922) Species Group (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) <i>P.V. Romantsov, A.G. Moseyko</i>	53
Breeding Phenology, Spatial and Habitat Distribution of Nests, and Territorial Relations of the Mute Swan (<i>Cygnus olor</i> , Anseriformes, Anatidae) in the Eastern Gulf of Finland <i>S.A. Kouzov, A.V. Kravchuk, D.A. Starikov, E.V. Abakumov, N.I. Kouzova, E.A. Novikova</i>	64
Population Status and Breeding Biology of the Tufted Puffin (<i>Fratercula cirrhata</i> , Alcidae, Charadriiformes) on Talan Island (Northern Part of the Sea of Okhotsk) <i>E.Yu. Golubova</i>	93
Beavers (<i>Castor fiber</i> L.) in the City – the Current State of Moscow Population <i>I.W. Bashinsky, A.S. Mishin, E.A. Katzman, V.V. Osipov</i>	115
A New Find of the Yellow-Necked Mouse (<i>Sylvaemus flavicollis</i> , Muridae) in the Middle Urals – a Confident Expansion of the Species to the Northeast <i>S.V. Mukhacheva, G.Yu. Smirnov, D.V. Poluektova</i>	133

УДК 593.176

DOI: 10.7868/S3034545626050015

Оригинальная статья / Original Article

Первые находки *Urnula turpissima* Kormos, 1958 (Suctorea, Metacinetidae) на новых хозяевах в Москве и Московской области

И.В. Монашев

Заповедник Галичья гора, Воронежский государственный университет, с. Донское, Российская Федерация
e-mail: monashev.i@mail.ru

Аннотация. При исследовании сообществ микроперифитона в восьми водоемах Московской области и г. Москвы нами были обнаружены редкие щупальцевые инфузории *Urnula turpissima* Kormos, 1958. Это первая находка вида на территории этих регионов. Кроме того, лишь один вид хозяев, известных из литературы, был отмечен нами как подвергшийся заражению, во всех остальных случаях находки связаны с сукториями, на которых ранее паразит не наблюдался. Хозяевами *U. turpissima* в наших пробах оказались суктории *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838, *Helio-phrya rotunda* (Hentschel, 1916), *Cyclophrya magna* Gonnert, 1935 и *Metacineteta micraster* (Penard, 1914).

Ключевые слова: суктория, *Urnula*, инфузория, перифитон, Москва

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

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

Благодарности. Автор выражает благодарность Е.Ю. Чухареву и И.М. Паршкову за помощь в отборе проб с озера Осетрино, а также И.В. Довгалю за замечания к тексту статьи.

Ссылка для цитирования: Монашев И.В. Первые находки *Urnula turpissima* Kormos, 1958 (Suctorea, Metacinetidae) на новых хозяевах в Москве и Московской области // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 5–11. <https://doi.org/10.7868/S3034545626050015>

First Finds of *Urnula turpissima* Kormos, 1958 (Suctorea, Metacinetidae) on New Hosts in Moscow and Moscow Oblast

I.V. Monashev

Galichya Gora Nature Reserve, Voronezh State University, Donskoye village, Russian Federation
e-mail: monashev.i@mail.ru

Abstract. During a study of microperiphyton communities in eight water bodies of Moscow Oblast and the city of Moscow, we discovered the rare suctorian ciliate *Urnula turpissima* Kormos, 1958. This is the first record of the species in these regions. Furthermore, only one host species known from the literature was observed to be infected; in all other cases, the findings were associated with suctorians on which the parasite had not previously been observed. The hosts of *U. turpissima* in our samples were the suctorians *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838, *Helio-phrya rotunda* (Hentschel, 1916), *Cyclophrya magna* Gonnert, 1935, and *Metacineteta microster* (Penard, 1914).

Keywords: suctorian, *Urnula*, ciliate, periphyton, Moscow

Funding. This research received no external funding.

Conflict of interests. The authors declare the absence of obvious and potential conflicts of interest related to the publication of this article.

Acknowledgements. The author expresses gratitude to Egor Yu. Chukharev and Innokenty M. Parshkov for their assistance in sampling from Lake Osetrinoye, and to Igor V. Dovgal for his comments on the draft manuscript.

For Citation: Monashev I.V. First Finds of *Urnula turpissima* Kormos, 1958 (Suctorea, Metacinetidae) on New Hosts in Moscow and Moscow Oblast. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 5–11. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050015>

ВВЕДЕНИЕ

Род *Urnula* Claparede et Lachmann, 1861 включает два редких вида паразитических сукторий, питающихся на других щупальцевых инфузориях и перитрихах (Довгаль, 2002). *Urnula epistylidis* Claparede et Lachmann, 1859 – паразит сессилид *Epistylis plicatilis* Ehrenberg, 1832, *E. bimarginata* Nenninger, 1948, *Orbopercularia nenningerti* Lust, 1950. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 – паразит сукторий, мелкая инфузория с округлым телом. Тело этой инфузории почти полностью заполняет округлую или слегка удлинённую раковину типа стилотеки. В верхней части стилотека разделена на четыре отростка, между которыми остается узкая центральная щель. Через эту щель проникает длинное гибкое щупальце, которое может активно двигаться или может быть прикреплено к клетке-хозяину (рис. 1).

Находки, согласно литературным данным, многочисленны (Довгаль, 2013). Вид был описан

из Венгрии, отмечен Янковским в озере Байкал (Jankowski, 2007). Найден в Южной Корее на эпибионтах водяного жука *Hydraena*. В литературе указано его питание на сукториях *Dendrosoma radians* Erenberg, 1838, *D. capitata* (Perez, 1903), *Stylophrya polymorpha* Swarczewsky, 1928, *Acineta karamani* Hadzi, 1940, *Metacineteta longipes* (Mereschkowsky, 1877), *Periacineta hydrochi* (Matthes, 1954) (Dovgal, Pešić, 2014).

Цель данной работы – представить данные о находке *U. turpissima* в новом регионе и на хозяевах, которые ранее не указывались в литературе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2022–2025 гг. нами были исследованы образцы перифитона на искусственных субстратах (стекла обрастания) после недельной экспозиции. Установка для сбора материала представляла собой два предметных стекла. Стекла закреплены вертикально в поплавке из пенопласта, привязанном нитью к опоре. Таким образом, в любом водоеме отбор проб производили из участков со схожими условиями – в поверхностном слое воды, на расстоянии не более 1–1.5 м от кромки воды. Суктории *U. turpissima* были обнаружены на одной станции в Московской области (Луховицкий район, озеро Осетрино) и на станциях в г. Москве (пруд Лефортовского парка, пруд парка Алтуфьево, безымянный болотистый водоем в районе Строгино, пруд в Воронцовском парке, пруд ландшафтного заказника "Тропаревский" и Верхний Царицынский пруд в ООПТ "Царицыно") (рис. 2).

Таким образом, данный вид был обнаружен на восьми станциях в Москве и Московской области, причем всего было изучено 113 станций в этом регионе. *U. turpissima* встречается только в стоячих водоемах – прудах и озерах (однако в других регионах найдена нами и в реках).

Изучали живые пробы. Использовали микроскоп AmScope B120C с камерой HAYEAR HY-500M, самодельное косое освещение в качестве метода контрастирования, фотографии

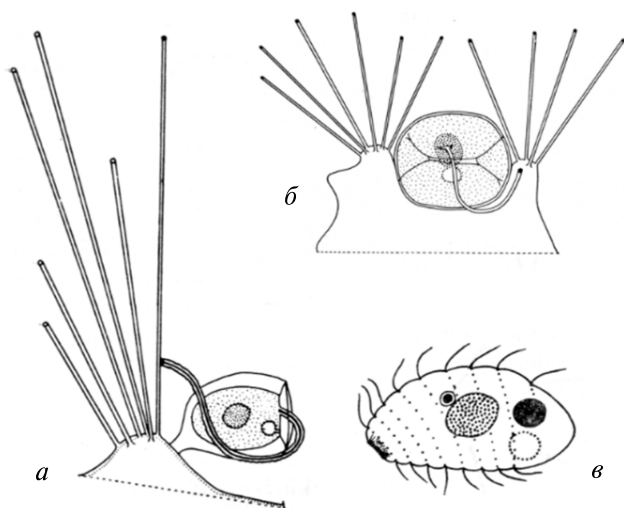


Рис. 1. *Urnula turpissima* Kormos, 1958: а – вид сбоку, б – вид сверху, в – томит (по: К. Кормос, 1958)

Fig. 1. *Urnula turpissima* Kormos, 1958: а – lateral view, б – top view (from above), в – tomite (after: К. Кормос, 1958)

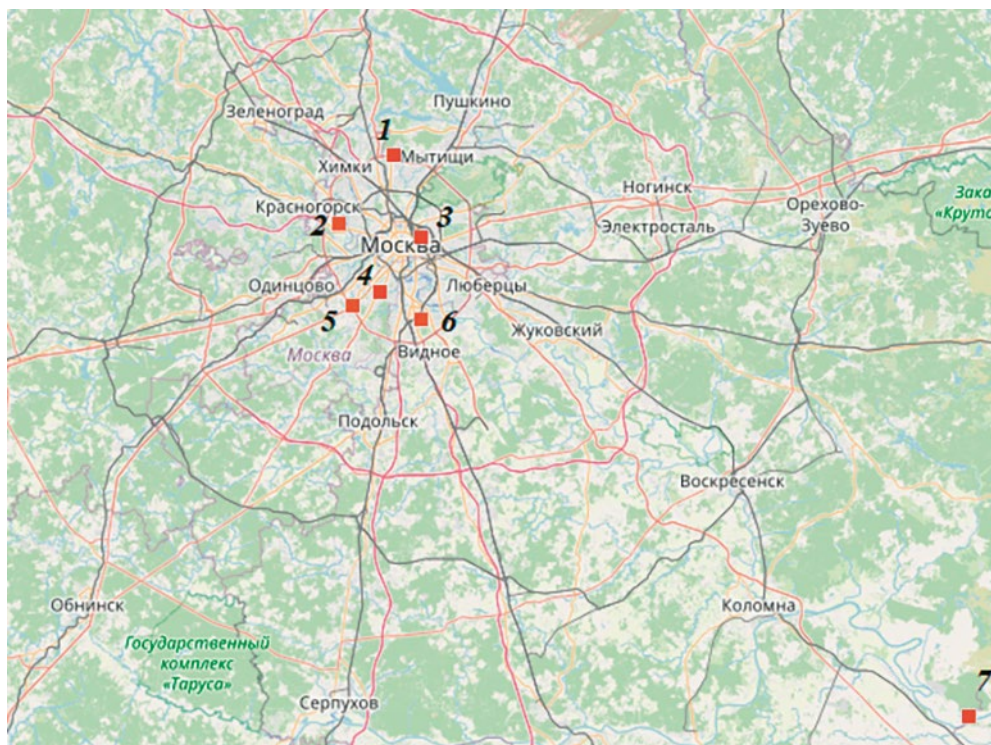


Рис. 2. Находки *U. turpissima* в Москве и Московской области: Алтуфьевский парк (1), район Строгино (2), Лефортовский парк (3), Воронцовский парк (4), ландшафтный заказник “Тропарево” (5), ООПТ “Царицыно” (6), озеро Осетрино (7)

Fig. 2. Records of *U. turpissima* in Moscow and Moscow Oblast: Altufeyevsky Park (1), Strogino District (2), Lefortovo Park (3), Vorontsovsky Park (4), Troparevo Landscape Reserve (5), Tsaritsyno Protected Area (6), Lake Osetrinoye (7)

изготовлены с помощью приложения ImageView при увеличении 400–800х. В данной работе нами признана система сукторий Довгала (2002), определение инфузорий проводили по работам Довгала (2013) и Матесса (Mathess, 1988).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первые находки вида нами были сделаны в пруду на территории Лефортовского парка 6 июня 2024 г. На этой станции были обнаружены следующие виды сукторий: *Acineta* sp., *Metacineta longipes* (Mereschkowsky, 1877), *Metacineta micraster* (Penard, 1914), *Heliophrya minima* (Rieder, 1936), *Heliophrya rotunda* (Hentschel, 1916), *Tokophrya lemnae* (Stein, 1859), *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838. Только *D. radians* были хозяевами *U. turpissima* в этом водоеме. Мы не проводили точного подсчета зараженных особей и паразитов, но выявили, по крайней мере, 20 пораженных хозяев и 1–10 клеток *Urnula* на одной зараженной *D. radians*. В некоторых случаях значительная паразитическая нагрузка обусловила деформацию *D. radians*, такое патологическое влияние известно и из литературы. Не подверглись заражению лишь единичные инфузории этого вида.

В дальнейшем *U. turpissima* были найдены на этом же хозяине в одном из прудов Воронцовского парка. Другие суктории — *T. lemnae*, *H. minima*, *Cyclophrya magna* Gonnert, 1935, *Discophrya elongata* Claparede & Lachmann, 1859 и паразитические *Sphaerophrya dolium* Penard, 1920 — не были заражены.

В озере Осетрино в Луховицком районе Московской области были обнаружены только два вида рода *Heliophrya* — *H. rotunda* и единственная особь *H. minima*. *U. turpissima* впервые была отмечена на *H. rotunda*, ранее на этом и других видах семейства Heliophryidae данный вид паразитов не отмечался (рис. 4). На этом виде хозяев была обнаружена только 1 клетка *Urnula*. Кроме того, нами наблюдалось питание *U. turpissima* на *H. rotunda* в реке Дон в Липецкой области (рис. 4).

В дальнейшем на стеклах обрастания из пруда в Алтуфьевском парке, безымянном болотистом водоеме в районе Строгино, в пруду Воронцовского парка в г. Москва *U. turpissima* была выявлена на *M. micraster*, на которых обсуждаемый вид ранее не находили (рис. 5). В пруду в Алтуфьевском парке также отмечены единичные экземпляры *Metacineta mystacina* (Ehrenberg, 1832), которые не были

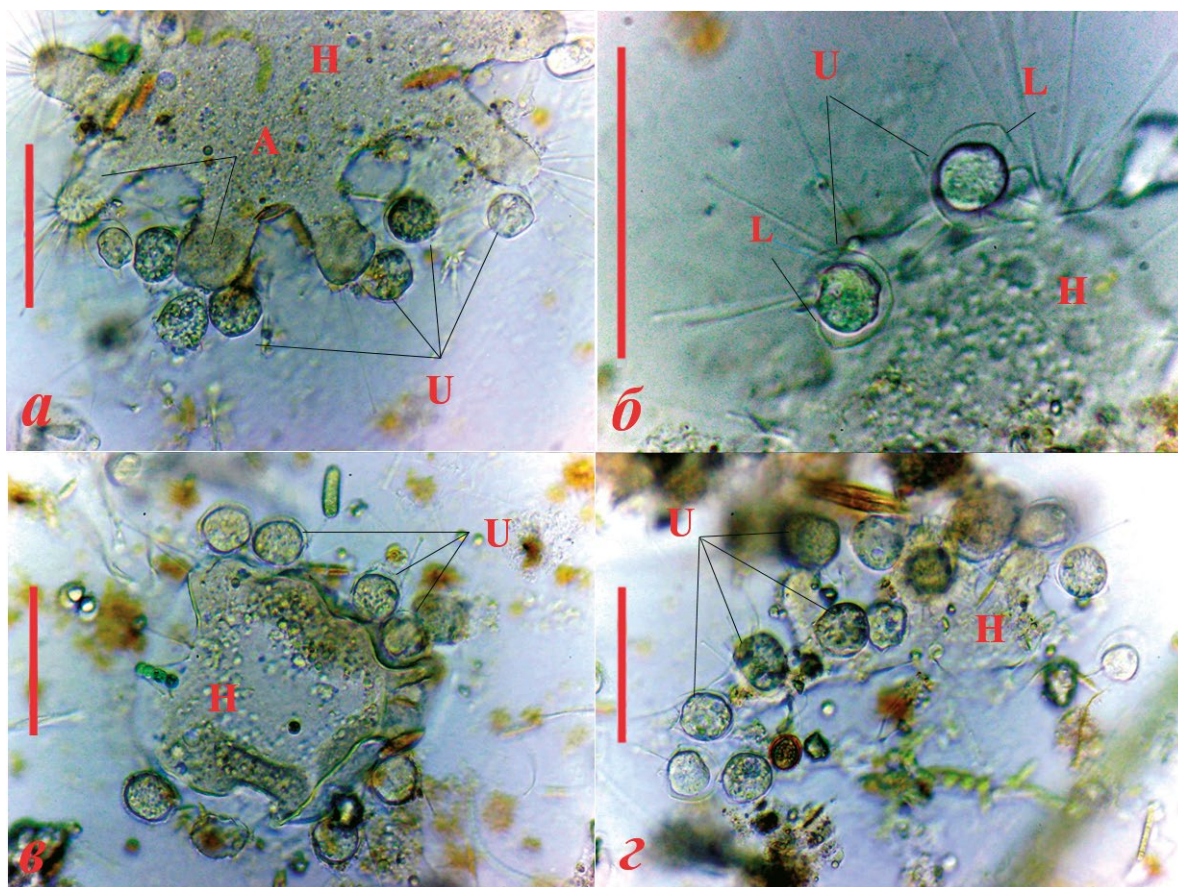


Рис. 3. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 на *Dendrosoma radians* Erenberg, 1838: *а* – общий вид при увеличении 400х; *б* – общий вид при увеличении 800х; *в, г* – *U. turpissima* приводит к патологии *D. radians*; А – актинофоры хозяина, Н – хозяин, U – *U. turpissima*, L – лорика. Масштаб 100 мкм

Fig. 3. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 on *Dendrosoma radians* Ehrenberg, 1838: *a* – general view at 400× magnification; *б* – general view at 800× magnification; *в, г* – *U. turpissima* causes pathology of *D. radians*; A – host actinophores, H – host, U – *U. turpissima*, L – lorica. Scale bar 100 μm

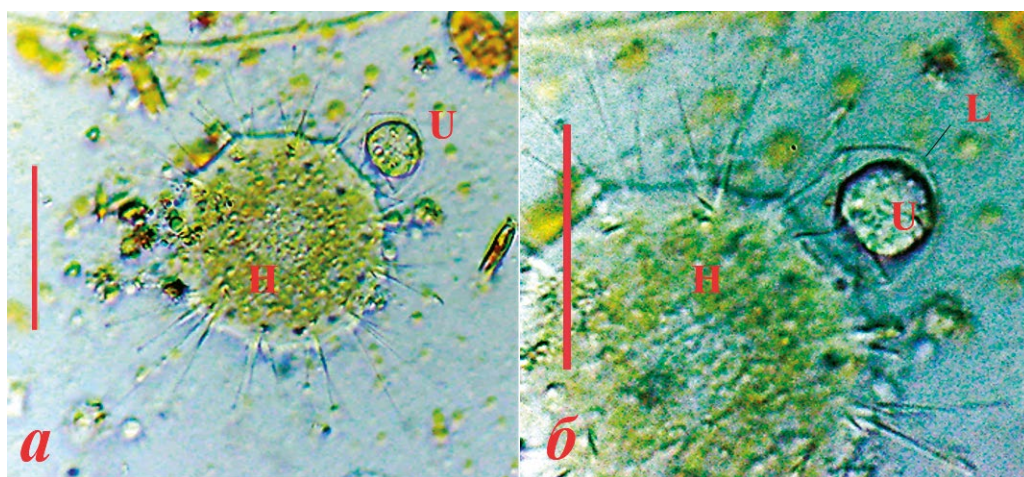


Рис. 4. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 на *Heliophrya rotunda* (Hentschel, 1916): *а* – общий вид при увеличении 400х, *б* – общий вид при увеличении 800х, Н – хозяин, U – *U. turpissima*, L – лорика. Масштаб 50 мкм

Fig. 4. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 on *Heliophrya rotunda* (Hentschel, 1916): *a* – General view at 400× magnification, *б* – General view at 800× magnification, H – host, U – *U. turpissima*, L – lorica. Scale bar 50 μm

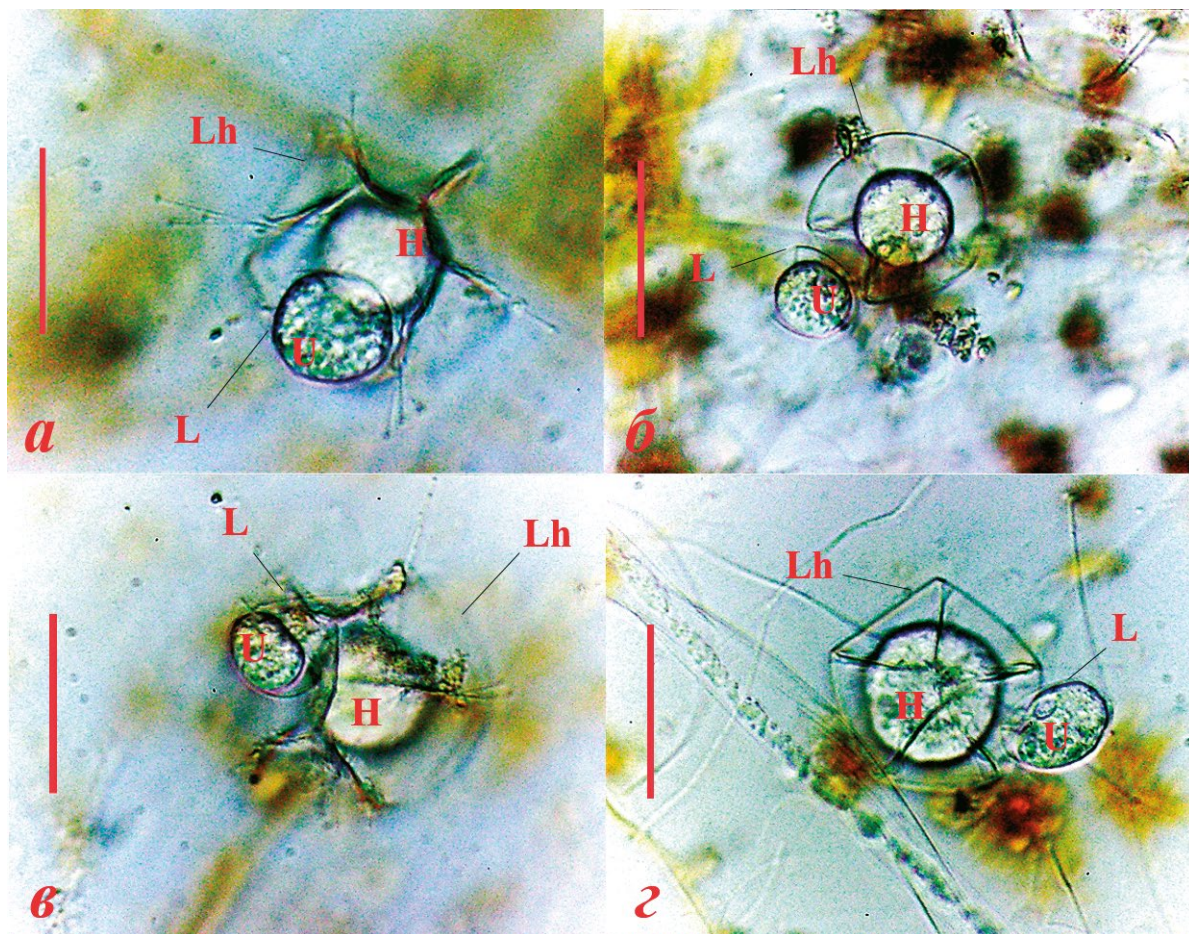


Рис. 5. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 на *Metacinetica micraster* (Penard, 1914): а–г – общий вид при увеличении 800х, Н – хозяин, U – *U. turpissima*, L – лорика, Lh – лорика хозяина. Масштаб 50 мкм

Fig. 5. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 on *Metacinetica micraster* (Penard, 1914): а–г – General view at 800× magnification, Н – host, U – *U. turpissima*, L – lorica, Lh – host lorica. Scale bar 50 μm

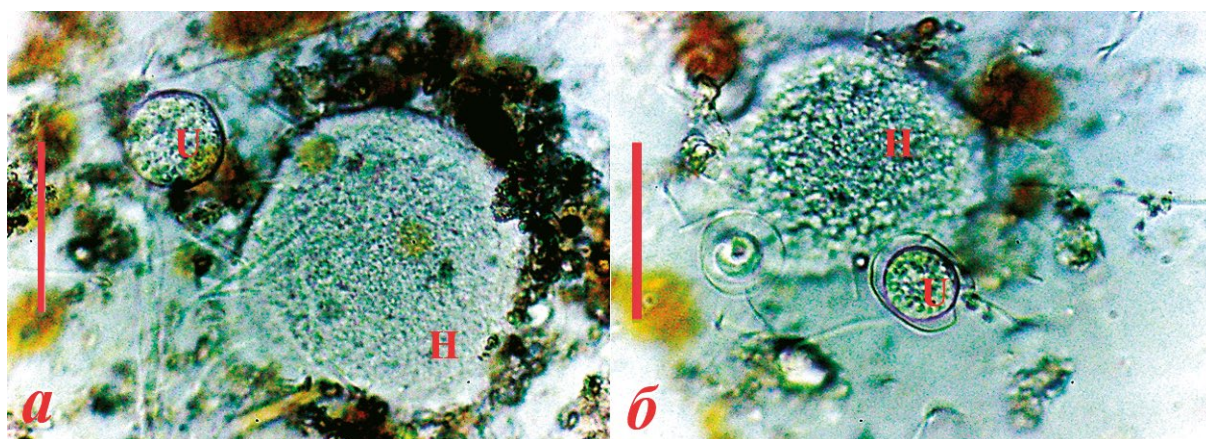


Рис. 6. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 на *Cyclophrya magna* Gonnert, 1935: а–б – общий вид при увеличении 800х, Н – хозяин, U – *U. turpissima*, L – лорика. Масштаб 50 мкм

Fig. 6. *Urnula turpissima* Kormos, 1958 on *Cyclophrya magna* Gonnert, 1935: а–б – General view at 800× magnification, Н – host, U – *U. turpissima*, L – lorica. Scale bar 50 μm

затронуты паразитическими сукториями. На станции в Строгино, кроме указанных видов сукторий, был найден только один вид *Tokophrya wenzeli* Mattes et Stiebler, 1970, который не был заражен. В Воронцовском парке в том же пруду были обнаружены *T. lemnae*, *H. rotunda* и *M. longipes*, которые не были заражены. В литературе в качестве хозяев *U. turpissima* указано два вида рода *Metacinet* — *M. longipes* и *M. mystacina*, но в наших пробах на этих инфузориях паразитирование не наблюдалось (Довгаль, 2013; Kormos, 1958) (рис. 5).

В пруду ландшафтного заказника “Тропарево” и в Верхнем Царицынском пруду *U. turpissima* была

обнаружена на *C. magna* (рис. 6). Это также новый вид хозяев. В Тропарево не были затронуты паразитом суктории *M. micraster*, *H. minima* и *H. rotunda*, а в Верхнем Царицынском пруду — *H. minima*, *M. micraster*, *T. lemnae* и суктории, вид которой не был определен (возможно, *Podophrya*).

ОБСУЖДЕНИЕ

На каждой станции был заражен только один вид сукторий, даже в тех случаях, когда одновременно встречались несколько потенциальных хозяев. *D. radians* могли быть поражены

Таблица 1. Видовой состав сукторий — потенциальных хозяев *U. turpissima* на исследованных станциях

Table 1. Species composition of suctorians — potential hosts of *U. turpissima* at the studied stations

№ станции	Станции	Виды сукторий (кроме <i>U. turpissima</i>), обнаруженные на станции	Известные хозяева <i>U. turpissima</i> (наши и литературные данные)	Виды, зараженные <i>U. turpissima</i> на станции
Москва				
1	Лефортовский парк	<i>Acineta</i> sp. <i>Metacinet</i> <i>longipes</i> <i>Metacinet</i> <i>micraster</i> <i>Heliophrya</i> <i>minima</i> <i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i> <i>Tokophrya</i> <i>lemnae</i> <i>Dendrosoma</i> <i>radians</i>	<i>Metacinet</i> <i>longipes</i> <i>Metacinet</i> <i>micraster</i> <i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i> <i>Dendrosoma</i> <i>radians</i>	<i>Dendrosoma</i> <i>radians</i>
2	Природный историко-архитектурный и рекреационный комплекс “Усадьба Воронцово”, 1 пруд	<i>Heliophrya</i> <i>minima</i> <i>Tokophrya</i> <i>lemnae</i> <i>Sphaerophrya</i> <i>doliolum</i> <i>Discophrya</i> <i>elongata</i> <i>Cyclophrya</i> <i>magna</i> <i>Dendrosoma</i> <i>radians</i>	<i>Cyclophrya</i> <i>magna</i> <i>Dendrosoma</i> <i>radians</i>	<i>Dendrosoma</i> <i>radians</i>
3	Природный историко-архитектурный и рекреационный комплекс “Усадьба Воронцово”, 2 пруд	<i>Tokophrya</i> <i>lemnae</i> <i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i> <i>Metacinet</i> <i>longipes</i> <i>Metacinet</i> <i>micraster</i>	<i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i> <i>Metacinet</i> <i>longipes</i> <i>Metacinet</i> <i>micraster</i>	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i>
4	Парк усадьбы Алтуфьево	<i>Metacinet</i> <i>mystacina</i> <i>Metacinet</i> <i>micraster</i>	<i>Metacinet</i> <i>mystacina</i> <i>Metacinet</i> <i>micraster</i>	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i>
5	Безымянное болото в Строгино	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i> <i>Tokophrya</i> <i>wenzeli</i>	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i>	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i>
6	ООПТ “Ландшафтный заказник “Тропарёвский”	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i> <i>Heliophrya</i> <i>minima</i> <i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i> <i>Cyclophrya</i> <i>magna</i>	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i> <i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i> <i>Cyclophrya</i> <i>magna</i>	<i>Cyclophrya</i> <i>magna</i>
7	ООПТ “Царицыно”	cf. <i>Podophrya</i> sp. <i>Metacinet</i> <i>micraster</i> <i>Heliophrya</i> <i>minima</i> <i>Tokophrya</i> <i>lemnae</i> <i>Cyclophrya</i> <i>magna</i>	<i>Metacinet</i> <i>micraster</i> <i>Cyclophrya</i> <i>magna</i>	<i>Cyclophrya</i> <i>magna</i>
Московская область, Луховицкий район				
8	Озеро Осетриное	<i>Heliophrya</i> <i>minima</i> <i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i>	<i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i>	<i>Heliophrya</i> <i>rotunda</i>

Наши данные выделены жирным шрифтом.

Our data is highlighted in bold.

десятками паразитических клеток, и в каждом случае была поражена значительная часть популяции. На остальных хозяевах встречались только единичные *Urnulla*. Чаше всего — в трех из восьми случаев — заражение наблюдалось на *M. micraster*, хотя количество зараженных клеток не было велико, как и в случае с другими видами сукторий, кроме *D. radians*.

Данные о видовом богатстве сукторий и зараженных видах приведены в табл. 1. Так, в большинстве случаев *U. turpissima* обнаружена нами на новых хозяевах, которые раньше не были отмечены как пищевые объекты этого вида. Также эти виды встречаются

чаще на исследованных станциях, чем хозяева, прежде указанные в литературе. Причины, по которым ранее эти суктории не были отмечены в качестве хозяев, возможно, связаны с тем, что паразитических *Urnulla* принимали за добычу или стадию жизненного цикла инфузории-хозяина. Такое, видимо, имело место в случае с *M. micraster* (Rieder, 1985).

Наши наблюдения иллюстрируют высокую экологическую пластичность *U. turpissima* в выборе хозяев, а также дают новые сведения о распространении этого вида и возможности его обнаружения в цилиосообществах водоемов больших городов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Довгаль И.В. Эволюция, филогения и систематика щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctorea). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. 2002. 44 с.
2. Довгаль И.В. Фауна Украины: в 40 т. Т. 36: Инфузории — Ciliophora. Вып. 1: Класс Суктории — Suctorea. Киев: Наукова думка, 2013. 267 с.
3. Dovgal I., Pešić V. First records of ciliate suctorion epibionts on Hydraena (Coleoptera) from South Korea // Ecologica Montenegrina. 2014. Vol. 1. P. 1–5.
4. Kormos K. Die Biologie von *Urnulla. Urnulla turpissima* n. sp. // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 1958. Vol. 4 (1–2). P. 167–189.
5. Jankowski A. V. Review of taxa Phylum Ciliophora Doflein, 1901 // Handbook of Zoology. Protista. Alimov A. F. (ed.) St. Petersburg: Nauka, 2007. Vol. 2. P. 415–993.
6. Matthes D., Guhl W., Haider G. Suctoria und Urceolaridae. In: Protozoenfauna. Band 7/1. Gustav Fisher Verlag. 1988. P. 1–309.
7. Rieder J. Critical revision of the literature and new communications of the genus *Metacineteta* Butschli (Protozoa, Suctoria) with proposal of a consequential taxonomy // Arch. Protistenk. 1985. Vol. 130. P. 201–287.

Сведения об авторе

Илья Владимирович Монашев — лаборант, Галичья гора, Воронежский государственный университет, с. Донское, Российская Федерация
e-mail: monashev.i@mail.ru

About the author

Ilya V. Monashev — Laboratory Assistant, Galichya Gora, Voronezh State University, Donskoye village, Russian Federation
e-mail: monashev.i@mail.ru

Поступила в редакцию 20.01.2026
После доработки 15.03.2026
Принята к публикации 26.03.2026

Received January 20, 2026
Revised March 15, 2026
Accepted March 26, 2026

УДК: 576.895.121:597.554.3

DOI: 10.7868/S3034545626050023

Оригинальная статья

Обнаружение инвазивного вида *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda, Gryporhynchidae) в рыбах Северо-Запада РФ

В.Н. Воронин^{1, 2}, Ф.В. Васильев², А.С. Дудин^{2, *}, А.В. Каменченко²

¹ Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины (“СПбГУВМ”), Санкт-Петербург, Российская Федерация

² Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО” (“ГосНИОРХ” им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург, Российская Федерация

* e-mail: alexander.s.dudin@gmail.com

Аннотация. В ходе паразитологических исследований восьми видов карповых рыб из озер Ильмень, Псковское, Чудское, Ладожское, а также восточной части Финского залива, проведенных в период 2023–2025 гг., были обнаружены личинки цестоды *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819). Метацисты от отмечены во всех водоемах, за исключением восточной части Финского залива. Уровень зараженности личинками различался по водоемам и видам рыб. У плотвы *Rutilus rutilus* (L., 1758) этот показатель варьировал от низкого (озера Ильмень, Чудское, Ладожское) до относительно высокого (Псковское озеро). Максимальная, почти 100% экстенсивность и высокая интенсивность инвазии отмечены у синца *Ballerus ballerus* (L., 1758) из озер Ильмень и Ладожское, низкая – у леща *Abramis brama* (L., 1758) и чехони *Pelecus cultratus* (L., 1758). Остальные 4 исследованных вида карповых во всех водоемах были свободны от личинок. Более высокая зараженность плотвы и леща в Псковском озере, по сравнению с Чудским, соответствует большей численности бакланов *Phalacrocorax carbo* (L., 1758), гнездящихся на первом водоеме. Отсутствие находок личинок *P. scolecina* в рыбах Финского залива может быть объяснено как незначительной ролью его первого промежуточного хозяина, копеподы *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), в спектре питания исследованных рыб, так и особенностями отбора материала, который осуществлялся на значительном удалении от гнездовий бакланов.

Ключевые слова: *Paradilepis scolecina*, инвазивный вид, Сургинidae, баклан *Phalacrocorax carbo*

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

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

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

Вклад авторов. Концепция научной статьи – ВНВ, ВФВ; проведение исследования – ВФВ, КАВ, ДАС, ВНВ; анализ данных литературы – ВФВ, ВНВ, ДАС; написание рукописи – ВНВ, ВФВ, ДАС; редактирование рукописи – ДАС, КАВ; работа со списком литературы и рисунками – ВФВ, КАВ.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам Псковского и Новгородского филиалов ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО” за предоставление материала для проведения исследования.

Ссылка для цитирования: Воронин В.Н., Васильев Ф.В., Дудин А.С., Каменченко А.В. Обнаружение инвазивного вида *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda, Gryporhynchidae) в рыбах Северо-Запада РФ // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 12–24 <https://doi.org/10.7868/S3034545626050023>

Discovery of the Invasive Species *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda, Gryporhynchidae) in Fishes of the North-West of the Russian Federation

V.N. Voronin^{1,2}, F.V. Vasiliev², A.S. Dudin^{2,*}, A.V. Kamenchenko²

¹ Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine,
St. Petersburg, Russian Federation

² Saint Petersburg branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
("GosNIORKH" named after L.S. Berg"),
St. Petersburg, Russian Federation

* e-mail: alexander.s.dudin@gmail.com

Abstract. For the first time, the infection of fish in Lakes Ilmen, Pskov, Peipus, and Ladoga with the metacestodes of *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) has been established indicating a significant expansion of the area of this invasive helminth to the north. The level of infection varied across the studied locations. In the roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), the infection rate ranged from low (Lakes Ilmen, Peipus, Ladoga) to relatively high (Lake Pskov), whereas no infection was recorded in the eastern part of the Gulf of Finland. The highest prevalence (approaching 100%) and high intensity of infection were observed in the zope *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) from Lakes Ilmen and Ladoga. Low infection levels were recorded in the common bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) and the sibel *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758). The remaining four cyprinid species examined were free of infection in all studied water bodies. The findings of cestode larvae in fish, except for the eastern part of the Gulf of Finland, are consistent with the published data on the settlement of cormorants *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) in these areas. The absence of *P. scolecina* larvae in fish from the Gulf of Finland can be explained by the minor role of its first intermediate host, copepod *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), in the diet of the studied fish, as well as by the fact that the research material was collected at a considerable distance from the cormorant nesting sites.

Keywords: *Paradilepis scolecina*, invasive species, Cyprinidae, cormorant *Phalacrocorax carbo*

Funding. No additional grants for conducting or directing this specific research received was not.

Ethics declarations. In this work absent studies of humans or animals meeting the criteria of Directive 2010/63/EU.

Conflict of interests. The authors of this work declare that with them no conflict of interests.

Authors contribution. Concept of scientific article – VNV, VFV; conducting research – VFV, KAV, DAS, VNV; analysis of literature data – VFV, VNV, DAS; writing manuscript – VNV, VFV, DAS; editing manuscript – DAS, KAV; work with list of references and figures – VFV, KAV.

Acknowledgements. The authors express gratitude to staff of Pskov and Novgorod branches of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography" for transfer of material for conducting research.

For Citation: Voronin V.N., Vasiliev F.V., Dudin A.S., Kamenchenko A.V. Discovery of the Invasive Species *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda, Gryporhynchidae) in Fishes of the North-West of the Russian Federation. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 12–24 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050023>

ВВЕДЕНИЕ

В жизненном цикле цестоды *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819), паразита большого баклана *Phalacrocorax carbo* (L., 1758), в качестве первого промежуточного хозяина установлен веслоногий рачок *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), а вторым промежуточным хозяином являются рыбы, преимущественно семейства карповых (Jarecka, 1970; Scholz et al., 2004). На многих водоемах Евразии, где отмечено присутствие бакланов, установлено и заражение рыб личиночной стадией этого гельминта, называемой метацестодой (Scholz et al., 2004). В европейской части России зараженность рыб этими личинками давно отмечена на юге в бассейнах Азовского, Черного, Каспийского и южной части Балтийского морей (Rolbiecki et al., 1999; Rolbiecki, 2003; Scholz et al., 2004; Жохов, Молодогожикова, 2007; Чукалова, 2008; Kudlai et al., 2024). За последние 40 лет, очевидно под влиянием климатических изменений, ареал большого баклана быстро расширяется в северном направлении за счет существенного роста численности европейской популяции материкового подвида *Ph. c. sinensis* (Bregnballe et al., 2014). Этот вид птиц впервые отмечен на гнездовании в Ленинградской области в 1994 г. (Гагинская, Рычкова, 1995). За прошедшие два десятилетия численность баклана на островах Финского залива выросла до 5–6 тыс. гнездящихся пар, а с учетом неразмножающихся птиц стала достигать 50 тыс. особей (Носков и др., 2016). Масштабное освоение новых территорий рыбоядными птицами может сопровождаться и распространением личиночных стадий их гельминтов среди промежуточных хозяев, включая рыб. Учитывая, что бакланы являются мигрирующими птицами, только появление зараженных рыб в водоеме может служить доказательством непосредственного освоения паразитами новых водоемов в качестве инвазивных видов.

Сравнительно недавно в двух из трех особей бакланов, исследованных в акватории Ладожского озера, были обнаружены цестоды *Paradilepis scolecina*, что, несомненно, представляет значительный интерес (Яковлева и др., 2019; Яковлева, 2024). В то же время в литературе полностью отсутствует информация о зараженности рыб метацестодами этого вида не только в Ладожском, но и в других крупных рыбохозяйственных водоемах Северо-Запада РФ, включая Псковско-Чудское озеро, а также в Финском заливе, где отмечены гнездовья бакланов (Фетисов, 2007; Коузов, Кравчук, 2019). В ходе наших исследований предпринята попытка оценить зараженность разных видов рыб из озер Ильмень, Псковское, Чудское, Ладожское и из восточной части Финского залива

метацестодами *Paradilepis scolecina* и обсудить полученные результаты.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2023–2025 гг. из восточной части Финского залива и крупнейших рыбохозяйственных водоемов Северо-Запада РФ — озер Ильмень, Псковское, Чудское и Ладожское — было исследовано 409 экз. рыб восьми видов: плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758), лещ *Abramis brama* (L., 1758), красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758), густера *Blicca bjoerkna* (L., 1758), синец *Ballerus ballerus* (L., 1758), чехонь *Pelecus cultratus* (L., 1758), язь *Leuciscus idus* (L., 1758), карась обыкновенный (*Carassius carassius* (L., 1758)). Вся рыба, за исключением красноперки из Ладожского озера и восточной части Финского залива, была получена из промысловых уловов рыболовецких бригад, расположенных в пос. Стрельна, г. Сестрорецк, г. Новая Ладога, от Псковского и Новгородского филиалов ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО». Места лова рыбы обозначены на рис. 1, их размерно-весовые характеристики указаны в табл. 1. Красноперка поймана с помощью ловушек и удочек в районе г. Кронштадт и в Ладожском озере в районе д. Кобона. Рыб исследовали как в свежем (охлажденном) состоянии, так и после разморозки согласно общепринятой методике паразитологического вскрытия (Чернышёва и др., 2009). Продавленные между стеклами мезентерий и внутренние органы, в особенности печень, желчный пузырь и стенку кишечника, просматривали при разных увеличениях стереомикроскопа МБС-10 с целью обнаружения инцистированных метацестод. Микроскопирование и фотографирование обнаруженных личинок и их крючьев проводили с помощью светового микроскопа Микромед 3, оборудованного цифровой камерой Toupcam UA1200CA. Измерение крючьев проводили по схеме, предложенной Bona (1975) в программном обеспечении ToupView (ToupTek ToupView, toupstekphotonics.com). Рисунки крючьев выполнили в программе GIMP 3.0.6 (GNU Image Manipulation Program, <https://gimp.org>), обводя их контуры на микрофотографиях. Определение найденных в брюшной полости рыб метацестод проводили, принимая во внимание их локализацию, инцистированное состояние и морфометрию крючьев (Scholz et al., 2004, 2018; Williams et al., 2011). Для оценки зараженности рассчитывали стандартные показатели — экстенсивность инвазии (ЭИ, %), среднюю интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и диапазон (min–max).

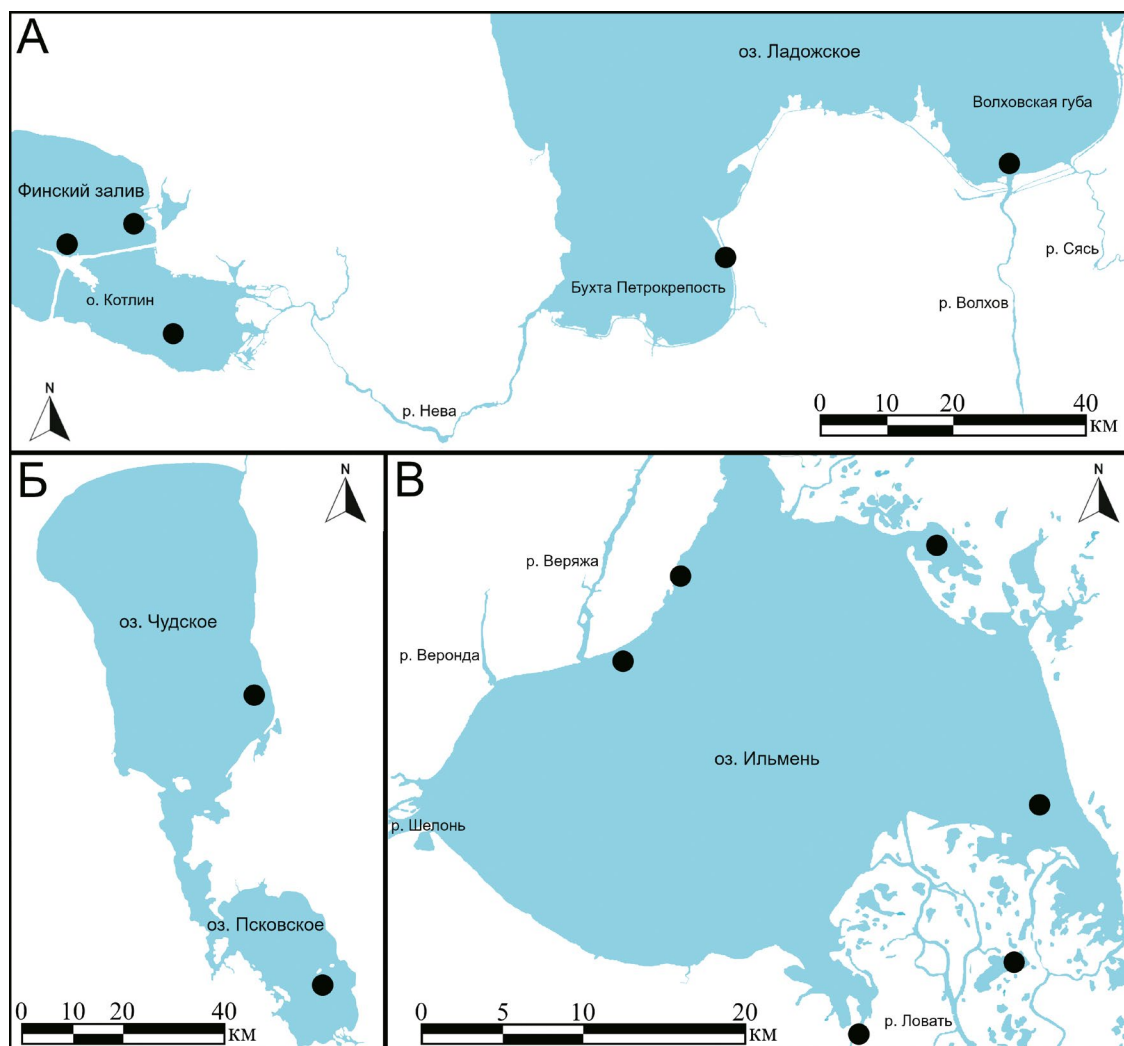


Рис. 1. Карта-схема мест лова рыб для проведения исследования: А – восточная часть Финского залива и южная часть оз. Ладожское, Б – оз. Псковско-Чудское, В – оз. Ильмень

Fig. 1. Sketch-map of places of catch of fish for conducting research: А – eastern part the Gulf of Finland and southern part of Lake Ladoga, Б – Lake Pskov, Peipus, В – Lake Ilmen

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зараженность исследованных рыб по видам и обследованным водоемам приведена в табл. 2. Плотва, исследованная во всех водоемах, продемонстрировала различные уровни зараженности метацестодами, от крайне низких в озерах Ильмень, Чудское и Ладожское, до относительно высокой в Псковском озере. В Финском заливе инвазия личинками этой цестоды отсутствовала. У синца из озера Ильмень отмечен крайне высокий уровень экстенсивности и интенсивности инвазии. У единственного исследованного синца из Ладожского озера также было обнаружено 59 экз. метацестод. Низкая зараженность метацестодами установлена для леща из Псковского и Чудского озер и для чехони из озера Ильмень. Во всех случаях

фиксировалась низкая интенсивность инвазии. Густера, краснопёрка, язь и карась не были заражены во всех исследованных водоемах.

В нашем материале капсулы были преимущественно удлинённо-овальные (рис. 2Б), прочно соединённые со стенкой кишечника и паренхимой печени. Количество, форма и размеры больших и малых крючьев (рис. 2В–2Г; табл. 3) совпали с таковыми, характерными для *Paradilepis scolecina* (Scholz et al., 2004, 2018; Williams et al., 2011), что и позволило нам по совокупности признаков отнести найденных метацестод к этому виду.

ОБСУЖДЕНИЕ

В карповых рыбах Европы отмечены личинки трех видов цестод семейства Gryporhynchidae

Таблица 1. Размерно-массовые характеристики исследованных рыб
Table 1. Length and weight characteristics of investigated fishes

Вид рыбы	n, экз.	Масса рыб, г	Общая длина рыб (AB), см
оз. Ильмень			
<i>Rutilus rutilus</i>	78	79.0 ± 56.5 9.6–384.6	19.2 ± 3.1 12.5–30.5
<i>Ballerus ballerus</i>	25	127.2 ± 34.8 59.5–200.8	25.4 ± 1.9 21.0–29.5
<i>Pelecus cultratus</i>	22	117.4 ± 84.1 53.1–270.1	27.3 ± 5.6 21.0–37.5
<i>Abramis brama</i>	37	199.6 ± 152.1 20.1–450.2	25.0 ± 8.7 12.5–35.3
<i>Blicca bjoerkna</i>	50	90.5 ± 53.1 23.1–240.3	19.9 ± 3.4 13.5–18.5
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	18	112.5 ± 46.6 46.1–201.3	21.2 ± 2.5 15.9–25.6
<i>Leuciscus idus</i>	15	232.9 ± 62.7 180.2–384.1	27.3 ± 3.4 24.5–38.5
<i>Carassius carassius</i>	9	128.3 ± 33.8 94.5–189.5	17.1 ± 1.6 15.1–20.0
оз. Псковское-Чудское			
<i>Rutilus rutilus</i>	25	201.1 ± 21.58 56.5–300.7	23.9 ± 0.5 15.0–28.0
<i>Abramis brama</i>	20	354.0 ± 131.7 196.3–652.4	28.0 ± 2.34 24.0–32.1
оз. Ладожское			
<i>Rutilus rutilus</i>	14	190.7 ± 19.4 160.2–231.2	25.9 ± 1.1 24.0–28.5
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	20	15.5 ± 2.7 11.4–18.7	11.7 ± 0.5 10.9–12.5
<i>Ballerus ballerus</i>	1	130.7	26.4
Финский залив			
<i>Rutilus rutilus</i>	60	79.7 ± 37.2 20.3–210.5	18.6 ± 2.8 12.5–23.6
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	15	20.8 ± 19.8 6.2–75.9	12.9 ± 2.7 10.0–18.5

Примечание. Для каждого вида над чертой указано среднее значение показателя ± стандартное отклонение, под чертой – пределы варьирования значений.
Note. For each species values above the line are average ± standard deviation, below the line – min–max.

Spassky et Spasskaya, 1973 – *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819), *Neogryporhynchus cheilancristrotus* (Wedl, 1855) и *Valipora campylancristrota* (Wedl, 1855) (Scholtz et al., 2004). Метацистыоды первого вида располагаются в инцистированном состоянии в капсулах в паренхиме печени, мезентерии и на поверхности кишечника, в то время как *N. cheilancristrotus* паразитирует в просвете кишечника, а *V. campylancristrota* – в полости желчного пузыря (Scholz et al., 2004).
Несомненно, что различия в зараженности разных видов рыб личинками *P. scolecina* напрямую связаны с особенностями их экологии. Из исследованных видов рыб только синец на протяжении

Таблица 2. Зараженность карповых рыб крупных водоемов Северо-Запада РФ метацестодами *Paradilepis scolecina*

Table 2. Prevalence of metacestodes *Paradilepis scolecina* in cyprinid fish from the North-West of the Russian Federation

Вид рыбы	n, экз.	ЭИ	ИИ, экз.	мин. — макс.
оз. Ильмень				
<i>Rutilus rutilus</i>	78	2.6%	16	5–27
<i>Ballerus ballerus</i>	25	96%	40.5	13–86
<i>Pelecus cultratus</i>	22	4.5%	1	1
<i>Abramis brama</i>	37	—	—	—
<i>Blicca bjoerkna</i>	50	—	—	—
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	18	—	—	—
<i>Leuciscus idus</i>	15	—	—	—
<i>Carassius carassius</i>	9	—	—	—
оз. Псковское				
<i>Rutilus rutilus</i>	10	50%	18.2	14–33
<i>Abramis brama</i>	10	20%	9.5	6–13
оз. Чудское				
<i>Rutilus rutilus</i>	15	6.6%	2	2
<i>Abramis brama</i>	10	10%	1	1
оз. Ладожское				
<i>Rutilus rutilus</i>	14	7.1%	1	1
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	20	—	—	—
<i>Ballerus ballerus</i>	1	1 экз.	59	59
Финский залив				
<i>Rutilus rutilus</i>	60	—	—	—
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	15	—	—	—

Примечание. Прочерк — метацестоды не обнаружены.

Note: — metacestodes not detected.

Таблица 3. Размеры крючьев (мкм) метацестод *Paradilepis scolecina*

Table 3. Measurements of rostellar hooks (μm) of metacestodes of *Paradilepis scolecina*

Источник данных	Большие крючья				Малые крючья			
	Длина	Лезвие	Рукоять	Л / Р	Длина	Лезвие	Рукоять	Л / Р
Наши данные *	102–115	52–60	51–58	0.96–1.1	74–83	37–42	36–44	0.85–1.12
Scholz et al., 2004	101–115	55–60	50–55	1.12–1.23	74–81	38–41	36–39	0.91–1.13
Williams et al., 2011	103–107	56–60	48–52	1.09–1.23	72–77	38.5–37	34–37	1.11–1.18
Scholz et al., 2018	106–115	56–64	49–55	1.03–1.22	74–80	39–45	36–40	1.03–1.25

Примечание. * Приведены результаты измерений не менее трех пар больших и малых крючьев каждой личинки ($n = 8$). Л / Р — отношение длины лезвия к длине рукояти.

Note. * Measurements taken from a minimum of three large and three small hooks of each larva ($n = 8$). Л / Р — the ratio of the blade length to the handle length.

всей жизни питается преимущественно зоопланктоном, одним из основных представителей которого в озере Ильмень является *E. graciloides* (Степанова, 1972; Мицкевич, Волхонская, 1999). Анализ литературных данных о питании рыб озера Ильмень показывает, что из ракообразных основными

кормовыми объектами для исследованных видов карповых, в том числе молоди, являются представители Cladocera, в то время как копеподы, несмотря на массовость, играют в их питании незначительную роль (Дорожкина, 1970; Сулоев, 1971; Концевая, 1973; Фан, 1972, 1973). Это соответствует

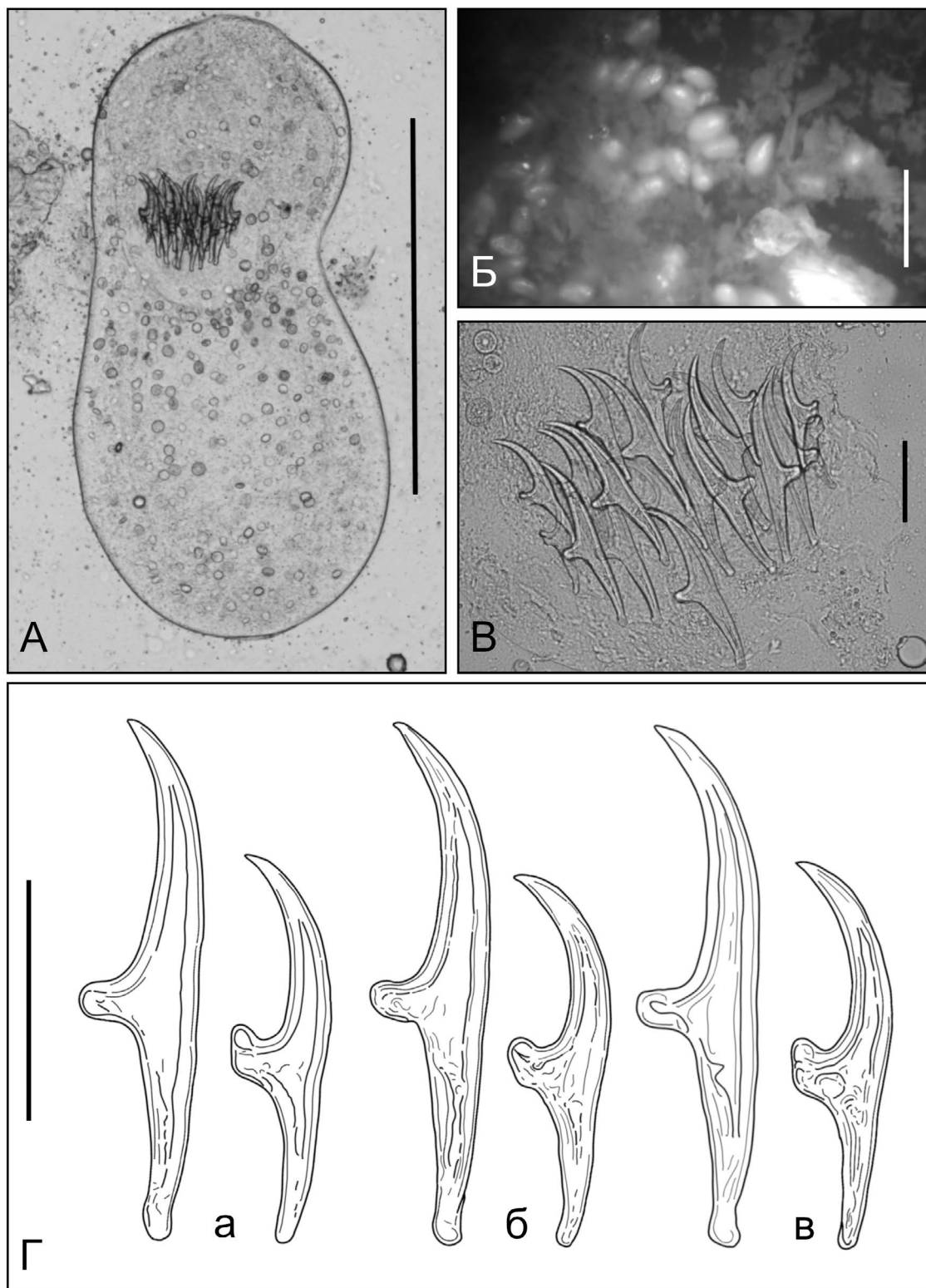


Рис. 2. Метацистыды *Paradilepis scolecina*: А – общий вид личинки; Б – многочисленные капсулы в паренхиме печени плотвы; В, Г – большие и малые крючья (а – из синца, б – из плотвы, в – из чехони). Масштаб, мкм: А – 500; Б – 2000; В, Г – 50

Fig. 2. Metacercodes *Paradilepis scolecina*: А – general view of larva; Б – numerous capsules in parenchyma of liver of roach; В, Г – large and small hooks (а – from zope, б – from roach, в – from sichel). Scale, μm : А – 500; Б – 2000; В, Г – 50

результатам наблюдений, согласно которым рыбы в озерных экосистемах предпочитают селективно питаться более крупными, стайными и сравнительно малоподвижными кладоцерами (Lampert, Sommer, 1997; Laugaste et al., 2007). Подобные закономерности прослеживаются и при анализе данных о питании молоди карповых в южной части Ладожского озера и Невской губы Финского залива (Суслопарова, 1999). Данный феномен находит свое отражение в снижении зараженности рыб наиболее эвтрофных озер паразитами, использующими веслоногих рачков в качестве промежуточных хозяев (Шульман, Рыбак, 1964). Кроме того, показано, что виды рода *Eudiaptomus* могут использовать дафний в качестве своеобразного “живого щита”, избегая тем самым хищничества со стороны рыб (Jamieson, 2005). По-видимому, именно эти факторы определяют различия, наблюдаемые в зараженности рыб озера Ильмень личинками *P. scolecina*. Принимая во внимание экологические особенности и спектр питания синца, его можно рассматривать как вид, наиболее подверженный заражению данной цестодой в условиях водоемов Северо-Запада.

В свою очередь, более высокую зараженность плотвы и леща метацестодами в Псковском озере по сравнению с Чудским можно объяснить различиями этих водоемов по трофности и гидрологическим особенностям. Рачок *E. graciloides* присутствует в планктонном сообществе обоих озер, но Псковское озеро более мелководное и эвтрофное, что несомненно обеспечивает лучшие условия для выедания литоральными рыбами этих рачков (Mäemets et al., 1999; Черевичко, 2018). Кроме того, гнездовой бакланов на Псковском озере значительно больше, чем на Чудском (Фетисов, 2007), что также должно способствовать более высокой зараженности цестодой всех участвующих в ее жизненном цикле хозяев. В частности, в Польше при изучении зараженности рыб личинками *P. scolecina* в разных озерах также отмечена прямая связь увеличения уровня инвазии от близости гнездовой бакланов. Наиболее высокие значения экстенсивности (65.8%) и интенсивности инвазии (8.2 экз.) плотвы личинками были отмечены в озере Вульпински, на берегу которого располагалась колония бакланов (Dziekonska-Rinko, Dzika, 2011).

По литературным данным, список рыб, которые являются вторыми промежуточными хозяевами *P. scolecina*, приближается к 50 видам из разных семейств, но основными указаны представители карповых, около 30 видов, обитающих в Евразии (Scholz et al., 2004). Работ, где приведены данные по зараженности сразу нескольких видов рыб из одного водоема, немного. В ходе исследования рыб из оз. Балатон в Венгрии, проведенных

в 1994–1996 гг., личинки *P. scolecina* были найдены только у 37 из 161 экз. леща, а также у одного серебряного караса (*Carassius gibelio* (Bloch, 1782)) из 27, при этом 164 экземпляра, принадлежащих к шести другим видам карповых (каarp, густера, плотва, красноперка, чехонь и уклейка), не были заражены (Molnar, Szekely, 1995; Murai et al., 1997). Польские исследователи изучили зараженность рыб личинками гельминтов в заливах Балтийского моря. В Гданьском заливе трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* (L., 1758)) ($n = 2880$), плотва ($n = 34$), лещ ($n = 47$), судак ($n = 189$) и окунь ($n = 281$) не были заражены метацестодами *P. scolecina*, в то время как в Вислинском заливе у плотвы ($n = 389$) ЭИ составила 0.8% при ИИ – 5.7, у леща ($n = 376$) ЭИ – 0.3 и ИИ – 1 и у линя ($n = 39$) ЭИ – 5.1 и ИИ – 2.5 соответственно (Rolbiecki et al., 1999; Rolbiecki, 2003). У остальных 13 видов карповых и окуневых личинки этого паразита отсутствовали. В Куршском заливе личинки *P. scolecina* впервые выявлены у леща в 2004 г. при высокой экстенсивности (45.0–52.0%) и средней интенсивности (15.5–18.8 экз.) инвазии (Чукалова, 2008). Такая значительная зараженность рыб объясняется как высокой численностью бакланов в заливе, так и 100% инвазией этих птиц данным паразитом (Švažas et al., 2011). Из четырех видов рыб-вселенцев, исследованных во внутренних водоемах Литвы и Куршского залива, незначительно (5–6%) были заражены бычок *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) и чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846) (Kudlai et al., 2024).

По-видимому, различия в зараженности рыб из разных акваторий Балтийского моря могут объясняться их гидрологическими и гидрохимическими особенностями, ограничивающими распространение и численность первого промежуточного хозяина *P. scolecina* – рачка *Eudiaptomus graciloides*. Возможно, таким фактором выступает соленость, которая увеличивается в ряду Куршский залив – Вислинский залив – Гданьский залив. Так, в Куршском заливе, где отмечена наибольшая зараженность рыб метацестодами, *E. graciloides* является одним из доминирующих видов копепоид и встречается на протяжении всего года (Науменко, 2008; Науменко, Ушакова, 2017). В то же время в Вислинском заливе, где личинки *P. scolecina* встречаются спорадически, преобладают солоноватоводные и морские виды каланоид (Paturej, Kruk, 2011; Paturej et al., 2014; Karpowicz et al., 2023). В соответствии с этим заражение рыб личинками *P. scolecina*, вероятно, происходит в нижнем течении впадающих в Вислинский залив рек, где встречается *E. graciloides* (Семенова, Дмитриева, 2023). Тем не менее установлено, что в Куршском заливе *E. graciloides* встречается на протяжении градиента солености вплоть до 7 ПЕС (Gasiunaite,

2000). Таким образом, отсутствие метацистод у рыб из Восточной части Финского залива, где отмечаются низкие уровни солености, можно объяснить несколькими причинами, в первую очередь удаленностью мест сбора материала от колоний бакланов. Однако более вероятным объяснением является незначительная роль массовых в данной акватории рачков *Eudiaptomus*, в качестве объектов питания молоди карповых (Суслопарова, 1999).

О влиянии солености на ограничение распространения *P. scolecina* свидетельствует обнаружение личинок этого вида у трехиглой колюшки из ручья на юго-востоке Англии (Williamson et al., 2011), в то время как в Гданьском заливе при исследовании почти 2900 экз. колюшек метацистыды не были обнаружены. Английские исследователи также установили, что из трех видов грипоринхидных метацистод в водоемах Англии и Уэльса *P. scolecina* является наиболее часто встречаемым и широко распространенным видом, который был обнаружен, помимо колюшки, у краснопёрки, линия *Tinca tinca* (L., 1758) и карася *Carassius carassius*. Следует отметить, что по литературным данным в водоемах Британских островов отсутствует *Eudiaptomus graciloides* (Jamieson, 2006, Duggan, Payne, 2017). Этот факт, очевидно, указывает на возможность реализации жизненного цикла *P. scolecina* с участием других видов веслоногих ракообразных в качестве первых промежуточных хозяев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполненных нами исследований впервые установлено заражение личинками *P. scolecina* разных видов карповых рыб озер Ильмень, Псковское, Чудское и Ладожское, что свидетельствует о значительном расширении ареала этого инвазивного гельминта в европейской части России в северном направлении. Данные о находках личинок этой цестоды в рыбах из указанных водоемов, за исключением Финского залива, полностью соответствуют имеющимся литературным сведениям по заселению бакланами этих акваторий. Более высокая зараженность плотвы и леща в Псковском озере по сравнению с Чудским согласуется с большей численностью бакланов, гнездящихся на первом водоеме. Отсутствие находок метацистод *P. scolecina* в рыбах из Финского залива, где пиковая численность бакланов составляет около 50 тысяч особей (Гагинская, Рычкова, 2011), может быть объяснено как отсутствием в спектре питания исследованных видов рыб первого промежуточного хозяина — копеподы *Eudiaptomus graciloides*, так и значительной удаленностью гнездовый бакланов от мест вылова рыб (Невская губа).

Из восьми исследованных видов карповых рыб максимальная, почти 100% экстенсивность инвазии отмечена для синца, что позволяет рассматривать этот вид как наиболее подверженный заражению и учитывать это в дальнейших паразитологических исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гагинская А.Р. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* — гнездящийся вид Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 1995. Т. 4. № 3/4. С. 93–96.
2. Гагинская А.Р., Рычкова А.Л. Сезонное распределение бакланов-первогодков *Phalacrocorax carbo sinensis* из гнездовых колоний российской части Финского залива (по данным кольцевания) // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20. № 633. С. 319–326.
3. Дорожкина Т.Я. Густера *Blicca bjoerkna* (L.) озера Ильмень (морфология, биология, численность). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ленингр. гос. пед. ин-т им. А. И. Герцена. 1970. 20 с.
4. Жохов А.Е., Молодожникова Н.М. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. IV. Амфилины (Amphilinida) и цестоды (Cestoda) // Паразитология. 2007. Т. 41. № 2. С. 533–536.
5. Концевая Н.Я. Биология и рыбохозяйственное значение чехони оз. Ильмень. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства. 1973. 152 с.
6. Коузов С.А., Кравчук А.В. Находка новой колонии больших бакланов *Phalacrocorax carbo* в бухте Ермиловская (восточная часть Финского залива) // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1821. С. 4287–4291.
7. Мицкевич О.И., Волхонская Н.И. Оценка современного состояния зоопланктона и зообентоса озера Ильмень как кормовой базы рыб // Новгородская лаборатория ГосНИОРХ: к 50-летию со дня основания. СПб.: ГосНИОРХ. 1999. С. 30–39.
8. Науменко Е.Н. Видовой состав зоопланктона Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Труды Зоологического института РАН. 2008. Т. 312. № 1/2. С. 155–162.
9. Науменко Е.Н., Ушакова А.Ю. Состояние кормовой базы рыб-планктофагов в российской части Куршского залива (Балтийское море) в 2013–2016 годах // Труды АтлантНИРО. Новая серия. 2017. Т. 1. № 3. Калининград: АтлантНИРО. С. 22–32.
10. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобыные. СПб.: Изд-во АНО ЛА “Профессионал”. 2016. 656 с.

11. Семенова А.С., Дмитриева О.А. Планктонные сообщества системы “река Преголя — Вислинский залив — Калининградский морской канал (КМК) — Балтийское море” // Труды Зоологического института РАН. 2023. Т. 327. № 3. С. 430–450.
12. Степанова Л.А. Зоопланктон озера Ильмень и его продукция. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства. 1972. 146 с.
13. Сулоев А.Т. Биология и динамика численности синца озера Ильмень. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ленингр. гос. пед. ин-т им. А.И. Герцена. 1971. 19 с.
14. Суслопарова О.Н. Особенности питания и пищевых взаимоотношений молоди массовых видов рыб Ладожского озера и Невской губы. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства. 1999. 305 с.
15. Фан Ч.Х. Питание молоди леща (*Abramis brama* L.) озера Ильмень на первом году жизни // Известия Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. 1973. Т. 86. С. 54–63.
16. Фан Ч.Х. Питание молоди промысловых рыб озера Ильмень на первом году жизни. Дис. ... канд. биол. наук. Л.: Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства. 1972. 158 с.
17. Фетисов С.А. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* — новый гнездящийся вид Псковской области // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16. № 370. С. 1020–1027.
18. Черевичко А.В. Зоопланктон и трофическое состояние Чудско-Псковского озера // Трансформация экосистем. 2018. Т. 1. № 2. С. 53–60. <https://doi.org/10.23859/estr-180711c>
19. Чернышёва Н.Б., Кузнецова Е.В., Воронин В.Н., Стрелков Ю.А. Паразитологическое исследование рыб // Методическое пособие. С.-Петербург: ГосНИОРХ. 2009. 20 с.
20. Чукалова Н.Н. Первый случай обнаружения личинок *Paradilepis scolecina* (Cestoda: Dilepidiidae) и *Contracoecum rudolphi* (Nematoda: Anisakidae) в Куршском заливе Балтийского моря // Паразитология. 2008. Т. 42. № 6. С. 89–102.
21. Шульман С.С., Рыбак В.Ф. Итоги эколого-паразитологического исследования пресноводных водоемов Карелии // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. Петрозаводск. 1964. С. 3–20.
22. Яковлева Г.А. К фауне гельминтов большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) Ладожского озера (Северо-Запад России) // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 1. С. 117–121. <https://doi.org/10.31857/S0044513424010125>
23. Яковлева Г.А., Артемьев А.В., Лебедева Д.И. Экспансия большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L. 1758) на Северо-Запад России как возможность распространения паразитов // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 118–124.
24. Bona F.V. Etude critique et taxonomique des Dilepididae Fuhrman, 1907 (Cestoda) parasites des Ciconiiformes. Rome: Consiglio Nazionale delle Ricerche. 1975. 750 p.
25. Bregnballe T., Engstrom H., Knief W. et al. Development of the breeding population of great cormorants in the Netherlands, Germany, Denmark and Sweden during the 1990s // Die Vogelwelt. 2003. V. 124. P. 15–26. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i1.a14>
26. Duggan I.C., Payne R.J. Revisiting Elton’s copepods: lake construction has altered the distribution and composition of calanoid copepods in the British Isles // Aquatic Invasions. 2017. № 2. V. 12. P. 159–166. <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.2.04>
27. Dziekonska-Rinko J., Dzika E. The tapeworm *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda: Cyclophyllidae) invasion in Great Cormorant [*Phalacrocorax carbo sinensis* (Blumenbach, 1798)] from the breeding colony in Lake Selmet Wielki (northern Poland) // Helminthologia. 2011. V. 48. № 1. P. 23–28. <https://doi.org/10.2478/s11687-011-0005-7>
28. Gasiūnaitė Z.R. Coupling of the Limnetic and Brackishwater Plankton Crustaceans in the Curonian Lagoon (Baltic Sea) // International Review of Hydrobiology. 2000. V. 85. № 5–6. P. 653–661.
29. Jamieson C.D. Coexistence of two similar copepod species, *Eudiaptomus gracilis* and *E. graciloides*: the role of differential predator avoidance // Hydrobiologia. 2005. V. 542. P. 191–202. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-6947-8>
30. Jarecka L. On the life cycles of *Paradilepis scolecina* (Rud., 1819) Hsü, 1935, and *Neogryporhynchus cheilancristrotus* (Wedl, 1855) Baer and Bona, 1958–1960 (Cestoda: Dilepididae) // Bulletin de l’Académie Polonaise des Sciences, Classe II. 1970. V. 15. P. 159–163.
31. Karpowicz M., Kornijów R., Ejsmont-Karabin J. Not a Good Place to Live for Most, but Excellent for a Few—Diversity of Zooplankton in a Shallow Coastal Ecosystem // Sustainability. 2023. № 15. 2345. <https://doi.org/10.3390/su15032345>
32. Kudlai O., Rakauskas V., Baker N.J. et al. Helminth Parasites of Invasive Freshwater Fish in Lithuania // Animals. 2024. V. 14. № 22. 3293. <https://doi.org/10.3390/ani14223293>
33. Lampert W., Sommer U. Limnology: The Ecology of Lakes and Streams. Oxford University Press, New York, Oxford. 1997. 382 p.

34. Laugaste R., Haberman J., Krause T., Salujõe J. Significant changes in phyto- and zooplankton in Lake Peipsi in recent years: what is the underlying reason? // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2007. V. 56. № 2. P. 106–123. <https://doi.org/10.3176/eco.2007.2.03>
35. Mäemets A., Timm M., Nõges T. Zooplankton of Lake Peipsi-Pihkva in 1909–1987 // Hydrobiologia. 1996. V. 338. P. 105–112. <https://doi.org/10.1007/BF00031714>
36. Molnár K., Székely Cs. Parasitological survey of some important fish species of Lake Balaton // Parasit. Hung. 1995. V. 28. P. 63–82.
37. Murai E., Molnár K., Gubanyi A. Occurrence of the adult and plerocercus forms of *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda: Dilepididae) in Lake Balaton, Hungary // Biologica Hungarica. 1997. V. 29–30. P. 33–38.
38. Paturej E., Gutkowska A., Mierzejewska J. Long-Term Quantitative and Qualitative Changes in the Zooplankton Community of the Vistula Lagoon // Journal of Coastal Research. 2014. V. 294. P. 337–343. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-12-00111.1>
39. Paturej E., Kruk M. The impact of environmental factors on zooplankton communities in the Vistula Lagoon // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2011. V. 40. № 2. P. 37–48. <https://doi.org/10.2478/s13545-011-0015-6>
40. Rolbiecki L. Diversity of the parasite fauna of cyprinid (Cyprinidae) and percid (Percidae) fishes in the Vistula Lagoon, Poland // Wiad Parazytol. 2003. V. 49, № 2. P. 125–164.
41. Rolbiecki L., Rokicki J., Morozzińska-Gogol J. et al. Larval stages of helminths in fish from the Vistula Lagoon and the Gulf of Gdańsk in relation to bird occurrence // Bulletin of the Sea Fisheries Institute. 1999. V. 2. P. 51–60.
42. Scholz T., Bray R., Kuchta R. et al. Larvae of gryporhynchid cestodes (Cyclophyllidea) from fish: a review // Folia Parasitologica. 2004. V. 51. P. 131–152. <https://doi.org/10.14411/fp.2004.018>
43. Scholz T., Tavakol S., Uhrová L. et al. An annotated list and molecular data on larvae of gryporhynchid tapeworms (Cestoda: Cyclophyllidea) from freshwater fishes in Africa // Systematic Parasitology. 2018. V. 95. P. 567–590. <https://doi.org/10.1007/s11230-018-9796-y>
44. Švažas S., Chukalova N., Grishanov G. et al. The role of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis* L. 1758) for fish stock and dispersal of helminthes in the Curonian lagoon area // Veterinarija ir Zootechnika (Vet Med Zoot). 2011. V. 55. № 77. P. 79–85.
45. Williams C.F., Reading A.J., Scholz T., Shinn A.P. Larval gryporhynchid tapeworms (Cestoda: Cyclophyllidea) of British freshwater fish, with a description of the pathology caused by *Paradilepis scolecina* // Journal of Helminthology. 2011. V. 86. № 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1017/S0022149X10000866q>

REFERENCES

1. Gaginskaya A.R. Great cormorant *Phalacrocorax carbo*—nesting species of the Leningrad oblast. *Russ. Ornitol. Zh.* 1995. Vol. 4. No. 3–4. P. 93–96. (In Russ.)
2. Gaginskaya A.R., Rychkova A.L. Seasonal distribution of first-year *Phalacrocorax carbo sinensis* cormorants from nesting colonies in the Russian part of the Finland Bay (according to ringing data). *Russ. Ornitol. Zh.* 2011. Vol. 20. No. 633. P. 319–326. (In Russ.)
3. Dorozhkina T.Ya. *White bream Blicca bjoerkna* (L.) of Lake Ilmen (morphology, biology, abundance). Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Leningrad; Herzen State Pedagogical Institute. 1970. 20 p. (In Russ.)
4. Zhokhov A.E., Molodozhnikova N.M. Taxonomic diversity of parasites in fish-like vertebrates and fishes from Volga River basin. IV. Amphilinida and Cestoda. *Parazitologiya*. 2007. Vol. 41. No. 2. P. 89–102. (In Russ.)
5. Kontsevaya N.Ya. *Biology and fisheries importance of the sabrefish of Lake Ilmen*. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Leningrad: State Research Institute of Lake and River Fisheries. 1973. 152 p. (In Russ.)
6. Kuzov S.A., Kravchuk A.V. Discovery of a new colony of great cormorants *Phalacrocorax carbo* in Yermilovskaya Bay (eastern part of the Gulf of Finland). *Russ. Ornitol. Zh.* 2019. Vol. 28. No. 1821. P. 4287–4291. (In Russ.)
7. Mitskevich O.I., Volkhonskaya N.I. Assessment of the current state of zooplankton and zoobenthos of Lake Ilmen as fish food supply. *Novgorod Laboratory of GosNIORKh: On the 50th Anniversary of Its Foundation*. St. Petersburg: GosNIORKh. 1999. P. 30–39. (In Russ.)
8. Naumenko E.N. Species composition of zooplankton in the Curonian and Vistula lagoons of the Baltic Sea. *Tr. Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk*. 2008. Vol. 312. No. 1–2. P. 155–162. (In Russ.)
9. Naumenko E.N., Ushakova A.Yu. State of the food supply of planktonophagous fishes in the Russian part of the Curonian Lagoon (Baltic Sea) in 2013–2016. *Tr. AtlantNIRO. New Ser.* 2017. Vol. 1. No. 3. P. 22–32. (In Russ.)
10. Noskov G.A., Rymkevich T.A., Gaginskaya A.R. *Migration of birds in Nord-East of Russia. Non-Passerines*. St. Petersburg, 2020. 532 p. (In Russ.)
11. Semenova A.S., Dmitrieva O.A. Plankton communities of the “Pregolya River–Vistula Lagoon–Kaliningrad Sea Canal–Baltic Sea” system. *Tr. Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk*. 2023. Vol. 327. No. 3. P. 430–450. (In Russ.)
12. Stepanova L.A. *The zooplankton of Lake Ilmen and its production*. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Leningrad; State Research Institute of Lake and River Fisheries. 1972. 146 p. (In Russ.)
13. Suloev A.T. *Biology and population dynamics of the zope of Lake Ilmen*. Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Leningrad; Herzen State Pedagogical Institute. 1971. 19 p. (In Russ.)

14. Susloparova O.N. *Features of nutrition and feeding relationships of juveniles of common fish species in Lake Ladoga and the Neva Bay*. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Leningrad; State Research Institute of Lake and River Fisheries. 1999. 305 p. (In Russ.)
15. Fan Ch.Kh. Feeding of juvenile bream (*Abramis brama* L.) in Lake Ilmen during the first year of life. *Izv. Vsesoyuz. Nauchno-Issl. Inst. Ozer. Rechn. Rybn. Khoz.* 1973. T. 86. C. 54–63. (In Russ.)
16. Fan Ch.Kh. *Feeding of juvenile commercial fish in Lake Ilmen during the first year of life*. Cand. Sci. (Biol.) Dissertation, Leningrad; State Research Institute of Lake and River Fisheries, 1972. 158 p. (In Russ.)
17. Fetisov S.A. The great cormorant *Phalacrocorax carbo* – a new breeding species for the Pskov oblast. *Russ. Ornitol. Zh.*, 2007, Vol. 16, No. 370, P. 1020–1027 (In Russ.)
18. Cherevichko A.V. Zooplankton and trophic status of Peipsi-Pihkva Lake. *Ecosystem Transformation*. 2018. Vol. 1. No. 2. P. 53–60. <https://doi.org/10.23859/estr-180711c> (In Russ.)
19. Chernysheva N.B., Kuznetsova E.V., Voronin V.N., Strelkov Yu.A. *Parasitological study of fish: methodological manual*. St. Petersburg: GosNIORH, 2009. 20 p. (In Russ.)
20. Chukalova N.N. First record of *Paradilepis scolecina* (Cestoda: Dilepididae) and *Contracaecum rudolphii* (Nematoda: Anisakidae) in the Curonian Lagoon of Baltic Sea. *Parazitologiya*. 2008. Vol. 42. No. 6. P. 89–102. (In Russ.)
21. Shulman S.S., Rybak V.F. Results of an ecological-parasitological study of fresh water bodies of Karelia. On the Natural Focality of Parasitic and Vector-Borne Diseases in Karelia. Petrozavodsk. 1964. P. 3–20. (In Russ.)
22. Yakovleva G.A. On the Helminth Fauna of The Great Cormorant, *Phalacrocorax Carbo*, In Lake Ladoga, Northwestern Russia. *Zool. Zh.* 2024. Vol. 103. No. 1. P. 117–121. <https://doi.org/10.31857/S0044513424010125> (In Russ.)
23. Yakovleva G.A., Artem'ev A.V., Lebedeva D.I. Expansion of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo* L. 1758) to the Northwest of Russia as a Possibility of the Spread of Parasites. *Ross. Zh. Biol. Invazii*. 2019. No. 4. P. 118–123. (In Russ.)
24. Bona F. Etude critique et taxonomique des Dilepididae Fuhrman, 1907 (Cestoda) parasites des Ciconiiformes. Rome: *Consiglio Nazionale delle Ricerche*. 1975. 750 p.
25. Bregnballe T., Engstrom H., Knief W. et al. Development of the breeding population of great cormorants in the Netherlands, Germany, Denmark and Sweden during the 1990s. *Die Vogelwelt*. 2003. Vol. 124. P. 15–26. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i1.a14>
26. Duggan I., Payne R. Revisiting Elton's copepods: lake construction has altered the distribution and composition of calanoid copepods in the British Isles. *Aquatic Invasions*. 2017. Vol. 12. No. 2. P. 159–166. <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.2.04>
27. Dziekonska-Rinko J., Dzika E. The tapeworm *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda: Cyclophyllidae) invasion in Great Cormorant [*Phalacrocorax carbo sinensis* (Blumenbach, 1798)] from the breeding colony in Lake Selment Wielki (northern Poland). *Helmintologia*. 2011. Vol. 48. No. 1. P. 23–28. <https://doi.org/10.2478/s11687-011-0005-7>
28. Gasiūnaitė Z. Coupling of the Limnetic and Brackishwater Plankton Crustaceans in the Curonian Lagoon (Baltic Sea). *International Review of Hydrobiology*. 2000. Vol. 85. No. 5–6. P. 653–661.
29. Jamieson C. Coexistence of two similar copepod species, *Eudiaptomus gracilis* and *E. graciloides*: the role of differential predator avoidance. *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 542. P. 191–202. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-6947-8>
30. Jarecka L. On the life cycles of *Paradilepis scolecina* (Rud., 1819) Hsü, 1935, and *Neogryporhynchus cheilancristrotus* (Wedl, 1855) Baer and Bona, 1958–1960 (Cestoda: Dilepididae). *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Classe II*. 1970. Vol. 15. P. 159–163.
31. Karpowicz M., Kornijów R., Ejsmont-Karabin J. Not a Good Place to Live for Most, but Excellent for a Few—Diversity of Zooplankton in a Shallow Coastal Ecosystem. *Sustainability*. 2023. No. 15. 2345. <https://doi.org/10.3390/su15032345>
32. Kudlai O., Rakauskas V., Baker N. et al. Helminth Parasites of Invasive Freshwater Fish in Lithuania. *Animals*. 2024. Vol. 14. No. 22. 3293. <https://doi.org/10.3390/ani14223293>
33. Lampert W., Sommer U. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press, New York, Oxford. 1997. 382 pp.
34. Laugaste R., Haberman J., Krause T., Salujõe J. Significant changes in phyto- and zooplankton in Lake Peipsi in recent years: what is the underlying reason? *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 2007. Vol. 56. No. 2. P. 106–123. <https://doi.org/10.3176/eco.2007.2.03>
35. Mäemets A., Timm M., Nõges T. Zooplankton of Lake Peipsi-Pihkva in 1909–1987. *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 338. P. 105–112. <https://doi.org/10.1007/BF00031714>
36. Molnár K., Székely Cs. Parasitological survey of some important fish species of Lake Balaton. *Parasit. Hung.* 1995. Vol. 28. P. 63–82.
37. Murai E., Molnár K., Gubanyi A. Occurrence of the adult and plerocercus forms of *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819) (Cestoda: Dilepididae) in Lake Balaton, Hungary. *Biologica Hungarica*. 1997. Vol. 29–30. P. 33–38.

38. Paturej E., Gutkowska A., Mierzejewska J. Long-Term Quantitative and Qualitative Changes in the Zooplankton Community of the Vistula Lagoon. *Journal of Coastal Research*. 2014. Vol. 294. P. 337–343. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-12-00111.1>
39. Paturej E., Kruk M. The impact of environmental factors on zooplankton communities in the Vistula Lagoon. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2011. Vol. 40. No. 2. P. 37–48. <https://doi.org/10.2478/s13545-011-0015-6>
40. Rolbiecki L. Diversity of the parasite fauna of cyprinid (Cyprinidae) and percoid (Percidae) fishes in the Vistula Lagoon, Poland. *Wiad Parazytol.* 2003. Vol. 49. No. 2. P. 125–164.
41. Rolbiecki L., Rokicki J., Morozińska-Gogol J. et al. Larval stages of helminths in fish from the Vistula Lagoon and the Gulf of Gdańsk in relation to bird occurrence. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute*. 1999. Vol. 2. P. 51–60.
42. Scholz T., Bray R., Kuchta R. et al. Larvae of gryporhynchid cestodes (Cyclophyllidae) from fish: a review. *Folia Parasitologica*. 2004. Vol. 51. P. 131–152. <https://doi.org/10.14411/fp.2004.018>
43. Scholz T., Tavakol S., Uhrová L. et al. An annotated list and molecular data on larvae of gryporhynchid tapeworms (Cestoda: Cyclophyllidae) from freshwater fishes in Africa. *Systematic Parasitology*. 2018. Vol. 95. P. 567–590. <https://doi.org/10.1007/s11230-018-9796-y>
44. Švažas S., Chukalova N., Grishanov G. et al. The role of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis* L. 1758) for fish stock and dispersal of helminthes in the Curonian lagoon area. *Veterinarija ir Zootechnika (Vet Med Zoot)*. 2011. Vol. 55. No. 77. P. 79–85.
45. Williams C., Reading A., Scholz T., Shinn A. Larval gryporhynchid tapeworms (Cestoda: Cyclophyllidae) of British freshwater fish, with a description of the pathology caused by *Paradilepis scollecina*. *Journal of Helminthology*. 2011. Vol. 86. No. 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.1017/S0022149X10000866q>

Сведения об авторах

Владимир Николаевич Воронин — д-р биол. наук, заведующий кафедрой, Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины (“СПбГУВМ”), Санкт-Петербург, Российская Федерация

Главный научный сотрудник, Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО” (“ГосНИОРХ” им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: vnvoronin@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7748-5953>

Федор Викторович Васильев — младший специалист, Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО” (“ГосНИОРХ” им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: vasiljevfeodor72@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0003-8866-0600>

Александр Сергеевич Дудин — заведующий сектором болезней рыб лаборатории аквакультуры, Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО” (“ГосНИОРХ” им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: alexander.s.dudin@gmail.com

Алена Витальевна Каменченко — специалист, Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ “ВНИРО” (“ГосНИОРХ” им. Л.С. Берга), Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: kamenchenko.a.v@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0001-0475-3419>

Поступила в редакцию 24.03.26
После доработки 29.04.26
Принята к публикации 07.05.26

About the authors

Vladimir N. Voronin — Dr. of Sci. in Biology, head of a university department, Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine, St. Petersburg, Russian Federation

Chief Researcher, Saint Petersburg branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“GosNIORKH” named after L.S. Berg”), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: vnvoronin@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7748-5953>

Fedor V. Vasiliev — Junior Specialist, Saint Petersburg branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“GosNIORKH” named after L.S. Berg”), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: vasiljevfeodor72@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0003-8866-0600>

Alexander S. Dudin — Head of the Fish Diseases Section, Aquaculture Laboratory, Saint Petersburg branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“GosNIORKH” named after L.S. Berg”), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: alexander.s.dudin@gmail.com

Alena V. Kamenchenko — Specialist, Saint Petersburg branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“GosNIORKH” named after L.S. Berg”), St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: kamenchenko.a.v@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0001-0475-3419>

Received March 24, 2026
Revised April 29, 2026
Accepted May 7, 2026

УДК 595.4

DOI: 10.7868/S3034545626050031

Original Article

Life cycle of *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Acari, Oribatida, Galumnidae)

S.G. Ermilov

University of Tyumen, X-BIO Institute, Tyumen, Russian Federation

e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Abstract. The oribatid mite species *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Oribatida, Galumnidae) is recorded in Russia for the first time. The development of the species was studied, using material from laboratory culture (at $\approx 25^{\circ}\text{C}$; feeding on lichen, fungi, and algae). The egg-to-adult development period ranged from 32 to 41 days (mean ≈ 35), with a total life cycle (egg-to-egg) of approximately 53 days. All active juvenile instars (larva, protonymph, deutonymph, and tritonymph) are described. They are characterized by the presence of a densely microporose cuticle; an acute rostrum; well-developed, setiform, barbed rostral, lamellar, and interlamellar setae; medium-sized, stiff, erect, and barbed exobothridial seta; clavate/fusiform and barbed bothridial seta; relatively long gastronotic setae c_2 and c_3 ; medium-sized gastronotic setae dp , lp , and h_1 in the larva; and gastronotic porose areas. The main generic juvenile features of *Psammogalumna* are: gastronotic macrosclerite divided by a transverse furrow into two parts in the larva, but with one pair of lateral incisions in the nymphs; circumgenital macrosclerite is reduced and represented by two small sclerites close to the anterior and posterior parts of the genital valves; anal (in the tritonymph) and adanal (in the deutonymph and tritonymph) neotrichy; and paraproctal valves with setal alveoli.

Keywords: galumnid mites, laboratory culturing, development, juvenile instars, feeding, morphology

Funding. This study was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of the Carbon Measurement Test Area in Tyumen' Region (FEWZ-2024-0016).

Ethics declarations. This work does not contain any studies involving human and animal subjects that meet the criteria of the Directive 2010/63/EU.

Conflict of interests. The author of this work declares that he has no conflicts of interest.

Authors contribution. Conceptualization, writing – original draft, writing – review and editing, methodology, investigation, data analysis, visualization – ESG.

Acknowledgements. I cordially thank Dr. Olga L. Makarova (Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia) and Prof. Dr. Kirill V. Makarov (Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia) for oribatid mite sampling, Vyacheslav Kirnev (University of Tyumen, Tyumen, Russia) for SEM micrographs, Dr. Artyom V. Stepanov (University of Tyumen, Tyumen, Russia) for providing fungi from the cultured media, Dr. Denis V. Sharapov (University of Tyumen, Tyumen, Russia) for English language editing, and two anonymous reviewers for their valuable comments.

For Citation: Ermilov S.G. Life Cycle of *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Acari, Oribatida, Galumnidae). *Zoologicheskii Zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 25–38. (In Eng.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050031>

Жизненный цикл *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Acari, Oribatida, Galumnidae)

С.Г. Ермилов

Тюменский государственный университет, Тюмень, Российская Федерация

e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Аннотация. Панцирный клещ *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Oribatida, Galumnidae) отмечен в России впервые. Изучено развитие вида в лабораторных условиях (при $\approx 25^{\circ}\text{C}$ и питании лишайниками, грибами и водорослями). Продолжительность развития от яйца до взрослой стадии 32–41 (≈ 35) день, жизненный цикл (от яйца до яйца) — ≈ 53 дня. Описаны все активные ювенильные стадии (личинка, протонимфа, дейтонимфа и тритонимфа). Они характеризуются микропористой кутикулой; острым рострумом; хорошо развитыми, щетинковидными и опушенными ростральными, ламеллярными и межламеллярными щетинками; жесткими, торчащими и опушенными экзоботридиальными щетинками средней длины; булаво-видными и опушенными ботридиальными щетинками; сравнительно длинными гастронотическими щетинками c_2 и c_3 ; гастронотическими щетинками dp , lp и h_1 среднего размера у личинки; и присутствием гастронотических поровых полей. Главные родовые признаки ювенильных стадий *Psammogalumna*: гастронотический макросклерит разделен поперечной бороздой на две части у личинки и имеет одну пару боковых вырезов у нимфы; генитальный макросклерит редуцирован до двух маленьких склеритов около передней и задней частей генитального отверстия; присутствует анальная (у тритонимфы) и аданальная (у дейтонимфы и тритонимфы) неотрихия; парапрокты с альвеолами щетинок.

Ключевые слова: клещи галюмниды, лабораторное культивирование, развитие, ювенильные стадии, питание, морфология

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект FEWZ-2024-0016).

Соблюдение этических стандартов. В данном исследовании использовался только материал членистоногих, и все необходимые этические нормы обращения с животными и их использования строго соблюдались в соответствии с международными, национальными и институциональными правилами.

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

Вклад авторов. Концепция, подготовка черновика, доработка и редактирование, методология, исследование, анализ данных, рисунки — ЕСГ.

Благодарности. Автор благодарен О.Л. Макаровой и К.В. Макарову за предоставление сборов панцирных клещей, В. Кирневу за помощь в создании микрофотографий, А.В. Степанову за предоставленные культуры грибов, Д.В. Шарапову за редактирование английского языка, а также двум анонимным рецензентам за ценные замечания.

Ссылка для цитирования: Ермилов С.Г. Жизненный цикл *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 (Acari, Oribatida, Galumnidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 25–38. <https://doi.org/10.7868/S3034545626050031>

INTRODUCTION

The oribatid mite genus *Psammogalumna* Balogh, 1943 (Acari, Oribatida, Galumnidae) was described by Balogh [1], with *Stictozetes hungaricus* Sellnick, 1925 as type species. To date, the genus comprises four valid species distributed in the Palaearctic region [2].

During the taxonomic identification of oribatid mite specimens collected from Dagestan, southwestern Russia, numerous adults of *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 were found, representing the first record of this species in Russia. *Psammogalumna iranica* initially was described from northeastern Iran, based on adults collected from soil and litter under apple (*Malus* spp.) and peach (*Prunus persica*) trees, and in alfalfa fields [3]. Subsequently, Seniczak et al. [4] recorded this species in western Kazakhstan (from grass litter in a European aspen (*Populus tremula*) windbreak, pine litter in a Scots pine (*Pinus sylvestris*) windbreak, and moss litter with pine needles in a windbreak containing ~50-year-old *P. sylvestris*). Morphologically, *P. iranica* differs from congeneric species mainly in the number of anoadanal setae (five to seven pairs of anal and eight to 10 pairs of adanal setae); sexual dimorphism in the length and morphology of the anoadanal setae (medium-sized, thickened, and heavily barbed in males vs. short and simple in females); and elongate notogastral porose areas A3 [3, 4] (see also Fig. 1, 2).

The main goals of the present study were: to derive (via laboratory culturing) all active juvenile instars (larva, protonymph, deutonymph, and tritonymph) of *P. iranica* from material collected in Dagestan, Russia; to document the duration of *P. iranica*'s life cycle, including the development of each juvenile instar and the subsequent pre-ecdysis resting periods; and to provide detailed descriptions of all juvenile instars.

Although the juvenile instars of *P. iranica* were described by Seniczak et al. [4], their description and figures lacked several critical diagnostic characters (e.g., the correct structure of the dorsal macrosclerite in larva and the genital macrosclerite in nymphs). Therefore, alternative comprehensive descriptions and figures are provided herein. The adult of *P. iranica* was described by Akrami et al. [3] and supplemented by Seniczak et al. [4]. Consequently, a formal description is omitted here, while scanning electron microscopy (SEM) micrographs are provided.

MATERIAL AND METHODS

Material examined. Forty adults: Russia, southern Dagestan, Kurakhsky District, 2 km east of Mollakent village, 41°55'21"N, 48°24'37"E, damp edge of a bog between dunes, sifted litter under *Elaeagnus caspica*, 6 January 2026, collected by O.L. Makarova and K.V. Makarov.

Culturing. The culturing method in this study was previously described in detail by Ermilov and Mzeek [5]. Living adults of *P. iranica* were reared in groups within glass jars with screw-on lid. Juveniles were maintained separately, in individual plastic chambers, constructed by combining special lids and truncated Eppendorf tubes. Both jars and chambers were filled with a mix of Plaster-of-Paris and activated charcoal (PPC). The mites were offered the following foods of plant and animal origin: algae (*Pleurococcus* sp.) from linden bark, lichen (*Cladonia* sp.), green moss and dry tree leaves from a mixed forest, fungi (*Alternaria* sp., *Fusarium solani*, and *Penicillium janczewskii*) and live free-living nematodes (*Panagrellus redivivus* and *Pelioditis akhaldaba*) from cultured media, freeze-dried nematodes (*P. redivivus*) from cultured source, and dry baker's and brewer's yeast. Food was supplied ad libitum to determine dietary preferences. Food was available to the mites in abundance. Fresh food was periodically, and uneaten food was removed. All culture vessels were maintained at a constant room temperature (~25°C) under high humidity conditions, stored in a closed box without access to light. The adults were observed every 48 hours, while juveniles were observed daily. The identity of the emerged adults of *P. iranica* was confirmed via a taxonomic identification, using a light microscope and temporary slides with water, or glycerine, or lactic acid. Mite culturing was conducted from January to March 2026.

Observation and documentation. A Zeiss Stemi 305 stereomicroscope was used to observe the developmental instars. For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides. Total body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the gastronotum. Maximum body width was measured in dorsal aspect. Setae were measured from the side to avoid foreshortening. All measurements are in micrometers (μm). Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter-femur-genu-tibia-tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets, according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica DM 2500 light microscope. Images were obtained with an Axio-Cam ICc3 camera using a Carl Zeiss transmission light microscope Axio Lab.A. Image stacks were combined using the Helicon Focus Pro (v. 8.0) suite. For SEM microscopy, alcohol-preserved mites were coated with gold and scanned using a TESCAN Mira3 LMU SEM microscope.

Terminology. Morphological terminology used in this paper follows that of Grandjean [6, 7, 8]; Norton [9] for leg setal nomenclature; Norton and Behan-Pelletier [10], Ermilov and Klimov [11], and Norton and Ermilov [12] for overviews.

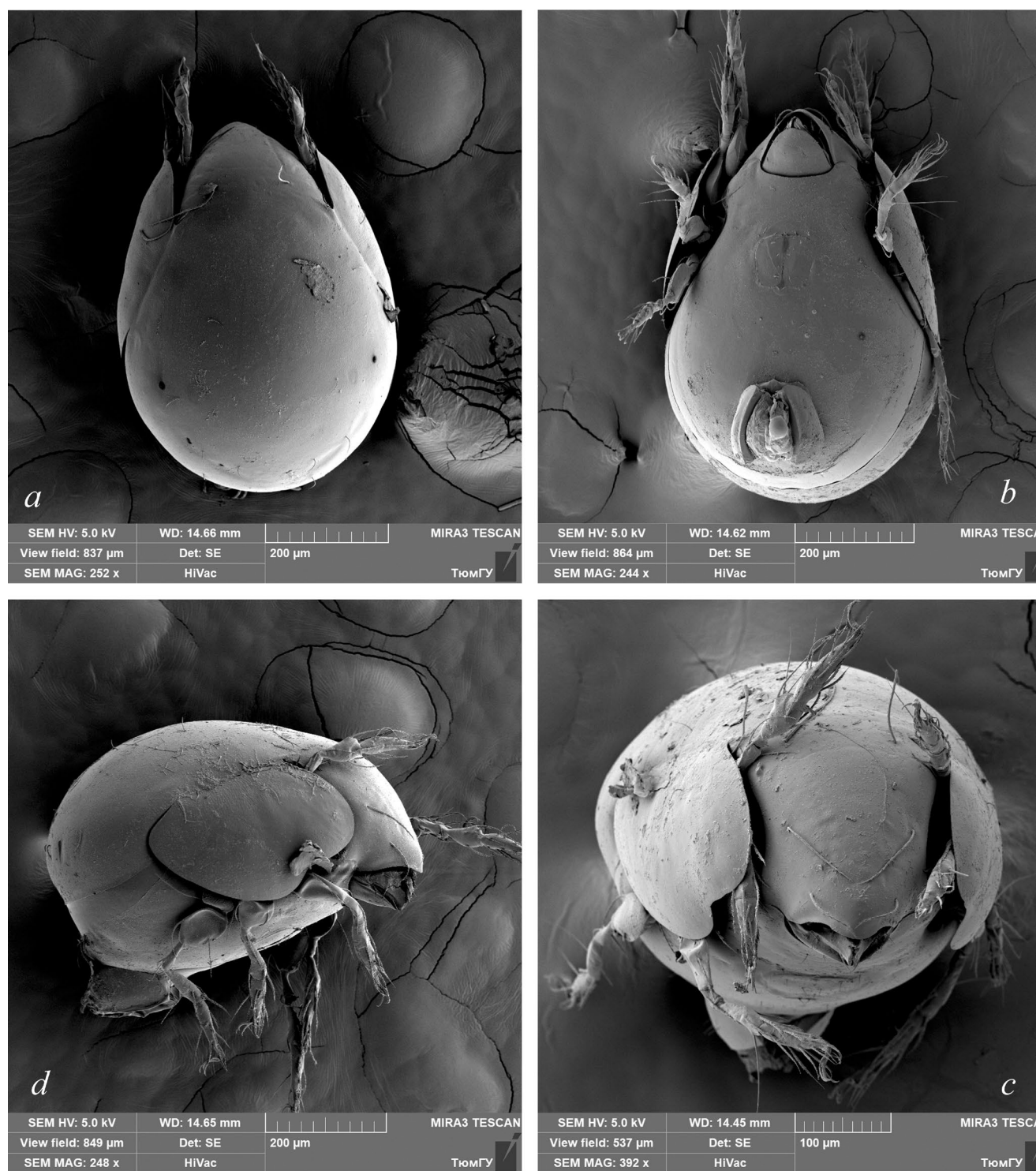


Fig. 1. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, adult, SEM micrographs: *a* – dorsal view; *b* – ventral view; *c* – anterior view; *d* – right lateral view

Рис. 1. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, взрослая стадия, SEM: *a* – дорсально; *b* – вентрально; *c* – фронтально; *d* – латерально

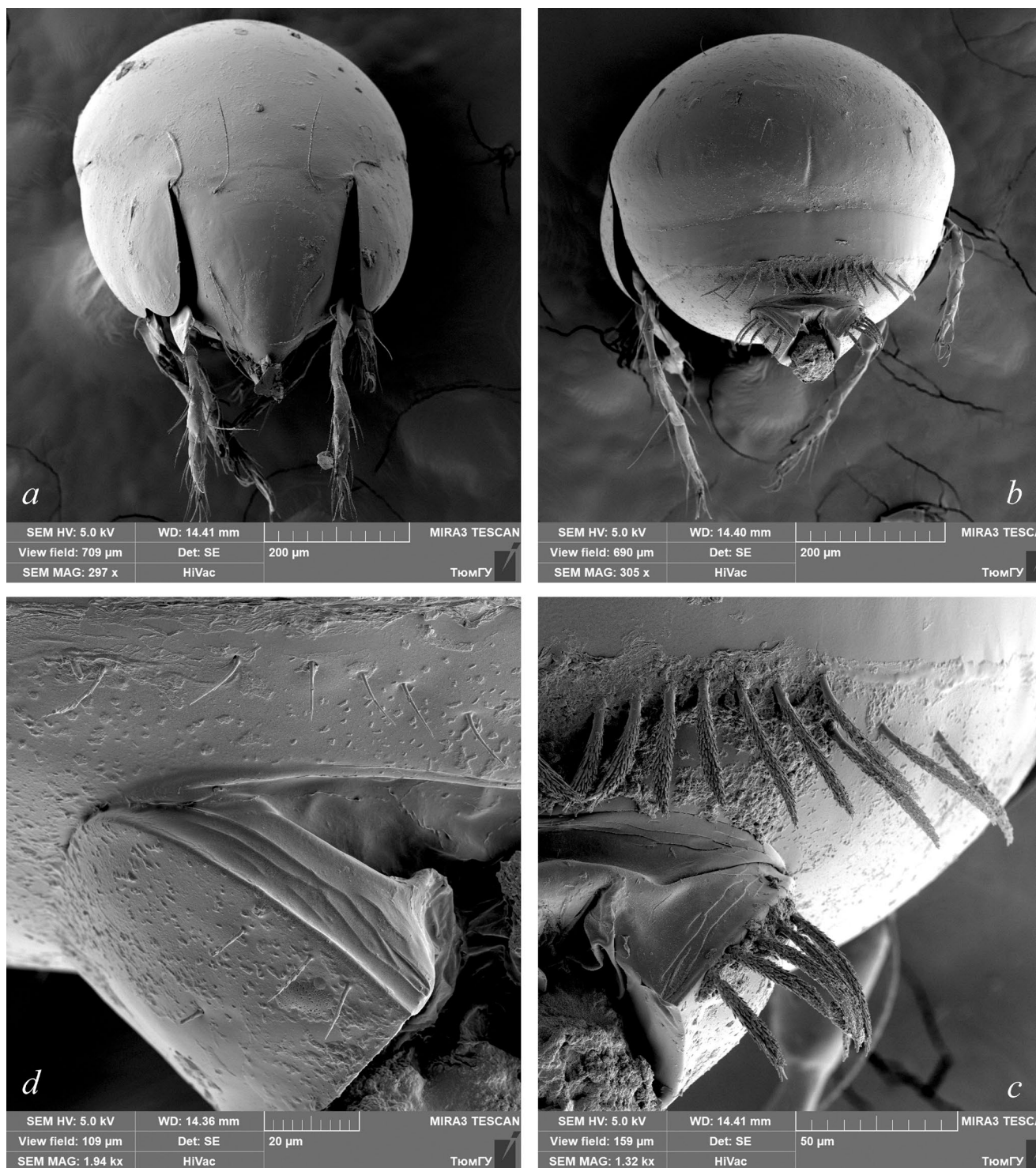


Fig. 2. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, adult, SEM micrographs: *a* – dorsoanterior view; *b* – male, posterior view; *c* – male, some anal and adanal setae, posterior view; *d* – female, some anal and adanal setae, posterior view

Рис. 2. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, взрослая стадия, SEM: *a* – дорсофронтально; *b* – самец, каудально; *c* – самец, некоторые анальные и аданальные щетинки, каудально; *d* – самка, некоторые анальные и аданальные щетинки, каудально

Abbreviations and notations. *Prodorsum*: *ps* – prodorsal macrosclerite; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* – rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively; *bo* – bothridium. *Gastronotic region*: *gs* – gastronotic macrosclerite; *gf* – gastronotic furrow; *gi* – gastronotic macrosclerite incision; *Aa*, *A1*, *A2*, *A3* – porose areas; *c*-, *d*-, *l*-, *h*-, *p*- – series of setae; δ – ecdysial cleavage line (line of dehiscence); *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* – cupules; *gla* – opisthonotal gland opening; *ls* – lateral sclerite; *vs* – ventral sclerite. *Gnathosoma*: *SM* – subcapitular mentum; *a*, *m*, *h* – subcapitular setae; *or* – adoral seta; *sup*, *inf*, *d*, *cm*, *acm*, *ul*, *su*, *vt*, *lt* – palp setae; *as* – axillary sacculus; ω – palp solenidion; *cha*, *chb* – cheliceral setae; *Tg* – Trägårdh organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *sc* = scale; *ep1* – epimere I; *ep2* – epimere II; *Cl* – Claparède’s organ; *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *4a*, *4b* – epimeral setae; *oh* – humeral organ. *Anogenital region*: *cgs* – circumgenital macrosclerite; *g*, *ag*, *an*, *ad* – genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *iad* – adanal cupule. *Legs*: ω , ϕ , σ – solenidia; *e* – famulus; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* – setae. *Instars*: LA, PN, DN, TN, AD – larva, protonymph, deutonymph, tritonymph, and adult, respectively.

CULTURING

Adults of *P. iranica* were placed in groups of 18 individuals per jar on January 17, 2026. They were very active, moving around quickly inside the jars, pausing frequently to feed. Adults fed on *Cladonia* sp., *Pleurococcus*

sp., and *Alternaria* sp., while other food substrates were ignored.

On the third day of the experiment (January 20), a cluster of 18 elongated and translucent eggs was discovered inside a small pit in the PPC. This indicated that the eggs were already present inside the females at the time of field collection. Based on the size of the eggs and the females, it was evident that these 18 eggs could not have been laid by a single individual. Periodically, adults approached the pit and palpated the upper eggs with their forelegs. Over the following days, females laid several additional clusters (2–11 eggs per cluster), either openly on the PPC surface or within its cracks and pits. About 2–3 days before the larvae hatched, the eggs turned brownish. No spermatophores were detected during the culturing.

Juvenile instars were active and fed only on *Alternaria* sp. and *Pleurococcus* sp. Pre-ecdysis resting periods occurred on the surfaces of food substrates, in the irregularities (cracks, pits) of the PPC, and on chamber walls.

A total of 17 individuals successfully developed from eggs to adults in *P. iranica*. The development took 32–41 (≈ 35) days at $\approx 25^{\circ}\text{C}$ (Table 1).

Newly hatched adults were placed in a separate jar. No spermatophores were detected, but the first eggs were detected on the 18th day. Thus, the total life cycle (from egg to egg) of *P. iranica* averaged ≈ 53 (35+18) days.

Table 1. Duration of development (in days) of *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 ($\approx 25^{\circ}\text{C}$, $n = 17$)
Таблица 1. Продолжительность развития (в днях) *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 ($\approx 25^{\circ}\text{C}$, $n = 17$)

Instar	Minimum	Maximum	Average $\pm$ SEM
Egg	7	9	7.82 $\pm$ 0.15
Larva	3	5	3.82 $\pm$ 0.12
Pre-ecdysis resting period	1	2	1.58 $\pm$ 0.12
Protonymph	2	4	3.17 $\pm$ 0.09
Pre-ecdysis resting period	1	3	2.00 $\pm$ 0.08
Deutonymph	4	9	4.82 $\pm$ 0.36
Pre-ecdysis resting period	1	3	2.17 $\pm$ 0.12
Tritonymph	3	11	6.11 $\pm$ 0.44
Pre-ecdysis resting period	3	4	3.52 $\pm$ 0.12
Total development egg–adult	32	41	35.05 $\pm$ 0.67

Notes. Active instars do not include immobile prelarva, which was not observed. SEM – Standard Error of the Mean. n – number of individuals.
Примечания. Учтены активные стадии (неактивная предличиночная стадия не изучалась). SEM – ошибка средней арифметической. n – число особей.

TAXONOMY

Psammogalumna iranica Akrami,
Irani-Nejad et Mirzaie, 2011

(Fig. 3–7)

Description of juvenile instars.
Measurements. Total length of LA 270–285 ($n = 7$), PN 345–360 ($n = 4$), DN 405–465 ($n = 5$), TN 495–570 ($n = 10$). Maximum width of LA 157–180 ($n = 7$), PN 210–240 ($n = 4$), DN 255–270 ($n = 5$), TN 360–405 ($n = 10$).

Integument (Fig. 6b–6d; 7a–7e, 7g, 7h, 7j). Body colorless, but macrosclerites, gnathosoma, epimeres, and legs darker, light brown or brown (Fig. 6a–d; 7a–7d, 7j). Cuticle mostly densely microporose (Fig. 7g, 7h). Podosomal region partially densely microgranulate (Fig. 7d). Anterior and lateral parts of gastronomum, and anogenital region with some plications (Fig. 6b, 6c; 7c, 7d). Gastronomic macrosclerite sometimes with vaguely defined polygonal pattern.

Prodorsum (Fig. 3a–3d; 4a–4e; 6a, 6c, 6e, 6f; 8a, 8d). Relatively short, about 1/2 (LA) to 2/5 (PN, DN, TN) length of gastronomum (in lateral aspect). Rostrum acute. Prodorsal macrosclerite well defined. Rostral (LA 41–45; PN 49–52; DN 56–71; TN 67–79), lamellar (LA 36–41; PN 45–49; DN 71–75; TN 86–97), and interlamellar (LA 56–60; PN 67–75; DN 90–97; TN 101–112) setae setiform, barbed. Exobothridial seta (LA 22–26; PN 34–37; DN 41–45; TN 45–52) stiff, erect, barbed. Bothridial seta (LA 52–60; PN 64–71; DN 75–82; TN 82–90) clavate/fusiform, with long, roughened stalk and shorter, barbed head (Fig. 6e).

Gastronomic region (Fig. 3a–3d; 4d–4g; 6b–6d, 6g; 7b, 7d, 7g, 7h). Gastronomic macrosclerite well defined; its boundaries may (Fig. 6c) or may not (Fig. 6d) coincide with faint (often indiscernible) ecdysial cleavage line (line of dehiscence). In LA, gastronomic macrosclerite separated behind setae *dm* and cupules *im* by transverse furrow (which may appear as plication or ridge in dorsal view) into larger (anterior) and smaller (posterior) parts (Fig. 6d). In PN, DN, and TN, gastronomic macrosclerite entire, but with one pair of lateral incisions (between cupules *im* and setae *lp*). Porose areas (three pairs in LA, four pairs in PN, DN, and TN) circular (7–11), located on macrosclerite (Fig. 7b, 7h). Larva with 12 pairs of setae; of these, *da*, *la*, *dm*, and *lm* located on larger macrosclerite, while *dp*, *lp*, and *h*₁ located on smaller macrosclerite. Setae *c*₃ (34–41), *c*₂ (30–34), *dp*, *h*₁, and *h*₂ (22–26) setiform, barbed. Setae *c*₁ (13–15) and *lp* (11–15) setiform, thin, roughened. Setae *da*, *la*, *dm*, and *lm* (7) simple, tiny. Seta *h*₃ (2) vestigial. Setae *la*, *lm*, and *lp* with excentrosclerite at their bases. Nymphs with 15 pairs of setae; of these, *da*, *la*, *dm*, *lm*, *dp*, *lp*, *h*₁–*h*₃, and *p*₁ located on macrosclerite. Setae *c*₃ (PN 49–52; DN 60–67; TN 67–75) and *c*₂

(PN 41–45; DN 45–49; TN 56–60) setiform, barbed. Seta *c*₁ (PN 17–19; DN 26–30; TN 45–49) distinctly thinner than *c*₂ and *c*₃, setiform, slightly barbed. Other setae (*p*₂, *p*₃ 11; others 7) simple, tiny. All setae with excentrosclerite at their bases. Median pore absent. Cupules *ia*, *im*, and *ip* well visible (Fig. 7g, 7h), *im* and *ip* located on macrosclerite (except *ip* in LA). In LA, lateral sclerites not visible. In PN, DN, and TN, lateral part of gastronomum with two or three elongate sclerites between *ia* and opisthonotal gland opening, several faint circular, oval, and elongate sclerites behind *gla*, and one or two elongate sclerites posterolateral to acetabulum IV. Often lateral sclerites vaguely developed in PN and DN. One pair of ventral longitudinal sclerites band-like, situated lateral to adanal setae in DN and TN.

Gnathosoma (Fig. 5a–5c; 6h, 6k; 7i). Subcapitulum size of LA 56–60 × 49–52, PN 71–75 × 67, DN 86–90 × 79, TN 105–109 × 94–97. Subcapitular setae *a* (LA, PN 15; DN 19–22; TN 22–26), *m*, *h* (LA, PN 11–13; DN 17–19; TN 22–26) and two pairs of adoral setae (LA, PN 7; DN 9–11; TN 11) setiform, thin, roughened. Chelicera length of LA 71–79, PN 94, DN 112–120, TN 142–146. Cheliceral setae (*cha* of LA 22, PN 30, DN 34–37, TN 41–45; *chb* of LA 15, PN 22, DN 22–26, TN 30) setiform, barbed. Palp length of LA 49–53, PN 67, DN 82–86, TN 97–101. Palp setal formula in all instars 0–2–1–3–9(+1ω). Length of postpalpal seta of LA, PN 7; DN 9; TN 11.

Epimeral and lateral podosomal regions (Fig. 3e–3h; 4d, 4e; 6b, 6c, 6i; 7c–7f, 7j). Anterior margin with one pair of elongate scales (Fig. 6i, 7c, 7j). Epimeral setal formula (for successive epimeres) of LA 3–1–2 (*lc* as typical scale covering Claparède's organ), PN 3–1–2–1, DN, TN 3–1–2–2. All epimeral setae (*la*, *2a*, *3a*, *lc* 11–13; others 15) setiform, thin, smooth to roughened. Humeral organ faint in LA and well developed in PN, DN, and TN.

Anogenital region (Fig. 3e–3h; 4d–4g; 6b, 6c, 6l–6n; 7c–7f). Circumgenital macrosclerite in PN, DN, and TN represented by two small sclerites, situated close to anterior and posterior parts of genital valves (Fig. 7e). Ontogeny of genital, aggenital, anal, and adanal setal formulas (excluding paraproctal setae), from PN to TN: 1–3–5, 0–1–1, 0–0–5/6, 0–8–8/10, respectively. All setae (11) setiform, thin, nearly smooth. Adanal setae with excentrosclerite at their bases. Paraproctal valves of LA (segment PS) with one pair of faint setal alveoli (Fig. 6l), PN (segment AD) with eight pairs of faint setal alveoli (Fig. 6m), and DN (segment AN) with five pairs of faint setal alveoli (Fig. 6n). Cupules *ih*, *ips*, and *iad* appearing in normal ontogenetic pattern. Opisthonotal gland opening well visible.

Legs (Fig. 5d–5f; 6b, 6c, 6j; 7c, 7d). Claw of each leg slightly barbed on dorsal side. Porose area on all femora and on trochanters III, IV vaguely defined. Leg setal formulas: LA: I (0–2–2–3–16) [1–1–1], II

Table 2. Development of leg setation of *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011

Таблица 2. Хетом ног *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011 в ходе развития

Instar	<i>Tr</i>	<i>Fe</i>	<i>Ge</i>	<i>Ti</i>	<i>Ta</i>
Leg I					
LA	—	<i>d</i> , <i>bv</i> "	(<i>l</i>), σ	(<i>l</i>), <i>v</i> ', Φ_1	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), (<i>pl</i>), <i>e</i> , ω_1
PN	—	—	—	—	ω_2
DN	—	(<i>l</i>)	—	Φ_2	—
TN	<i>v</i> '	—	<i>v</i> '	<i>v</i> "	(<i>it</i>)
AD	—	—	—	—	<i>l</i> ", <i>v</i> '
Leg II					
LA	—	<i>d</i> , <i>bv</i> "	(<i>l</i>), σ	<i>l</i> ', <i>v</i> ', Φ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), ω_1
PN	—	—	—	—	—
DN	—	(<i>l</i>)	—	<i>l</i> "	ω_2
TN	<i>v</i> '	—	<i>v</i> '	<i>v</i> "	(<i>it</i>)
AD	—	—	—	—	—
Leg III					
LA	—	<i>d</i> , <i>ev</i> '	<i>l</i> ', σ	<i>v</i> ', Φ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>)
PN	—	—	—	—	—
DN	<i>v</i> '	—	—	<i>l</i> '	—
TN	—	—	—	<i>v</i> "	(<i>it</i>)
AD	—	—	—	—	—
Leg IV					
PN	—	—	—	—	<i>ft</i> ", (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>pv</i>)
DN	—	<i>d</i> , <i>ev</i> '	<i>d</i> , <i>l</i> '	<i>v</i> ', Φ	(<i>tc</i>), (<i>a</i>), <i>s</i>
TN	<i>v</i> '	—	—	<i>l</i> ', <i>v</i> "	—
AD	—	—	—	—	—

Note. *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* – trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively. Roman letters refer to normal setae, Greek letters refer to solenidia, *e* – famulus. Single prime (') marks setae on the anterior and double prime (") setae on the posterior side of a given leg segment. Parentheses indicate addition of both members of a pseudosymmetrical pair. Setae and solenidia are listed for the instar in which they first appear and should be presumed present for the remainder of ontogeny.

Примечания. *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* – трохантер, бедро, колено, голень и лапка соответственно. Римскими буквами обозначены щетинки, греческими – соленидии, *e* – фамулюс. Один штрих (') обозначает щетинки на внутренней стороне сегментов ног, а два штриха (") – на наружной стороне. Скобки обозначают пару щетинок. Щетинки и соленидии указаны для стадии, на которой они появляются впервые.

(0–2–2–2–13) [1–1–1], III (0–2–1–1–13) [1–1–0]; PN: I (0–2–2–3–16) [1–1–2], II (0–2–2–2–13) [1–1–1], III (0–2–1–1–13) [1–1–0], IV (0–0–0–0–7) [0–0–0]; DN: I (0–4–2–3–16) [1–2–2], II (0–4–2–3–13) [1–1–2], III (1–2–1–2–13) [1–1–0], IV (0–2–2–1–12) [0–1–0]; TN: I (1–4–3–4–18) [1–2–2], II (1–4–3–4–15) [1–1–2], III (1–2–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]. Homology of setae and solenidia indicated in Table 2. Some setae of segments relatively thickened, heavily barbed.

GENERAL REMARKS

1. **Feeding.** Adults of *P. iranica* preferred the lichen (*Cladonia* sp.) as food. They also actively fed on *Alternaria* sp. and *Pleurococcus* sp. In contrast,

juvenile instars showed no preference between *Alternaria* sp. and *Pleurococcus* sp., but completely avoided *Cladonia* sp. Galumnid mites feed on food of both plant and animal origin. According to literature data, fungi and algae are often suitable food substrates for galumnids [13, 14, 15]. However, each species may exhibit specific dietary preferences [16]. For example, *Galumna flabellifera* Hammer, 1958 has been reported to feed on yeast, fungi, moss, and organic material [17], while *P. nervosa* fed on lichen, dry leaves, and potatoes [18]. In our culturing studies of more than 15 species of Galumnidae, none consumed yeast, and only two species (*Pergalumna emarginata* (Banks, 1895) and *P. obvia* (Berlese, 1914)) fed on nematodes [19].

2. **Duration of development.** The duration of the development from egg to adult in *P. iranica* ranges

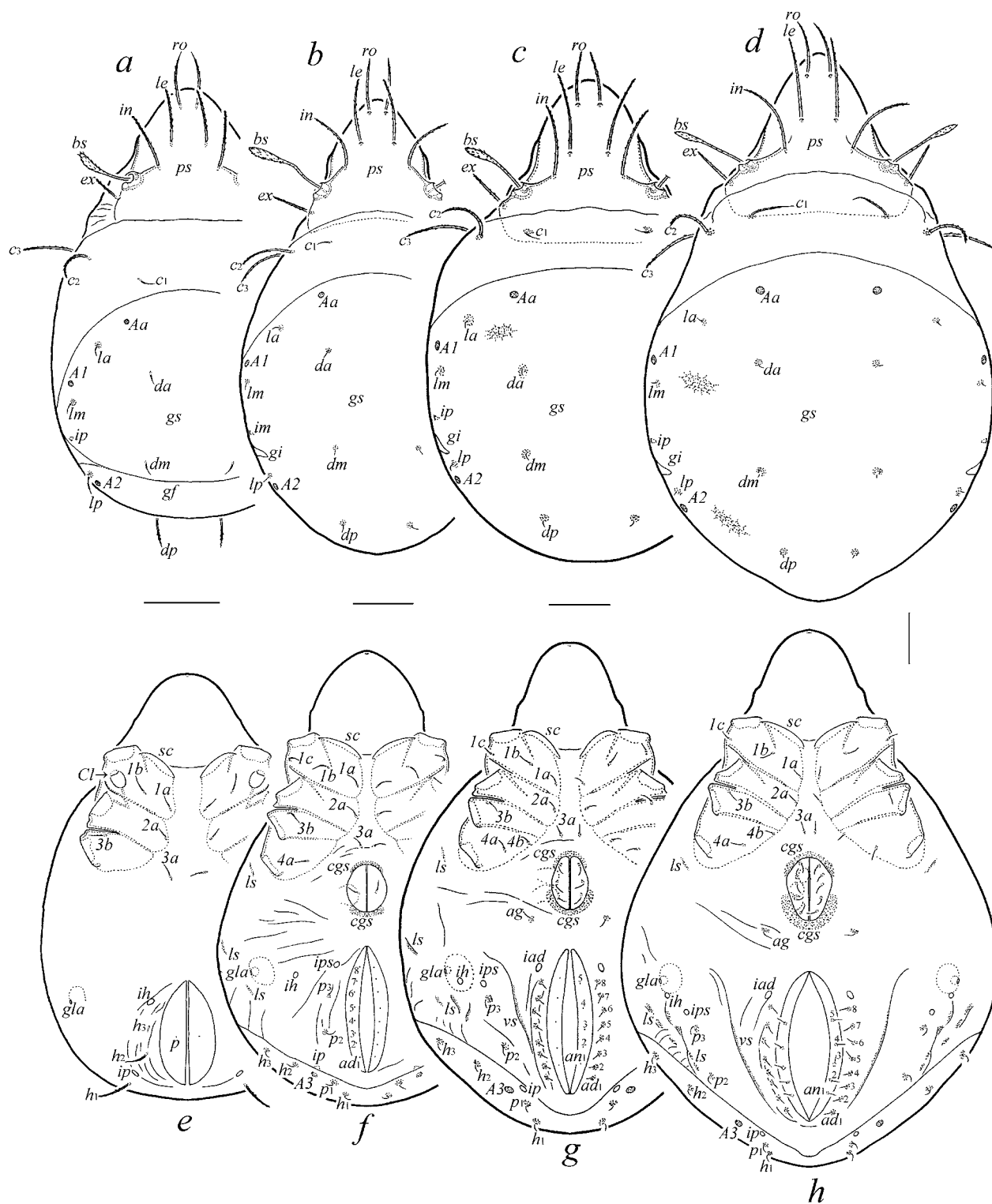


Fig. 3. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, juvenile instars, dorsal (a–d) and ventral (e–h) views (gnathosoma and legs omitted; part of right half omitted in a–c; part of left half omitted in e–g): a, e – larva; b, f – protonymph; c, g – deutonymph; d, h – tritonymph. Scale bars 50 μ m

Рис. 3. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, ювенильные стадии, дорсально (a–d) и вентрально (e–h) (гнатосома и ноги не изображены; часть правой половины не изображена на рис. a–c; часть левой половины не изображена на рис. e–g): a, e – личинка; b, f – протонимфа; c, g – дейтонимфа; d, h – тритонимфа. Масштаб 50 мкм

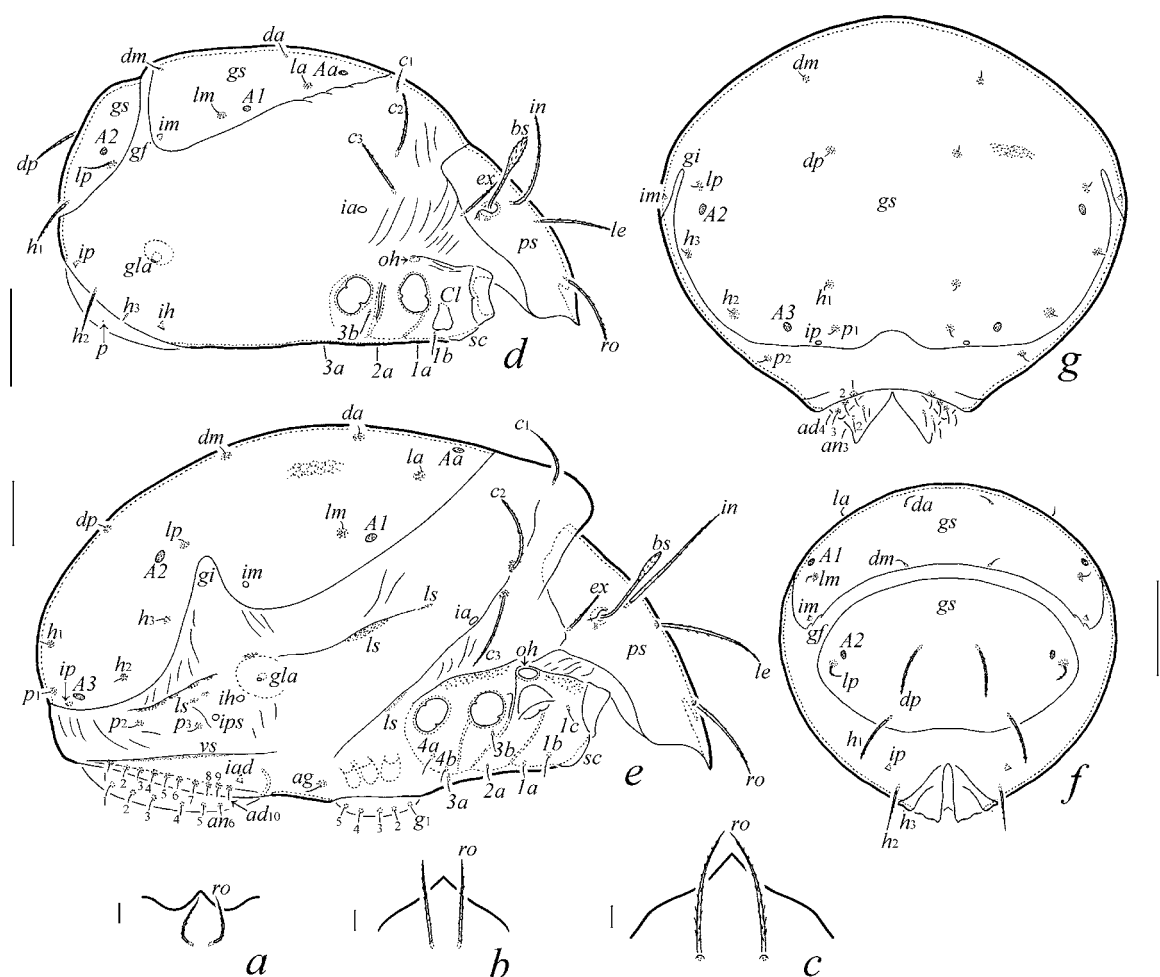


Fig. 4. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, juvenile instars: *a* – larva, rostrum, anterior view; *b* – protonymph, rostrum, dorsoanterior view; *c* – tritonymph, rostrum, dorsoanterior view; *d* – larva, right lateral view (gnathosoma and legs omitted), *e* – tritonymph, right lateral view (gnathosoma and legs omitted), *f* – larva, posterior view, *g* – tritonymph, posterior view. Scale bar, μm : *a*–*c* – 10; *d*–*g* – 50

Рис. 4. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, ювенильные стадии: *a* – личинка, рostrum, фронтально; *b* – протонимфа, рostrum, дорсофронтально; *c* – тритонимфа, рostrum, дорсофронтально; *d* – личинка, латерально (гнатосома и ноги не изображены), *e* – тритонимфа, латерально (гнатосома и ноги не изображены), *f* – личинка, каудально, *g* – тритонимфа, каудально. Масштаб, мкм: *a*–*c* – 10; *d*–*g* – 50

from 32–41 days (mean ≈ 35). Embryonic development accounts for an average of 7.82 days, followed by the larval instar at roughly 3.82 days. Among nymphal instars, developmental periods show a clear positive correlation with instar progression: protonymphs take 3.17 days, deutonymphs 4.82 days, and tritonymphs 6.11 days. Similarly, the duration of the pre-ecdysis resting periods has also increased across life instars: 1.58, 2.00, 2.17, and 3.52 days, respectively (Table 1).

The available data on the culturing of the Galumniidae species indicate that their embryonic development lasts an average of 4–15 days at temperatures ranging from 20–30°C (see summarized data in [20]). Developmental duration from larva to adult varies considerably

among species: in *P. iranica*, this period is relatively short at approximately 27 days. In contrast, LA–AD development time for some species of *Galumna* Heyden, 1826 and *Pergalumna* Grandjean, 1936 is 1.5–2.5 times longer [20].

3. Morphology of juvenile instars. Seniczak et al. [4] noted that juvenile instars of *Psammogalumna* are similar to those of *Galumna*, differing mainly by the neotrichy of the anoadanal region in the deutonymph and tritonymph, as well as in certain specific characters (e.g., the length of the prodorsal and gastronotic setae). However, the authors overlooked several key morphological characters that could be used to define the genus. In particular, in the known juvenile

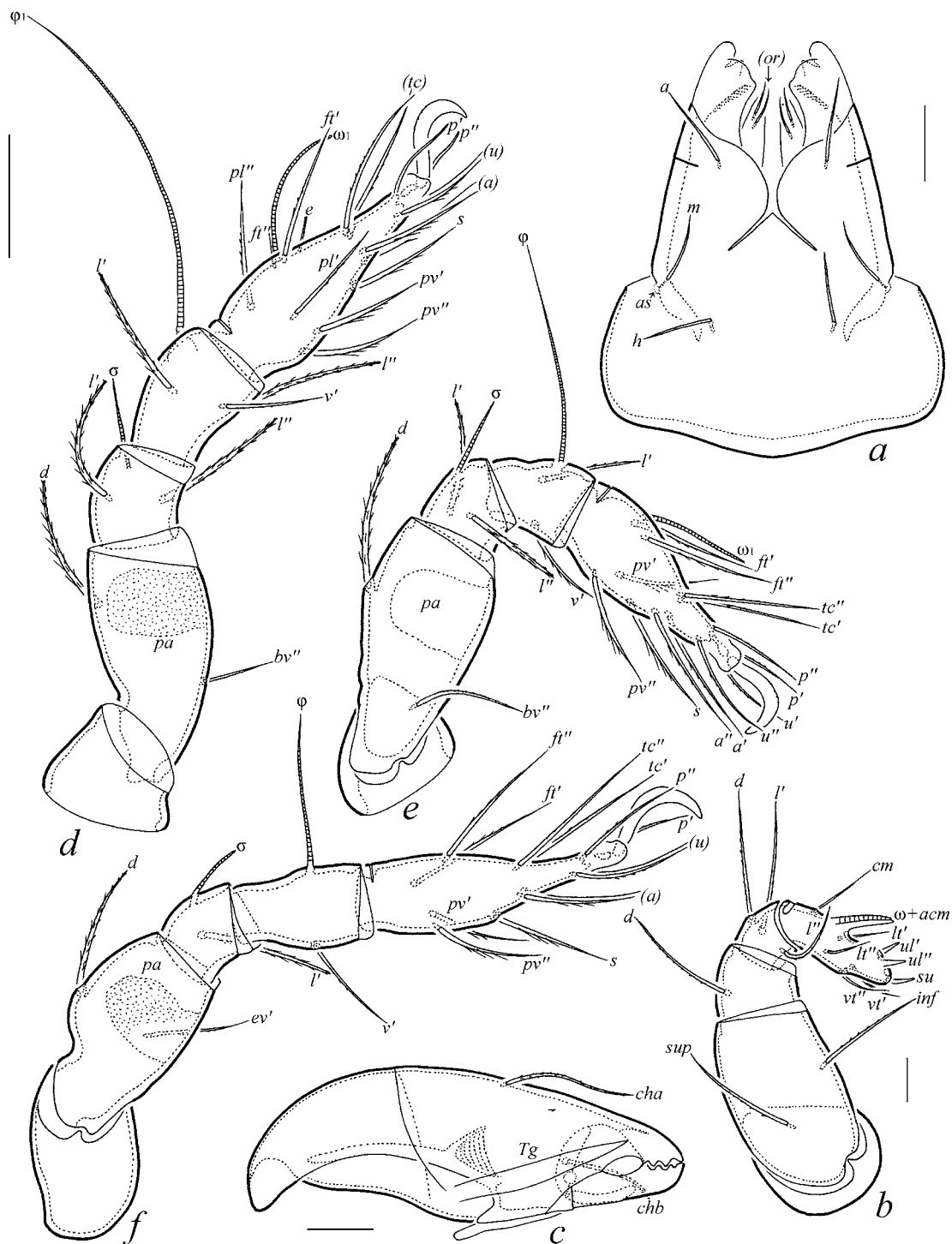


Fig. 5. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, larva: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – palp, right, antiaxial view; *c* – chelicera, left, paraxial view; *d* – leg I, left, paraxial view, *e* – leg II, right, antiaxial view, *f* – leg III, right, paraxial view. Scale bar, μm : *b* – 5; *a*, *c* – 10; *d*–*f* – 20

Рис. 5. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, личинка: *a* – субкапитулум, вентрально; *b* – пальпа, правая, антиаксиально; *c* – хелицера, левая, параксиально; *d* – нога I, левая, параксиально, *e* – нога II, правая, антиаксиально, *f* – нога III, правая, параксиально. Масштаб, мкм: *b* – 5; *a*, *c* – 10; *d*–*f* – 20

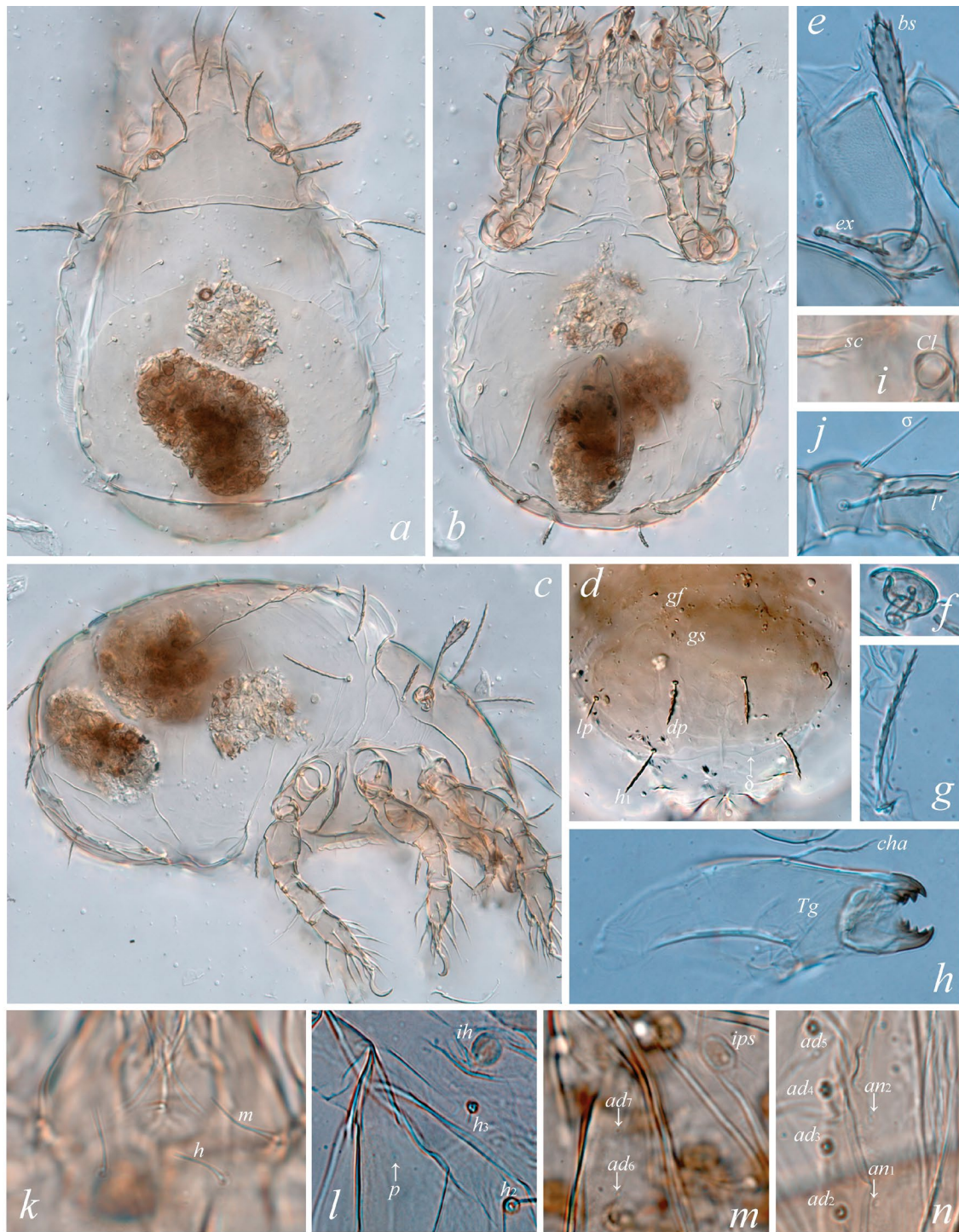


Fig. 6. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, larva (a–j, l), protonymph (k, m), and deutonymph (n), photo images: a – dorsal view; b – ventral view; c – right lateral view; d – posterior view; e – bothridium, bothridial seta, and exobothridial seta; f – bothridium (deep focus); g – gastronomic seta c_3 ; h – chelicera, left, paraxial view; i – part of epimere I; j – leg genu III, left, antiaxial view; k – part of subcapitulum, ventral view; l–n – part of ano-adanal region

Рис. 6. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, личинка (a–j, l), протонимфа (k, m) и дейтонимфа (n), фотографии: a – дорсально; b – вентрально; c – латерально; d – каудально; e – ботридий, ботридиальная и экзоботридиальная щетинки; f – ботридий (глубокий фокус); g – гастронотическая щетинка c_3 ; h – хелицера, левая, параксиально; i – часть эпимеры I; j – колено ноги III, левое, антиаксиально; k – часть субкапитулюма, вентрально; l–n – часть аноаданальной области

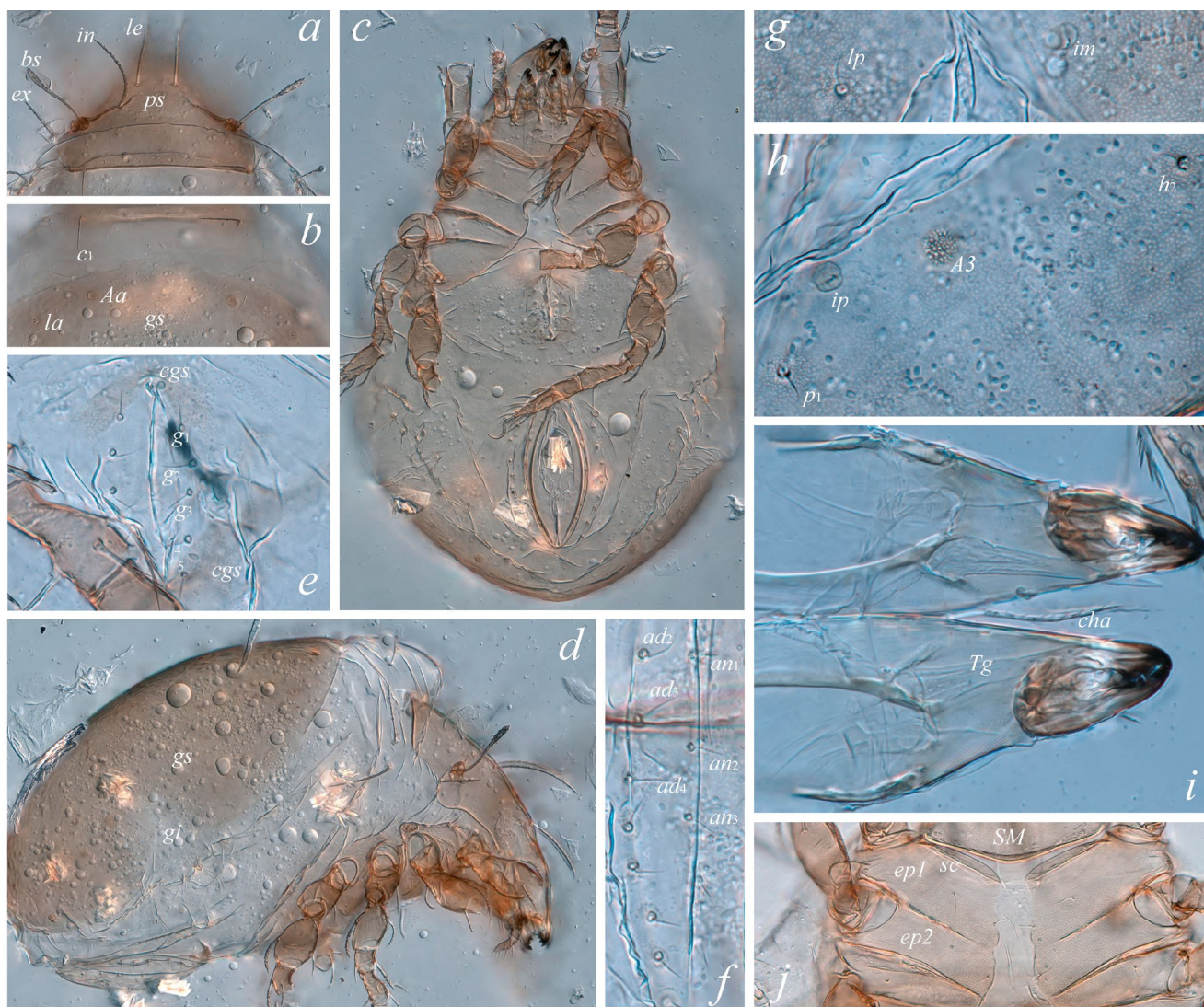


Fig. 7. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, tritonymph, photo images: *a* – prodorsum (except rostral part) and anterior part of gastronotum, dorsal view; *b* – anterior part of gastronotic macrosclerite, dorsal view; *c* – ventral view; *d* – right lateral view; *e* – genital valves, genital setae, and parts of circumgenital macrosclerite, ventral view; *f* – some anal and adanal setae, ventral view; *g*, *h* – gastronotum partially; *i* – chelicerae (except basal parts); *j* – epimeres I–III, ventral view

Рис. 7. *Psammogalumna iranica* Akrami, Irani-Nejad et Mirzaie, 2011, тритонимфа, фотографии: *a* – продорсум (кроме рострума) и передняя часть гастронотума, дорсально; *b* – передняя часть гастронотического макросклерита, дорсально; *c* – вентрально; *d* – латерально; *e* – генитальные крышки, генитальные щетинки и часть генитального макросклерита, вентрально; *f* – некоторые анальные и аданальные щетинки, вентрально; *g*, *h* – гастронотум частично; *i* – хелицеры (кроме базальных частей); *j* – эпимеры I–III, вентрально

instars of *Galumna* (and most other galumnid genera), the gastronotic macrosclerite is entire, the circumgenital macrosclerite is large, and the paraproctal valves are glabrous [21]. In contrast, the gastronotic macrosclerite of *Psammogalumna* is divided by a transverse furrow into two parts in the larva, with one pair of lateral incisions in the nymphs; the circumgenital macrosclerite

is reduced and represented by two small sclerites close to the anterior and posterior parts of the genital valves; and the paraproctal valves bear setal alveoli. Thus, the morphology of the gastronotic and circumgenital macrosclerites, as well as the presence or absence of anoadanal neotrichy and paraproctal setae clearly distinguish *Psammogalumna* from *Galumna*.

REFERENCES

1. Balogh J. Magyarország Páncélosatkái (Conspectus Oribateorum Hungariae). *Matematikai és természettudományi közlemények*. 1943. Vol. 39. P. 1–202.
2. Akrami M.A., Eskandari-Nasab Z. Discovery of the second Iranian species of the genus *Psammogalumna* (Acari, Oribatida, Galumnidae). *Systematic and Applied Acarology*. 2025. Vol. 30. P. 1515–1524. <https://doi.org/10.11158/saa.30.8.11>
3. Akrami M.A., Haddad Irani-Nejad K., Mirzaie M. A new species of the genus *Psammogalumna* Balogh (Oribatida: Galumnidae) from Iran. *Systematic and Applied Acarology*. 2011. Vol. 16. P. 27–34. <https://doi.org/10.11158/saa.16.1.4>
4. Seniczak S., Kaczmarek S., Marquardt T. et al. Morphological ontogeny of *Psammogalumna iranica* (Acari, Oribatida, Galumnidae). *Systematic and Applied Acarology*. 2022. Vol. 27. P. 600–618. <https://doi.org/10.11158/saa.27.3.15>
5. Ermilov S.G., Mzeek H. Culturing and descriptions of the juvenile and adult instars of *Scheloribates* (*Scheloribates*) *milleri* Jacot, 1936 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2026. Vol. 105. P. 33–48. (In Eng.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626030035>
6. Grandjean F. Les Oribates de Jean Frédéric Hermann et de son père. *Annales de la Société Entomologique de France*, 1936. Vol. 105. P. 27–110.
7. Grandjean F. Galumnidae sans carènes lamellaires (Acariens, Oribates). 1^{re} série. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 1956. Vol. 81. P. 134–150.
8. Grandjean F. Galumnidae sans carènes lamellaires (Acariens, Oribates). 2^{de} série. *Bulletin de la Société Zoologique de France*. 1957. Vol. 82. P. 57–71.
9. Norton R.A. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae. In: Dindal D.L., editor. Biology of oribatid mites. Syracuse: SUNY College of Environmental Science and Forestry. 1977. P. 33–61.
10. Norton R.A., Behan-Pelletier V.M. *Oribatida*. A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. 2009. P. 430–564.
11. Ermilov S.G., Klimov P.B. Generic revision of the large-winged mite superfamily Galumnoidea (Acari, Oribatida) of the world. *Zootaxa*. 2017. Vol. 4357. P. 1–72. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4357.1.1>
12. Norton R.A., Ermilov S.G. Identity of the oribatid mite *Oribata curva* and transfer to *Trichogalumna* (Acari, Oribatida, Galumnidae), with discussion of nomenclatural and biogeographical issues in the 'curva' species-group. *Zootaxa*. 2017. Vol. 4272. P. 551–564. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4272.4.4>
13. Haq M.A., Adolph C. A comparative study of the duration of the life cycles of four species of oribatid mites (Acari: Oribatei) from the soils of Kerala. *Indian Journal of Acarology*. 1981. Vol. 5. P. 56–61.
14. Shereef E.A.M., Haq M.A. *Biologia of Galumna triquetra Aoki, 1965, a vector mite of cestode parasites*. In: Ramachandran Nair C.G., editor. Proceedings of the 4th Kerala Science Congress, Thrissur. 1992. P. 238–240.
15. Ermilov S.G., Tolstikov A.V. Culturing of three species of Galumnidae (Acari: Oribatida). *Acarina*. 2026. Vol. 34.
16. Rockett C.L., Woodring, J.P. Biological investigations on a new species of *Ceratozetes* and of *Pergalumna* (Acarina: Cryptostigmata). *Acarologia*. 1966. Vol. 8. P. 511–520.
17. Reddy A.S., Kumar R., Mathur S.N. *Studies on the biology of Galumna flabellifera Hammer, 1958 and its role as fungal spore carrier*. In: Edwards C.A., Veeresh G.K., editors. Soil Biology and Ecology in India. Hebbal, Bangalore: University of Agricultural Sciences. 1978. No. 22. P. 134–143.
18. Chistyakov M.P., Orlova N.V. To the biology of *Pergalumna nervosa* Berlese, 1915 (Acariformes, Oribatei). *Fauna, Systematics, Biology and Ecology of Parasitic Worms and their Intermediate Host*. 1981. P. 95–98.
19. Ermilov S.G., Mzeek H., Kirnev V. et al. Life cycles of two oribatid mite species of the genus *Pergalumna* (Acari, Oribatida, Galumnidae). *Systematic and Applied Acarology*. 2026. Vol. 31. P. 573–594. <https://doi.org/10.11158/saa.31.4.5>
20. Ermilov S.G., Mzeek H. Unusual juvenile morphology in Galumnidae (Acari, Oribatida): culturing and development of *Trichogalumna ohkubo* from Russia. *Zootaxa*. 2026. Vol. 5802. P. 83–100. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5802.1.4>
21. Bayartogtokh B., Ermilov S.G. Nymphal instars of two *Pergalumna* species, with remarks on morphological ontogeny of Galumnidae (Acari, Oribatida). *Systematic and Applied Acarology*. 2017. Vol. 22. P. 518–540. <https://doi.org/10.11158/saa.22.4.8>

Сведения об авторах

About the authors

Сергей Геннадьевич Ермилов — канд. биол. наук, вед. науч. сотр., Тюменский государственный университет, Тюмень, Российская Федерация
e-mail: ermilovacari@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0913-131X>

Sergey G. Ermilov — Cand. of Sci. in Biology, Leading Researcher, University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation
e-mail: ermilovacari@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0913-131X>

Поступила в редакцию 24 марта 2026
После доработки 28 марта 2026
Принята к публикации 11 апреля 2026

Received March 24, 2026
Revised March 28, 2026
Accepted April 11, 2026

УДК 595.715.1

DOI: 10.7868/S3034545626050049

Оригинальная статья

К фауне щетинохвосток рода *Allopsontus* Silv., 1911 (Microcoryphia, Machilidae) юга Джунгарского Алатау

В.Г. Каплин

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений

Санкт-Петербург, г. Пушкин, Российская Федерация

e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Аннотация. Фауна щетинохвосток Джунгарского Алатау изучена еще слабо. В 2025 г. в южной части этой горной системы (на крайнем востоке хребта Кояндытау) были обнаружены четыре вида рода *Allopsontus*: *A. (Allopsontus) asiaticus* Kaplin, 2014 и *A. (Allopsontus) saryozeki* Kaplin, 2015, ранее описанные из другого района Джунгарского Алатау (окрестности Сары-Озека), а также два новых для науки вида, *A. (Kaplinilis) montanus* sp. n. и *A. (Allopsontus) peculiaris* sp. n. С целью изучения морфологической изменчивости первых двух видов проведено сравнение особей из типовых серий и из новых местонахождений. Установлено, что *A. asiaticus* и *A. saryozeki* из юго-восточных районов Джунгарского Алатау и из окрестностей Сары-Озека различаются незначительно. У особей из первого района наблюдается лишь увеличение относительной длины игловидных опорных щетинок на вершинах брюшных грифельков. *Allopsontus montanus* sp. n., относимый к подроду *Kaplinilis*, наиболее близок к *A. nigrostriatus* Kaplin, 2021 из высокогорного Тянь-Шаня (верхнее течение р. Чарын), от которого он отличается строением органов зрения, нижнечелюстных щупиков, брюшных грифельков, хетотаксией ног и количеством сублатеральных макрохет на уротергитах и урококситых. *Allopsontus peculiaris* sp. n. из типового подрода *Allopsontus* s. str. является весьма своеобразным видом, у самца которого передние бедра лишены сенсорных полей, нижнечелюстные и нижнегубные щупики без множества мелких прижатых щетинок, параметры 1+7-члениковые, а пенис и параметры не доходят до вершин урококситов IX. По отсутствию сенсорных полей на передних бедрах он может быть сближен лишь с *Allopsontus (A.) insensilis* (Wygodzinsky, 1974) из Северной Индии, от которого существенно отличается по целому ряду признаков.

Ключевые слова: щетинохвостки, *Allopsontus* s. str., *Kaplinilis*, морфологическая изменчивость, новые виды, Тянь-Шань

Финансирование. Исследования проведены в рамках государственного задания по теме 126011615708-2 лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений “Фитосанитарный мониторинг, прогноз и районирование агроландшафтов и агроэкосистем на основе эколого-географического и филогенетического анализа, визуализации и интегративной систематики вредных и полезных организмов (FGEU-2025-0001)”.

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

Конфликт интересов. Как автор данной работы, я заявляю, что у меня нет конфликта интересов.

Благодарности. Выражаю благодарность рецензентам за ценные замечания и редактирование текста статьи.

Ссылка для цитирования: Каплин В.Г. К фауне щетинохвосток рода *Allopsontus* Silv., 1911 (Microcoryphia, Machilidae) юга Джунгарского Алатау // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 39–52 <https://doi.org/10.7868/S3034545626050049>

To the Fauna of Bristletails of the Genus *Allopsontus* Silv., 1911 (Microcoryphia, Machilidae) of the Southern Dzungarian Alatau

V.G. Kaplin

All-Russian Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Pushkin, Russian Federation

e-mail: ctenolepisma@mail.ru

Abstract. The fauna of the bristletails of the Southern Dzungarian Alatau has not been studied, where in 2025 on the extreme east of the Koyandytau Range four species of the genus *Allopsontus* were discovered: *A. (Allopsontus) asiaticus* Kaplin, 2014; *A. (Allopsontus) saryozeki* Kaplin, 2015, described from the other region of the Dzungarian Alatau (Saryozek area), and two new species for science, *A. (Kaplinilis) montanus* sp. n. and *A. (Allopsontus) peculiaris* sp. n. An analysis of the external morphological features of the males of the first two species was conducted based on a comparison of their types from the Saryozek region and specimens collected in the South-Eastern part of the Dzungarian Alatau to establish their variability. *A. asiaticus* and *A. saryozeki* from the South-Eastern Dzungarian Alatau and the Saryozek region differ only slightly, except for an increase in the relative length of the needle-shaped supporting setae on the apices of the abdominal styli in the South-Eastern Dzungarian Alatau. In the subgenus *A. (Kaplinilis)*, the male *A. montanus* sp. n. is most similar to *A. nigrostriatus* Kaplin, 2021 from the highland region of the Tien Shan in the upper reaches of the Charyn River, from which it differs in the structure of the visual organs, maxillary palps, abdominal styli, chaetotaxy of the legs, the number of sublateral microsetae on the urotergites and uroxites. *A. peculiaris* sp. n. from the type subgenus *Allopsontus* s. str. is a unique species, in which the male has fore femora without sensory fields, maxillary and labial palps without numerous small appressed setae, parameres 1+7-segmented, penis and parameres not reaching the apices of uroxites IX. In the absence of sensory fields on the fore femora, it is most similar to *Allopsontus (A.) insensilis* (Wygodzinsky, 1974) from Northern India.

Keywords: *Allopsontus* s. str., *Kaplinilis*, new species, morphology variability, new species, Tien Shan

Funding. This work was supported by the All-Russian Institute of Plant Protection according to research project No. FGEU-2025-0001.

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

Conflict of interests. As author of this work, I declare that I have no conflicts of interest.

Acknowledgements. I am grateful to the reviewers for their valuable comments and proposals on the manuscript.

For Citation: Kaplin V.G. To the Fauna of Bristletails of the Genus *Allopsontus* Silv., 1911 (Microcoryphia, Machilidae) of the Southern Dzungarian Alatau. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 39–52. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050049>

При обработке материалов, собранных автором в сентябре 2025 г. в Джунгарском Алатау (Юго-Восточный Казахстан) и зафиксированных в 75% этиловом спирте, выявлены четыре вида рода *Allopsontus* Silvestri, 1911, два из которых новые для науки. После их измерения и описания под микроскопом МБС-10 в чашке Петри они были расчленены и смонтированы в постоянных слайдах на предметных стеклах в жидкости Фора для изучения под микроскопом БИОМЕД. Их описания приведены ниже. Основные рисунки выполнены с препаратов под микроскопом с помощью рисовального аппарата РА-5. Голотипы новых видов хранятся в коллекции Всероссийского НИИ защиты растений, С.-Петербург (г. Пушкин).

Отряд Microcoryphia Verhoeff, 1904

Семейство Machilidae Grassi, 1888

Подсемейство Machilinae Kaplin, 1985

Род *Allopsontus* Silvestri, 1911

Подрод *Allopsontus* s. str.

Type species: *Allopsontus annandalei* Silvestri, 1911.

Allopsontus asiaticus Kaplin, 2014

М а т е р и а л. Казахстан, Жетысуская обл., Панфиловский р-н, Джунгарский Алатау, окрестности пос. Жаркент-Арасан, 1150 м над ур. м., под камнями на склоне ущелья с *Ephedra equisetina*, *Juniperus semiglobosa*, *Rosa alberti*, *Crataegus songarica*, 44°20' N, 79°48' E, 28.09.2025 (В.Г. Каплин). 1 ♂ (в препаратах).

Этот вид был описан из предгорий Джунгарского Алатау, по сборам в окрестностях пос. Сары-Озек (44°21' N, 77°58' E), где он был также собран под камнями в типчаково-ковыльной степи, 900 м над ур. м. (Каплин, 2014). Жаркент-Арасан и Сары-Озек находятся практически на одной широте, но первый поселок расположен на 220 км восточнее второго и на 200–250 м выше над уровнем моря. Среднегодовая температура воздуха в Сары-Озек 8.5°C, в Жаркент-Арасане 10.2°C.

Морфологическое сравнение самца из окрестности Жаркент-Арасана с типовым экземпляром из окрестностей Сары-Озек показало их незначительные различия по длине тела (соответственно 9.0 и 8.5 мм), цвету глаз в этиловом спирте (немного темнее у голотипа), отношению длины глаза к его ширине (1.05 и 1.03), длины линии контакта глаз к их длине (0.42 и 0.32), расстояния между парными глазками к общей ширине глаз (0.45 и 0.43), длины пятого к длине четвертого члеников нижнечелюстного щупика (1.62–1.64 и 1.42–1.46); количеству зубовидных щетинок на пятом, шестом и седьмом члениках нижнечелюстных щупиков (соответственно 2, 9 и 8–9 в Жаркент-Арасане; 3–4, 6–8 и 8–10 в Сары-Озек), распределению сублатеральных макрохет на брюшных тергитах и кокситов (табл. 1). Отношение длины грифельков к длине кокситов VII, VIII и IX сегментов брюшка у голотипа из окр. Сары-Озек соответственно 0.54, 0.68 и 0.84, у самца из Жаркент-Арасана – 0.59, 0.72 и 0.88; а длины опорных игловидных щетинок к длине грифельков соответственно 0.20, 0.19, 0.13 и 0.23, 0.22, 0.15. Отношение длины стернитов к длине кокситов II–VI, VII и VIII сегментов брюшка у голотипа из Сары-Озек соответственно 0.50–0.56, 0.46 и 0.34, а у самца из Жаркент-Арасана – 0.52–0.58,

Таблица 1. Распределение сублатеральных макрохет на брюшных тергитах и кокситах самцов *Allopsontus asiaticus* из Жаркент-Арасана и Сары-Озек (голотип)

Table 1. Number of sublateral macrosetae on urotergites and urocoxites of male *Allopsontus asiaticus* in the Zharkent-Arasan and in Saryozek (holotype)

Сегмент брюшка / Urite	Брюшные тергиты / Urotergites		Брюшные кокситы / Urocoxites	
	Жаркент-Арасан / Zharkent-Arasan	Сары-Озек / Saryozek	Жаркент-Арасан / Zharkent-Arasan	Сары-Озек / Saryozek
I	0	0	0	0
II	0	0	0	0
III	0 + 1	0	0	0
IV	1 + 0	2 + 3	0	0
V	2 + 2	3 + 4	1 + 0	2 + 1
VI	3 + 4	4 + 3	2 + 1	1 + 2
VII	5 + 4	3 + 4	1 + 2	2 + 1
VIII	4 + 5	5 + 5	2 + 1	1 + 2
IX	5 + 5	5 + 5	0	0 + 1
X	4 + 4	2 + 2	—	—

0.46 и 0.30. Вершинный угол стернитов II–VII сегментов брюшка у них соответственно 95° – 103° и 96° – 102° . Иными словами, у голотипа грифельки на сегментах брюшка и опорные иглы на грифельках относительно короче, чем у самца из Жаркент-Арасана, что возможно связано с индивидуальной изменчивостью двух исследованных особей. У них практически одинаково устроен половой аппарат, параметры 1+6-члениковые, нижнечелюстные и нижнегубные щупики без множества очень мелких, пигментированных щетинок, одинаковое строение верхних челюстей, сенсорных полей на передних бедрах с 2–4 розетковидными сенсиллами. Отношение длины уростернитов к длине урококситов и размеры вершинных углов уростернитов у них также практически не различаются.

Различия в распределении сублатеральных макрохет на брюшных тергитах и кокситов незначительные (табл. 1).

Allopsontus (Allopsontus) saryozeki Kaplin, 2015

Материал и его сравнение. Казахстан, Жетысуская обл., Панфиловский р-н, Джунгарский Алатау, окрестности пос. Коктал-Арасан, 1050 м над ур. м., под камнями, склон с *Ephedra equisetina*, *Ulmus pumila*, *Rosa alberti*, *Crataegus songarica*, $44^{\circ}20' N$, $79^{\circ}50' E$, 29.09.2025 (В.Г. Каплин). 1 ♂ (в препаратах).

Этот вид был также описан из предгорий Джунгарского Алатау, по сборам в семи км восточнее пос. Сары-Озек ($44^{\circ}21' N$, $77^{\circ}59' E$) в полынно-ковыльной степи с выходом каменистых пород среди

Таблица 2. Распределение сублатеральных макрохет на брюшных тергитах и кокситах самцов *Allopsontus saryozeki* из Коктал-Арасана и Сары-Озек (голотип)

Table 2. Number of sublateral macrosetae on urotergites and urocoxites of male *Allopsontus saryozeki* in the Koktal-Arasan and Saryozek (holotype)

Сегмент брюшка / Urite	Брюшные тергиты / Urotergites		Брюшные кокситы / Urocoxites	
	Жаркент-Арасан / Zharkent-Arasan	Сары-Озек / Saryozek	Жаркент-Арасан / Zharkent-Arasan	Сары-Озек / Saryozek
I	0	0	0	0
II	0	0	0	0
III	2 + 2	1 + 1	0	2 + 2
IV	2 + 1	3 + 3	2 + 2	3 + 3
V	2 + 3	4–5 + 4–5	2 + 3	2–4 + 2–4
VI	6 + 6	5–6 + 5–6	3 + 2	2–4 + 2–4
VII	6 + 6	5–6 + 5–6	2 + 2	2–4 + 2–4
VIII	5 + 6	5–6 + 5–6	1 + 1	2–4 + 2–4
IX	5 + 5	5–6 + 5–6	0 + 1	1–2 + 1–2
X	2 + 2	3 + 3	–	–

Таблица 3. Морфометрические параметры строения стернитов, кокситов и грифельков брюшка у самцов *Allopsontus saryozeki* из Коктал-Арасана (1) и Сары-Озек (голотип) (2)

Table 3. Morphometric structural parameters of urosternites, urocoxites and urostyli of male *Allopsontus saryozeki* in the Koktal-Arasan (1) and Saryozek (holotype) (2)

Сегмент брюшка / Urite	Отношение длин / Ratio of lengths						Вершинный угол уростернитов / Ultimate angle of urosternites	
	стернитов и кокситов / urosternites and urocoxites		грифельков (без опорных шипов) и кокситов / urostyli (without supporting spines) and urocoxites		опорных шипов и грифельков / supporting spines and urostyli			
	1	2	1	2	1	2	1	2
II	0.63	0.55	0.76	0.70	0.22	0.22	96	98
III–V	0.66–0.67	0.58–0.60	0.68–0.71	0.66–0.70	0.25–0.26	0.22–0.23	102	102
VI	0.57	0.54	0.69	0.61	0.27	0.23	103	105
VII	0.58	0.47	0.76	0.76	0.26	0.21	104	102
VIII	0.32	0.34	0.81	0.88	0.26	0.20	126	124
IX	—	—	1.05	1.09	0.15	0.12	—	—

щебня, 950 м над ур. м., 17.IX.2014 (В.Г. Каплин), 2 ♂♂, в том числе голотип (в препаратах) (Каплин, 2015).

Морфологическое сравнение самца из окрестности Коктал-Арасана с его типовым экземпляром из окрестности Сары-Озека также показало их незначительную изменчивость (табл. 2, 3). Наиболее отчетливо проявляется относительное увеличение длины опорных игл на вершинах брюшных грифельков у самца из Коктал-Арасана, по сравнению с самцами из Сары-Озека.

Э т и м о л о г и я. Название нового вида *Allopsontus montanus* Kaplin sp. n. отражает горный характер его типового местообитания.

***Allopsontus (Kaplinitis) montanus* Kaplin sp. n.**

(рис. 1, 2)

М а т е р и а л. Казахстан, Жетысуская обл., Панфиловский р-н, Джунгарский Алатау, окр. пос. Коктал-Арасан, 1050 м над ур. м., долина р. Борохудзир, горный склон с *Ephedra equisetina*, *Ulmus pumila*, *Prunus padus*, *Juniperus semiglobosa*, *Rubus caesius*, *Berberis*, *Artemisia*, *Crataegus songarica*, под камнями, 44°20' N, 79°50' E, 29.09.2025 (В.Г. Каплин). Голотип, самец (в препаратах).

О п и с а н и е. Длина тела (без учета каудального филамента, церок и усиков) 8.5 мм, ширина тела 2.3 мм. Длина церок около 2.8 мм (0.33 длины тела), усиков около 8.0 мм, что немного меньше длины тела без учета каудального филамента

и церок. Апикальные членики церок с двумя шипами — одним сравнительно длинным, а другим, небольшим, отклоняющимся в сторону и легко обламываемым. Эпипрокт небольшой, его длина в 1.3 раза меньше ширины, вершинный угол около 95°. Общая окраска тела желтоватая со слабым пигментом, наиболее выраженным на жгутиках усиков и коготках лапок. Чешуйки на верхней стороне тела темно-коричневые, на нижней — бурые.

Отношение длины к ширине базального членика усиков около 1.36. Вентральная и латеральная поверхности в основании базального членика усиков с мелкими сенсиллами. Дистальные цепочки жгутика усиков слабовыраженные, 5-члениковые. Членики жгутиков расширенные, сильно сближенные в основной части, более узкие и удлиненные в дистальной части жгутика с цепочками, их апикальный членик закругленный (рис. 1, 1). Лоб и наличник слабо выпуклые, наличник с укороченными сравнительно тонкими щетинками.

Сложные глаза темные (в этаноле), соприкасающиеся. Отношение длины глаза к ширине около 1.0, длины линии контакта глаз к их длине около 0.33. Парные глазки сублатеральные, поперечно-овальные, светло-коричневые с белым ободком. Отношение их ширины к длине около 2.0. Отношение расстояния между внутренними краями парных глазков к общей ширине глаз около 0.40 (рис. 1, 2).

Таблица 4. Отношения длины к ширине сегментов ног *Allopsontus montanus* sp. n.

Table 4. Ratios of length to width of leg segments in *Allopsontus montanus* sp. n.

Сегмент / Segment	Пара ног / Pair of legs		
	передняя / fore	средняя / middle	задняя / hind
Лапка / Tarsus	4.64	3.98	5.43
Голень / Tibia	1.68	1.79	2.78
Бедро / Femur	1.24	1.80	2.27
Тазик / Coxa	1.52	2.06	2.43

Таблица 5. Количество игловидных опорных щетинок на вентральной стороне сегментов ноги *Allopsontus montanus* sp. n.

Table 5. Number of needle-like supporting bristles on ventral side of leg segments in *Allopsontus montanus* sp. n.

Сегмент / Segment		Пара ног / Pair of legs		
		передняя / fore	средняя / middle	задняя / hind
Членики лапки / Tarsal articles	Первый / First	2	4	3
	Второй / Second	10	10	10
	Третий / Third	8	8	8
Голень / Tibia		1	5	7
Бедро / Femur		~52	0	0

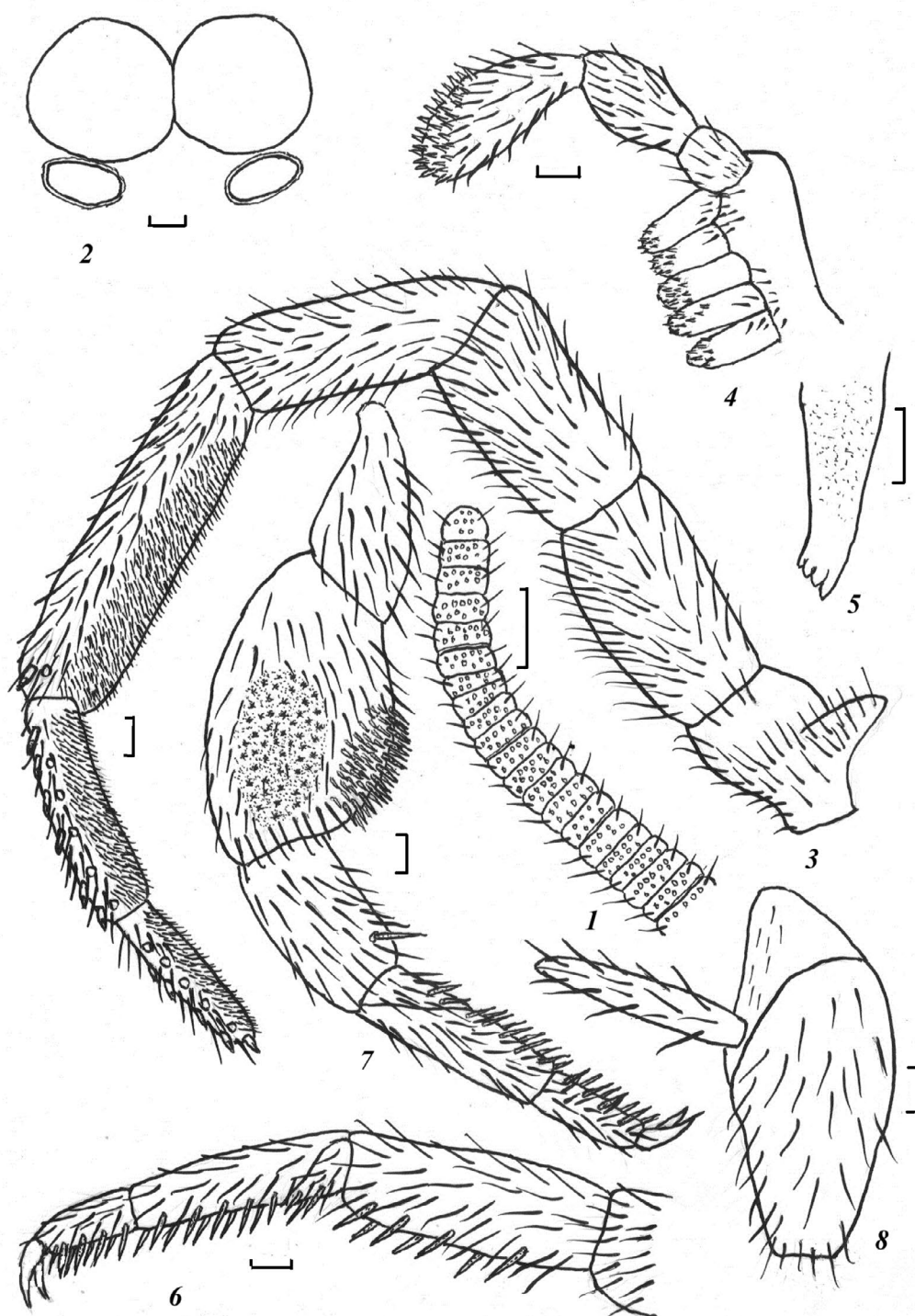


Рис. 1. *Allopsontus montanus* sp. n., детали строения самца (голотип): 1 – дистальная часть жгутика усиков; 2 – глаза и парные глазки; 3 – нижнечелюстной щупик; 4 – нижнегубной щупик и часть нижней губы; 5 – дистальная часть верхней челюсти; 6 – лапка и голень задней ноги; 7 – передняя нога (лапка, голень, бедро и вертлуг); 8 – тазик задней ноги с грифельком. Масштаб 0.1 мм

Fig. 1. *Allopsontus montanus* sp. n., details of male morphology (holotype): 1 – distal part of antennal flagellum; 2 – compound eyes and paired ocelli; 3 – maxillary palp; 4 – labial palp and part of lower lip; 5 – distal part of mandible; 6 – tarsus and tibia of hind leg; 7 – fore leg (tarsus, tibia, femur and trochanter); 8 – hind coxa with stylus. Scale bar 0.1 mm

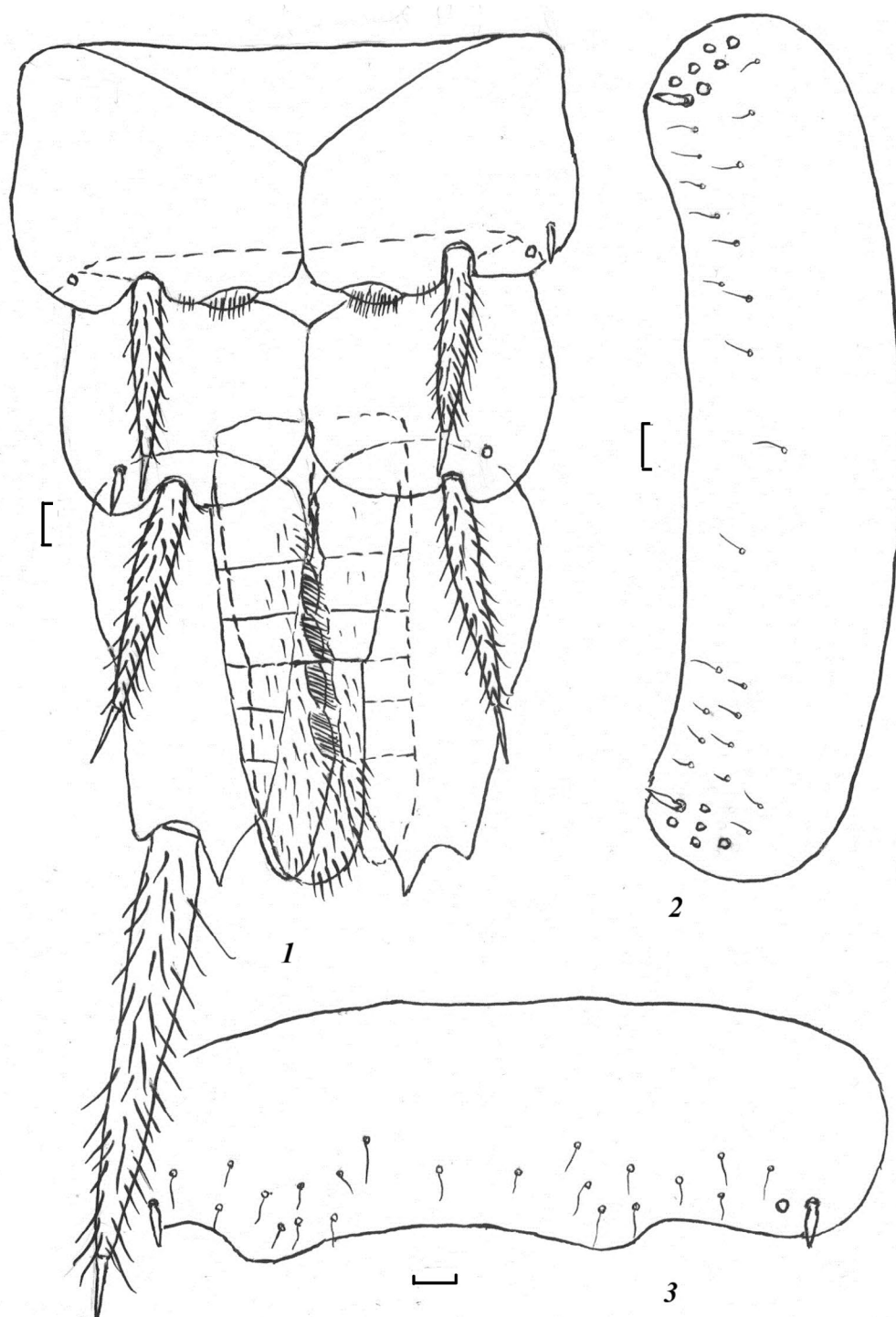


Рис. 2. *Allopsontus montanus* sp. n., детали строения самца (голотип): 1 – пенис и парамеры с кокситом IX, кокситом и стернитом VIII и IX с грифельками и выпячивающимися мешочками; 2 – уротергит IX; 3 – уротергит X с сублатеральными макрохетами и сенсорными щетинками. Масштаб 0.1 мм

Fig. 2. *Allopsontus montanus* sp. n., details of male morphology (holotype): 1 – penis and parameres with urocoxites IX, urocoxites and urosternites VIII and IX with urostyli and eversible vesicles; 2 – urotergite IX; 3 – urotergite X with sublateral macrosetae and sensorial setae. Scale bar 0.1 mm

Нижнечелюстные щупики 7-члениковые. Отношение длин их апикального и преапикального члеников около 0.80. Дорсальная поверхность 7-го членика этих щупиков с десятью, 6-го — с одиннадцатью, 5-го — с двумя бесцветными зубьевидными щетинками с темными вершинами. Вентральная поверхность 5–7-го члеников нижнечелюстных щупиков со множеством мелких прижатых пигментированных щетинок, отсутствующих на губных щупиках (рис. 1, 3, 4). Последний членик нижнегубных щупиков овально-треугольный, его длина в 2.1–2.2 раза больше ширины, а вершина с 25–30 сенсорными притупленными конусами. Вершины верхних челюстей 4-лопастные (рис. 1, 5).

Передние бедра расширенные (табл. 4). Отношение длины задних лапок к длине средних и передних лапок соответственно 1.33 и 1.12, голеней — 1.47 и 1.67, бедер — 1.11 и 1.39. Отношение длины апикального членика задней лапки к ее общей длине 0.30 (рис. 1, 6). Вентральная поверхность лапок и голеней с двумя рядами игловидных пигментированных щетинок. Их число на первом членике лапок 2–4, втором — 10, третьем — 8. Передние и средние голени с одной, средние и задние — с семью–восемью игловидными щетинками (табл. 5). Передние бедра самца с обширными открытыми сенсорными полями, включающими около 100 розетковидных сенсилл (рис. 1, 7). Отношение длины сенсорного поля к его ширине 1.78. Сенсорное поле: ширина составляет 0.44 ширины бедра, длина — 0.54 длины бедра. Сенсорное поле не доходит

до заднего основания бедра на 0.36, переднего — на 0.10 его длины, до наружной его стороны на 0.20, внутренней — на 0.36 ширины бедра. Длина грифельков, расположенных на тазиках средних и задних ног, составляет 0.3–0.4 мм. Отношение длины грифельков к ширине тазиков средних ног 1.24, задних — 1.43 (рис. 1, 8).

Вершинный угол стернитов брюшка тупой, на II–VI сегментах брюшка составляет 96° – 110° , на VII сегменте — 128° . I–VII брюшные кокситы с 1 + 1 выпячивающимися мешочками. Соотношения длины грифельков, опорных игл, стернитов и кокситов брюшка, а также распределение сублатеральных макрохет на уротергитах и урококситов приведены в табл. 6 и на рис. 2, 1–3. Грудные тергиты и уротергит I без макрохет. Все брюшные и грудные тергиты со множеством сенсорных щетинок, количество которых на уротергитах около 20–28, про-, мезо- и метанотуме соответственно 8–10, 70–75 и 40–45. На уротергитах сенсорные щетинки расположены преимущественно в их дистальной части с максимумом вблизи сублатеральных макрохет (рис. 2, 2, 3). На грудных тергитах они распределены более равномерно, с максимумом по бокам в основании на мезо- и метанотуме, а на пронотуме — в его базальной части ближе к середине.

Генитальный аппарат самца с параметрами на IX сегменте брюшка (рис. 2, 1). Параметеры 1 + 5-члениковые, пенис и параметеры достигают вершин кокситов IX сегмента брюшка. Параметеры

Таблица 6. Морфометрические параметры строения стернитов, кокситов и грифельков брюшка, а также количество сублатеральных макрохет на брюшных тергитах и кокситах самца *Allopsontus montanus* sp. n.

Table 6. Morphometric parameters of the structure of urosternites, urocoxites, urostyli and number of sublateral macrosetae on urotergites and urosternites in male *Allopsontus montanus* sp. n.

Сегмент брюшка / Urite	Отношение длин / Ratio of lengths			Количество сублатеральных макрохет / Number of sublateral macrosetae	
	стернитов и кокситов / urosternites and urocoxites	грифельков (без опорных шипов) и кокситов / urostyli (without support spines) and urocoxites	опорных шипов и грифельков / support spines and urostyli	урококситы / urocoxites	уротергиты / urotergites
II	0.56	0.64	0.26	0	2 + 2
III	0.52	0.58	0.25	0 + 1	3 + 2
IV	0.53	0.62	0.25	1 + 1	5 + 4
V	0.61	0.62	0.26	2 + 0	4 + 5
VI	0.55	0.60	0.26	1 + 2	6 + 6
VII	0.48	0.74	0.25	2 + 1	5 + 6
VIII	0.24	1.04	0.24	1 + 1	7 + 6
IX	—	0.98	0.14	0	6 + 7
X	—	—	—	—	2 + 2

Таблица 7. Сравнительные морфологические особенности строения самцов *Allopsontus montanus* sp. n. и *A. nigrostriatus* Kaplin, 2021 (Kaplin, Shakula, 2021)

Table 7. Common and differentiating morphological features of males *Allopsontus montanus* sp. n. and *A. nigrostriatus* Kaplin, 2021 (Kaplin, Shakula, 2021)

Признаки / Features	<i>Allopsontus montanus</i> sp. n.	<i>A. nigrostriatus</i>
Количество выпячивающихся мешочков на брюшных кокситов I–VII / Number of eversible vesicles on urocoxites I–VII	1 + 1	1 + 1
Отношение ширины парных глазков к их длине / Ratio of width to length of paired ocelli	2.0	2.1
Наличие мелких, прижатых и пигментированных щетинок на члениках нижнечелюстных щупиков самца / Presence of small, pressed and pigmented bristles on the ventral surface of the male maxillary palps	5–7-м / from 5th to 7th	5–7-м / from 5th to 7th
Мелкие прижатые пигментированные щетинки на члениках нижнегубных щупиков самца / Small, pressed, pigmented bristles on the male labial palps	Отсутствуют / absent	Отсутствуют / absent
Отношение длины последнего членика нижнегубных щупиков к его ширине / Ratio of length to width of apical article of the labial palps	2.1–2.2	2.1
Вершинный угол уростернитов II–VI сегментов брюшка / Ultimate angle of urosternites II–VI	96°–103°	96°–110°
Количество лопастей в дистальной части верхних челюстей / Number of apical teeth in the mandibles	4	4
Отношение длины стернита к длине коксита I–VI сегментов брюшка / Ratio of lengths of urosternites and urocoxites I–VI	0.52–0.61	0.56–0.62
Число члеников в парамерах / Number of articles in parameres	1 + 5	1 + 5
Отношение длины к ширине глаза / Ratio of length to width of compound eye	1.0	1.19
Отношение длины линии контакта глаз к их длине / Ratio of lengths of contact line between compound eyes and eye	0.33	0.50
Отношение расстояния между внутренними краями парных глазков к общей ширине глаз / Ratio of distance between paired ocelli to total width of compound eyes	0.40	0.55
Отношение длины последнего членика нижнечелюстного щупика к длине предпоследнего членика / Ratio of lengths of apical and preapical articles of maxillary palp	0.80	1.03
Количество зубевидных хет на седьмом членике нижнечелюстных щупиков / Number of tooth-like bristles on the seventh article of the maxillary palp	10	13
Количество зубевидных хет на пятом членике нижнечелюстных щупиков / Number of tooth-like bristles on the fifth article of the maxillary palp	2	3
Число утолщенных игловидных щетинок на втором членике лапок / Number of needle-like bristles on the second article of the tarsus	10	12–14
Число розетковидных сенсилл на передних бедрах самца / Number of rosette-shaped sensillae on the male fore femur	~100	65–70
Отношение длины к ширине сенсорного поля на переднем бедре / Ratio of length to width of the sensorial field on the fore femur	1.78	1.88
Отношение длины сенсорного поля к длине бедра / Ratio of lengths of the sensorial field and fore femur	0.52	0.54
Отношение ширины сенсорного поля к ширине бедра / Ratio of widths of the sensorial field and fore femur	0.38	0.44
Отношение расстояния от заднего основания переднего бедра до сенсорного поля к длине этого поля / Ratio of distance between hind base of fore femur and sensorial field to length of this field	1.15	0.66
Отношение длины грифельков (без учета апикальных игл) к длине урококситов IV–VI / Ratio of lengths of urostyli (without apical spines) and urocoxites IV–VI	0.60–0.62	0.71–0.73
Отношение длины апикальных опорных игл на грифельках к длине грифельков (без учета игл) / Ratio of lengths of supporting apical spines and styli (without apical spines)	0.24–0.26	0.20–0.23
Количество сублатеральных макрохет на уротергитах / Number of sublateral macrosetae on urotergites	IV–VIII	2 + 2
	IX	3 + 3
	X	0
Количество сублатеральных макрохет на урококситах III–VIII / Number of sublateral macrosetae on urocoxites III–VIII	0–2 + 0–2	0

практически доходят до вершины пениса. Пенис сравнительно широкий. Длина апикального членика пениса в 2.0 раза больше его ширины.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. *Allopsontus montanus* sp. n. относится к подроду *A. (Kaplinilis)* Mendes, 1990, самцы которого отличаются наличием только одной пары выпячивающихся мешочков на I–VII кокситов брюшка. Судя по хетотаксии ног (со множеством сравнительно длинных, утолщенных щетинок и хорошо развитым сенсорным полем на передних бедрах), он наиболее близок к *A. (Kaplinilis) nigrostriatus* Kaplin, 2021, описанному по материалам с Северного Тянь-Шаня (Алматинская область Казахстана). В Казахстане из Джунгарского Алатау и Тарбагатай известны еще два вида из этого подрода: *A. dzungaricus* Kaplin, 2015 и *A. ilyai* Kaplin, 2018, которые существенно отличаются от нового вида (Kaplin, 2018). Сходные и отличительные признаки видов *A. montanus* sp. n. и *A. nigrostriatus* приведены в табл. 7.

Этимология. Название нового вида *Allopsontus peculiaris* Kaplin sp. n. отражает своеобразие его внешнего строения (от латинского *peculiaris* — “собственный, особый”).

Allopsontus (Allopsontus) peculiaris Kaplin sp. n.

(рис. 3, 4)

М а т е р и а л. Казахстан, Жетысуская обл., Панфиловский р-н, Джунгарский Алатау, окр. пос. Коктал-Арасан, 1050 м над ур. м., долина р. Борохундир, склон с *Ephedra equisetina*, *Ulmus pumila*, *Prunus padus*, *Juniperus semiglobosa*, *Rubus caesius*, *Berberis*, *Artemisia*, *Crataegus songarica*, под камнями, 44°20' N, 79°50' E, 29.09.2025 (В.Г. Каплин). Голо-тип, самец (в препаратах).

О п и с а н и е. Длина тела (без учета каудального филамента, церок и усиков) около 8.4 мм, ширина 2.1 мм. Длина усиков около 8.2 мм, что немного короче длины тела без учета каудального филамента и церок. Церки поврежденные. Эпипрокт небольшой, заметно удлиненный с зазубренными боковыми сторонами, его длина в 1.3 раза больше ширины, а вершинный угол острый, около 50°. Общая окраска тела беловатая, почти без пигмента; пигмент наиболее выражен на жгутиках усиков и лапках. Чешуйки на верхней стороне тела коричневые, темно-коричневые, на нижней — более светлые, буроватые.

Отношение длины к ширине базального членика усиков (скапуса) около 1.39, ножки (педицеллуса) — 1.17. Вентральная и латеральная поверхности в основании ножки и особенно базального членика усиков с мелкими сенсиллами (рис. 3, 1). Дистальные цепочки жгутика усиков хорошо выраженные,

10–13-члениковые (рис. 3, 2). Членики жгутиков с одним поперечным рядом удлиненных щетинок, а также с отдельными щетинками и простыми конусовидными сенсиллами в их дистальной части. Лоб слабо выпуклый. Наличник с бесцветными, сравнительно длинными и тонкими немногочисленными щетинками.

Глаза в спирте темные, почти черные, одноцветные, заметно расширенные. Общая ширина глаз 0.63 мм, длина — 0.24 мм. Отношение длины глаза к его ширине около 0.8. Длина линии контакта глаз составляет около 0.6 их длины. Парные глазки сублатеральные по отношению к глазам, поперечно-овальные, темно-коричневые с узким белым ободком. Их размеры 0.18 × 0.13 мм. Длина глазков в 1.4 раза меньше их ширины. Расстояние между внутренними краями глазков около 0.45, между наружными — 0.98 общей ширины глаз (рис. 3, 3).

Длина последнего членика нижнечелюстных щупиков составляет около 0.64–0.65 длины предпоследнего членика. Их 5-й членик в 1.2–1.3 раза длиннее 4-го членика. Вентральная поверхность 2–5-го члеников нижнечелюстных щупиков со множеством длинных бесцветных тонких щетинок, наиболее густых на 2–4-м члениках. Дорсальная поверхность седьмого членика с 6–7, шестого — с 7–8, пятого — с 5 бесцветными (включая вершины) зубьевидными щетинками (рис. 3, 4). Нижнечелюстные и нижнегубные щупики без мелких прижатых щетинок. Последний членик нижнегубных щупиков трапециевидный с незначительно закругленной вершиной с 16–19 сравнительно крупными сенсиллами, удлиненно треугольными со слабо притупленными вершинами (рис. 3, 5). Длина этого членика в 1.9 раза больше ширины, а отношение ширины верхнего основания к ширине нижнего основания около 1.6. Нижние челюсти (максиллы) своеобразного строения. Их основные функционирующие органы состоят из внешней широкой лопасти (галеа) и внутренней, сравнительно сложно устроенной лацинии для отделения и перетирания пищи. Лациния включает две небольшие лопаточковидные лопасти с пучком сравнительно тонких щупалец. Снаружи к ним примыкает обособленный и хорошо развитый орган с удлиненными боковыми отростками, по-видимому, для захвата и подачи к ротовому отверстию измельченных частиц пищи.

Передние и средние голени и бедра расширенные (табл. 8). Наиболее короткие — средние ноги, их общая длина короче длины передних ног в 1.02, задних — в 1.05 раза. Отношение длины апикального членика задней лапки к ее общей длине около 0.36. Вентральная поверхность лапок и голеней с двумя рядами игловидных, бесцветных щетинок, распределение которых приведено в табл. 9. Бедра,

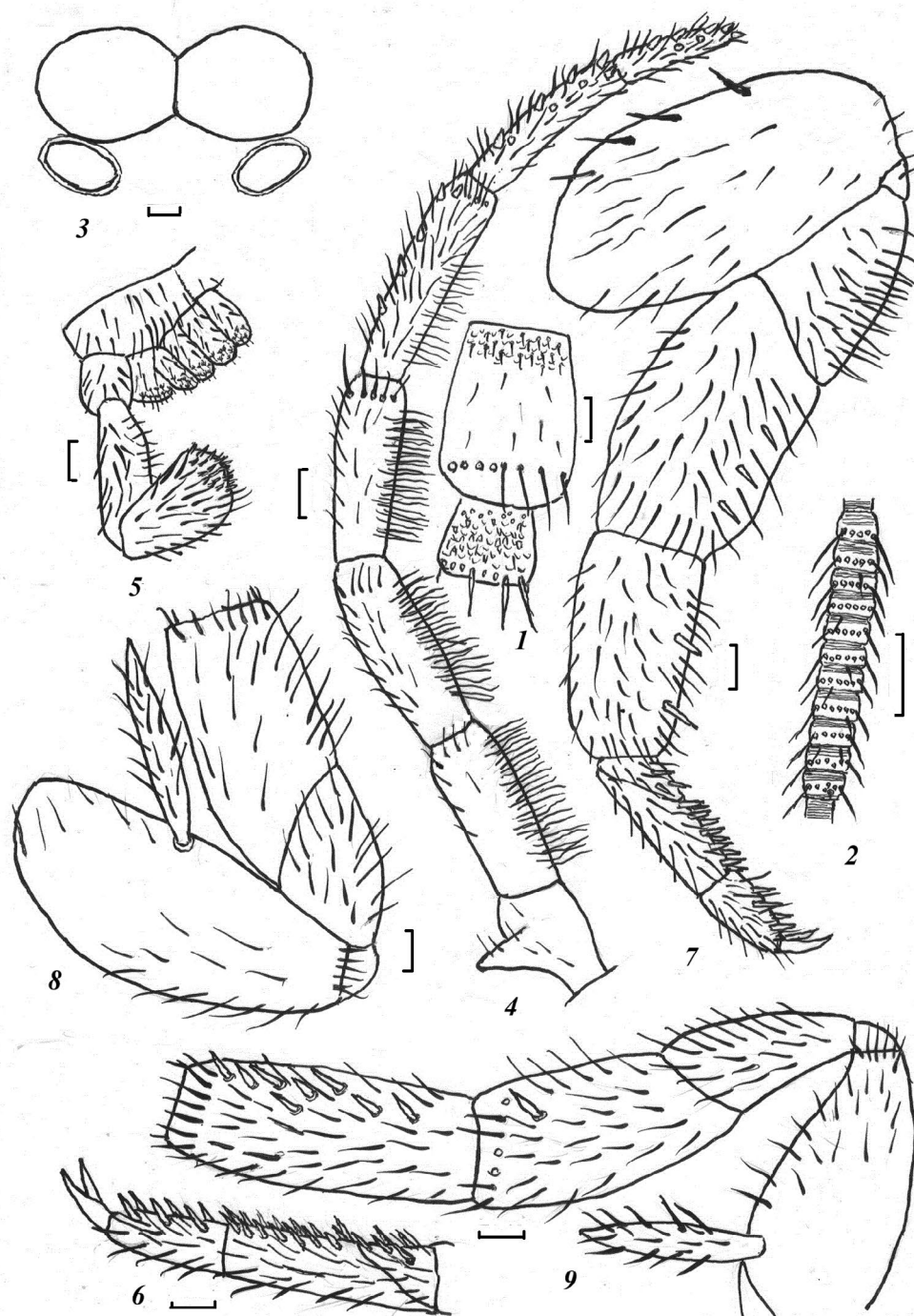


Рис. 3. *Allopsontus peculiaris* sp. n., детали строения самца (голотип): 1 – основной членок (скапус) и ножка (педицеллус) усика; 2 – цепочка дистальной части жгутика усика; 3 – глаза и парные глазки; 4 – нижнечелюстной шупик; 5 – нижнегубной шупик и часть нижней губы; 6 – лапка задней ноги; 7 – передняя нога (лапка, голень, бедро, вертлуг и тазик); 8 – бедро, вертлуг и тазик средней ноги с грифельком; 9 – голень, бедро, вертлуг и тазик задней ноги с грифельком. Масштаб 0.1 мм

Fig. 3. *Allopsontus peculiaris* sp. n., details of male morphology (holotype): 1 – scapus and pedicellus of antennae; 2 – chain of distal part of flagellum; 3 – compound eyes and paired ocelli; 4 – maxillary palp; 5 – labial palp and part of the lower lip; 6 – tarsus of hind leg; 7 – fore leg (tarsus, tibia, femur, trochanter and coxa); 8 – femur, trochanter and coxa of middle leg with stylus; 9 – tibia, femur, trochanter and coxa of hind leg with stylus. Scale bar 0.1 mm

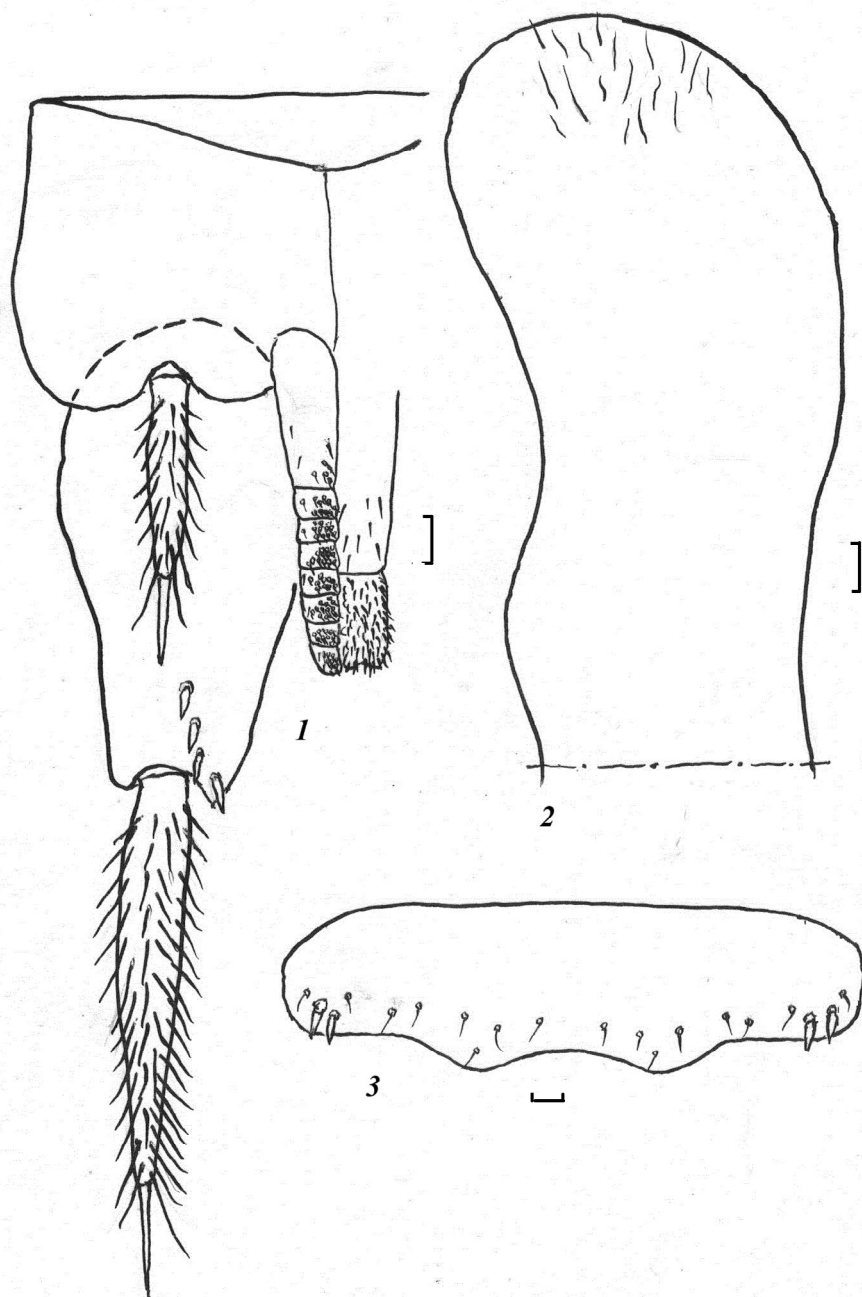


Рис. 4. *Allopsontus peculiaris* sp. n., детали строения самца (голотип): 1 – пенис и парамер с кокситом IX, кокситом и стернитом VIII сегментов брюшка с грифельками; 2 – переднеспинка (часть); 3 – уротергит X с сублатеральными макрохетами и сенсорными щетинками. Масштаб 0.1 мм

Fig. 4. *Allopsontus peculiaris* sp. n., details of male structure (holotype): 1 – penis and paramere with urocoxite IX, urocoxite and urosternite VIII and IX with urostyli; 2 – pronotum (part); 3 – urotergite X with sublateral macrosetae and sensorial setae. Scale bar 0.1 mm

вертлуги и в меньшей мере тазики ног с негустыми, тонкими, умеренно длинными, бесцветными щетинками (рис. 3, 7–9).

Сенсорные поля на передних бедрах самца отсутствуют (рис. 3, 7). Грифельки имеются на тазах средних и задних ног, их длина 0.5–0.6 мм.

Отношение длины грифельков к ширине тазиков средних ног 1.22, задних ног – 1.31 (рис. 3, 8, 9).

Вершинный угол уростернитов тупой, на II–V сегментах брюшка составляет 92° – 98° , на VIII сегменте около 136° . I, VI и VII брюшные кокситы с 1 + 1, II–V – с 2 + 2 выпячивающимися

Таблица 8. Отношения длины к ширине сегментов ног *Allopsontus peculiaris* sp. n.

Table 8. Ratios of length to width of the leg segments in *Allopsontus peculiaris* sp. n.

Сегмент / Segment	Пара ног / Pair of legs		
	передняя / fore	средняя / middle	задняя / hind
Лапка / Tarsus	3.96	4.07	5.35
Голень / Tibia	1.93	1.83	2.60
Бедро / Femur	1.77	2.00	2.08
Тазик / Coxa	2.00	2.22	1.90

Таблица 9. Количество игловидных щетинок на ногах *Allopsontus peculiaris* sp. n.

Table 9. Number of needle-like bristles on the ventral side of leg segments in *Allopsontus peculiaris* sp. n.

Сегмент / Segment		Пара ног / Pair of legs		
		передняя / fore	средняя / middle	задняя / hind
Членики лапки / Tarsal articles	Первый / First	3	4	5
	Второй / Second	10	10	15
	Третий / Third	4	4	6
Голень / Tibia		0	5	8
Бедро / Femur		3	5–6	1

Таблица 10. Морфометрические параметры строения стернитов и кокситов брюшка и распределение макрохет на брюшных тергитах и кокситах самца *Allopsontus peculiaris* sp. n.

Table 10. Morphometric parameters of the structure of urosternites, urtcoxites, urostyli and numbers of sublateral macrosetae on urotergites and urosternites in the male *Allopsontus peculiaris* sp. n.

Сегмент брюшка / Urite	Отношение длин / Ratio of lengths			Вершинный угол уростернитов / Apical angle of urosternites	Количество сублатеральных макрохет / Number of sublateral macrosetae	
	стернитов и кокситов / urosternites and urocoxites	грифельков (без опорных шипов) и кокситов / urostyli (without supporting spines) and urocoxites	опорных шипов и грифельков / supporting spines and urostyli		урококситы / urocoxites	уротергиты / urotergites
II	0.35	0.53	0.38	98	0	0
III–IV	0.40	0.52	0.37	97	0	0
V	0.52	0.54	0.43	92	0	0
VI	0.44	0.55	0.52	95	0	0
VII	0.42	0.56	0.47	96	0	0
VIII	0.21	0.62	0.48	136	0	1 + 1
IX	—	0.88	0.29	—	3 + 4	2 + 2
X	—	—	—	—	—	2 + 2

мешочками. Соотношения длины грифельков, стернитов и кокситов брюшка приведены в табл. 10. Опорные иглы на вершинах брюшных грифельков бесцветные и длинные. Отношение их длины к длине грифельков на II–VIII сегментах брюшка 0.4–0.5, на IX сегменте – 0.3.

Грудные и I–VII брюшные тергиты, а также I–VIII брюшные кокситы без макрохет (рис. 4, 1–2). Уротергиты IX и X с 2 + 2 (рис. 4, 3), VIII с 1 + 1 сублатеральными макрохетами. Урококситы IX с 3 + 4 бесцветными игловидными внутренне-боковыми макрохетами в дистальной части кокситов.

Генитальный аппарат самца с параметрами на IX сегменте брюшка (рис. 4, I). Параметры отчетливо 1 + 7-члениковые, пенис выходит за вершины параметров. Пенис и параметры не доходят до вершин кокситов IX сегмента брюшка на 2.2 ширины его терминального членика. Отношение длины терминального членика пениса к его ширине около 1.45.

Дифференциальный диагноз. *Allopsontus peculiaris* sp. n., самцы которого на I, VI и VII брюшных кокситах с 1 + 1, а на II–V кокситах – с 2 + 2 выпячивающимися мешочками, относится к подроду *Allopsontus* s. str., включающему 24 описанных вида. Это единственный известный вид

подрода, у самца которого на передних бедрах нет сенсорных полей, а на нижнечелюстных и нижнегубных щупиках нет множества мелких прижатых щетинок, параметры отчетливо 1 + 7-члениковые, причем и пенис, и параметры значительно не доходят до вершин кокситов IX сегмента брюшка. Сенсорные поля отсутствуют также на передних бедрах у самца *A. insensilis* (Wygodz., 1974) из Северной Индии, но у него имеется множество мелких прижатых щетинок (setulae) на 5–7-м члениках нижнечелюстных и на 3-м членике нижнегубных щупиков (Wygodzinsky, 1974), параметры 1 + 4–5-члениковые, и пенис и параметры практически достигают вершин кокситов IX.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Каплин В.Г. Новые виды щетинохвосток сем. Machilidae (Insecta, Microcoryphia) из Юго-Восточного Казахстана // Энтомологическое обозрение. 2014. Т. 93. № 2. С. 456–460. [English translation: 2015. *Entomological Review* 94(9) (for 2014): 1320–1322. [https://doi.org/ 10.1134/S0013873814090139](https://doi.org/10.1134/S0013873814090139)].
2. Каплин В.Г. Новые виды щетинохвосток сем. Machilidae (Insecta, Microcoryphia) с Кавказа и из Юго-Восточного Казахстана // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94. № 3. С. 660–683. [English translation: 2015. *Entomological Review* 95(7): 897–917. [https://doi.org/ 10.1134/S0013873815070088](https://doi.org/10.1134/S0013873815070088)].
3. Kaplin V. A new species of the genus *Allopsontus* Silvestri (Archaeognatha: Machilidae) from the Eastern Kazakhstan // *Zootaxa*. 2018. Vol. 4500. No 4. P. 508–516. [https://doi.org/ 10.11646/zootaxa.4500.4.2](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4500.4.2)
4. Kaplin V., Shakula G. New species of Machilidae from Kazakhstan (Archaeognatha) // *Acta Entomologica, Musei Nationalis Pragae*. 2021. Vol. 61. No 2. P. 435–445. [https://doi.org/ 10.37520/aemnp.2021.024](https://doi.org/10.37520/aemnp.2021.024).
5. Wygodzinsky P. Notes and Descriptions of Machilidae from the Old World (Microcoryphia, Insecta) // *American Museum Novitates*. 1974. No 2555. P. 1–21.

REFERENCES

1. Kaplin V.G. New species of bristletails of the family Machilidae (Insecta, Microcoryphia) from the Southeastern Kazakhstan // *Entomological Review*. 2015. Vol. 94. No 9 (for 2014). Pp. 1320–1322. [https://doi.org/ 10.1134/S0013873814090139](https://doi.org/10.1134/S0013873814090139)
2. Kaplin V.G. New species of bristletails of the family Machilidae (Insecta, Microcoryphia) from the Caucasus and Southeastern Kazakhstan // *Entomological Review*. 2015. Vol. 95. No 7. Pp. 897–917. [https://doi.org/ 10.1134/S0013873815070088](https://doi.org/10.1134/S0013873815070088)
3. Kaplin V. A new species of the genus *Allopsontus* Silvestri (Archaeognatha: Machilidae) from the Eastern Kazakhstan // *Zootaxa*. 2018. Vol. 4500. No 4. P. 508–516. [https://doi.org/ 10.11646/zootaxa.4500.4.2](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4500.4.2)
4. Kaplin V., Shakula G. New species of Machilidae from Kazakhstan (Archaeognatha) // *Acta Entomologica, Musei Nationalis Pragae*. 2021. Vol. 61. No 2. P. 435–445. [https://doi.org/ 10.37520/aemnp.2021.024](https://doi.org/10.37520/aemnp.2021.024)
5. Wygodzinsky P. Notes and Descriptions of Machilidae from the Old World (Microcoryphia, Insecta) // *American Museum Novitates*. 1974. No 2555. P. 1–21.

Сведения об авторе

Владимир Григорьевич Каплин – д-р биол. наук, проф., ведущий научный сотрудник, Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация
e-mail: ctenolepisma@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3414-6759>

About the author

Vladimir G. Kaplin – Dr. of Sci. in Biology, prof., Leading Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Pushkin, Russian Federation
e-mail: ctenolepisma@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3414-6759>

Поступила в редакцию 05.02.2026
После доработки 15.03.2026
Принята к публикации 16.03.2026

Received February 05, 2026
Revised March 15, 2026
Accepted March 16, 2026

УДК 595.768.12

DOI: 10.7868/S3034545626050056

Оригинальная статья

**О жуках-листоедах группы *Basilepta geminata*
(Weise, 1922) (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)**

П.В. Романцов¹, А.Г. Мосейко^{2,3,*}

¹Русское энтомологическое общество, Санкт-Петербург, Российская Федерация

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

³Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация

*e-mail: chrysolesha@mail.ru

Аннотация. С острова Борнео описан новый вид жуков-листоедов *Basilepta borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n., характеризующийся крупным слегка уплощенным продолговатым телом, почти правильной пунктировкой надкрылий и слабо расширенными в дистальной половине передними голеньями. *Basilepta geminata* (Weise, 1922) (comb. n.) перенесена из рода *Colasposoma* Laporte, 1833, обозначен лектотип и впервые приведены изображения его внешнего вида, деталей строения и эдеагуса. В составе рода *Basilepta* Baly, 1860 выделена группа видов *geminata* со сходными признаками: крупное (более 6 мм), с верхней стороны металлически окрашенное тело; 2-й и 3-й членики усиков почти равной длины; переднеспинка четко и густо пунктирована, с округленными боками; пунктировка надкрылий почти правильная или со сдвоенными рядами. Составлена определительная таблица для видов этой группы.

Ключевые слова: *Basilepta*, *Colasposoma geminatum* Weise, новый вид, Филиппины, Борнео

Финансирование. Работа А.Г. Мосейко выполнена на основе коллекции Зоологического института РАН в рамках тем государственного задания № 125012901042–9 и FGEU-2025–0006.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией по биоэтике Межрегиональной общественной организации “Русское энтомологическое общество” (выписка из протокола заседания Комиссии — Заключение № 3, от 14 февраля 2026 г.).

Вклад авторов. 50% каждым автором.

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

Благодарности. Авторы выражают благодарность Йоханнесу Бергстену, куратору коллекции в Музее естественной истории, Стокгольм, Швеция. Первый автор также благодарит своего покойного друга А.А. Клименко, который был его компаньоном во время полевых работ в Малайзии в 2012–2014 годах, совершил несколько самостоятельных экспедиций на о-в Борнео и передал ему весь материал по жукам-листоедам, собранный во время этих экспедиций.

Ссылка для цитирования: Романцов П.В., Мосейко А.Г. О жуках-листоедах группы *Basilepta geminata* (Weise, 1922) (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 53–63 <https://doi.org/10.7868/S3034545626050056>

On Leaf Beetles from *Basilepta geminata* (Weise, 1922) Species Group (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)

P.V. Romantsov^{1,*}, A.G. Moseyko^{2,3,*}

¹Russian Entomological Society, St. Petersburg, Russian Federation

²Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation

³All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Pushkin, Russian Federation

*e-mail: chrysolesha@mail.ru

Abstract. A new species of leaf beetle, *Basilepta borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n., is described from Borneo. It is characterized by a large, slightly flattened, elongated body, almost regular punctuation of the elytra, and protibiae slightly widened in the distal half. *Basilepta geminata* (Weise, 1922) (comb. n.) is transferred from the genus *Colasposoma* Laporte, 1833, a lectotype is designated and images of its habitus, structural details and aedeagus are provided for the first time. Within the genus *Basilepta* Baly, 1860, a group of species *geminata* showing similar characters is proposed: a large (over 6 mm) body with a metallic color on the upper side; antennomeres II and III having almost equal length; the pronotum distinctly and densely punctuated, with rounded sides; punctuation of the elytra is almost regular or in double rows. A key to the species of this group have been compiled.

Keywords: *Basilepta*, *Colasposoma geminatum* Weise, new species, Philippines, Borneo

Funding. The study of A.G. Moseyko was based upon the collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, performed within the framework of the State Projects no. 125012901042–9 and FGEU-2025–0006.

Ethics declarations. This work does not involve human or animal studies that meet the criteria of Directive 2010/63/EU. The compliance with international ethical standards has been confirmed by the Bioethics Committee of Interregional Public Organization Russian Entomological Society (extract from the minutes of the Committee meeting – Conclusion No. 3, dated February 14, 2026).

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

Authors contribution. 50% by each author.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to Johannes Bergsten, curator of the collection of Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm. The first author also thanks his late friend A.A. Klimenko, who accompanied him during the fieldwork in Malaysia in 2012–2014, made several independent expeditions to Borneo and provided him all leaf beetles material collected during these expeditions.

For Citation: Romantsov P.V., Moseyko A.G. On Leaf Beetles from *Basilepta geminata* (Weise, 1922) Species Group (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 53–63. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050056>

Работа основана на изучении сборов А.А. Клименко, сделанных в Малайзии (о-в Борнео) в 2014 г., и типовых экземпляров *Basilepta geminata* (Weise, 1922), хранящихся в Национальном музее естественной истории (Стокгольм). Исследование этого материала позволило выделить новую видовую группу в составе рода *Basilepta*, описать новый для науки вид, а также уточнить таксономический статус и морфологические характеристики ранее описанных видов.

Для мест хранения материала использованы следующие обозначения:

NHR — Национальный музей естественной истории, Стокгольм, Швеция;

PR — коллекция П.В. Романцова, С.-Петербург, Россия;

ZIN — Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Авторские фотографии изготовлены с помощью цифровой камеры Canon EOS80D с объективом Canon EF 70–200mm f/4.0L IS USM. При фотографировании габитусов система была дополнена инвертированным объективом: Olympus OM-System Zuiko Auto-T 100 mm f/2.8; эдеагусов — инвертированным объективом Canon EF-S24mm F/2.8 STM; для сперматек в дополнение к вышеперечисленному оборудованию использован Canon Extender EF 1.4 X II. Все фотографии сделаны послойным методом; изображения, выполненные в разных фокальных плоскостях, объединены с использованием программного обеспечения Zerene Stacker Professional 1.04.

Все измерения проводились с использованием окулярной сетки, установленной на стереомикроскопе МБС-20. Размеры антенномеров даны в условном масштабе, единица соответствует 0.025 мм.

Так как термины “фронтотриптеус” и “лоб” не могут быть использованы одновременно, в настоящей статье вводятся термины “базальная часть фронтотриптеуса”, соответствующая традиционному лбу, и “апикальная часть фронтотриптеуса”, соответствующая традиционному триптеусу или фронтотриптеусу.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Представителей подсемейства Eumolpinae с Зондских островов и Филиппин начали массово описывать со второй половины XIX в., и очень многие из них до сих пор известны только по первоописаниям. Из классических работ, важных для понимания подсемейства, стоит упомянуть работы Бэйли (Baly, 1864, 1867), определители жуков-листоедов Китая и Кореи (Gressitt, Kimoto, 1961), Индокитаю (Kimoto, Gressitt, 1982), а также

каталоги жуков-листоедов Юго-Восточной Азии (Kimoto, 1985) и Малайзии (Mohamedsaid, 2004).

Род *Basilepta* Baly, 1860 — один из крупнейших в подсемействе Eumolpinae, включает около 400 описанных видов и широко распространен в Ориентальной и Палеарктической областях. Наибольшее разнообразие этого рода отмечается в тропической Азии, множество видов до сих пор остаются неописанными.

При изучении типовых экземпляров рода *Colasposoma* Laporte, 1833, оказалось, что вид *C. geminatum* Weise, 1922 на самом деле относится к роду *Basilepta* и должен быть перенесен в него. А в сборах А.А. Клименко с о-ва Борнео были обнаружены экземпляры нового вида, очень близкого к указанному выше. Эти виды образуют компактную группу, описанию которой посвящена данная работа.

Группа видов *geminata*

Сюда относятся виды, обладающие следующим набором признаков: крупное (более 6 мм), металлически окрашенное с верхней стороны тело; 2-й и 3-й членики усиков почти равной длины; переднеспинка с равномерно округленными боками и четко и густо пунктированной поверхностью; надкрылья с пунктировкой, сгруппированной в почти правильные или вдвоенные ряды; передние голени, особенно у самцов, расширены в дистальной половине; эдеагус при взгляде сбоку отчетливо расширен перед вершиной. Эта комбинация признаков не встречается у других представителей рода из исследуемого региона. Виды этой группы известны с Филиппин (о-в Лусон) и с Больших Зондских островов (о-в Борнео). Для определения видов этой группы составлена предложенная ниже определительная таблица.

Basilepta borneogeminata

Romantsov et Moseyko sp. n.

Материал. Голотип самец (PR), Малайзия, остров Борнео, штат Сабах, “MALAYSIA, S Borneo, Sabah, ~16 km NW Tambunan, Crocker Range, h~1660m, at light, N05°48'47", E116°20'16" 27–31.V.2014 A. Klimenko leg.”. Паратип: 1 ♀, Малайзия, остров Борнео, штат Сабах, “MALAYSIA, S Borneo, Sabah, Nabawan dist., h~530m, ~7 km N Pensiangan vill., at light N04°35'16", E116°19'27" 27–31.V.2014 A. Klimenko leg” (ZIN).

Описание. Самец. Голотип. Тело удлинненное и слегка округленное на боках, сужено к вершинам, примерно в 1.9 раза длиннее ширины. Голова металлически-зеленая с коричневой верхней губой и зачерненными ротовыми органами. Переднеспинка металлически-зеленая, на большей части поверхности (за исключением боковых

краев) с явственным медным оттенком. Надкрылья металлически-зеленые, узкое боковое окаймление надкрылий с синим оттенком. Усики коричневые, 4–11-й членики затемнены на большей части их поверхности (за исключением вершин). Ноги черные с легким металлически-зеленым оттенком, более заметным на бедрах. Нижняя сторона черная, блестящая. Внешний вид как на рис. 1Б.

Голова блестящая; апикальная часть фронтотрипеуса и темя довольно густо покрыты крупными точками с блестящими промежутками. Верхняя губа поперечная, с почти прямым передним краем, ее поверхность матовая, покрыта густой микроскульптурой; мандибулы среднего размера. Базальная часть фронтотрипеуса выпуклая с глубокими и умеренно узкими окологлазничными бороздками, заканчивающимися около верхних наружных углов лобных бугорков; базальная часть фронтотрипеуса соединена с апикальной очень широкой перемычкой. Лобные бугорки довольно большие, вытянутые, умеренно выпуклые, сильно блестящие, четко отграничены от поверхности и апикальной и базальной частей фронтотрипеуса. Дистальный край фронтотрипеуса с очень слабой и неглубокой, широкой выемкой посередине. Глаза выпуклые, довольно большие, овальные, в 1.53 раза длиннее ширины, со слабой выемкой на их внутреннем крае. Базальная часть фронтотрипеуса между глазами умеренно широкая, в 1.53 раза шире поперечного диаметра глаза и в 2.17 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики длинные, их вершинный членик слегка веретеновидный с острой вершиной, немного уже предыдущего членика. Усики примерно в 1.55 раза короче длины тела, покрыты редкими щетинками, членики начиная с 4-го также опушены и заметно расширяются от основания до вершины (особенно 7–9-й членики). Соотношение длины члеников — 18 : 11 : 12 : 18 : 19 : 15 : 18 : 17 : 17 : 16 : 20, их ширины — 8 : 5 : 4 : 5 : 6 : 6.5 : 7 : 6.5 : 6 : 6 : 6.

Переднеспинка примерно в 1.6 раз шире своей длины, наиболее широкая в базальной трети. Диск переднеспинки покрыт микроскульптурой и четкими, довольно крупными точками (несколько более крупными по бокам). Бока переднеспинки округлены (сильнее в базальной трети), сужаются к передним углам. Боковое окаймление довольно узкое, почти по всей длине примерно в 5.5 раза уже, чем длина второго членика усиков, слегка отогнутое, с отчетливой почти прямоугольной выемкой позади передних углов. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края на небольших, почти прямоугольных, выступающих в стороны передних углах переднеспинки (рис. 2Г).

Нотостернальные швы соприкасаются с передним краем переднегруди на расстоянии от ее передних углов и далее идут вдоль этого края до углов. Таким образом, гипомеры довольно широко соприкасаются с передним краем переднегруди, хотя и отделены от него швом. Боковые ветви переднегруди непунктированные, а гипомеры в крупной негустой пунктировке. Передние края боковых ветвей переднегруди прямые. Передний край стернита переднегруди не загнут вниз. Межтазиковый отросток переднегруди очень широкий, значительно шире передних тазиков, его поверхность покрыта довольно редкими, очень крупными точками и отдельными мелкими волосками. Межтазиковый отросток среднегруди менее широкий, примерно равен по ширине средним тазикам, его поверхность почти гладкая, лишь с отдельными, очень мелкими точками и волосками. Задние углы переднеспинки тупоугольные, не точащие. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры с легкой микроскульптурой, местами с редкими точками и разреженными, мелкими волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко с мелкой микроскульптурой и точками; местами с редкими короткими, полуприжатыми, изогнутыми волосками.

Щиток слегка продолговатый, в 1.12 раза длиннее ширины, с широко округленной вершиной, блестящий, с очень тонкой, нечеткой микроскульптурой, без точек.

Длина надкрылий примерно в 1.36 раза длиннее их общей ширины и в 2.5 раза длиннее переднеспинки. Надкрылья слабо выпуклые, с боковыми скатами, довольно круто спадающими в базальной трети и далее более полого; боковой край надкрылий умеренно узкий, слегка отогнутый, при осмотре сверху виден почти на всем протяжении, за исключением короткого участка под плечевыми бугорками. Пунктировка лишь слегка крупнее, чем на переднеспинке, собрана в 9 почти правильных рядов (не считая прищиткового ряда), к вершине надкрылий точки становятся меньше. Дополнительные точки имеются только позади базальной выпуклости между 5–7-м рядами. При взгляде сбоку пунктировка на боковом крае надкрылий в районе плечевого бугорка полностью упорядоченная (рис. 1Г). Плечевые бугорки крупные, сильно выпуклые. Базальная выпуклость слабо развита. Промежутки широкие, покрыты тонкой микроскульптурой, на большей части диска почти плоские, лишь промежуток вдоль бокового края слабо выпуклый. Эпиплевры довольно широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, лишь немного не доходя до вершин. Их поверхность блестящая, не пунктированная, лишь местами с тонкой микроскульптурой, отделена от надкрылий

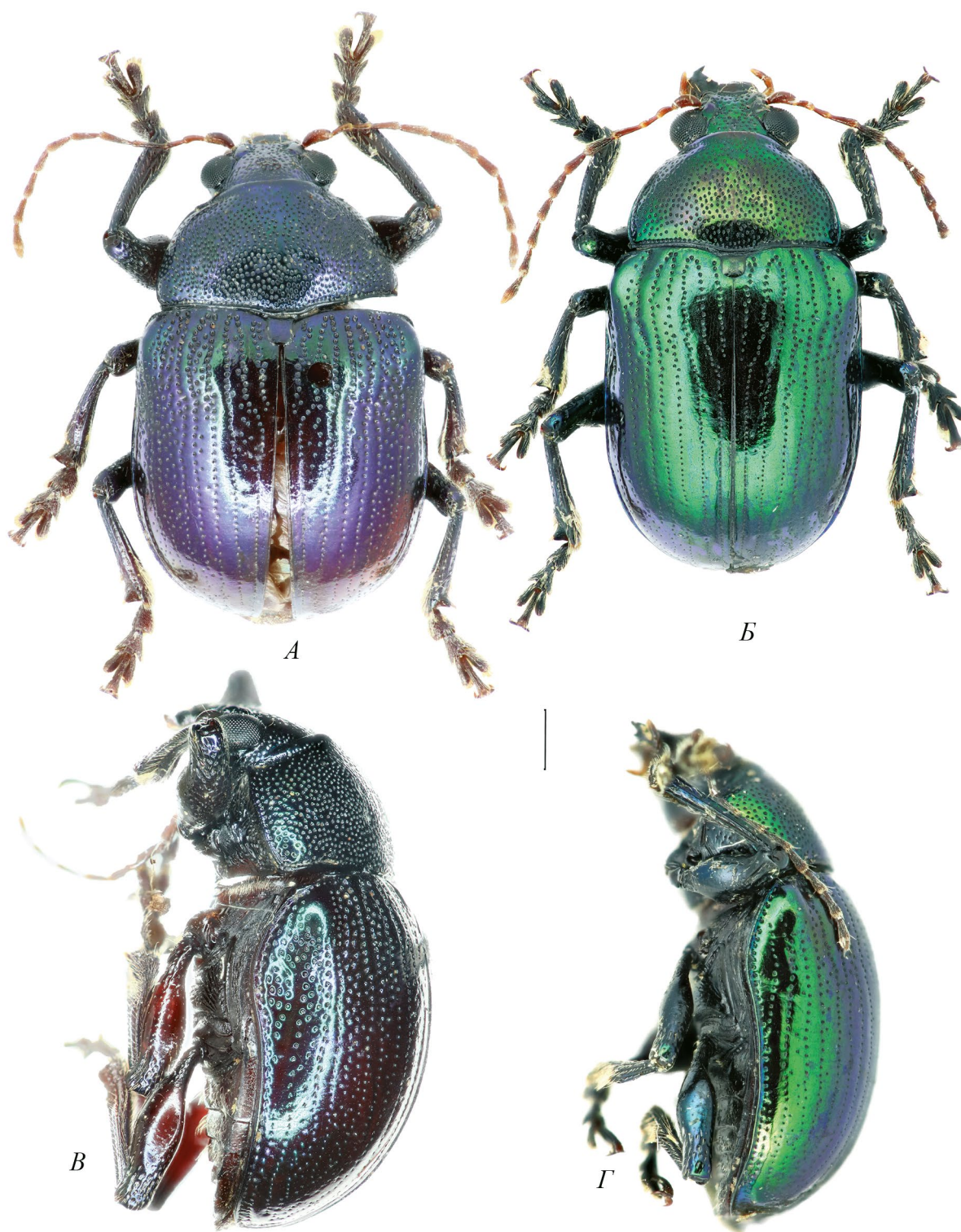


Рис. 1. *Basilepta*, внешний вид сверху (А, Б) и сбоку (В, Г): А, Б — *B. geminata* (Weise, 1922), самец, лектотип; В, Г — *B. borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n., самец голотип. Масштаб 1 мм

Fig. 1. *Basilepta*, habitus, dorsal view (А, Б) and lateral view (В, Г): А, Б — *B. geminata* (Weise, 1922), male, lectotype; В, Г — *B. borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n., male holotype. Scale 1 mm

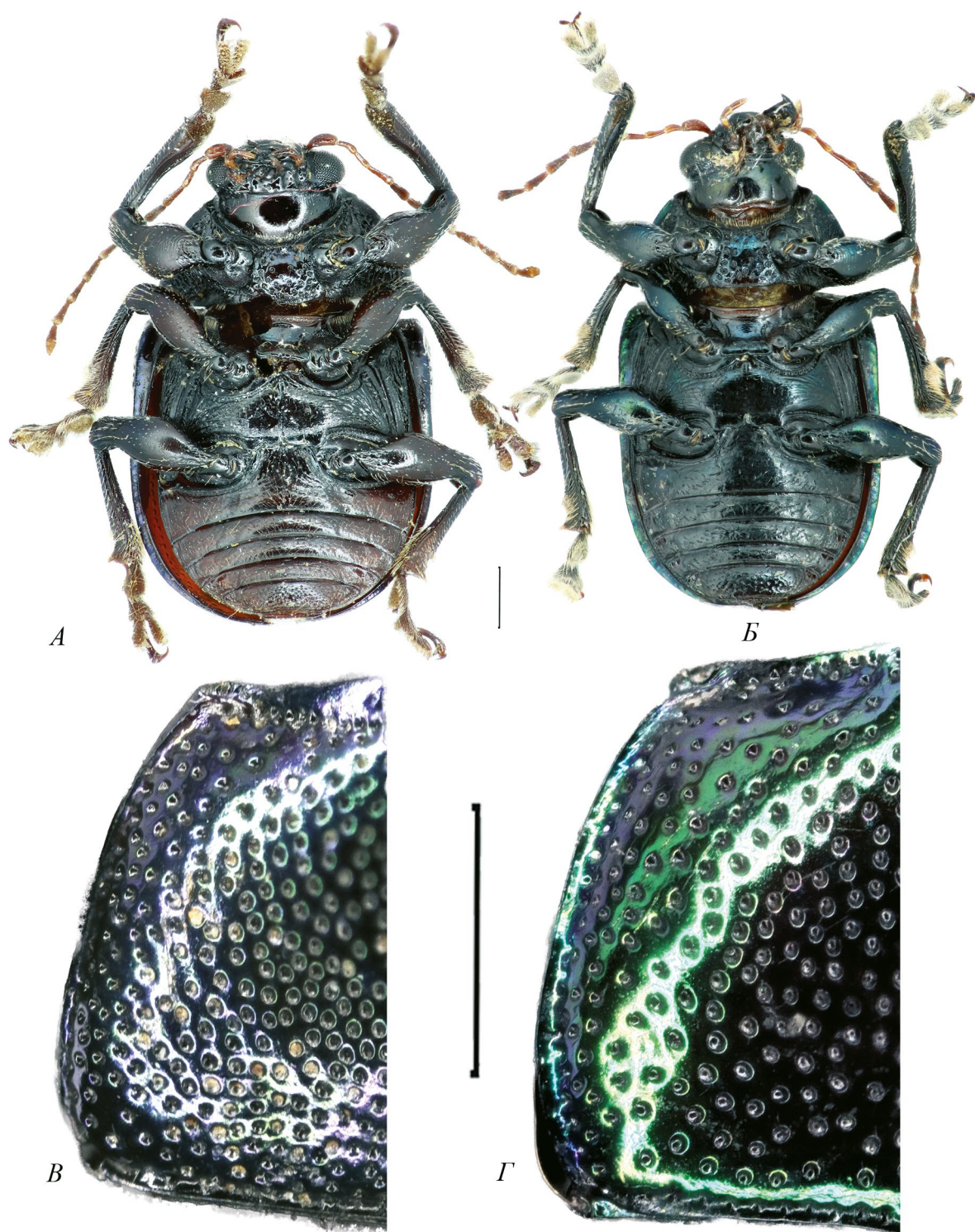


Рис. 2. *Basilepta*, внешний вид снизу (А–Б) и переднеспинка (Б–Г): А, Б – *B. geminata* (Weise, 1922), самец, лектотип; Б, Г – *B. borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n., самец, голотип. Масштаб 1 мм

Fig. 2. *Basilepta*, habitus, dorsal view (А–Б) and pronotum (Б–Г): А, Б – *B. geminata* (Weise, 1922), male, lectotype; Б, Г – *B. borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n., male holotype. Scale 1 mm

по всей длине четким бортиком и узко окаймлена. Вид снизу как на рис. 2Б.

Ноги умеренно длинные, со слегка утолщенными бедрами (передние и задние несколько толще средних, с более выпуклой нижней стороной); все бедра без зубчика. Передние голени заметно расширены в дистальной половине, при взгляде сбоку на нижней стороне голени заметен изгиб, образующийся в месте начала расширения (рис. 3А). Средние и задние голени очень слабо расширяются к вершине, с покрытой торчащими щетинками выемкой на верхней стороне перед вершинами. Все голени с низкими, слабо выраженными продольными килями. 1-й членик передних и средних лапок несколько расширен и уплощен (примерно равной длины и ширины), слабо расширяется к вершине. Первый петатарсомер длинный, в форме треугольника; 2-й членик маленький; 3-й членик самый широкий.

Пятый вентрит брюшка с почти прямой вершиной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий слабо выпуклый, без срединной бороздки.

Эдеагус (рис. 3В–3Г) довольно толстый, с округленной вершиной, в профиль отчетливо расширен перед вершиной. Нижняя сторона эдеагуса с неглубоким продольным вдавлением в апикальной трети. Длина эдеагуса 2.1 мм, ширина 0.55 мм.

Длина тела 7.3 мм, ширина 3.8 мм.

Изменчивость. Окраска тела довольно стабильная, различия между экземплярами очень незначительные и выражаются лишь в интенсивности металлически-зеленой окраски надкрылий (слегка более яркой у самки паратипа). У паратипа 2-й членик усиков слегка (в 1.08 раза) длиннее 3-го.

Половой диморфизм. Самка похожа на самца, но имеет несколько более широкую базальную часть фронтоклипеуса, которая в 1.66 раза больше поперечного диаметра глаза и в 2.04 раза уже ширины головы с глазами; несколько более мелкую пунктировку надкрылий, а также очень слабо расширенные в дистальной половине передние голени. Сперматека как на рис. 3Ж; длина сперматеки 0.45 мм. Длина тела самки 7.9 мм.

Дифференциальный диагноз. Этот новый вид легко отличается от других малазийских *Basilepta* крупным металлически окрашенным телом, четко пунктированной переднеспинкой с равномерно закругленными боками и надкрыльями, точки на которых упорядочены в почти правильные ряды. Другие немногочисленные металлически окрашенные представители этого рода с о-ва Борнео отличаются заметно меньшим размером тела и другими признаками (угловато расширенными в средней части боками переднеспинки, 3-м члеником усиков, который заметно

длиннее второго и т.д.). Бейли (Baly, 1867) разделил малайских *Basilepta* на несколько условных групп. По предложенной им классификации *B. borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n. должен был бы относиться к группе “С”, представители которой имеют нитевидные усики и продолговатое металлически окрашенное тело. Из этих видов только *B. tuberculata* (Baly, 1867) с Сулавеси, имеющий крупное тело и пунктированную переднеспинку, может быть сближен с нашим новым видом. Но *B. tuberculata* легко отличается от нового вида бугорками в базальной части надкрылий и неравномерно округленными боковыми краями переднеспинки.

Более всего описываемый новый вид похож на *B. geminata* (Weise, 1922) с Филиппин, который был описан в составе рода *Colasposoma* и в этой статье перенесен в род *Basilepta*. Эти два вида по совокупности сходных морфологических признаков образуют одну видовую группу *geminata* (обозначенную выше) и легко отличаются друг от друга (см. приведенную ниже определительную таблицу).

Распространение — остров Борнео (Сабах).

Этимология. Название вида указывает на географическое распространение вида, а также на его сходство с *B. geminata*.

Basilepta geminata (Weise, 1922) comb. n.

Colasposoma geminatum Weise, 1922: 480.

Материал. Филиппины, о-в Лусон, 1♂ лектотип [обозначен здесь], с четырьмя этикетками (рис. 3З): “Mt. Liman, Luzon”, “NHRC-JLKB000041554”, “*Colasposoma geminatum m*”, “TYPUS” [первая и третья рукописные, остальные печатные, четвертая красная] (NHR); 1♀, 1♂ паралектотипы, с двумя этикетками: “Mt. Liman, Luzon”, “NHRC-JLKB000041555” у самки (рис. 3И) и “Mt. Liman, Luzon”, “NHRC-JLKB000041556” у самца.

Переописание. Лектотип. Тело умеренно удлинненное (примерно в 1.65 раза длиннее ширины), коренастое, слегка округленное на боках, сужено к вершинам. Верхняя сторона тела темно-синего цвета с зеленоватым оттенком на переднеспинке и в основании надкрылий. Верхняя губа темно-коричневая, ротовые органы черные. Усики коричневые с затемненными 4–11-м члениками. Ноги черные с синим оттенком, более заметным на бедрах. Нижняя сторона черная, блестящая. Внешний вид как на рис. 1А.

Голова блестящая; апикальная часть фронтоклипеуса и темя густо покрыты крупными точками (несколько более мелкими на темени) с узкими, блестящими промежутками. Верхняя губа поперечная, с почти прямым передним краем, ее



Рис. 3. *Basilepta*, передняя голень (А–Б), эдеагус (Б–Е), сперматека (Ж) и этикетки (З–И): А, Б–Г, Ж – *B. borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n. (А, Б–Г – самец, голотип, Ж – самка, паратип); Б, Д–Е, З–И – *B. geminata* (Weise, 1922) (Б, Д–Е, З – самец, лектотип, И – самка, паралектотип. Масштаб, мм: А–Е – 1.0, Ж – 0.25, З–И – 3

Fig. 3. *Basilepta*, protibia (А–Б), aedeagus (Б–Е), spermatheca (Ж) and labels (З–И): А, Б–Г, Ж – *B. borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n. (А, Б–Г – male, holotype, Ж – female, paratype); Б, Д–Е, З–И – *B. geminata* (Weise, 1922) (Б, Д–Е, З – male, lectotype, И – female, paralectotype. Scale, mm: А–Е – 1.0, Ж – 0.25, З–И – 3

поверхность матовая, покрыта густой микроскульптурой; мандибулы среднего размера. Базальная часть фронтоклипеуса выпуклая с неглубокими и очень узкими окологлазничными бороздками, заканчивающимися около верхних наружных углов лобных бугорков; соединена с его апикальной частью очень широкой перемычкой. Лобные бугорки довольно большие, вытянутые, умеренно выпуклые, сильно блестящие, четко отграничены от поверхности апикальной и базальной частей фронтоклипеуса. Дистальный край фронтоклипеуса почти прямой. Глаза выпуклые, довольно большие, овальные, в 1.46 раза длиннее ширины, со слабой выемкой на их внутреннем крае. Базальная часть фронтоклипеуса между глазами довольно широкая, в 1.8 раза шире поперечного диаметра глаза и примерно в 2.04 раза уже ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики довольно длинные, их вершинный членик умеренно длинный, с острой вершиной, немного уже предыдущего членика. Усики умеренно длинные (примерно в 1.56 раза короче длины тела), покрыты редкими щетинками, членики начиная с 4-го также опушены и заметно расширяются от основания до вершины (особенно 7–8-й членики). Соотношение длины члеников — 19 : 13 : 12 : 20 : 20 : 19 : 19 : 17 : 18 : 16 : 21, их ширины — 8 : 5 : 4 : 5 : 6 : 6 : 6.5 : 6.5 : 5 : 5.5 : 6.

Переднеспинка примерно в 1.7 раз шире своей длины, наиболее широкая в базальной трети. Диск переднеспинки покрыт густыми и крупными точками, несколько более крупными и густыми по бокам. Узкие промежутки между точками блестящие, местами с едва заметной микроскульптурой. Бока переднеспинки округлены (несколько сильнее в базальной трети), сужаются к передним углам. Боковое окаймление в виде тонкого кантика: очень узкое, (примерно в 12–13 раз уже, чем длина второго членика усиков), не отогнутое; с очень слабой выемкой позади передних углов. Передние щетинконосные поры находятся на окаймлении переднего края на маленьких, тупоугольных, очень слабо выступающих в стороны передних углах переднеспинки (рис. 2*B*). Нотостернальные швы соприкасаются с передним краем переднегруди на расстоянии от ее передних углов и далее идут вдоль этого края до углов. Таким образом, гипомеры довольно широко соприкасаются с передним краем переднегруди, хотя и отделены от него швом. Боковые ветви переднегруди непунктированные, а гипомеры в крупной негустой пунктировке. Передние края боковых ветвей переднегруди прямые. Передний край стернита переднегруди не загнут вниз. Межтазиковый отросток переднегруди очень широкий, значительно шире передних тазиков, его поверхность покрыта очень редкими и крупными точками, перед проксимальным краем имеется полностью лишенный пунктировки участок.

Межтазиковый отросток среднегруди менее широкий, примерно равен по ширине средним тазикам, его поверхность гладкая и блестящая. Задние углы переднеспинки тупоугольные, не точащие. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры продольно морщинистые. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко с мелкой микроскульптурой и редкими, мелкими точками (более крупными и густыми на апикальном стерните); а также с редкими волосками (по бокам более короткими, в центральной части 1–3-го стернитов более длинными).

Щиток продолговатый, в 1.3 раза длиннее ширины, с широко округленной вершиной, блестящий, гладкий, лишь с несколькими точками около основания и очень тонкой, нечеткой микроскульптурой.

Длина надкрылий примерно в 1.11 раза длиннее их общей ширины и в 3.1 раза длиннее переднеспинки. Надкрылья сильно выпуклые, с боковыми скатами, довольно круто спадающими (особенно в базальной трети), боковой край надкрылий узкий, слабо отогнутый, при осмотре сверху виден почти на всем протяжении (за исключением короткого участка под плечевыми бугорками). Пунктировка заметно крупнее, чем на переднеспинке, собрана в 9 частично спутанных рядов (не считая прищиткового ряда) с дополнительными точками в междурядьях, особенно многочисленными позади базальной выпуклости между 3–9-м рядами, где пунктировка выглядит почти полностью спутанной; в апикальной трети точечные ряды почти правильные. При взгляде сбоку пунктировка на боковом крае надкрылий в районе плечевого бугорка выглядит полностью спутанной (рис. 1*B*). Точки в рядах и междурядьях наиболее крупные в базальной части, далее мельчают. Плечевые бугорки крупные, сильно выпуклые. Базальная выпуклость слабо развита. Промежутки на большей части поверхности широкие, гладкие (кое-где с очень тонкой микроскульптурой); за исключением области ниже базальной выпуклости между 3–9-м рядами, где они узкие, выпуклые, местами морщинистые. Эпиплевры довольно широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, лишь немного не доходя до вершин. Их поверхность блестящая, не пунктированная, местами с тонкой микроскульптурой, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена. Вид снизу как на рис. 2*A*.

Ноги умеренно длинные, со слегка утолщенными бедрами (передние и задние несколько толще средних, с более выпуклой нижней стороной); все бедра без зубчика. Передние голени сильно и довольно резко расширены в дистальной половине, при взгляде сбоку на нижней стороне

с довольно сильным изгибом перед этим расширением (рис. 3Б). Средние и задние голени равномерно расширяются к вершине, с покрытой торчащими щетинками выемкой на верхней стороне перед вершинами. Все голени с низкими, слабо выраженными продольными килями. 1-й членик передних и средних лапок несколько расширен и уплощен (примерно равной длины и ширины). 1-й членик передних лапок треугольный, довольно сильно расширяется к вершине. 1-й членик средних лапок сердцевидный. 1-й членик задних лапок слабо удлиннен (лишь немного длиннее, чем 1-й членик передних лапок), треугольный; 2-й членик маленький; 3-й членик самый широкий.

Пятый вентрит брюшка с почти прямой вершиной; его боковые стороны не зазубрены. Пигидий слабо выпуклый, без срединной бороздки.

Эдеагус (рис. 3Д–3Е) толстый, с более или менее округленной вершиной, в профиль отчетливо расширен перед вершиной. Нижняя сторона эдеагуса с неглубоким, довольно широким продольным вдавлением в апикальной трети. Длина эдеагуса 2 мм, ширина 0.55 мм.

Длина тела 7.6 мм, ширина 4.6 мм.

Изменчивость. Окраска верхней стороны тела у обоих паралектотипов металлически-зеленая, переднеспинка и основание надкрылий с явственным медным оттенком, боковое окаймление надкрылий с легким синим оттенком. У паралектотипа (самки) 2-й и 3-й членики усиков примерно равной длины.

Половой диморфизм. Самка похожа на самцов, но имеет более широкую базальную часть фронтоклипеуса, которая в 2.13 раза больше поперечного диаметра глаза и в 1.81 раза уже ширины головы с глазами, а также менее расширенные в дистальной половине передние голени. Боковая сторона надкрылий со слабо развитым, слегка выпуклым длинным пологим килем, который начинается под плечевым бугорком и который заметен почти до апикального склона. Длина тела самки 8.5 мм.

Замечания. Вайзе (Weise, 1922) описал этот вид в составе рода *Colasposoma*, вероятно руководствуясь его габитусом (крупное, коренастое тело), который действительно более характерен для представителей этого рода. Однако все три типовых экземпляра имеют коготки с зубцом при основании, голени с выемкой на верхней стороне перед вершиной, что свидетельствует о принадлежности их к роду *Basilepta* (у представителей рода *Colasposoma* коготки раздвоенные, а голени простые без выемки).

Распространение — Филиппины (остров Лусон).

Определительная таблица для видов из группы *geminata*

1 (2) Тело (рис. 1А, 1В) выпуклое, коренастое (в 1.67–1.73 раза длиннее ширины). Базальная часть фронтоклипеуса более широкая (примерно в 1.8 раза у самца и в 2.1 раза у самки шире поперечного диаметра глаза). Боковое окаймление переднеспинки (рис. 2В) очень узкое, не отогнутое (в виде тонкого кантика), с очень маленькой, едва заметной выемкой позади слабо выступающих в боковую сторону передних углов. Пунктировка верхней стороны тела более грубая и густая. Точки на надкрыльях упорядочены в ряды, с дополнительными точками примерно такого же размера в междурядьях. При взгляде сбоку пунктировка на боковом крае в районе плечевого бугорка выглядит полностью спутанной (рис. 1В). Боковая сторона надкрылий у самок со слабо развитым, слегка выпуклым длинным пологим килем, который начинается под плечевым бугорком и который заметен почти до апикального склона. Передние голени (особенно у самцов) в значительной степени и довольно резко расширены в дистальной половине (рис. 3Б). Боковые стороны средне- и заднегруди отчетливо продольно морщинистые (рис. 2А). Длина тела 6.5–8.5 мм. Филиппины.....*Basilepta geminata* (Weise, 1922)

2 (1) Тело (рис. 1Б, 1Г) слегка уплощенное, продолговатое (примерно в 1.9 раза длиннее ширины). Базальная часть фронтоклипеуса более узкая (примерно в 1.5 раза у самца и в 1.7 раза у самки шире поперечного диаметра глаза). Боковое окаймление переднеспинки (рис. 2Г) довольно широкое, отогнутое, с отчетливой почти прямоугольной выемкой, которая расположена позади заметно выступающих в боковую сторону передних углов. Пунктировка верхней стороны тела более мелкая и менее густая. Точки на надкрыльях упорядочены в четкие ряды, немногочисленные дополнительные точки имеются только под базальной выпуклостью между 5–7-м рядами. При взгляде сбоку пунктировка на боковом крае надкрылий в районе плечевого бугорка полностью упорядоченная (рис. 1Г). Боковая сторона надкрылий у самок без видимого кила. Передние голени у самцов сравнительно более плавно и слабо (рис. 3А), а у самок едва расширены в дистальной половине. Боковые стороны средне- и заднегруди без отчетливых точек или морщинок, лишь с шагреневой микроскульптурой (рис. 2Б). Длина тела 7.3–7.9 мм. Остров Борнео.....*Basilepta borneogeminata* Romantsov et Moseyko sp. n.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Baly J.S.* Descriptions of new genera and species of Phytophaga. Annals and Magazine of Natural History. 1864. Vol. 14. № 84. P. 433–442.
2. *Baly J.S.* Phytophaga Malayana; a revision of the phytophagous beetles of the Malay Archipelago, with descriptions of the new species collected by Mr. A.R. Wallace. Transactions of the Entomological Society of London. 1867. Vol. 3. № 4. P. 1–300. [https://doi.org/ 10.1111/j.1365-2311.1866](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1866)
3. *Gressitt J.L., Kimoto S.* The Chrysomelidae (Coleopt.) of China and Korea. Part 1 // Pacific Insects Monograph. 1961. Vol. 1. 1A. Honolulu: Bishop Museum Press. P. 1–299.
4. *Kimoto S., Gressitt J.* Chrysomelidae of Thailand, Cambodia, Laos and Vietnam. III. Eumolpinae. Esakia. 1982. № 18. P. 1–141.
5. *Kimoto S.* Check-list of Chrysomelidae of South East Asia, South of Thailand and West of Irian-Jaya of Indonesia, IV. Eumolpinae, 2 // Kurume University Journal. 1985. Vol. 34. № 2. P. 153–177.
6. *Mohamedsaid M.S.* Catalogue of the Malaysian Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera). Pensoft Series Faunistica. 2004. Vol. 36. Sofia: Pensoft Publishers. P. 1–239.
7. *Weise J.* Chrysomeliden der Philippinen, III // Philippine Journal of Science. 1922. Vol. 21. № 1. P. 423–490.

Сведения об авторах

About the authors

Павел Валентинович Романцов — Русское энтомо-
логическое общество, Санкт-Петербург, Российская
Федерация
e-mail: pawelr@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8784-8842>

Pavel V. Romantsov — Russian Entomological Society, St.
Petersburg, Russian Federation
e-mail: pawelr@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8784-8842>

Алексей Григорьевич Мосейко — кандидат биологи-
ческих наук, старший научный сотрудник, Зоологи-
ческий институт РАН, Санкт-Петербург, Российская
Федерация
e-mail: chrysolesha@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-9023-709X>

Alexey G. Moseyko — PhD, Senior Researcher, Zoological
Institute RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: chrysolesha@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-9023-709X>

Поступила в редакцию 13.02.2026
После доработки 17.03.2026
Принята к публикации 09.05.2026

Received February 13, 2026
Revised March 17, 2026
Accepted May 09, 2026

УДК 598.243

DOI: 10.7868/S3034545626050064

Оригинальная статья

Фенология размножения, пространственное и биотопическое распределение гнезд и территориальные отношения лебедя-шипуна (*Cygnus olor*, *Anseriformes*, *Anatidae*) в восточной части Финского залива

С.А. Коузов¹*, А.В. Кравчук¹, Д.А. Старики², Е.В. Абакумов¹, Н.И. Коузова³, Е.А. Новикова¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Российская Федерация

² ФГБУ «Нижне-Свирский государственный природный заповедник»,

Ленинградская область, Лодейное Поле, Российская Федерация

³ Российский государственный гидрометеорологический университет, Санкт-Петербург, Российская Федерация

*e-mail: s.kouzov@spbu.ru

Аннотация. Лебедь-шипун (*Cygnus olor*) — вид южного происхождения. На фоне развивающегося с конца XIX века потепления климата и запрета охоты вид демонстрирует масштабный рост численности и расширение гнездового ареала. В данной работе приведены результаты исследований биологии лебедя-шипуна в восточной части Финского залива, где этот вид впервые появился на гнездовании в конце 80-х годов прошлого века. Расселение здесь происходило с юго-запада на северо-восток по мере установления более ранних дат схода льда, и к настоящему времени лебедь-шипун заселил подходящие для гнездования участки на всем побережье Финского залива за исключением внутренних частей Выборгского залива, где лед сходит наиболее поздно. Основными местами размножения вида являются островные районы Финского залива, причем до 90% птиц гнездится в южных районах с моренными валунно-песчаными островными мелководьями. Районы скалистых шхер у северного побережья Финского залива лебедь-шипун заселяет в меньшей степени, и большинство гнезд здесь появилось в последнем десятилетии. Будучи видом южного происхождения, лебедь-шипун появляется в районах размножения сразу после появления первых полыней и приступает к откладке яиц также очень рано, часто еще до полного таяния плавучих льдов. На морских островах, по сравнению с внутренними водоемами, хорошо заметна смена биотопических предпочтений вида. На островах большая часть птиц размножается на низкотравных луговинах, есть гнезда на лишенных растительности пляжах и плоских скалах и даже в лесных биотопах. Отмечается высокая толерантность лебедей к другим крупным птицам (чайкам, гусям и уткам), с которыми они часто образуют совместные поселения на островах. Территориальное поведение лебедей-шипунов на островах моренной зоны с обширными мелководьями имеет особенности. Здесь на разных участках от 26.18 до 69.39% пар размножались в плотных колониях без индивидуальных охраняемых участков. Индивидуальные участки остальных пар были преимущественно значительно меньше типичных индивидуальных участков лебедей на озерах и составляли своеобразные плотные ассоциации. Вероятно, в отличие от других лебедей северного полушария, адаптации лебедя-шипуна к морскому гнездованию имеют древнее происхождение и связаны с историей формирования вида в миоцене в прибрежной зоне океана Паратетис.

Ключевые слова: лебедь-шипун, *Cygnus olor*, Балтийское море, Северо-Запад России, гусеобразные, динамика климата, биология размножения, граница ареала

Финансирование работы. Работа выполнена при финансовой поддержке Санкт-Петербургского государственного университета в рамках исследовательского проекта № 132392751.

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

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

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

Ссылка для цитирования: Коузов С.А., Кравчук А.В., Стариков Д.А., Абакумов Е.В., Коузова Н.И., Новикова Е.А. Фенология размножения, пространственное и биотопическое распределение гнезд и территориальные отношения лебедя-шипунa (*Cygnus olor*, Anseriformes, Anatidae) в восточной части Финского залива // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 64–92 <https://doi.org/10.7868/S3034545626050064>

DOI: 10.7868/S3034545626050064

Original article

Breeding Phenology, Spatial and Habitat Distribution of Nests, and Territorial Relations of the Mute Swan (*Cygnus olor*, Anseriformes, Anatidae) in the Eastern Gulf of Finland

S.A. Kouzov^{1,*}, A.V. Kravchuk¹, D.A. Starikov², E.V. Abakumov¹, N.I. Kouzova³, E.A. Novikova¹

¹ St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation

² Nizhne-Svirsky State Nature Reserve, Lodeynoye Pole, Leningrad region, Russian Federation

³ Russian State Hydrometeorological University, St. Petersburg, Russian Federation

*e-mail: s.kouzov@spbu.ru

Abstract. The Mute Swan (*Cygnus olor*), a species of southern origin, has shown a large-scale increase in numbers and expansion of its breeding range against the background of climate warming and the ban on hunting since the end of the 19th century. This paper presents the results of studies of the biology of this species in the eastern part of the Gulf of Finland, where the species first appeared on breeding grounds in the late 1980s. Its dispersal from south-west to north-east following earlier ice-free dates has occurred, and the Mute Swan has now established suitable nesting habitat along the entire coast of the Gulf of Finland, with the exception of the inner parts of the Bay of Vyborg, where ice-free dates are very later. The main breeding areas of the species are island areas of the Gulf of Finland, with up to 90% of birds nesting in southern areas with moraine boulder-sand island shallows. The rocky skerries on the northern coast of the Gulf of Finland are less frequented by the Mute Swan, and most nests have occurred in the last decade. As a species of southern origin, Mute Swans appear in breeding areas and begin egg-laying very early, as soon as ice conditions permit. A change in habitat preferences of the species compared to inland waters is clearly visible on islands – most birds breeding on low grass meadows. Nests on unvegetated beaches and flat rocks are common, and even in forest habitats on islands. Swans are highly tolerant of other large birds (gulls, geese and ducks) with which they often form joint settlements on islands. There is a significant change in territorial behaviour among Mute Swans on islands of the moraine zone with extensive shallow waters. Here, at different sites from 26.18% to 69.39% of pairs bred in dense colonies without individual protected sites. Individual sites of many other swans were often greatly reduced in size compared to typical individual sites of swans on lakes. These pairs of swans seemed to form dense associations of individual sites. Apparently, unlike other swans of the northern hemisphere, the adaptations of the Mute Swan to marine nesting have an ancient origin and are related to the history of its formation in the miocene in the coastal zone of the Paratethys Ocean and its derivatives.

Keywords: Mute swan, *Cygnus olor*, Baltic Sea, Northwest Russia, Anseriformes, climate dynamics, breeding biology, range boundary

Funding. The work was carried out with the financial support of St. Petersburg State University as part of the research project No. 132392751.

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

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

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

For Citation: Kouzov S.A., Kravchuk A.V., Starikov D.A., Abakumov E.V., Kouzova N.I., Novikova E.A. Breeding Phenology, Spatial and Habitat Distribution of Nests, and Territorial Relations of the Mute Swan (*Cygnus olor*, Anseriformes, Anatidae) in the Eastern Gulf of Finland. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 64–92 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050064>

ВВЕДЕНИЕ

Естественный ареал лебедя-шипуна (*Cygnus olor* Gmelin, 1789) расположен в аридной и семи-аридной зонах Палеарктики, а также в ряде регионов Западной Европы (Мензбир, 1895; Cramp, Simmons, 1977; Wood et al., 2024). В течение прошлого века он был также акклиматизирован в Северной Америке, Южной Африке, Австралии, Японии и Новой Зеландии (там же). В отличие от ряда других видов птиц южного происхождения, расселяющихся в Балтийском регионе с середины XIX — начала XX вв. по мере развития многовековой теплой фазы климата (Кривенко, 1991; Curry-Lindahl, 1964), лебедь-шипун на территории Западной и Северной Европы присутствовал уже в позднем плейстоцене (Hooy et al., 1992) и в течение большей части голоцена (Northcote, 1981; Palmer, 1976; Brown 1997; Berglund et al., 1963).

В конце XIX — первой половине XX века лебедь-шипун был крайне редок на большей части своего ареала (Исаков, Птушенко, 1952; Кривенко и др., 1990; Andersen-Harild, 1994), что связывается как с последствиями малого ледникового периода XIV–XVIII вв., так и с неумеренной охотой на лебедей вплоть до начала XX века (Кривенко и др., 1990). С середины XX века в связи с потеплением климата и усилением мер по охране лебедей у шипуна отмечались многократный рост численности и расширение ареала на север (Cramp, Simmons, 1977; Кривенко и др., 1990; Wieloch, 1991), в том числе и в восточной Балтике (Йыги, 1968; Йыги и др., 1976; Мальчевский, Пукинский, 1983; Липсберг, 1990; Недзинскас, 1990; Ренно, 1990; Гришанов, 1994; Naaranen, 1976). В последние десятилетия этот вид стал обычным на гнездовании в восточной части Финского залива и на других территориях Северо-Запада России (Леоке, 1999; Коузов 2005; Коузов, Лосева, 2016; Коузов и др., 2024). Объяснение столь масштабной экспансии лебедя-шипуна следует искать изучая особенности его биологии в новых областях обитания.

С начала 1990-х годов нами было предпринято долговременное исследование гнездящейся популяции лебедей-шипун в восточной части Финского залива. Первые результаты за период до 2015 г. были нами изложены в двух статьях

(Коузов, Кравчук, 2014; Коузов, 2016). Однако за последнее десятилетие нами был накоплен обширный материал, существенно дополняющий эти публикации. Актуальность этих новых данных связана, в частности, с тем, что на фоне развития теплой фазы климата с 2014 г. в данном регионе произошли значительные изменения — рост численности и расширение ареала вида, заметный сдвиг сроков размножения и занятие птицами новых типов гнездовых биотопов.

МЕТОДИКА

Кургальский полуостров. В 1990 и 1993 гг. наблюдения велись при коротких четырех—десятидневных выездах в период с начала апреля до конца сентября — всего сделано 5 выездов в течение года. В 1994–1996 гг. наблюдения проводили стационарно с начала июня до конца августа и во время коротких выездов в апреле—мае. В 2005 г. в июне—августе было совершено 5 недельных выездов. В 2006–2008 гг. стационарные наблюдения велись с третьей декады мая до конца августа. В 2009–2025 гг. эти исследования здесь проводились в рамках общих учетов гнездящихся водоплавающих птиц островов и побережий Финского залива в мае—сентябре (см. ниже). Кроме того, в весенние периоды 2005–2021 гг. мы собирали данные по биологии лебедя-шипуна на Кургальском полуострове при проведении учетов весенних миграционных стоянок водоплавающих птиц. Учеты вели на комбинированных пеших и автомобильных маршрутах в течение светового дня вдоль всего побережья Кургальского полуострова. Период наблюдений начинался с середины февраля и заканчивался в конце мая. Периодичность наблюдений составляла 1 раз в 5 дней в 2005–2017 гг. и 1 раз в неделю в 2018–2021 гг.

Общие обследования Финского залива. В 1989–1993 гг., в 2003 и 2009 гг. совершали кратковременные выезды на побережья Невской губы (Лисий Нос — Морская, Кронштадтская колония, о-в Котлин) — в среднем 2–5 однодневных выездов в апреле—июне. Во 2–3-й декадах мая 2009 г. проводили обследование арх. Березовые острова. Кроме того, в весенние периоды 2005–2021 гг. мы собирали данные по биологии лебедя-шипуна на южном

побережье Финского залива в рамках учетов весенних миграционных стоянок водоплавающих птиц от Кронштадтской Колонии до западного побережья Кургальского полуострова. Учеты вели на автомобильных маршрутах в течение светового дня на ключевых участках морского побережья (Kouzov et al., 2024b). Период наблюдений начинался с середины февраля и заканчивался в конце мая. Периодичность наблюдений составляла 1 раз в 5 дней в 2005–2017 гг. и 1 раз в неделю в 2018–2021 гг.

В 2010–2025 гг. проводили судовые учеты, охватившие в разные годы большую часть побережий и островов Финского залива. Проводили 3–5 судовых маршрутов в сезон продолжительностью 12–20 дней, охватывавших периоды со второй половины мая до середины сентября или октября (в разные годы). Ежегодно посещали Кургальский и Сойкинский полуострова и прилегающие островки, острова Мощный и Сескар с прилегающими островками, архипелаги Большой Фискар и Хаспари, Толскери, Долгий Камень, острова Гогланд, Туман, Малый Фискар, Стоглаз, Гусиный. В большинстве вышеуказанных сезонов посещали острова Большой и Малый Тютерс, Малый, Соммерс, Нерва, Рондо, архипелаги Виргини и Березовые острова и ряд более мелких островов у северного побережья Финского залива и в западной части Выборгского залива (от о-ва Малый Фискар до островов Большой и Малый Высоцкий). В эти годы проведено 43 маршрута на яхтах «Мирабель», «Маньяна» и «Баллада», катерах «Ястреб» и «МСН», судах «Коневец», «Соболец» и «ГС-4».

На всех вышеперечисленных островах осуществляли высадку на моторной надувной лодке и проводили наземные учеты. Поиск гнезд вели при движении зигзагом с интервалом до 5 м. Площадь небольших безлесных островков обследовали полностью, на крупных островах осматривали прибрежную безлесную полосу шириной до 50 м. Все найденные гнезда подробно описывали, но в данную публикацию вошли описания только биотопа, занимаемого лебедями, данные о сроках откладки яиц и типах социальной структуры населения лебедей. Сроки откладки яиц определяли по водному тесту (Меднис, 1972), срокам вылупления птенцов или возрасту выводков. Возраст выводков определяли визуально по размерам птенцов и степени развития контурного оперения у них. Выделяли следующие основные размерные группы:

1. Пуховые птенцы мельче чирка-свистунка (*Anas crecca*) – возраст 1–3 дня
2. Пуховые птенцы размером со свиязь (*Anas penelope*) – возраст 7–8 дней
3. Пуховые птенцы размером с крякву (*Anas platyrhynchos*) – возраст около 2 недель

4. Пуховые птенцы размером с пеганку (*Tadorna tadorna*), становится хорошо заметным удлинение шеи, высота головы и шеи над водой приблизительно 1/3 от длины и шеи взрослой птицы – возраст около 1 месяца
5. Крупные пуховые птенцы размером с серого гуся (*Anser anser*), высота головы и шеи над водой приблизительно 1/2 от длины и шеи взрослой птицы – возраст около 2 месяцев
6. Очень крупные птенцы, становится заметным контурное кроющее оперение крыльев и крупные перьевые сосочки с кисточками на полетном оперении, высота головы и шеи над водой приблизительно 3/4–4/5 от длины шеи взрослой птицы – возраст около 3 месяцев.
7. Птенцы размером почти со взрослых птиц, покрыты контурным серым оперением, полетное оперение развито, но птенцы еще не летают – возраст около 4 месяцев.

Рис. 11, отображающий изолинии среднегодовых дат схода льда, составлен по следующей методике. Карту восточной части Финского залива условно разбивали координатной сеткой на квадраты со стороной 5 км. Каждому квадрату присваивали пронумерованную ячейку в таблице Excel. Далее, анализируя ледовые карты с сайта Шведского гидрометеорологического института (<https://www.smhi.se>), для каждого квадрата за каждый из обследованных сезонов с 1989 по 2022 г. выявляли дату схода льда. После чего вычисляли среднее годовое значение этой даты, которое присваивали географической точке в середине квадрата. Сами изолинии были получены с помощью среды Surfer от Golden Software.

Информация о величине построек, кладок и яиц, а также о репродуктивном успехе будет приведена нами в отдельных публикациях. В данной работе использованы GPS-навигатор, 20-кратный бинокль, 100-кратная подзорная труба, фотоаппарат Nikon-D90 с объективами Nikkor 300 и Sigma 150–500.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности истории заселения и находок

Подробное описание процесса расселения лебедя-шипун в восточной части Финского залива и на других территориях Северо-Запада России дано нами в предыдущих публикациях (Коузов, 2016; Коузов и др., 2024). Раньше всего в 1987–1991 гг. лебеди-шипуны заселили острова юго-западной части Финского залива у Кургальского полуострова и на арх. Сескар в местах с обширными мелководными зонами (там же; Бузун, Храбрый,

1990; Носков и др., 1993; Бузун, 1997; Васильева, 2002) (рис. 1). Дальнейшее расселение лебедя-шипуна в восточной части Финского залива шло преимущественно в северном и восточном направлениях (Коузов, 2016; Коузов, Лосева, 2016; Коузов и др., 2024), а также заселялись наиболее удаленные в море острова (Коузов, 2015).

Наиболее заметные процессы роста численности и расширения области гнездования вида происходят с 2014 г. по настоящее время (Коузов и др., 2024). Так, в 2024 г. нами были впервые отмечены выводки лебедей-шипунов у о-ва Нерва в открытой части Финского залива (Коузов, Кравчук, 2026), у о-ва Грузный рядом с горлом Выборгского залива (Коузов, Кравчук, 2026а) и в южной части пролива Бьеркезунд у островов Равица, Длиннобережный

и Рифовый (Коузов, Кравчук, 2026б) (рис. 2). Кроме того, нами обнаружена пара шипунов с гнездом на небольшом островке у северо-западного берега Сойкинского полуострова к северу от порта Вистино. В этом же году наблюдалось гнездование в бухте у пос. Тарховка (<https://www.inaturalist.org/observations/254481088>) и в плавнях Кронштадтской Колонии (<https://www.inaturalist.org/observations/239935336>). В 2025 г. гнезда и выводки лебедей-шипунов отмечены у островов Вихревой (Коузов, Кравчук, 2026в), Рондо, Большая Отмель, Цепной и Звеньевой на арх. Березовые острова (Коузов, Кравчук, 2026б). Таким образом, сейчас лебедем-шипуну заселены все гнездопригодные участки островов и побережий Финского залива, за исключением восточной части Выборгского залива.

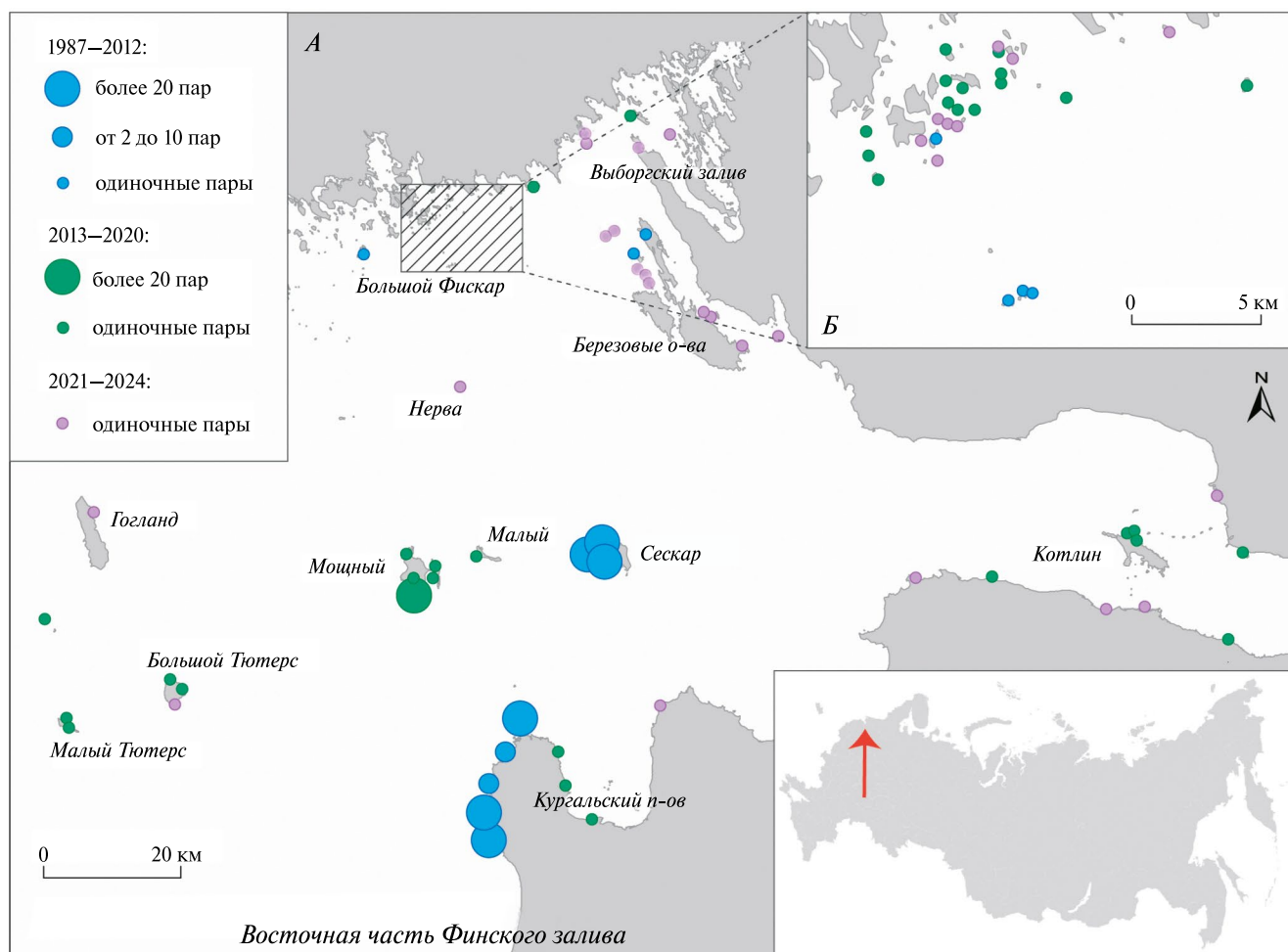


Рис. 1. Распределение мест гнездования лебедя-шипуна в восточной части Финского залива, занятых птицами в разные годы: в целом на всей акватории (А) и отдельно вдоль северного побережья (Б). Места гнездования, занятые в период: 1 – 1987–2012 гг., 2 – 2013–2019 гг., 3 – в 2020–2024 гг.

Fig. 1. Distribution of mute swan nesting sites in the eastern part of the Gulf of Finland, occupied by birds in different years: across the entire water area (A) and separately along the northern coast (B). Nesting sites occupied during the period: 1 – 1987–2012, 2 – 2013–2019, 3 – 2020–2024



Рис. 2. Выводок лебедя-шипун у острова Равица в южной части пролива Бьеркезунд. 23 июня 2024 г.
Fig. 2. A brood of Mute swan near Ravitsa Island in the southern part of the Björkö Sund Strait. June 23, 2024

Предбрачная миграция

Являясь одним из самых ранних мигрантов, лебедь-шипун появляется в восточной части Финского залива сразу после появления первых небольших участков открытой воды на прибрежной акватории (рис. 3). В годы с отсутствием или слабым развитием льда часть птиц держится на Финском заливе в течение всей зимы и может быть встречена практически на любом участке побережья, в том числе в Невской губе. Наиболее регулярно зимующие птицы отмечаются у Кургальского и Сойкинского полуостровов (наши данные) и районе сброса теплых вод Сосновоборской атомной электростанции в Копорской губе (Храбрый и др., 2022). По данным опроса пограничников и работников маячной службы обычны зимовки групп шипунов в такие годы у островов Сескар, Мощный, Большой Тютерс и Гогланд.

В безледные годы и в годы с очень кратковременным частичным ледоставом о начале весенней миграции можно судить только по резкому увеличению количества птиц в скоплениях. Наиболее рано такое отмечается на западном побережье Кургальского полуострова. В целом из-за потепления климата в последние десятилетия сроки миграций вида сдвинулись на более ранние сроки — приблизительно на месяц. Так, в 90-х годах прошлого

столетия появление первых птиц у Кургальского полуострова варьировало в разные годы от середины марта до второй пятидневки мая, чаще всего лебеди-шипуну появлялись здесь в первой-второй декадах апреля. В 2008, 2014–2016 и в 2020 гг. это происходило уже в третьей декаде февраля, а пик прилета обычно наблюдался в течение первой-второй пятидневок в течение марта, чаще в первой его половине. В годы со средними сроками схода льда в течение 2–3-й декад марта в 2007, 2009, 2017, 2019 и 2021 гг. лебеди наблюдались здесь сразу после возникновения первых полыней в течение марта, и активный их пролет происходил практически сразу после появления первых птиц. В годы с наиболее поздним сходом прибрежного льда у Кургальского полуострова во второй половине апреля и даже в первой пятидневке мая (2005, 2006, 2010–2013 и 2018 гг.) первые пары лебедей-шипуну появлялись даже ранее возникновения первых полыней в прибрежном припае и держались либо на участках открытой акватории у кромки припая в 2–6 км от берега, либо на свободных ото льда участках судходного фарватера в Лужской губе. Во всех этих местах были глубины от 4–5 до 10–12 м, что исключало кормодобывание со дна, и птицы кормились плавающими в поверхностном слое растительными обрывками. Активный пролет лебедей-шипуну в эти годы происходил уже



Рис. 3. Лебеди-шипунь на первых полыньях у западного побережья Кургальского полуострова. 21 апреля 2012 г.

Fig. 3. Mute swans on the first ice holes (or: openings in the ice) off the western coast of the Kurgalsky Peninsula. April 21, 2012

после схода льда в прибрежной зоне в 3-й декаде апреля—начале мая. После прилета пар взрослых птиц и семейных групп с перезимовавшими прошлогодними выводками появляются стаи неполовозрелых двух-четырехлетних птиц. В годы с ранней весной это происходит в конце марта—апреле, в годы с поздней весной — в течение мая.

На остальных побережьях лебеди-шипунь в последние годы обычно появляются сразу после образования крупных полыней. В районе Шепелевского маяка обычно это происходит в интервале с 5 марта (2015 г.) до 21 апреля (2013 г.). В Невской губе первые птицы в конце прошлого века появлялись обычно в первой декаде мая (наши данные). В последние десятилетия первые встречи вида регистрировались в интервале с 29 февраля (2020 г.) по 28 апреля (2009, 2012 и 2016 гг.) (Zaynagutdinova et al., 2019; Зайнагутдинова и др., 2021). Чаше всего первые птицы отмечались здесь в течение апреля.

Направленный пролет замечен только на западном и северном побережье Кургальского полуострова. Птицы подлетают со стороны Эстонии как вдоль побережья с ЮЮЗ, так и пересекая Нарвский залив с ЮЗ от Кохтла-Ярве и Кунда (Коузов, 2010). Далее основной пролет до 20–35 птиц в день идет вдоль западного побережья полуострова на ССЗ к островам Мощный и Сескар. Крупные миграционные стоянки до 200–390 птиц (обычно

200–250 птиц) отмечаются в годы с ранней весной у Кургальского полуострова. По опросным сведениям, крупные стоянки шипунов наблюдаются также на архипелаге Сескар. На остальных участках побережья Финского залива держатся либо отдельные пары, либо группы из 3–10 птиц.

Сроки формирования кладок

Кургальский полуостров — в 1993–2021 гг. шипунь начинали откладку яиц с 1-й пятидневки апреля по 2-ю пятидневку июня (табл. 1). 82.71% кладок ($n = 1203$) были начаты в период с 16 апреля по 15 мая. Массовая откладка яиц начинается через 5–10 дней после начала первых кладок и происходит обычно в течение 10–20 дней (табл. 1). В годы с поздней весной первые кладки и начало массовой откладки яиц начинаются на 20–25 дней позже, чем в годы с ранней весной (табл. 1).

Остров Мощный — в 2013–2021 г. лебеди начинали откладку яиц со 2-й пятидневки апреля до конца мая. В 79.35% всех кладок ($n = 92$) это происходило с начала 3-й пятидневки апреля до конца первой пятидневки мая.

Архипелаг Сескар — в 1994 г. (данные Бириной), а также в 2005, 2007 и 2008 гг. (данные Рычковой) шипунь начинали формировать кладки несколько позже: в 3-й декаде апреля — 1-й декаде мая. По нашим данным, в 2012–2013 гг. (Коузов, 2016)

Таблица 1. Сроки размножения лебедя-шипуна в восточной части Финского залива

Table 1. Breeding dates of the Mute Swan in the eastern part of the Gulf of Finland

Год	1–5 апреля	6–10 апреля	11–15 апреля	16–20 апреля	21–25 апреля	26–30 апреля	1–5 мая	6–10 мая	11–15 мая	16–20 мая	21–25 мая	26–31 мая	1–5 июня	6–10 июня	Всего
Кургальский полуостров															
1993			1	4	11	4	2	1	1						24
1994				7	14	16	6	1	2	1	2	1			50
1995			1	11	18	15	5	4	2						56
1996				1	9	14	16	5	5	1		1			52
1997				6	12	24	12	4	5		3	1			67
1998				1	10	12	15	9	2	1	4	1	2		57
1999				4	13	19	14	4	3	1	2				60
2005					1	5	12	4	1	1	1	1	0		26
2006				1	2	0	5	7	4	4	1	1	1		26
2007			1	5	6	5	4	5	2	2	3				33
2008			3	14	16	18	11	3	6	1	1				73
2009				3	7	14	10	7	4						45
2010					1	7	7	5	2	2		1	1		26
2011					1	1	8	8	2	3		1			24
2012				3	5	9	12	2	1	1	2		1		36
2013						2	7	4	3	1					17
2014			5	12	3	7	5	2	2						36
2015	3	6	9	3	9	5	1	5	3	1	1				46
2016	1	7	9	8	8	11	6	10	9	4	0				73
2017			10	10	12	13	5	5	27	2	10				94
2018						2	8	13	6	2	3				34
2019		10	20	13	5	17	6	3	16	3				1	94
2020	2	15	15	14	3	13	6	3	8	2					81
2021			2	15	10	15	10	2	11	4	4				73
Всего	6	38	76	135	176	248	193	116	127	37	37	8	5	1	1203
Мощный															
2013							4	1							5
2014						4	2								6
2015		1	2	2	1		1								7
2016		2	2		1	1	1								7
2017			3	4	5	1	1	1	2						17
2019		2	5	5	1	2		1	1						17
2020		1	6	3	4	1	2		2						19
2021				1	5	1	2				1	4			14
Всего		6	18	15	17	10	13	3	5		1	4			92
Сескар															
2012						1	2	1		1					5
2013							4	2	4	2	1	1	1		15

Таблица 1. Окончание

Table 1. End

Год	1–5 апреля	6–10 апреля	11–15 апреля	16–20 апреля	21–25 апреля	26–30 апреля	1–5 мая	6–10 мая	11–15 мая	16–20 мая	21–25 мая	26–31 мая	1–5 июня	6–10 июня	Всего
2014				1	6	9	5	4		1	5	1			32
2015		1	2	5	8	9	4	6	1	3		1	2		42
2016				3	6	12	15	11	2	7	4	1			61
2017						1	6	9	3	4	5	1	3		32
2019			1	8	10	9	6	6	1	4	6	2			53
2020		2	5	15	11	15	7	10	3	5	4	2			79
2021					7	10	16	6	5	3	7	5	3		62
Всего		3	8	32	48	66	65	55	19	30	32	14	9		381
У северного берега Финского залива включая арх. Большой Фискарь															
2013					1		1								2
2014					1	2	1		1						5
2015					1	3	1		2						7
2016					2	4		1							7
2017					3	4	2			1	1	1			12
2019			1	4	5	2		3	2		1				18
2020			1	3	4	4	3	1	1	1	2	2	1		23
2021							3	3	1	3	1				11
Всего		0	2	7	17	19	11	8	7	5	5	3	1		85

и 2014–2021 гг. первые яйца в кладках появлялись в период со 2-й декады апреля до конца 1-й декады июня (табл. 1). При этом в 91.08% кладок ($n = 381$) первые яйца были отложены с 4-й декады апреля до конца 5-й декады мая.

Север Финского залива — в 1995 г. из семи случаев размножения на архипелаге Большой Фискарь, островах Орлиный, Долгий Риф, Малый Березовый у пяти пар откладка яиц началась не раньше 10 мая и только у одной пары, судя по возрасту птенцов, — в 3-й декаде апреля (Иовченко и др., 2002). В 2010–2012 гг. на арх. Большой Фискарь во всех кладках ($n = 3$) первые яйца появились после 10 мая. В 2013–2021 гг. откладка яиц начиналась в интервале с 3-й пятидневки апреля до конца 1-й пятидневки июня. 92.94% всех кладок ($n = 85$) было начато с 5-й пятидневки апреля до конца 3-й пятидневки мая (табл. 1).

Острова открытой морской части Финского залива. На архипелаге Виргины (в 2012, 2014 и 2016 гг.), а также на островах Большой (в 2015–2016 гг.) и Малый Тюттерс (в 2013, 2014

и 2016 гг.) лебеди-шипуну приступали к откладке яиц в первой половине мая ($n = 11$).

Пространственное и биотопическое распределение гнезд

На Финском заливе подавляющее большинство шипунов гнездится у Кургальского полуострова — 17–95 пар в 2005–2025 гг., арх. Сескар — до 100 пар в 2008 г. (Рычкова, 2010) и от 5 до 79 пар в 2012–2025 гг., а также на о-ве Мощный и прилегающих к нему островах — 4–19 пар в 2013–2021 гг. На всех островах вдоль северного побережья Финского залива и в горле Выборгского залива в 2013–2025 гг. ежегодно гнездились от 2 до 23 пар лебедей-шипуну. На островах в западной открытой части Финского залива (Виргины, Большой и Малый Тюттерс, Гогланд, банки Хитоматала и Вигрунд) в последнем десятилетии размножались от 3 до 10 пар. На всех других участках — арх. Березовые острова, район Тарховского мыса, о-в Котлин, Невская губа, районы Бронки, Черной Лахты, Шепелевского мыса, Сойкинский полуостров, острова

Малый и Нерва — гнездятся только отдельные пары общей численностью 14–16 пар.

Кургальский полуостров — гнезда шипунов находили в 11 биотопах: от тростниковых крепей до песчаных пляжей, как на побережье, так и на островах разной величины, морфологии и удаленности от побережья (табл. 2). 96.27% пар ($n = 1234$) размножались на островах (табл. 2), при этом наибольшая доля гнезд (52.78% ($n = 1188$)) была на наиболее удаленных от берега (далее 1500 м) островах, а наименьшую долю (6.82% всех гнезд на островах) составляли гнезда на наиболее близких к берегу (ближе 330 м) островах. Среди всех найденных гнезд 69.45% ($n = 1234$) были устроены в открытых стациях — от среднетравных луговин до голых кос. На побережье все гнезда располагались в тростниках ($n = 46$), а на островах чаще всего были заселены различные низкотравные стаии — 56.14% гнезд ($n = 1188$), из которых 67.32% гнезд ($n = 667$) находились в низкотравных луговинах на валунных полях (табл. 2). Доля гнезд на голом субстрате (каменистые и песчано-галечниковые косы) составила 7.29% ($n = 1188$),

этот показатель заметно возрастал по мере удаления островов от берега. На островках не далее 300 м от берега он составлял 2.47% ($n = 81$), на островках от 300 до 1500 м от берега — 6.46% ($n = 480$), на островах далее 1500 м от берега — 9.09% ($n = 627$).

Почти все гнезда в тростниковых зарослях и в высокотравье находились не далее 10 м от зеркала воды (обычно на расстоянии 2–5 м). На о-ве Реймосар в 2005 г. в высокотравье было найдено единственное гнездо, удаленное от воды на 52 м. Вокруг гнезда птицами была выщипана площадка диаметром 3.5–4.0 м, к воде вела система натоптанных троп. Гнезда на низкотравных стациях могли быть удалены от воды на расстояние до 15–25 м и располагались на наиболее возвышенных частях островов. В 1993–1999 и 2005–2013 гг. на островах далее 500 м от берега 47.98% ($n = 311$) всех гнезд в низкотравье располагалось таким образом (Коузов, 2016).

Архипелаг Сескар. Сходные гнездовые биотопы у шипуна отмечаются на архипелаге Сескар (Носков и др., 1993; Васильева, 2002; данные Бириной

Таблица 2. Биотопическое распределение гнезд лебедя-шипунa на Кургальском полуострове в 1993–1999 и 2005–2021 гг.

Таблица 2. Habitat distribution of Mute Swan nests on the Kurgalsky Peninsula in 1993–1999 and 2005–2021

Биотоп	Берег материка	Маленькие островки (меньше 1 га) не далее 300 м от берега	Острова в 0.3–1.5 км от берега	Острова в 1.5–2.5 км от берега	Итого
Полупогруженные тростниковые заросли	46	1	21	23	91
Сухая тростниковая крепь	0	0	3	23	26
Ленточные и куртинные заросли тростника	0	8	26	63	97
Кусты шиповника	0	0	3	13	16
Высокотравные злаковые и тростниково-злаковые луговины	0	3	89	52	144
Среднетравные луговины	0	0	57	43	100
Низкотравные луговины на валунных полях	0	52	164	233	449
Низкотравные разнотравные луговины на песчаных дюнах	0	12	35	60	107
Поросль колосняка на песчаных дюнах	0	0	51	60	111
Лишенные растительности каменистые мысы	0	2	12	8	22
Песчаные и галечниковые пляжи и косы	0	0	19	49	68
Итого	46	81	480	627	1234

и Рычковой). Однако по данным 2012–2021 гг. здесь не было ни одного гнезда, располагавшегося на побережье крупного лесного острова (Сескар, Кокор) (табл. 3). Самые близкие к побережью крупных лесных островов островки заселялись птицами также в наименьшей степени – 13.78% ($n = 392$) всех гнезд. Все остальные гнезда располагались на островах, лежащих на расстоянии от 300 до 1500 м от побережья, поскольку более удаленные острова на архипелаге отсутствовали. Среди гнезд этой группы большая часть располагалась на самых маленьких островках (менее 1 га) – 55.03% ($n = 338$), а еще 38.46% таких гнезд ($n = 338$) были найдены, наоборот, на самых крупных островках (2–5 га) (табл. 3).

Как и на Кургальском полуострове, гнезда лебедей-шипун на Сескаре были найдены в 11 разных биотопах. При этом в полупогруженных зарослях тростника было найдено только 1 гнездо (0.26%, $n = 392$), что близко к статистической

случайности. В то же время доля гнезд в различных низкотравных станциях здесь оказалась существенно больше, чем на Кургальском полуострове – 80.67% ($n = 392$), среди которых 70.66% ($n = 317$) были гнездами на низкотравных луговинах среди валунных полей.

Остров Мощный. В районе о-ва Мощный и на прилегающих к нему островках в 2013–2021 гг. 67.35% всех гнезд ($n = 98$) находились на острове Большой Косой – единственном крупном острове (4.8 га) в 1500 м от побережья о-ва Мощный (табл. 4). Еще 14.29% всех гнезд располагались на островках средней величины (1–2 га) не далее 300 м от берега в бухте Рыбачьей. На самых маленьких островках у побережья и на внутреннем озере на о-ве Мощный гнездились единичные пары – не более 1–2 пар в сезон.

Гнезда лебедя-шипуна на о-ве Мощный и прилегающих к нему островках располагались в восьми различных биотопах (табл. 4), которые

Таблица 3. Биотопическое распределение гнезд лебедя-шипуна на архипелаге Сескар в 2012–2021 гг.

Table 3. Habitat distribution of Mute Swan nests on the Seskar archipelago in 2012–2021

Биотоп	Берега крупных лесных островов Сескар и Кокор	Маленькие островки (0.3–1.0 га) не далее 300 м от берега большого лесного острова (Сескар и Кокор)	Маленькие островки (0.3–1.0 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова (от Сескара и Кокора)	Средние острова (1–2 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова (от Сескара и Кокора)	Крупные острова (2–5 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова (от Сескара и Кокора)	Итого
Полупогруженные тростниковые заросли					1	1
Сухая тростниковая крепь		1			4	5
Ленточные и куртинные заросли тростника		6	10		3	19
Кусты шиповника		1	0		1	2
Высокотравные злаковые и тростниково-злаковые луговины		2	7		7	16
Среднетравные луговины		3	12	2	1	18
Низкотравные луговины на валунных полях		37	153	14	20	224
Низкотравные разнотравные луговины на песчаных дюнах					29	29
Поросль колосняка на песчаных дюнах					64	64
Лишенные растительности каменистые мысы		4	4			8
Песчаные и галечниковые пляжи и косы				6		6
Итого	0	54	186	22	130	392

Таблица 4. Биотопическое распределение гнезд лебедя-шипуна на острове Мощный и прилегающих к нему островках в 2013–2021 гг.

Table 4. Habitat distribution of Mute Swan nests on the Moschny island in 2013–2021

Биотоп	Берега крупного лесного острова Мощный	Внутреннее озеро на о. Мощный	Маленькие островки (0.3–1.0 га) не далее 300 м от берега большого лесного острова (от о. Мощный)	Средние острова (1–2 га) не далее 300 м от берега большого лесного острова (от о. Мощный)	Маленькие островки (0.3–1.0 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова (от о. Мощный)	Крупные острова (2–5 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова (от о. Мощный)	Итого
Полупогруженные тростниковые заросли	3	3					6
Сухая тростниковая крепь	1						1
Ленточные и куртинные заросли тростника	0	1					1
Низкотравные луговины на валунных полях			5	9	2	4	20
Низкотравные разнотравные луговины на песчаных дюнах			2	5	1	14	22
Поросль колосняка на песчаных дюнах						24	24
Лишенные растительности каменистые мысы						4	4
Песчаные и галечниковые пляжи и косы						20	20
Итого	4	4	7	14	3	66	98

присутствовали и на арх. Сескар, и на Кургальском полуострове. По сравнению с этими районами, в районе о-ва Мощный отсутствовали только гнезда на высокотравных и среднетравных луговинах и в кустах. Так же как и в этих районах, доля гнезд в различных низкотравных стадиях была наибольшей – 67.35% гнезд ($n = 98$), при этом чаще всего в этих биотопах заселялись колосняковые луговины на песке – 36.36% гнезд среди низкотравных луговин ($n = 66$). Кроме того, в целом на о-ве Мощный и прилегающих к нему островках была заметна значительная доля гнезд, располагавшихся на песчано-галечниковых и валунных полях без травянистой растительности – 24.49% всех гнезд ($n = 98$) (рис. 4).

Север Финского залива и о-в Нерва. Совершенно иное биотопическое распределение характерно для лебедей-шипунов, гнездящихся у северного побережья Финского залива. Непосредственно на побережье материка и на самых больших (более 5 га) лесных островах гнезда отсутствовали (табл. 5). Наиболее часто в 2013–2021 гг. (33.71% всех гнезд, $n = 89$) лебеди-шипуны гнездились на крупных (2–5 га) безлесных островах, удаленных на 1.5–7.0 км в море от материка или от самых

больших лесных, также часто (30.34% всех гнезд, $n = 89$) они заселяли небольшие островки (менее 1 га), лежащие в 300–1500 м от крупных массивов суши (табл. 5). Несколько реже заселялись средние (1–2 га) и крупные (2–5 га) острова на удалении 300–1500 м от крупных массивов суши – соответственно 15.73 и 12.36% всех гнезд ($n = 89$).

В этом районе полностью отсутствовали гнезда в полупогруженных и сухих тростниковых зарослях, а также они отсутствовали на среднетравных и высокотравных луговинах. За исключением одного моренного островка в бухте Портовой у мыса Конек, где почти ежегодно гнездилась одна пара лебедей, все остальные занятые шипунами острова были скальными сельговыми шхерами. Здесь в 2013–2021 гг. найдено 93.76% всех гнезд ($n = 89$) (табл. 5). В 2013–2021 гг. основными группами биотопов на скальных островах, заселенными лебедями приблизительно в равной степени, были различные низкотравные разреженные скальные луговины (39.33% всех гнезд, $n = 89$) и лишенные всякой растительности участки субстрата (38.20% всех гнезд, $n = 89$) (рис. 5). В первой группе тотально преобладали гнезда на луговинах, сформировавшихся непосредственно на самом скальном



Рис. 4. Гнездо лебедя-шипуна на песчано-галечниковой косе о-ва Большой Косой около о-ва Мощный. 31 мая 2024 г.

Fig. 4. A Mute swan's nest on a sand-and-gravel spit of Bolshoy Kosoy Island near Moshchny Island. May 31, 2024.

субстрате (74.29% гнезд на скальных луговинах, $n = 35$). Среди второй группы более половины гнезд (55.88% гнезд на участках без растительности, $n = 34$) были устроены на отложениях песка и гальки в скальных понижениях (Коузов, Лосева, 2015). При этом заметная доля (15.72% всех гнезд, $n = 89$) гнезд располагалась на окраинных участках лесных биотопов на островах (рис. 6), чего на других участках Финского залива никогда не отмечалось.

Гнездо на о-ве Нерва, найденное в 2024 г., располагалось в понижении скального субстрата, заполненном крупной галькой с отдельными кустами рудеральной растительности. В двух метрах от гнезда находилась куртина низкорослого осинника.

Острова открытой морской зоны Финского залива. Все гнезда, найденные в разные годы на о-ве Северный Виргин (2012–2016 гг.), находились на лишенных растительности мелковалунных полях. Пара шипунов, в разные годы размножавшаяся в северной бухте о-ва Малый Тютерс (2014–2016 и 2024 г.), располагала гнезда на открытом галечниковом пляже. Гнездо в южной бухте о. Малый Тютерс в 2016 г. находилось в зарослях шиповника. На о-ве Большой Тютерс оба гнезда, найденные в 2015 г., были построены на валунном

низкотравье на небольших островках у восточного побережья острова (Коузов, 2015). В 2024 г. еще одна пара шипунов гнездилась в бухте на юго-западном берегу острова в разреженном низкотравье на песке около куртины низкого тростника.

Южная часть пролива Бьеркезунд. Два гнезда, найденные здесь после схода выводков в 2024 г. на островах Длиннобережный и Рифовый, находились на низкотравных луговинах небольших валунных островков. Еще два гнезда на безымянном валунном островке у о-ва Равица располагались на среднетравных луговинах, рядом с ленточными зарослями тростника.

Невская губа, остров Котлин и прилегающие к ним побережья самой восточной распресненной части Финского залива. Из всех случаев гнездования лебедя-шипуна, известных в данном районе с 2013 г., только одно гнездо располагалось на надводном субстрате маленького островка, заросшего тростником в Черной Лахте в 2014 г. (Коузов, 2015б). Все остальные гнезда в 2014–2024 гг. в районе Шепелевского маяка, Черной Лахты, Бронки, Кронштадтской Колонии, о-ва Котлин, на северном и южном побережье Невской губы и в районе Тарховского мыса располагались в полупогруженных зарослях тростника (Федоров, 2018, 2019;

Таблица 5. Биотопическое распределение гнезд лебедя-шипуна на островах у северного побережья Финского залива в 2013–2021 гг.

Table 5. Habitat distribution of Mute Swan nests on the islands near northern shore of the Gulf of Finland in 2013–2021

Биотоп	Берега материка или крупного лесного острова	Маленькие островки (менее 1 га) не далее 300 м от материка или крупного лесного острова	Маленькие островки (0.3–1.0 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова	Средние острова (1–2 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова	Крупные острова (2–5 га) в 0.3–1.5 км от берега большого лесного острова	Средние острова (1–2 га) в 1.5–6.0 км от берега большого лесного острова	Крупные острова (2–5 га) в 1.5–7.0 км от берега большого лесного острова	Итого
Низкотравные луговины на песчаных и галечниковых островах			6					6
Низкотравные луговины на скальной поверхности			9	1	2		14	26
Низкотравные разнотравные луговины на отложениях песка в скальных понижениях			3				6	9
Отложения гальки и песка в скальных понижениях без растительности			7		1	3	8	19
Лишенная растительности скальная поверхность			1	6		3	2	12
Лишенное растительности валунное поле на скальной поверхности			1	2				3
Окраинные участки лесных биотопов на скалах		1		5	8			14
Итого	0	1	27	14	11	6	30	89

Мильто, 2020; Зайнагутдинова и др., 2020; Михайлов и др., 2021).

Межвидовые территориальные отношения

Во всех основных районах гнездования лебедей-шипунов в восточной части Финского залива, которые мы изучали в течение длительного времени, большинство лебедей гнездились в колониях чайковых птиц и больших бакланов (*Phalacrocorax carbo*) — 80.23% всех найденных гнезд ($n = 1801$) и 82.76% всех гнезд на островах ($n = 1746$) (табл. 6). Исключительно вне этих колоний гнездились пары лебедей, размножавшихся на лесных островах у северного побережья Финского залива, в прибрежных тростниковых зарослях на Кургальском полуострове, а также в Невской губе и прилегающих к ней самых восточных частях побережья Финского залива: район Шепелевского маяка, Черная

Лахта, Бронка, Кронштадтская колония, о-в Котлин, Тарховский мыс.

Наибольшая доля гнезд лебедей-шипунов в колониях морских птиц отмечена у о. Мощный (89.80% гнезд, $n = 98$) и на Кургальском полуострове (82.18% всех гнезд, $n = 1234$) (табл. 6). Существенно ниже эта доля была на арх. Сескар (73.56% гнезд, $n = 382$) и у северного побережья Финского залива (71.26% всех гнезд, $n = 87$).

Приблизительно в половине случаев лебеди-шипуны гнездились на островах с колониями серебристой чайки (*Larus argentatus*) — 51.77% всех гнезд лебедей в колониях, $n = 1754$ (рис. 7). Приблизительно в 3 раза реже они помещали гнезда в колониях мелких чайковых (озерной *L. ridibundus*, малой *L. minutus* и сизой чаек *L. canus*, полярной *Sterna paradisaea*, речной *St. hirundo* и малой крачек *St. albifrons*) — 17.48% всех гнезд в колониях. В колониях большого баклана гнездились только



Рис. 5. Самка лебедя-шипунa на гнезде в понижении скального субстрата на небольшом шхерном островке архипелага Долгий Камень около северного берега Финского залива. 6 июня 2024 г.

Fig. 5. A Mute swan female on a nest in a depression of the rocky substrate on a small skerry island of the Dolgy Kamen archipelago near the northern shore of the Gulf of Finland. June 6, 2024



Рис. 6. Самка лебедя-шипунa на гнезде в лесном биотопе на о. Дегтярный архипелага Долгий Камень около северного берега Финского залива. 4 июля 2020 г.

Fig. 6. A Mute swan female on a nest in a forest habitat on Degtyarny Island, Dolgy Kamen archipelago, near the northern shore of the Gulf of Finland. July 4, 2020

Таблица 6. Распределение различных типов территориальных поселений лебедя-шипуна относительно колоний морских птиц на островах с различной удаленностью от берега

Table 6. Distribution of different types of Mute swan territorial settlements of the relative to seabirds colonies on islands with different distances from the coast

Тип поселения лебедя-шипунa	Острова в 1.5—6.5 км от берега или ближайшего крупного лесного острова						Острова в 0.3—1.5 км от берега					Острова не далее 0.3 км от берега			Побережье	Всего
	В колониях большого баклана	В колониях серебристой чайки	В колониях клуши	В колониях мелких чайковых	Вне колоний	Всего	В колониях большого баклана	В колониях серебристой чайки	В колониях мелких чайковых	Вне колоний	Всего	В колониях мелких чайковых	Вне колоний	Всего		
Кургальский полуостров 1993—1999 и 2005—2021 гг.																
Колонии	5	248	60	18	15	346	7	276	14	3	293	11	0	11	0	650
Групповые ассоциации	8	143	5	5	41	202	0	29	9	37	75	4	0	4	0	281
Одиночные гнезда	16	37	6	3	17	79	0	14	53	38	105	43	23	66	46	296
Всего	29	428	71	26	73	627	7	319	76	78	480	58	23	81	46	1234
Архипелаг Сескар 2012—2021 гг.																
Колонии	0	0	0	0	0	0	55	15	2	28	100	0	0	0	0	100
Групповые ассоциации	0	0	0	0	0	0	18	48	31	32	129	0	0	0	0	129
Одиночные гнезда	0	0	0	0	0	0	30	33	30	22	115	19	19	38	0	153
Всего	0	0	0	0	0	0	103	96	63	82	344	19	19	38	0	382
Остров Мощный и прилегающие островки 2013—2021 гг.																
Колонии	0	0	0	0	0	0	25	43	0	0	68	0	0	0	0	68
Групповые ассоциации	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Одиночные гнезда	0	0	0	0	0	0	1	0	15	1	17	4	0	4	9	30
Всего	0	0	0	0	0	0	26	43	15	1	85	4	0	4	9	98
Северное побережье Финского залива и прилегающие острова 2013—2021 гг.																
Колонии	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Групповые ассоциации	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Одиночные гнезда	12	15	0	0	0	27	0	3	28	25	56	0	0	0	0	83
Всего	12	19	0	0	0	31	0	3	28	25	56	0	0	0	0	87

10.09% всех лебедей, в колониях клуши *L. fuscus* — 4.05% пар лебедей. Последнее обстоятельство мы связываем с крайней малочисленностью клуши и постоянным сокращением ее численности. Начиная с 2005 г. мы уже не встречали ее моновидовых поселений.

На примере данных с Кургальского полуострова (табл. 7) хорошо видно, что наибольшая плотность гнездования лебедей-шипунгов наблюдалась в колониях клуши и мелких чайковых на низкотравных луговинах. В этих колониях наибольшая плотность гнезд лебедей отмечалась в эпицентрах колоний (табл. 7). В то время как в колониях серебристой чайки высокая плотность гнезд шипунгов могла

наблюдаться как в эпицентрах, так и на периферии. В колониях мелких чайковых на песке плотность гнездования лебедей была заметно выше на перифериях колоний и в их ближайших окрестностях. В колониях большого баклана лебеди заселяли только ближайшие окрестности колоний.

Следует отметить, что только большой баклан и серебристая чайка приступают к размножению в апреле, практически одновременно с лебедем-шипунгом. При этом на гнездовых участках серебристые чайки появляются уже в марте, часто до схода льда на прилегающей акватории, большие бакланы чаще всего оказываются на местах колоний в конце марта—начале апреля. Клуши и мелкие

Таблица 7. Среднегодовая плотность гнездования лебедя-шипуна (гнезд/га) на различных участках колоний морских птиц на Кургальском полуострове в разные периоды

Table 7. Average annual Mute swan nest density (nests/ha) in main parts of seabird colonies on the Kurgalsky Peninsula during different periods

Типы островов		Годы	Колонии				Вне колоний	Вся площадь островов
			Эпицентры	Периферии	Ближайшие окраины	Вся площадь колоний		
Острова с колониями	большого баклана	1993—1999	0	0	0	0	0	0
		2005—2021	0.00	4.02	7.52	3.92	0	3.92
	серебристой чайки	1993—1999	3.47	2.24	0.89	2.46	0.21	0.91
		2005—2021	7.85	10.2	1.59	6.53	0.56	2.43
	клуши	1993—1999	38.89	12.5	5.56	23.36	0	17.75
		2005—2021	0	0	0	0	0	0
	мелких чайковых птиц на травянистой растительности	1993—1999	13.01	3.83	1.29	6.35	0.9	3.72
		2005—2021	29.41	16.6	12.17	22.48	0	18.58
	мелких чайковых птиц на песке без растительности	1993—1999	5	16.7	43.75	16.25	1.2	2.4
		2005—2021	0.84	2.05	1.68	1.3	0	0.62
Острова без колоний		1993—1999	0	0	0	0	0.96	0.96
		2005—2021	0	0	0	0	0.26	0.26
Побережье		1993—1999	0	0	0	0	0	0
		2005—2021	0	0	0	0	0.01	0.01

Примечания. Общее число гнезд, найденных в данном местообитании за весь период, делили на число лет наблюдений и на площадь местообитания (участка колонии). Ближайшими окраинами считали территории, удаленные не более чем на 20 м от границы колонии (от крайних гнезд чаек в колонии).

Notes. The total number of nests found in a given habitat over the entire period was divided by the number of years of observations and the area of the habitat (colony site). The territories located no more than 20 m from the colony boundary (from the extreme nests of gulls or cormorants in the colony) were considered the nearest outskirts.

Таблица 8. Численность других видов гусеобразных, размножавшихся в соседстве с лебедем-шипуном, и расстояния до их гнезд на Кургальском полуострове в 2006–2009 гг.

Table 8. The number of geese and ducks nesting in the vicinity of the Mute swan and the distances to their nests on the Kurgalsky Peninsula in 2006–2009

Виды гусеобразных	Число гнезд вида в соседстве с лебедем-шипуном	Доля от общего числа гнезд вида	Минимальное расстояние от гнезда лебедя-шипуна	Среднее расстояние от гнезда лебедя-шипуна
Серый гусь (<i>Anser anser</i>)	8	22.22	3	5.67 ± 2.54
Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i>)	7	33.33	3	4.14 ± 0.85
Серая утка (<i>Anas strepera</i>)	9	15.25	5	10.67 ± 4.66
Широконоска (<i>Anas clypeata</i>)	4	16	6	10.75 ± 4.43
Шилохвость (<i>Anas acuta</i>)	1	100	12.5	12.5
Хохлатая чернеть (<i>Aythya fuligula</i>)	41	19.52	2	8.39 ± 4.85
Средний крохаль (<i>Mergus serrator</i>)	1	7.69	10	10
Обыкновенная гага (<i>Somateria mollissima</i>)	5	100	5	10.60 ± 2.71

Примечание. Соседствующими считались гнезда гусеобразных, удаленные на расстояние не более 20 м от гнезда лебедя-шипуна.

Note. The nests of geese and ducks located no more than 20 m from the Mute Swan nests were considered neighboring.

виды чайковых в последнем десятилетии приступают к гнездованию не ранее начала мая, уже после того, как большая часть лебедей-шипунцов формирует кладки.

Гнезда серебристых чаек и клуш в колониях располагались не ближе 3–5 м от гнезд лебедей-шипунцов, гнезда мелких видов чаек и крачек — не ближе 2.5–3.0 м. В соседстве с большими бакланами лебеди-шипунцы обычно гнездились не ближе 8–10 м от их построек.

Кроме колониальных морских птиц, на островах совместно с лебедями шипунами гнездились серые гуси (*Anser anser*), белошекие казарки *Branta leucopsis*, кряквы *Anas platyrhynchos*, серые утки *A. strepera*, широконоски *A. clypeata*, шилохвость *A. acuta*, хохлатые чернети *Aythya fuligula*, обыкновенные гаги *Somateria mollissima*, большие *Mergus merganser* и средние крохали *M. serrator*. Их гнезда могли располагаться в непосредственной близости от построек лебедей-шипунцов. Так, на Кургальском полуострове по данным 2006–2009 гг. рядом с лебедями были обнаружены 76 гнезд восьми видов гусеобразных, среди которых доминировала хохлатая чернеть (табл. 8). Как видно из табл. 8, минимальные расстояния, на которые их гнезда были удалены от лебединых, составляли 2–3 м, даже у такого крупного вида, как серый гусь (рис. 7). На острове Мощный самым массовым видом уток, гнездящихся в соседстве с лебедем-шипуном, в 2013–2021 гг. была обыкновенная гага

(до 17–22 гнезд в год), кладки которой могли располагаться на расстоянии до 2.0–2.5 м от построек лебедей. У северного побережья Финского залива обыкновенная гага также являлась наиболее частым соседом лебедей-шипунцов. Кроме того, в отдельных случаях отмечалось соседство с лебедями гнезд белошекой казарки на дистанции от 15 м, в среднем 18.43 ± 2.01 ($n = 8$).

При таком плотном гнездовании, согласно нашим прямым наблюдениям, шипунцы проявляют агрессию только к крупным чайкам (серебристым, морским *L. marinus* и клушам), представляющим опасность для их кладок и птенцов. Самец на воде атакует чаек, оказывающихся на расстоянии 5–15 м от него. Самкой охраняется площадь в радиусе 2.5–3.0 м от гнезда. Периодически возникают конфликты между шипунами и серебристыми чайками, гнездящимися рядом. Обычно это происходит при возвращении лебедей на гнездо после кормодобывания, чайки пикируют только на самок у гнезд, которые отбиваются ударами крыльев и клювов (рис. 8). Если конфликт затягивается на 2–3 мин, к самкам присоединяются самцы шипунцов. К мелким чайковым шипунцы индифферентны, при их атаках насиживающие самки только глубже втягивают голову в оперение спины. К речным и нырковым уткам, гнездящимся поблизости, в период насиживания шипунцы также безразличны. В то же время в отношениях гнездящихся по соседству шипунцов и серых гусей можно



Рис. 7. Гнездо серого гуся (черная стрелка) между двумя гнездами лебедей-шипун (белые стрелки) на о-ве Ки-рьенсари у западного побережья Кургальского полуострова. 11 мая 2008 г. (Коузов, 2016)

Fig. 7. A Greylag goose nest (black arrow) between two Mute swan nests (white arrows) on Kirjensari Island, off the western coast of the Kurgalsky Peninsula. May 11, 2008 (Kouзов, 2016)



Рис. 8. Самка лебедей-шипун у гнезда в колонии серебристых чаек на о-ве Хангелода на Кургальском рифе. 1 июня 2008 г.

Fig. 8. A Mute swan female near her nest in a colony of herring gulls on Khangeloda Island, Kurgalsky Reef. June 1, 2008

увидеть некоторые элементы кооперации. Тревожные сигналы серых гусей, их сход с гнезда или взлет вызывают ориентировочную реакцию наседок шипуна и тревожное поведение самцов и наоборот. При тревоге сошедшие на воду серые гуси и шипуны часто держатся и возвращаются к кладкам совместно. При этом обычно посадка на гнездо ближайшей самки лебедя-шипунa служит сигналом к возвращению к кладке для гусей.

Внутривидовые территориальные отношения

У гнездящихся в восточной части Финского залива лебедей-шипунa наблюдаются три типа территориальной структуры населения: одиночные территориальные пары, ассоциации территориальных пар и колонии.

Одиночные территориальные пары имели охраняемые участки в радиусе 400–500 м от гнезда, откуда изгоняли всех других лебедей.

Гнезда в ассоциациях располагались на расстоянии от 20 до 200 м друг от друга. Но гнезда, расположенные на расстоянии 20–50 м друг от друга, обычно находились на разных склонах острова или мыса, и охраняемые самцами участки акватории не перекрывались. У пар, гнездившихся на одном берегу острова, кормовые участки перекрывались в значительной степени. Пары при сходе на воду держались на противоположных сторонах участков не ближе

50–100 м друг от друга. Строго охранялся участок акватории в радиусе 30–80 м от гнезда, на суше птицы не проявляли агрессии, даже на расстоянии 20–30 м друг от друга. На воде в зонах перекрывания территориальных участков регулярно происходили столкновения, которые обычно начинались с умеренно-агрессивных демонстраций в угрожающих позах (*Threat Posture* — Johnsgard, 2016) с полуприподнятыми над спиной второстепенными маховыми перьями, полуизогнутой вниз и вперед шеей и несколько опущенной головой. По мере нарастания конфликта самцы переходили к высоко-агрессивным демонстрациям *Busking* (Cramp, Simmons, 1977) с высоко поднятыми над спиной второстепенными маховыми перьями, а также отогнутыми на спину головой и шеей. Если после этого не происходила ретирада одного из самцов, начиналась длительная демонстрация *Rotation Display* (Lind, 1984), состоящая из синхронного вращения на месте обоих самцов друг перед другом на воде на месте в тех же позах. После чего могла происходить драка, в которую в некоторых случаях вступали и самки. Но чаще всего конфликт заканчивался на более ранних стадиях отходом одного из самцов.

Гнезда в колониях находились на расстоянии 2–15 м друг от друга (рис. 9). При сходе на воду самки пользовались общими тропами. Большинство самцов в период инкубации, не проявляя агрессии, плавали общей группой. Некоторые из них выходили на сушу и сидели рядом с насиживающими самками. Многие



Рис. 9. Колония лебедей-шипунa на восточном мысу о-ва Реймосар у западного побережья Кургальского полуострова. 20 мая 2024 г.

Fig. 9. A colony of mute swans on the eastern cape of Reimosar Island, off the western coast of the Kurgalsky Peninsula. May 20, 2024

пары при сходе на воду держались аморфной группой и кормились на расстоянии 5–10 м друг от друга.

По данным за весь период исследований, на основных местах гнездования лебедей-шипунчиков одиночные территориальные пары (31.21% гнезд, $n = 1801$) встречались во всех основных районах гнездования и в большинстве биотопов, в том числе и на побережье и на самых близких к берегу островах (29.00% всех одиночных гнезд, $n = 562$) (табл. 7). Ассоциации территориальных пар и колонии шипунчиков располагались только на островах, 65.42% таких гнезд было найдено на островах далее 300 м от берега с колониями серебристой чайки ($n = 1232$) (Табл. 7). На крупных островах Хангелода и Реймосар колонии сосуществовали с ассоциациями территориальных пар и территориальными парами. При этом ассоциации территориальных пар отмечены нами только на некоторых островках у Кургальского полуострова (22.77% всех гнезд, $n = 1234$) и на островках арх. Сескар (33.77% всех гнезд, $n = 382$). Колонии были встречены почти во всех основных островных районах гнездования лебедей-шипунчиков, но распространение их было крайне неравномерно. Максимальная их доля наблюдалась на островках у о. Мощный в 2013–2021 гг. — 69.39% всех гнезд, $n = 98$. Заметно ниже доля колониальных гнезд была на островках у Кургальского полуострова (52.67% всех гнезд, $n = 1234$) и на арх. Сескар (26.18% всех гнезд, $n = 382$). На островах у северного побережья Финского залива в 2013–2021 гг. отмечен только один случай колониального гнездования

четырех пар шипунчиков на о. Долгий Риф в 2017 г. — 4.60% всех гнезд ($n = 87$). В этом районе почти все лебедей гнездились как одиночные территориальные пары — 95.40% всех гнезд.

ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности вселения. Расселение лебедей-шипунчиков в восточной части Финского залива стало завершением волны его экспансии в восточной Прибалтике (Валюс, 1952; Вискне, 1968; Недзинскас, 1977; Йыги, 1968; Hilden, 1987; Коузов и др., 2024) и началось через 8 лет после начала активного роста популяции в Моонзунде (Бужун, Храбрый, 1990; Mägi, 2007; Коузов, 2016). Далее на обеих территориях увеличение гнездящихся группировок шло синхронно до стабилизации в 1994–1995 гг. (Коузов, 2009; Mägi, 2007). Следующий этап взрывного роста численности и расселения лебедей-шипунчиков в восточной части Финского залива начался в 2014 г. и продолжается до настоящего времени. Как показывает анализ климатических данных сайта Шведского гидрометеорологического института (<http://www.smhi.se>), эти волны расселения соответствуют двум основным фазам потепления климата в балтийском регионе за последние 50 лет, которые выражались, в частности, в минимальном развитии зимнего ледового покрова Балтийского моря в 1988–1995 гг. и 2014–2020 гг., причем потепление продолжается и в настоящее время (рис. 10).

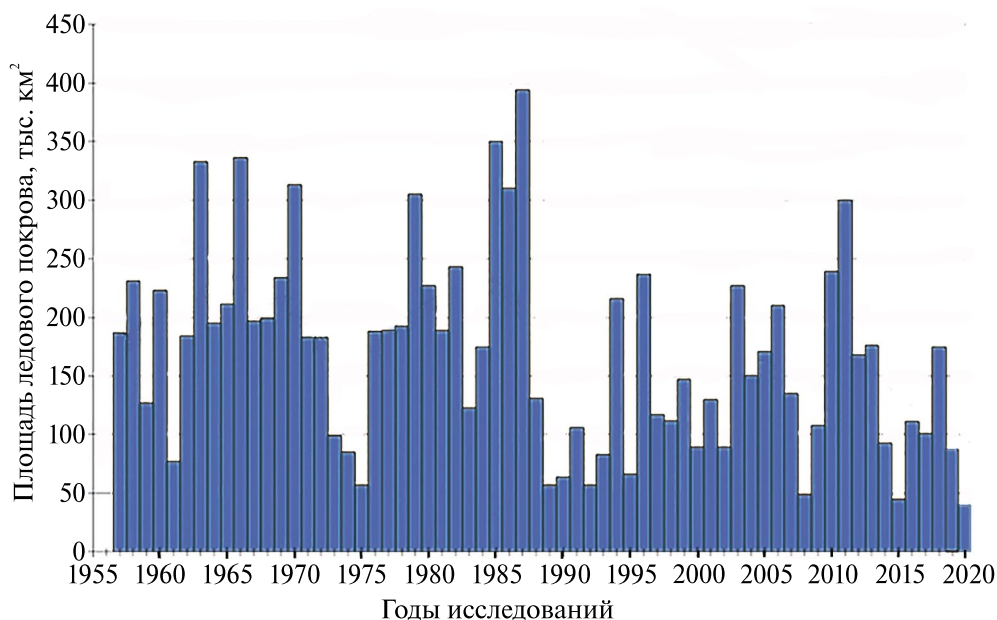


Рис. 10. Долговременная динамика максимального развития ледового покрова на Балтийском море в 1957–2020 гг. по данным Шведского Гидрометеорологического института (<https://www.smhi.se>)

Fig. 10. Long-term dynamics of the maximum ice cover extent in the Baltic Sea from 1957 to 2020, according to the Swedish Meteorological and Hydrological Institute (<https://www.smhi.se>).

Процесс расселения вида в восточной части Финского залива начался с его крайней юго-западной части на Кургальском полуострове и шел в двух направлениях:

1. На восток в сторону Невской губы.
2. На северо-восток к северному берегу Финского залива и к Выборгскому заливу.

В целом это соответствует распределению изолиний среднегодовых сроков схода льда в восточной части Финского залива (рис. 11), что говорит в пользу гипотезы о доминирующем влиянии этого фактора на расселение вида на север (Коузов и др., 2025). Однако это предположение нуждается в дальнейшей статистической проверке.

Во время первой волны вселения популяция шипунов в восточной части Финского залива увеличилась за 7 лет к 1994–1995 гг. до 570–630 птиц, из них 85–90 гнездовых пар (Коузов, 2016). Во время второй волны вселения после 2013 г. на Кургальском полуострове число гнездящихся пар возросло с 17 до 93 за 4 года, на о. Мощный — с пяти до 17 пар, на архипелаге Сескар после 2012 г. за 4 года — с пяти до 61 пары, у северного побережья после 2013 г. за 6 лет с двух до 23 пар. Учитывая долгое половое созревание птиц, которое обычно происходит на третьем–четвертом году жизни (Cramp, Simmons, 1977), становится очевидным, что этот прирост численности обусловлен в первую очередь постоянным вселением молодых птиц из старых очагов размножения на Балтике. Об этом свидетельствуют как меньшие средние показатели величины кладок и репродуктивного успеха на Кургальском полуострове в 1993–1999 гг. по сравнению с 2005–2012 гг. (Коузов, 2016), так и присутствие в восточной части Финского залива до 370–400 холостых птиц в 1994 г. уже через 7 лет после гнездования первой пары. Уже тогда размножающиеся особи составляли 26–30% всех птиц, что близко к демографическим показателям старых популяций в Западной Европе — 27–42% в Англии (Ogilvie, 1981) и Шотландии (Brown, 1997).

Для сравнения, начальные стадии реколонизации лебедя-шипун в Литве, Латвии и Эстонии в 30–50-х годах прошлого века (Виксне, 1968; Йыги, 1968; Недзинскас, 1977) и его вселение в Остроботнию с 1970 г. (Hästbaska, Ulfvens, 1987), происходившие, вероятно, за счет внутреннего прироста, шли очень медленными темпами, без значительных резервов холостых птиц.

Изменение темпов и характера вселения шипуна в восточной части Финского залива связано, с одной стороны, с ростом его популяционного давления в Балтийском регионе, где к концу 80-х годов прошлого века насчитывалось уже до 18 500 гнездящихся пар (Wieloch, 1991) и наблюдались тенденции его расширения за счет массовой иммиграции

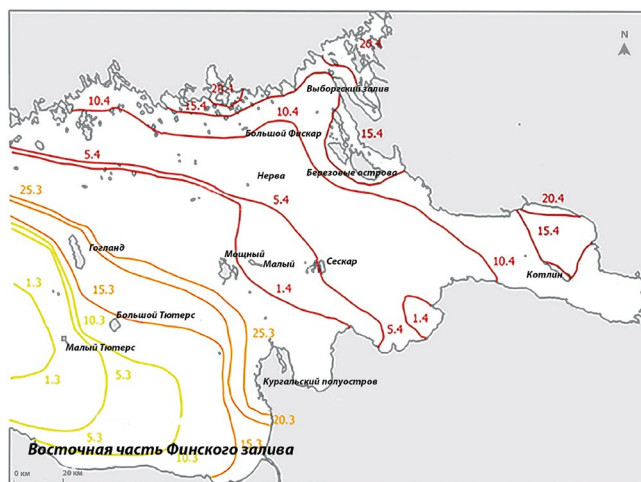


Рис. 11. Пространственное распределение зон с различными датами схода льда в среднем за весь период 1989–2022 гг. Карта составлена авторами по данным ледовых карт Шведского Гидрометеорологического института (<https://www.smhi.se>). Цифры у изолиний — среднегодовые даты схода льда. Различными цветами обозначены: желтым — изолинии схода льда в первой половине марта, оранжевым — во второй половине марта, красным — в апреле

Fig. 11. Spatial distribution of zones with different ice breakup dates, averaged over the entire period 1989–2022. The map was compiled by the authors based on ice charts from the Swedish Meteorological and Hydrological Institute (<https://www.smhi.se>). The numbers on the isopleths indicate the average annual ice breakup dates. Different colors indicate: yellow — isopleths of ice breakup in the first half of March, orange — in the second half of March, red — in April

(Кривенко и др. 1990). С другой стороны, при существенном росте численности вида в течение последних 30 лет хорошо заметно значительное замедление пространственного продвижения восточной границы ареала, которая не заходит на восток далее пределов Финского залива (Коузов и др., 2024), что свидетельствует о существовании в регионе некоего климатического барьера. На внутренних водоемах Северо-Запада России в роли этого барьера выступают большая продолжительность безледного периода и более поздние сроки схода льда на озерах (Коузов и др., 2025).

Сроки прилета и размножения. Лебедь-шипун является одним из наиболее рано прилетающих и рано гнездящихся видов водоплавающих птиц, поэтому сроки его гнездования сильно варьируют в зависимости от сроков схода льда на акватории. Это хорошо видно по значительной вариации сроков начала откладки яиц на участках Финского залива, которые освобождаются ото льда в разные сроки. По данным 1993–1999 и 2005–2014 гг., на о. Мощный и арх. Сескар начало откладки было приблизительно на неделю

позже, чем на Кургальском полуострове, а у северного побережья Финского залива — на 20–25 дней (Коузов, 2016). В 2015–2021 гг. из-за развития теплой фазы климата отмечено более раннее начало откладки яиц у лебедей на Кургальском полуострове — в среднем на 7.6 дня раньше, чем в предыдущие годы. При этом начало откладки яиц в гнездах лебедей-шипун в северной части Финского залива сдвинулось на более ранние сроки еще сильнее и разница этих сроков с Кургальским полуостровом стала составлять всего 9.5 дня. Все эти факты косвенно свидетельствуют в пользу нашей гипотезы о лимитирующем влиянии сроков схода льда на распространение лебедя-шипуна на север.

Особенности пространственного и биотопического распределения размножающихся птиц. К настоящему времени лебедь-шипун заселил практически всю восточную часть Финского залива, за исключением зон выровненных песчаных пляжей в Зеленогорском заливе и Копорской губе, а также внутренние части Выборгского залива. В первых двух районах отсутствие птиц связано с отсутствием подходящих гнездовых биотопов и высоким рекреационным прессом, в Выборгском заливе — в первую очередь с очень поздними сроками схода льда (рис. 4), во вторую очередь с присутствием большого количества рыбаков и охотников весной.

Как и в Эстонии (Ййги и др., 1976; Ренно, 1990; Leibak et al., 1994) и Финляндии (Нааранен, 1976; Hario, Rintala, 2004; Hilden, 1987; Hilden, Hario, 1993; Lehtikoinen, 2011), в Ленинградской области лебедь-шипун наиболее обычен на гнездовании в островном приморском ландшафте (Коузов, 2005, 2016): моренном — в южной части Финского залива и сельговом — в северной его части (Коузов, 2016). При этом в последние десятилетия 90–95% пар шипунов размножается именно в южной зоне: на Кургальском полуострове (17–94 пары), архипелаге Сескар (5–79 пар) и о. Мощный (5–20 пар).

У горла Финского залива наблюдается обратное соотношение: на побережьях Эстонии в 2007–2009 гг. гнездились до 3000–3500 пар лебедей шипунов (Elts et al., 2009), а в Финляндии — 6000–10000 гнездовых пар (Lehtikoinen, 2011). Это связано с тем, что площадь островных зон у финского побережья в десятки раз больше, чем у эстонского (Егорьева, 1961; Халланаро, 2002; Estonica.org). Но плотность гнездования шипуна в финских шхерах 0.05–0.35 пары/га (Nordström et al., 2002) — это на порядок ниже чем, на островах Моозунда — 2.17 пары/га, а на некоторых участках — 23.0–68. пар/га (Mägi et al., 1992). То есть у горла Финского залива оптимальным гнездовым ландшафтом для шипуна является моренная зона Эстонии, а субоптимальным, но наиболее распространенным — зона финских шхер. В российской части Финского

залива из-за слабого развития шхерной зоны оптимальный гнездовой моренный ландшафт является одновременно и наиболее распространенным.

Биотопическое распределение птиц, гнездящихся в восточной части Финского залива, имеет следующие основные черты:

1) широкий спектр биотопов (17 типов), занимаемых как на побережье, так и на островах различной удаленности от берега. При этом в южной, моренной зоне спектр занимаемых биотопов шире (11 типов), чем в северной сельговой зоне (7 типов);

2) гнездование преимущественно на небольших островках (0.5–5.0 га), удаленных на расстояние от 300 м до нескольких километров от побережья или больших лесистых островов. Непосредственно у побережья материка в полупогруженных тростниковых зарослях гнездятся только единичные пары на Кургальском полуострове и все немногочисленные пары, размножающиеся в Невской губе и на прилегающих к ней участках акватории;

3) переход к открытому расположению гнезд по мере удаления от материка или других крупных участков суши (Коузов, 2005, 2016);

4) часть птиц на островах занимает совершенно не характерные для лебедей биотопы — либо полностью лишенные растительности песчано-галечниковые косы, валунные поля и скальные выступы, либо участки лесной растительности;

5) гнездование на островах совместно с колониями морских птиц, чаще всего серебристой чайки. При этом не вполне понятно, является это результатом стремления лебедей гнездиться под охраной колоний или случайным соседством, связанным со сходством биотопических предпочтений лебедей и других птиц. По крайней мере, за исключением серебристой чайки и большого баклана, все другие колониальные птицы в восточной части Финского залива приступают к гнездованию значительно позже лебедей-шипун.

Сходные тенденции, отмеченные у лебедей-шипун Дании, Швеции, Эстонии и Финляндии, начали проявляться в Балтийском регионе с самого начала периода интенсивного роста численности вида с середины прошлого века (Bloch, 1970; Berglund et al., 1963; Нааранен, 1976; Tenovu, 1975; Ренно, 1990; MägiMagi et al., 1992; von Numers, 1995). В старых очагах обитания на южной Балтике шипуны в первой половине XX века всегда гнездились только в тростниковых зарослях крупных эвтрофных озер (Bauer, Glutz, 1968; Berglund et al., 1963; Rutschke, 1982; Sokolowski, 1960; Wieloch, 1984; Winge, 1959), сходных с биотопами вида в аридной и семиаридной зонах (Кривенко, 1991; Мензбир, 1895; Исаков, Птушенко, 1952; Cramp, Simmons, 1977; Johnsgard, 2016).

Территориальное поведение размножающихся пт. На островах моренной зоны Финского залива территориальная структура шипунов значительно уплотняется за счет появления ассоциаций и колоний. Такие колонии с 40-х годов прошлого века отмечались на моренных островах Дании (Bloch, 1970; Andersen-Harild, 1994), с 70–80-х годов — на островах Моонзунда (Mägi et al., 1992), а также около о. Рюген (Wieloch, 1991) и на о. Эланд (Kravchuk et al., 2025). На сельговых шхерах северной части Финского залива в России и Финляндии (Ulfvens, 1993; Tenovu, 1975; von Numers, 1995) гнездятся только территориальные пары.

Как известно, основой кормовой базы лебедя шипуна на Финском заливе являются различные нитчатые водоросли, как прикрепленные к камням, так и выносимые к водной поверхности с глубины (Kouзов et al., 2021; Kouзов et al., 2024). Они обычно произрастают на глубинах не более 5 м, чаще 1–3 м (Kouзов et al., 2021; Kouзов et al., 2024), поэтому ширина мелководной зоны является ключевым фактором, определяющим плотность гнездовых пар лебедя-шипун (Kouзов et al., 2025; Kravchuk et al., 2025). В моренной зоне существуют обширные площади мелководных выводковых биотопов при значительном относительном дефиците гнездовых площадей, а в сельговой зоне наоборот — из-за свала глубин у островов выводковые биотопы представляют собой узкую 5–10-метровую прибрежную полосу акватории и поэтому наблюдается дефицит таких биотопов. Вышеуказанное соотношение, на наш взгляд, является ключевым фактором, определяющим развитие колониальности у данного вида.

Этим же фактором определяется и явное преобладание территориального типа поселений у шипунов в обширных прибрежных эвтрофных озерах южного сектора Балтики (Bauer, Glutz, 1968; Rutschke, 1982; Wieloch, 1984), на внутренних водоемах Франции (Gayet et al., 2011), Германии (Köppen, 1990; Rutschke, 1982), Польши (Kitovski, 2004; Wieloch, 1984; Włodarczyk, Wojciechowski, 2001), Литвы и Латвии (Липсберг, 1990; Недзинскас, 1990), где кормовая емкость озер жестко лимитируется их ограниченной величиной (Gayet et al., 2011; Kitovski, 2004).

К вопросу о происхождении адаптаций к морскому гнездованию у лебедя-шипун. При ознакомлении с литературой по гнездованию лебедя-шипун на морских островах Балтийского моря может сложиться впечатление, что это совершенно новый для вида комплекс поведенческих адаптаций, сложившийся в период роста его численности, начиная с середины XX века. Стимулом для возникновения этих адаптаций мог послужить, например, дефицит

гнездовых участков на внутренних водоемах Западной Европы.

Однако, на наш взгляд, это в корне неверно. Во-первых, для изменений репродуктивных стереотипов, таких как смена биотопических предпочтений и возникновение колониальности, требуется достаточно длительное время. А вселение лебедя-шипун на морские острова, даже раньше, чем на большинство внутренних водоемов, стало наблюдаться на самых начальных стадиях расселения вида в Балтийском регионе в Дании, Швеции, Финляндии и Эстонии (Bloch, 1970; Berglund et al, 1963; Йыги, 1968; Tenovu, 1975). Это отличает данный вид от лебедя-кликун *Cygnus cygnus*, который, наоборот, широко расселялся приблизительно в эти же сроки на внутренних водоемах Финляндии, и только в самые последние годы из-за дефицита свободных местообитаний отдельные пары этого вида стали выселяться на морские побережья, чего раньше никогда не наблюдалось (Kouзов et al, 2024a). Точно так же колониальность у лебедя-шипун на балтийских побережьях стала проявляться сразу после начала его экспансии (Bloch, 1970; Berglund et al, 1963; Mägi et al, 1992; Andersen-Harild, 1994; Kouзов, 2005). То есть внешне это выглядит не как выработка новых, а как реализация в изменившихся условиях уже имеющихся у вида старых поведенческих стереотипов. Подтверждением этому являются указания на гнездование вида на побережьях и островах северной части Каспийского моря в XIX веке (Карелин, 1883; Мензбир, 1895) и в первой половине XX века (Бостанжогло, 1911), а также на островах и на побережье Аральского моря в середине прошлого века (Долгушин, 1960).

Кроме того, указывается, что в отличие от лебедя-кликун, в Казахстане и Средней Азии лебедь-шипун издавна охотно заселяет соленые озера и в оптимальных местах часто гнездится не отдельными территориальными парами, а парами, которые устраивают гнезда на минимальном расстоянии одна от другой (Исаков, Птушенко, 1952; Кривенко, 1991). В период роста численности во второй половине XX века плотные поселения лебедя-шипун стали достаточно обычны в дельте р. Волга (Русанов, Кривоносов, 1990; Кривенко, 1991).

Судя по всему, адаптации к морскому гнездованию у лебедя-шипун очень древние и сложились в период формирования вида. Об этом свидетельствуют, например, сходные черты поведения (питание преимущественно водорослями, способность размножаться на морских побережьях и островах, образование колоний, перевозка птенцов на спине) и у других близкородственных шипуну древних видов лебедей из Южного

Полушария — черного (*C. atratus*) и черношейного (*C. melancoryphus*) лебедей (Johnsgard, 2016), в отличие от более молодых видов лебедей Северного Полушария (кликун, тундрового (*C. bewickii*), американского (*C. columbianus*) лебедей и лебедя-трубача (*C. bicinator*)), история формирования которых связана с плейстоценовыми тундростепями (Brazil, 2003; Курочкин, 1985; Панов, Павлова, 2015). Анализ палеонтологической литературы по лебедю-шипуну и палеоботанической

литературы, выполненный нами ранее (Kouзов et al., 2024), показывает, что формирование вида происходило, видимо, начиная с миоцена на побережьях океана Паратетис и производных от него морских бассейнов. Для этих местообитаний были характерны сильная изрезанность береговой линии, наличие большого числа островов и обширных эвтрофных мелководий, на которых обильно произрастали макроводоросли и плавневая растительность (там же).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бостанжогло В.Н. Орнитологическая фауна Арало-Каспийских степей. М.: Типография Императорского Московского Университета, 1911. 410 с.
2. Бузун В.А. Остров Сескар (восточная часть Финского залива) // Материалы первого семинара по программе «Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России». С.-Пб.: Тускарора. 1997. С. 42–49.
3. Бузун В.А., Храбрый В.М. О гнездовании лебедя-шипуну в Ленинградской области // Экология и охрана лебедей в СССР (Материалы Второго всесоюзного совещания по лебедям СССР. 21–24 сентября 1988 г., Одесса). Мелитополь. 1990. Т. 1. С. 83–84.
4. Валюс М.И. Материалы по биологии лебедя-шипуну в Литве // Орнитология. 1952. Вып. 2. С. 221–227.
5. Васильева Н.А. Материалы по летней орнитофауне архипелага Сескар в восточной части Финского залива // Беркут. 2002. Т. 11. Вып. 1. С. 18–26.
6. Вискне Я. Результаты учетов лебедя-шипуну и орлана-белохвоста в Латвии в 1964 г. // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. мигр. птиц. 1968. Тарту. С. 76–79.
7. Гришанов Г.В. Гнездящиеся птицы Калининградской области: территориальное размещение и динамика численности в XIX–XX вв. 1. Non-Passeriformes // Русский орнитологический журнал. 1994. Т. 3. Вып. 1. С. 83–117.
8. Долгушин И.А. Птицы Казахстана. Т. 1. Алма-Ата: Изд-во Академии наук Казахской ССР, 1960. 470 с.
9. Егорьева А.В. Балтийское море. М.: Географиз, 1961. 96 с.
10. Зайнагутдинова Э.М., Михайлов Ю.М., Каськова К.А. Гнездование лебедя-шипуну *Sygnus olor* на территории Санкт-Петербурга в 2020 году // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. Вып. 1969. С. 4066–4069.
11. Зайнагутдинова Э.М., Каськова К.А., Михайлов Ю.М., Кислова А.А. Весенние миграционные стоянки лебедей в Санкт-Петербурге в 2020 году // Русский орнитологический журнал. 2021. Т. 30. Вып. 2043. С. 1092–1100.
12. Иовченко Н.П., Гагинская А.Р., Носков Г.А., Резвый С.П. Результаты орнитологического обследования островов Финского залива в 1994–1995 годах // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России. Труды Биологического НИИ. 2002. Т. 48. С. 100–120.
13. Исаков Ю.А., Птушенко Е.С. Отряд Гусеобразные. Подсемейство Гусиные // Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Советская Наука, 1952. С. 247–344.
14. Йыги А. Современное распространение лебедя-шипуну в Эстонской ССР // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. мигр. птиц. № 5. Тарту. 1968. С. 68–79.
15. Йыги А., Липсберг Ю., Недзинкас В. Численность и размещение восточно-балтийской популяции лебедя-шипуну // Миграции птиц. Таллин. 1976. С. 179–184.
16. Карелин Г.С. Путешествие Г.С. Карелина по Каспийскому морю // Записки Императорского Русского Географического Общества по общей географии. Т. 10. Санкт-Петербург: Типография Императорской Академии наук, 1883. 497 с.
17. Коузов С.А. Адаптации к открытым морским мелководьям у лебедей-шипуну, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива) // Материалы III Международного симпозиума “Гусеобразные Северной Евразии”. Санкт-Петербург. 2005. С. 42–43.
18. Коузов С.А. Особенности биологии лебедя-шипуну и серого гуся на Кургальском полуострове // Казарка. 2009. Т. 12. № 2. С. 85–113.
19. Коузов С.А. Весенняя миграция водно-болотных птиц на Кургальском полуострове в 2008 г. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-западе России. Вып. 7. СПб.: Тускарора, 2010. С. 42–59.
20. Коузов С.А. О гнездовании лебедя-шипуну *Sygnus olor* на островах Малый Тютерс и Большой Тютерс в Финском заливе // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24. Вып. 1199. С. 3613–3622.

21. Коузов С.А. О находке нового места размножения лебедя-шипуна *Cygnus olor* Gmelin на южном берегу Финского залива у поселка Черная Лахта // Русский орнитологический журнал. 2015а. Т. 24. Вып. 1190. С. 3332–3338.
22. Коузов С.А. Гнездование лебедя-шипуна *Cygnus olor* на острове Мощный в восточной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 2015б. Т. 24. Вып. 1196. С. 3513–3517.
23. Коузов С.А. Лебедь-шипун (*Cygnus olor* Gmelin 1789) в восточной части Финского залива: история расселения, распределение размножающихся птиц и биология размножения // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. № 2. С. 38–69.
24. Коузов С.А., Кравчук А.В. Биология лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) в восточной части Финского залива // Вестник охотоведения. 2014. Т. 11. № 2. С. 199–203.
25. Коузов С.А., Кравчук А.В. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* на острове Нерва (финский залив) // Русский орнитологический журнал. 2026. Т. 35. № 2585. С. 226–228.
26. Коузов С.А., Кравчук А.В. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* на острове Грузный у северного побережья Финского залива // Русский орнитологический журнал. 2026а. Т. 35. № 2586. С. 290–292.
27. Коузов С.А., Кравчук А.В. О расселении лебедя-шипуна *Cygnus olor* на Берёзовых островах и в проливе Бьеркезунд (Финский залив) в 2024–2025 годах и первая в регионе находка птенца морфы *Immutabilis* // Русский орнитологический журнал. 2026б. Т. 35. № 2584. С. 175–178.
28. Коузов С.А., Кравчук А.В. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* на полуострове Киперорт на северном берегу Финского залива // Русский орнитологический журнал. 2026в. Т. 35. № 2587. С. 343–345.
29. Коузов С.А., Лосева А.В. Находка гнезда лебедя-шипуна *Cygnus olor* на о. Малый Фискаар в 2015 г. // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24. Вып. 1197. С. 3551–3553.
30. Коузов С.А., Лосева А.В. Современное распространение, новые места размножения и линьки лебедя-шипуна (*Cygnus olor* Gmelin) в Ленинградской области по данным 2005–2015 гг. // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. № 1. С. 116–136.
31. Коузов С.А., Храбрый В.М., Кравчук А.В. и др. История расселения и современный гнездовой ареал лебедя-шипуна (*Cygnus olor*, Anatidae, Aves) на Северо-Западе России // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 5. С. 55–72.
32. Коузов С.А., Кравчук А.В., Храбрый В.М. и др. Анализ климатических факторов, лимитирующих распространение лебедя-шипуна (*Cygnus olor* Gmelin, Anseriformes, Anatidae) на внутренних водоемах Северо-Запада России // Зоологический журнал. 2025. Т. 104. № 4. С. 49–63.
33. Кривенко В.Г. Водоплавающие птицы и их охрана. Москва: Агропромиздат, 1991. 270 с.
34. Кривенко В.Г., Анзигитова Н.В., Кузнецов Е.А. Динамика численности лебедя-шипуна в СССР как следствие изменчивости климата // Экология и охрана лебедей в СССР. Материалы II всесоюзного совещания по лебедям. Ч. 1. Мелитополь. 1990. С. 23–25.
35. Курочкин Е.Н. Птицы центральной Азии в Плиоцене // Труды советско-монгольской палеонтологической экспедиции. Вып. 26. М.: Наука, 1985. 120 с.
36. Леоке Д.Ю. Лебедь-шипун *Cygnus olor* обычный гнездящийся вид Кургальского полуострова // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск. 1999. 84. С. 9–12.
37. Липсберг Ю.К. Размещение и динамика численности лебедя-шипуна и лебедя-кликун на гнездовье в Латвии // Экология и охрана лебедей в СССР (Материалы Второго всесоюзного совещания по лебедям СССР. 21–24 сентября 1988 г., Одесса). Ч. 1. Мелитополь. 1990. С. 54–56.
38. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: изд-во Ленингр. Университета, 1983. 456 с.
39. Меднис А. Определение сроков вылупления утят по плавучести яиц в воде // Тез. докл. 8-й Прибалт. орнитол. конф. 1972. Таллин. С. 64–66.
40. Мензбир М.А. Птицы России. Т.1. М.: Типо-литография Высочайше утвержденного Товарищества И.Н. Кушнерев и Ко, 1895. 958 с.
41. Мильто К.Д. Первая находка гнезда лебедя-шипуна *Cygnus olor* на южном берегу Невской губы между Петергофом и Стрельной // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29. Вып. 1936. С. 2728–2730.
42. Михайлов Ю.М., Величко М.С., Зайнагутдинова Э.М. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* в плавнях острова Котлин (Финский залив) в 2021 году // Русский орнитологический журнал. 2021. Т. 30. № 2096. С. 3563–3565.
43. Недзинскас В.С. Рост численности лебедя-шипуна и расширение гнездовых станций на территории Литвы // Экология птиц Литовской ССР. Вильнюс. 1977. С. 65–76.
44. Недзинскас В.С. Современное размещение и динамика численности лебедя-шипуна в Литве // Экология и охрана лебедей в СССР (Материалы Второго всесоюзного совещания по лебедям СССР. 21–24 сентября 1988 г., Одесса). Ч. 1. Мелитополь. 1990. С. 57–64.
45. Носков Г.А., Федоров В.А., Гагинская А.Р. и др. Об орнитофауне островов центральной части Финского залива // Русский орнитологический журнал. 1993. Т. 2. Вып. 2. С. 163–175.

46. Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. Лебеди мира. Структура и эволюция сигнального поведения. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 164 с.
47. Ренно О. Популяция лебедя-шипуна в Эстонии и её становление // Экология и охрана лебедей в СССР (Материалы Второго всесоюзного совещания по лебедям). Ч. 1. Мелитополь. 1990. С. 66–67.
48. Русанов Г.М., Кривонос Г.А. Лебеди на Северном Каспии и в дельте Волги // Экология и охрана лебедей в СССР (Материалы Второго всесоюзного совещания по лебедям СССР. 21–24 сентября 1988 г., Одесса). Ч. 1. Мелитополь. 1990. С. 103–112.
49. Рычкова А.Л. Птицы острова Сескар (Орнитофауна острова Сескар) // Орнитология в Северной Евразии. Материалы 13 международной орнитологической конференции Северной Евразии. Оренбург. 2010. С. 278. (Тезисы докладов)
50. Фёдоров В.А. О гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* в пределах Санкт-Петербурга // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27. Вып. 1570. С. 840–846.
51. Фёдоров В.А. Новые данные о гнездовании лебедя-шипуна *Cygnus olor* в Санкт-Петербурге // Русский орнитологический журнал. 2019. Т. 28. № 1718. С. 133–135.
52. Халланаро Э.-Л. Природа и ландшафт Финляндии. СПб.: Издание Отдела печати и культуры Министерства иностранных дел Финляндии. Нельсинки, Либрис. 2002. 19 с.
53. Храбрый В.М., Лобанов С.Г., Глазков П.Б. К вопросу о зимовке лебедя-шипуна *Cygnus olor* в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2022. Т. 31. Вып. 2245. С. 4879–4883.
54. Andersen-Harild P. Svanner. Naturhistorisk Museum, Arhus. 1994. 31 p.
55. Bauer K., Glutz U.-N. Handbuch der Vogel Mittel Europas. Hrsg. Von G. Neuthammer. Bd. 2. Anseriformes. Frankfurt un Main: Akad. Verl.-Ges. 1968. P. 5–356.
56. Berglund B. E., Curry-Lindahl K., Luther H., et al. Ecological studies on the Mute Swan (*Cygnus olor*) in southeastern Sweden // Acta Vertebrata. 1963. № 2. P. 167–288.
57. Bloch D. Knopsvanen (*Cygnus olor*) som kolonifugli Danmark. Dansk. Orn. Foren. Tidsskr. 1970. № 64. P. 152–162.
58. Brazil M. The Whooper Swan. London: Christopher Helm Publishers Ltd, 2003. 520 p. (Poyser Monographs)
59. Brown L.M. Measurement of the demographic parameters of the Mute Swan *Cygnus olor* population in the Lothians. A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements of Napier University for the degree of Doctor of Philosophy. Napier University. 1997. 265 p.
60. Cramp S., Simmons K.E.L. (eds.). The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Oxford–London–New-York: Oxford University Press, 1977. P. 1–722.
61. Curry-Lindahl K. The situation of ducks, geese and swans in Norway, Sweden and Finland // Proceedings of the First European Meeting on Wildfowl Conservation (St. Andrews, Scotland, 16–18 October 1963). Nature Conservancy, London, U.K. and IWRB, Le Sambuc, France. 1964. P. 62–73.
62. Elts J., Kuresoo A., Leibak E. et al. Status and numbers of estonian birds, 2003–2008 // Hirundo. 2009. № 22. P. 3–31.
63. Estonica. Энциклопедия Эстонии: География, площадь и ландшафт Эстонии. Eesti Institute [Электронный ресурс]. 2011. Режим доступа: www.estonica.org/ru.
64. Gayet G., Guillemain M., Mesléard F. et al. Are Mute Swans (*Cygnus olor*) really limiting fishpond use by waterbirds in the Dombes, Eastern France? // Journal of Ornithology. 2011. V. 152. P. 45–53.
65. Haapanen A. Breeding range and migration of swans in Finland // Миграции птиц. Таллин. 1976. P. 184–190.
66. Hario M., Rintala J. Population trends of the Mute Swan, the Common Eider and three species of goose on the Finnish coasts in 1986–2003 // Linnut-vuosikirja (The yearbook of the Linnut magazine) 2003. 2004. P. 49–57. (in Finnish with English summary). BirdLife Finland, Helsinki.
67. Hästbacka H., Ulfvens J. The Mute Swan *Cygnus olor* in Ostrobothnia in 1970–1986 // Ornis Fennica. 1987. Vol. 64. P. 27–30.
68. Hilden O. Recent changes in sea-bird populations of Finland // Водно-болотные угодья и водоплавающие птицы. Труды VI дней орнитологов, Пярну 18–22 мая 1979 г. (под ред. Э. Кумари). Таллин: Валгус, 1987. С. 74–84.
69. Hildén O., Hario M. Muuttuva saaristolinnusto. Forssa: Forssan kirjapaino, 1993. 317 p.
70. Hoyo J. del., Elliot A., Sargatal J. (eds). Handbook of the Birds of the World. V. 1. Barcelona, Spain: Lynx Editions, 1992. 696 p.
71. Johnsgard P.A. Swans: Their Biology and Natural History. Lincoln, Nebraska: Zea E-Books, 2016. 114 p.
72. Kitovski I. Distribution and ecology of Mute Swan in Zamość region (Southeast Poland) in 1991–1997 // Бир-кут. 2004. Т. 13. Вып. 1. С. 67–72.
73. Köppen U. Population development of the Mute Swan (*Cygnus olor*) in some parts of Central Europe // Ecology, migration and protection of Baltic Birds. Baltic Birds 5. V. 1. Riga: Zinatne, 1990. P. 216–225.
74. Kouzov S.A., Kravchuk A.V., Koptseva E.M. et al. Seasonal changes in the diet of Mute Swans *Cygnus olor* in the recently colonised eastern Gulf of Finland // Wildfowl. 2021. V. 71. P. 83–107.
75. Kouzov S.A., Kravchuk A.V., Koptseva E.M. et al. Ecological and phylogenetic aspects of the spring diet of three palaearctic species of swans // BMC Ecology and Evolution. 2024. V. 24. № 1. P. 17.

76. Kouzov S.A., Kravchuk A.V., Abakumov E.V., Afanaseva D.M. Whooper Swans *Cygnus cygnus* nesting on offshore islands - a new occurrence or a well-forgotten old phenomenon? // Wildfowl. 2024a. № 74. P. 3.
77. Kouzov S.A., Kravchuk A.V., Zaynagutdinova E.M., Abakumov E.V. Effects of timing of ice melt on spring stopover patterns of migrating Whooper Swan *Cygnus cygnus* and Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii* in the Russian part of the eastern Gulf of Finland // Wildfowl. 2024b. Special Issue № 7. P. 159–178.
78. Kouzov S.A., Kravchuk A.V., Starikov D.A., Abakumov E.V. Effects of environmental factors on the nesting density of Mute Swan *Cygnus olor* in marine habitats at the edge of range // Nature Conservation Research. 2025. Vol. 10. № 4. P. 53–65. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2025.023>
79. Kravchuk A.V., Kouzov S.A., Abakumov E.V. *Cygnus olor* habitat selection in a coastal environment: the influence of island isolation and foraging resource availability // Biological Communications. 2025. Vol. 70. № 3. P. 243–251. EDN: VPMLFR
80. Lehtikainen A. Mute Swan (*Cygnus olor*) – distribution in Finland // In: Valkama, Jari, Vepsäläinen, Ville & Lehtikainen, Aleks: The Third Finnish Breeding Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment. 2011. <http://atlas3.lintuatlas.fi/english>
81. Leibak E., Lilleleht V., Veromann H. (eds). Birds of Estonia. Status, Distribution and Numbers. Tallinn. 1994. P. 1–287.
82. Lind H. The Rotation Display of the Mute Swan *Cygnus olor*: Synchronised Neighbour Responses as Instrument in the Territorial Defence Strategy // Ornis Scandinavica. 1984. Vol. 15. № 2. P. 98–104.
83. Mägi E. Saarte haudelinnustik 2004–2006: suuremad muutused linnustikus läbi poole sajandi // Loodusevaatlusi 2006. 2007. P. 3–21.
84. Mägi E., Paakspuu T., Kastepold T. On nesting of Mute Swan (*Cygnus olor*) on Moonzund islands at Matsalu Nature reserve in 1977–1992 // Loodusevaatlusi 1992. 1. Tallinn. 1992. P. 38–40.
85. Northcote E.M. Size difference between limb bones of recent and subfossil Mute Swans (*Cygnus olor*) // J. Archaeol. Sci. 1981. V. 8. № 1. P. 89–98.
86. Nordström M., Högmänder J., Nummelin J. et al. Variable responses of waterfowl breeding populations to long-term removal of introduced American mink // Ecography. 2002. 25. P. 385–394.
87. Ogilvie M.A. The Mute Swan in Britain, 1978 // Bird Study. 1981. Vol. 28. № 2. P. 87–106.
88. Palmer R.S. (ed.). Handbook of North American Birds. 1976. 2. New Haven: Yale University Press, 604 p.
89. Rutschke E. Zur Bestandsentwicklung des Höckerschwans (*Cygnus olor*) in der DDR // Beitr. Vogelkd. 1982. V. 28. P. 59–73.
90. Sokolowski J. The Mute Swan in Poland. Kraków: State Council for Conservation of Nature, 1960. 324 p.
91. Tenovuo R. Kyhmyjoutsen Lounais – Suomen asukkaana. (Summary: The Mute Swan (*Cygnus olor*) population in southwestern Finland) // Suomen Riista. 1975. V. 26. P. 5–13.
92. von Numers M. Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding in small islets in the Archipelago sea. SW Finland // Acta Zoologica Fennica. 1995. V. 197. P. 1–127.
93. Ulfvén J. Breeding habitat characteristics in a newly established population of the Mute Swan *Cygnus olor* on the Finnish west coast // Ornis Fennica. 1993. № 70. P. 106–109.
94. Wieloch M. Numbers and distribution of the Mute swan *Cygnus olor* in Poland against the situation of this species in Europe // Acta Ornithologica. 1984. № 20. P. 187–240.
95. Wieloch M. Population trends of the Mute swan *Cygnus olor* in the Palearctic // Wildfowl Supplement. 1991. № 1. C. 22–32.
96. Winge A. Knölsvanen (*Cygnus olor*) i Skåne år 1957 // Vär Fågelvärld. 1959. № 18. P. 1–11.
97. Włodarczyk R., Wojciechowski Z. The breeding ecology of the Mute Swan *Cygnus olor* in central Poland // Wildfowl. 2001. № 52. P. 157–169.
98. Wood K.A., Mlodinow S.G., Ciaranca M.A., et al. Mute Swan (*Cygnus olor*), version 2.0. // In: Birds of the World (G. M. Kirwan and B. K. Keeney, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. 2024. <https://doi.org/10.2173/bow.mutswa.02>
99. Zaynagutdinova E.M., Kouzov S.A., Batova P.R. et al. Spring migration stopovers of swans *Cygnus* sp. in the Russian part of the Gulf of Finland // Wildfowl. 2019. № 69. P. 123–138.

Сведения об авторах

Сергей Александрович Коузов — старший научный сотрудник кафедры Прикладной Экологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: s.kouзов@spbu.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5261-087X>

Анна Валентиновна Кравчук — ассистент кафедры Прикладной Экологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: a.kravchuk@spbu.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8338-2689>

Дмитрий Александрович Стариков — заместитель директора по науке ФГБУ «Нижне-Свирский государственный природный заповедник», Ленинградская область, Лодейное Поле, Российская Федерация
e-mail: starikov_dmitrii@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3721-8615>

Евгений Васильевич Абакумов — доктор биологических наук, заведующий кафедрой Прикладной Экологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: e.abakumov@spbu.ru
<https://orcid.org/0000-0002-5248-9018>

Надежда Ивановна Коузова — доцент кафедры Прикладной океанографии и комплексного управления прибрежными зонами Российского государственного гидрометеорологического университета, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: n.kouzova@gmail.com

Евгения Александровна Новикова — доцент кафедры Прикладной Экологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: euhennovi@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-8581-514X>

About the authors

Sergey A. Kouзов — Senior Researcher at the Department of Applied Ecology of St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: s.kouзов@spbu.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5261-087X>

Anna V. Kravchuk — assistant Professor at the Department of Applied Ecology at St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: a.kravchuk@spbu.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8338-2689>

Dmitry A. Starikov — Deputy Director for Science of the Nizhne-Svirsky State Nature Reserve, Leningrad Region, Lodeynoye Pole, Russian Federation
e-mail: starikov_dmitrii@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3721-8615>

Evgeny V. Abakumov — Doctor of Biological Sciences, Head of the Department of Applied Ecology at St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: e.abakumov@spbu.ru
<https://orcid.org/0000-0002-5248-9018>

Nadezhda I. Kouзова — Associate Professor at the Department of Applied Oceanography and Integrated Coastal Zone Management at the Russian State Hydrometeorological University of St. Petersburg, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: n.kouzova@gmail.com

Evgeniya A. Novikova — Associate Professor of the Department of Applied Ecology at St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: euhennovi@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-8581-514X>

Поступила в редакцию 19 марта 2025
После доработки 17 марта 2026
Принята к публикации 26 марта 2026

Received March 19, 2025
Revised March 17, 2026
Accepted March 26, 2026

УДК 598.243.5(571.65:210)

DOI: 10.7868/S3034545626050072

Оригинальная статья

Состояние популяции и биология размножения топорка (*Fratercula cirrhata*, Alcidae, Charadriiformes) на острове Талан (северная часть Охотского моря)

Е.Ю. Голубова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация

e-mail: elena_golubova@mail.ru

Аннотация. Многолетний мониторинг топорка на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря, показал снижение его численности с 140 тыс. особей в конце 1980-х гг. до 103 тыс. в 2008 г. На современном этапе численность птиц продолжает падать, что подтверждается данными плотности гнездования на модельных участках. В разные годы начало откладки яиц у топорка происходило в период с 26 мая по 10 июня (средняя дата 2 июня). Поздние кладки были отмечены в 20-х числах июня, в некоторые годы 2–7 июля. Начало вылупления птенцов происходило в период с 7 по 22 июля (средняя дата 14 июля), последних новорожденных отмечали 13–18.08. Средняя дата периода вылупления птенцов варьировала в разные годы между 16 и 30 июля (в среднем 20 июля). Сход молодых птиц начинался в конце августа (27–30.08) и завершался к концу сентября–началу октября. В 1987–2023 гг. успех размножения топорка варьировал от 13.8 до 96.1% (в среднем 45.5%), успех инкубации — от 45.7 до 100% (в среднем 73%), успех птенцового периода — от 23.2 до 100% (в среднем 63.2%). Основной причиной низкого успеха размножения являлась гибель птенцов от голода во время продолжительных циклонов со штормовыми ветрами. Из наземных млекопитающих основную угрозу для взрослых топорков, их кладок и сходящих в море птенцов представляют лисы, но они не оказывают существенного влияния на состояние популяции вида. Полевки выступают в качестве утилизаторов уже брошенных яиц. Тихоокеанские чайки и вóроны охотно подьедают уже погибших взрослых и молодых птиц. Топорков добывают белоплечие орланы, однако их доля в питании хищника незначительна.

Ключевые слова: топорок, *Fratercula cirrhata*, остров Талан, Охотское море, численность, фенология, успех размножения, хищничество

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Вклад автора. Концепция обзорной статьи, анализ данных литературы и экспериментальных данных, написание рукописи, работа со списком литературы и рисунками — ГЕЮ.

Благодарности. Выражаю огромную благодарность Андрееву А.В., Кондратьеву А.В., Слепцову Ю.А. за содействие и помощь в организации полевых исследований на о-ве Талан, Кленовой А.В. за предоставление информации по биологии размножения топорка и списка кольцевания птиц в 2007–2015 гг., Обушенковой А.И., Хардани И.И., Плещенко А.С., Варушкиной Т.В., в разные годы принимавшим участие в сборе материала, а также волонтерам Кудряшовой И.А., Тимофеевой П.В., Строеву С.А., Александровой Л.В., Баушевой Д., Казанцевой О., Меркуловой А.А. за всестороннюю помощь в полевые сезоны 2018–2025 гг.

Ссылка для цитирования: Голубова Е.Ю. Состояние популяции и биология размножения топорка (*Fratercula cirrhata*, Alcidae, Charadriiformes) на острове Талан (северная часть Охотского моря) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 93–114 <https://doi.org/10.7868/S3034545626050072>

Population Status and Breeding Biology of the Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*, Alcidae, Charadriiformes) on Talan Island (Northern Part of the Sea of Okhotsk)

E.Yu. Golubova

*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, RAS, Magadan,
Russian Federation*

e-mail: elena_golubova@mail.ru

Abstract. Long-term monitoring of the Tufted Puffin on Talan Island, located in Tau Bay in the Sea of Okhotsk, revealed a decline in its numbers from 140,000 individuals in the late 1980s to 103,000 individuals in 2008. Currently, the bird population continues to decline, as confirmed by nesting density data in model sites. In different years, the onset of egg-laying in the Tufted Puffin occurred between May 26 and June 10 (the average date is June 2). Late clutches were recorded in the 20th of June, in some years on July 2–7. The onset of hatching of chicks occurred between July 7 and 22 (the average date is July 14), the last newborns were noted on August 13–18. The average date of the hatching period varied in different years between July 16 and 30 (on average, July 20). The migration of young birds began at the end of August (August 27–30) and was completed by the end of September–beginning of October. In 1987–2023 The breeding success of the Tufted Puffin ranged from 13.8 to 96.1% (average 45.5%), incubation success from 45.7 to 100% (average 73%), and nestling success from 23.2 to 100% (average 63.2%). The main reason for the low breeding success was the death of chicks from starvation during prolonged cyclones with storm winds. Among terrestrial mammals, foxes cause the main threat to adult Tufted Puffins, their clutches, and chicks descending to the sea, but foxes fail not render a significant impact on this species population. Voles act as utilizers of already for abandoned eggs. Slaty-sided gulls and ravens readily eat already dead adults and young birds. Adult birds of Tufted Puffins are caught by Steller's sea eagles, but their share in the predator's diet is insignificant.

Keywords: Horned puffin, *Fratercula cirrhata*, population numbers, Talan Island, Sea of Okhotsk, phenology, reproductive success, predation

Funding. The study was conducted without additional funding.

Conflict of interests. The author declares that there is no potential or apparent conflict of interest.

Authors contribution. Review article concept, analysis of literature and experimental data, manuscript writing, work with references and figures – GEYu.

Acknowledgements. I would like to express my deep gratitude to Andreev A.V., Kondratiev A.V., Sleptsov Yu.A. for their assistance and support in organizing field research on Talan Island, to Klenova A.V. for providing information on the reproduction biology of the Tufted Puffin and a list of bird ringing in 2007–2015, to Obushenkova A.I., Khardani I.I., Pleshchenko A.S., Varushkina T.V., who took part in collecting material in different years, as well as to volunteers Kudryashova I.A., Timofeeva P.V., Stroevev S.A., Aleksandrova L.V., Bausheva D., Kazantseva O., Merkulova A.A. for their comprehensive assistance during the field seasons of 2018–2025.

For Citation: Golubova E.Yu. Population Status and Breeding Biology of the Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*, Alcidae, Charadriiformes) on Talan Island (Northern Part of the Sea of Okhotsk). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 93–114 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050072>

ВВЕДЕНИЕ

Топорок (*Fratercula cirrhata* (Pallas, 1769)) — широко распространенный в северных и умеренных широтах Тихого океана вид чистиковых птиц. Мировая популяция вида оценивается в 2.97–3.50 млн особей (Piatt, Kitaysky, 2002; Byrd et al., 1993). Основная часть птиц (более 80%) гнездится в Северной Америке. Остальные обитают в Азии, главным образом в России, где их ареал распространяется от арктического побережья Чукотки и о-ва Врангеля до японского о-ва Хоккайдо (Шунтов, 1998; Харитонов, 1990).

Современные исследования указывают на сокращение ранее устойчивых и достаточно многочисленных популяций топорка в некоторых из колоний. Почти равномерное и долгосрочное снижение численности гнездящихся птиц произошло в колониях, расположенных в экосистеме Калифорнийского течения, тенденции к снижению обнаружены в некоторых крупных колониях залива Аляска, но масштабы проблемы пока менее выражены. В результате в США в штате Вашингтон этот вид был объявлен как “находящихся под угрозой исчезновения”, в Орегоне — “уязвимый”, в Калифорнии — “вызывающий особую озабоченность”. В Канаде топорок был рекомендован к охране. В Японии считается “приоритетным видом”, но несмотря на все усилия по его сохранению, в настоящее время находится на грани исчезновения. Одновременно с этим в восточной части Берингова моря и на Алеутских о-вах по-прежнему поддерживается самая высокая численность вида, при этом она остается стабильной или даже увеличивается. В качестве причин происходящих изменений в популяции топорка называются сокращение кормовых ресурсов вследствие изменения океанических и климатических условий, загрязнение морских акваторий, в том числе нефтью, массовое попадание птиц в рыболовные сети, воздействие аборигенных и интродуцированных хищников (Gaston et al., 2009; Gaston, 2011; Blight, McClelland, 2022; Hanson, Wiles, 2015; Pearson et al., 2022; Senzaki et al., 2019).

В свете этих событий актуальными становятся современные сведения о состоянии популяции топорка на Дальнем Востоке, где согласно экспертной оценке Шунтова (1998), к концу 1990-х гг. его численность могла составлять 900–1000 тыс. особей. Как оказалось, для большинства колоний такие сведения отсутствуют, а данные о численности птиц базируются чаще всего на одноразовых учетах, выполненных в 1980-е и 1990-е гг. Особенно это касается колоний топорка в крайних точках ареала, где численность птиц была всегда невысока. В настоящее время очаги концентрации вида сохраняются у восточного побережья Камчатки,

на Командорских и Курильских о-вах (Артюхин и др., 2001; Артюхин, 2016; Пилипенко, 2016, 2024; Зеленская, 2010; Вяткин, 2016). Повышение его численности было установлено для островов Топорков, Экарма, Топорковый и Старичков после использования методов учета, основанных на измерении плотности гнездования птиц на модельных участках и последующей экстраполяции на площадь гнездового биотопа. Такой подход наиболее приемлем к видам со скрытым гнездованием и существующими ритмами периодической активности на суше и воде. С одной стороны, новые данные о численности топорка могут указывать на реальное ее повышение, а с другой — на недостаток методических решений в предыдущие годы. По этой же причине невозможно установить динамику численности топорка и в северной части Охотского моря, где в 2000-х гг. учеты в некоторых колониях проводились неоднократно (Андреев, 2012; Андреев и др., 2012; Зеленская, 2009, 2018, 2021а,б, 2022, 2023).

Сведения о биологии размножения топорка в Дальневосточном регионе крайне малочисленны, что наравне с дефицитом информации о динамике численности птиц в колониях в значительной степени затрудняет оценку состояния его популяции. Существующие данные датируются 1950–1980-ми гг., чаще всего носят фрагментарный характер и не являются результатом целенаправленных исследований (Гизенко, 1955; Козлова, 1957; Карташев, 1979; 1961; Лобков, 1986; Харитонов, 1990). Исключение составляют разноплановые работы на Командорских о-вах Михтарьянц (1977, 1978, 1986). В 2002–2005 гг. на южных Курильских островах проводились исследования фенологии вида, распределения гнездовых биотопов, влияния хищничества и др. (Ушакова, 2006, 2012). Некоторые аспекты гнездовой биологии топорка схожи в разных районах его гнездования. Однако фенология и успешность размножения существенно различаются как в разных точках гнездового ареала, так и в отдельно взятой колонии в зависимости от погодных-климатических условий сезона гнездования. Сроки размножения птиц, обитающих в северных широтах, напрямую влияют на выживаемость их потомства, а их сдвиги в ту или иную сторону без видимых причин могут сигнализировать об изменениях в морских экосистемах. Успешное размножение обеспечивает воспроизводство популяции и поддерживает ее численность на стабильном уровне, поэтому этот показатель важен для прогнозирования динамики численности вида и позволяет оценить влияние хищничества, погодных-климатических и антропогенных факторов на популяцию.

Целью настоящего исследования является оценка современного состояния колонии топорка на о-ве Талан, что может быть показательно для состояния популяции вида в северной части Охотского моря. В ходе работы проведены анализ плотности гнездования на модельных участках в разные годы, фенологии и успеха размножения в многолетнем аспекте — индикаторов состояния популяции вида, который является важным компонентом биоразнообразия морских экосистем региона.

Результаты исследований дополняют ранее опубликованные данные по биологии топорка на о-ве Талан (Piatt, Kitaysky, 2002; Kitaysky, Golubova, 2000; Китайский, 1991; Голубова, 2002; Перемитин, 1999; Голубова, Назаркин, 2009; Кленова, Бахтурина, 2014; Варушкина и др., 2024). Также они расширяют географию его изучения в азиатской части ареала. Топорка всесторонне изучают в Северной Америке, к тому же на нескольких островах у побережья Аляски и Канады ведется ежегодный мониторинг продуктивности вида, благодаря чему существует возможность сравнения полученных нами результатов на о-ве Талан (Vermeer et al., 1979; Wehle, 1980, 1983; Byrd et al., 1993; Piatt, Kitaysky, 2002; Gjerdrum et al., 2003; Mudge et al., 2019; Evans et al., 2019; Youngren et al., 2019 и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение биологии размножения топорка проводили на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря, в 7 км от побережья (рис. 1). Сбор материала осуществляли в 1989–1993 гг. в период с 7 мая по 14 сентября и 1999–2012, 2014–2019, 2021–2025 гг. — с 1 июня по 5 сентября. Данные за 1987, 1988, 1994, 1996 и 2013 гг. были получены из опубликованных источников (Kitaysky, 1996; Piatt, Kitaysky, 2002; Перемитин, 1999; Кленова, Бахтурина, 2014).

Плотность гнездования топорка определяли путем подсчета гнезд на двух трансектах, заложенных на западном склоне острова от его основания до привершинного плато. Обе трансекты были разделены на равные участки площадью около 200 м² (14 × 14 м) и захватывали различные типы биотопов, что позволило получить репрезентативный материал о биотопических предпочтениях и гнездовой численности птиц. На трансекте № 1 (4 из 10 участков) гнезда учитывали в 1988 и 2008 гг., на трансекте № 2 (6 участков) — в 2008 и 2025 гг.

Изучение гнездовой биологии птиц проводили на склонах западной и северной экспозиции о-ва Талан. В западной его части мы регулярно обследовали полосу склона над основанием пляжа протяженностью около 500 м и высотой до 20 м. Также использовалась трансекта, предназначенная

для учета плотности гнездования птиц. В северной части острова наблюдения проводили в каменистых осыпях нижних и верхних ярусов склона. Обычно исследования начинали, когда большинство топорков уже насиживали яйца, поэтому на данном этапе наша задача состояла в проверке на заселенность всех известных нор предыдущего сезона, поиске и маркировке новых нор. Насиживающих птиц после обнаружения не беспокоили до конца инкубации и вновь проверяли только накануне вылупления птенцов (наши действия основывались на датах многолетних наблюдений). Часто сигналом начала периода вылупления служили обнаруженные на склонах скорлупки яиц и летающие птицы с кормом. В этот период обследования гнезд проводили как можно чаще и до момента обнаружения в каждом из них новорожденного птенца или фрагментов яичной скорлупы, что доказывало его присутствие в гнездовой камере. В дальнейшем норы осматривали 1–2 раза в неделю и обязательно после циклонов и штормовых дней, поскольку в такие дни чаще всего отмечалась гибель птенцов и кладок. Во время каждого посещения фиксировали наличие кладки и/или птенца, по возможности определяли причины их гибели, если такое случалось. У брошенных яиц анализировали их содержимое и устанавливали стадии развития эмбрионов. Считалось, что птенцы, найденные мертвыми в норе и не имевшие видимых повреждений, погибли от недостатка пищи. Исчезнувшие птенцы также считались погибшими, если на момент последней проверки они не достигли возраста для успешного схода в море. В результате наблюдений устанавливали сроки вылупления птенцов, фиксировали даты начала и окончания этого процесса, вычисляли среднюю дату. Даты откладки яиц рассчитывали косвенным образом, исходя из сроков вылупления птенцов и средней продолжительности инкубации для о-ва Талан (43.5 ± 0.72 SE (стандартная ошибка) сут, 42–46, $n = 6$; Piatt, Kitaysky, 2002). Сроки начала схода птенцов фиксировали как во время нашего пребывания, так и косвенным образом исходя из продолжительности пребывания их в гнезде (55–65 сут; Kitaysky, 1996).

На основе полученных в течение сезона данных устанавливали ряд параметров, характеризующих продуктивность популяции топорка. Успех инкубации определяли по отношению числа вылупившихся птенцов к числу отложенных яиц, успех птенцового периода — как отношение числа сошедших птенцов в море птенцов к общему числу вылупившихся, успех размножения — по отношению числа сошедших в море птенцов к числу отложенных яиц. Птенцы, успешно покинувшие гнезда, находившиеся под наблюдением, отмечались только в 1989–1991 гг., когда завершение работ на острове

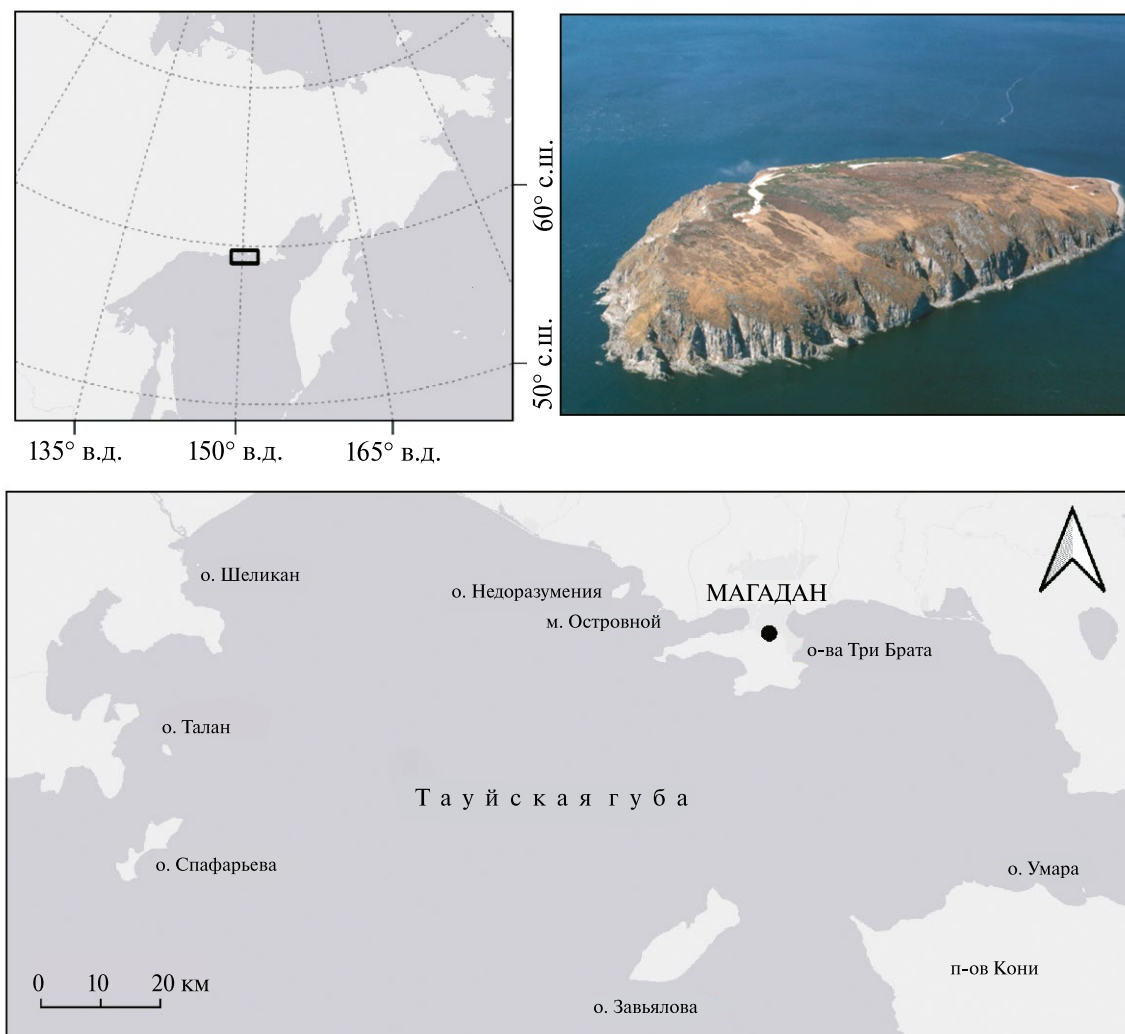


Рис. 1. Карта-схема района исследования и вид острова Талан с восточной стороны (фото А. В. Андреева)

Fig. 1. Map of the study area and view of Talan Island from the eastern (photo by A. V. Andreev)

совпадало с их массовым сходом. В другие сезоны работы заканчивались чаще всего в конце августа, когда большинство птенцов оставались в гнездах, а их возраст составлял 30 суток или немногим более. Такие птицы считались потенциально сошедшими, поскольку, согласно нашим данным и результатам других исследований (Sealy, 1973; Wehle, 1980), основная доля погибших птенцов отмечается в первые две недели их жизни, тогда как выживаемость более старших особей может достигать 100%.

В ходе исследований проводили промеры и взвешивание доступных яиц топорков с использованием электронного штангенциркуля с точностью до 0.01 мм и портативных электронных весов (500 г × 0.1 г). Статистическая обработка данных выполнялась в программе Microsoft Excel. Рассчитывали среднее арифметическое, минимальное и максимальное значения, стандартное отклонение, коэффициент вариации и корреляции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика местообитаний и плотность гнездования

Остров Талан — небольшой горный останец, вытянутый с северо-запада на юго-восток, протяженностью по длинной оси 2–2.3 км, шириной 1.1–1.2 км, максимальной высотой в южной его части — 220 м над ур. м. и площадью 2.5 км². Южные и восточные берега острова преимущественно скалистые и круто обрываются в море, их высота в разных участках варьирует от 120 до 180 м над ур. м. Северный и западный склоны более пологие и по всему высотному профилю представлены курумниками и крупноглыбовыми осыпями, уходящими вглубь иногда на несколько метров, а также задернованными участками с преобладанием вейниковых и разнотравно-вейниковых лугов.

С северной стороны склон переходит в приморскую террасу высотой 3–8 м над ур. м., окаймленную береговым каменистым валом и пляжем с нагромождением плавника.

Топорок гнездится по всему периметру и высотному профилю острова, используя все разнообразие пригодных для гнездования элементов ландшафта. В первую очередь это задернованные участки на относительно пологих склонах острова с преобладанием вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*). На таких участках топорки образует совместные колонии со стариком (*Synthliboramphus antiquus*) и немногочисленными здесь белобрюшкой (*Aethia psittacula*) и ипаткой (*Fratercula corniculata*). Основная часть таланской популяции топорков сосредоточена (в порядке убывания) на западном, северном и восточном склонах острова, где “кочкарные” биотопы занимают наибольшие площади. В крупнокаменистых осыпях гнездится реже, предпочитая пограничные зарастающие участки, где в качестве гнезд использует пустоты среди камней. В таких биотопах топорки оказываются в общей колонии с ипаткой и большой конюгой (*Aethia cristatella*). Некоторые пары гнездятся в расщелинах, нишах скальных обрывов и нагромождениях каменных глыб у их подножия, где соседствуют с кайрами (*Uria aalge*, *U. lomvia*), моевкой (*Rissa tridactyla*), реже с ипаткой, белобрюшкой и большой конюгой.

Согласно нашим данным, в 1989 г. в кочкарном биотопе западного склона острова, на модельных участках трансекты № 1 гнездилось от 23 до 35 пар топорков, в среднем их плотность составила 0.151 пар/м², а здесь же в 2008 г. — от 18 до 28 пар (в среднем 0.115 пар/м²). В 2008 г. на модельных участках трансекты № 2 было отмечено от 0 до 23 пар и в среднем плотность их гнездования в данном биотопе составила 0.06 пары/м². В 2025 г. количество жилых нор на этом участке варьировало от 0 до 13 и в среднем плотность гнездования птиц составила 0.035 пары/м², что в 1.7 раза ниже полученной изначально.

Биология размножения

Фенология. В 1988–1998 гг. прилет топорков на о-в Талан отмечали между 11 и 16 мая (Кондратьев и др., 1992; Утехина, 1999). В 2003 г. во время пребывания на острове в период с 10 по 23 мая единичные топорки были замечены в акватории острова 16 мая и только к 22 мая стали массово посещать склоны острова (А. Щербаков, устное сообщение). В 2017 г. наш приезд на остров состоялся 16 мая и топорки в большом количестве уже присутствовали на колонии. Непосредственно на склонах их наблюдали поначалу не ежедневно и только в утренние часы. Большую часть времени птицы проводили в море

вне зоны нашей видимости. Позднее, с 20 мая, птицы заметно активизировались на море, склонах острова и в воздухе, а к 28 мая в норах мы стали отмечать свежую выстилку и первые кладки. В другие годы заезд на остров происходил только в первой половине июня, когда большинство топорков уже инкубировало кладки. На примере 2003 и 2017 гг. была показана хронология прединкубационного периода вида, продолжительность которого в соответствии с известными сроками прилета и начала яйцекладки составила около 2.5 недели. В многолетнем аспекте и по косвенным оценкам, исходя из дат вылупления птенцов и срока инкубации (см. “Методы”), начало откладки яиц у топорков варьировало между 26 мая и 10 июня, средняя дата приходилась примерно на 2 июня (32.61 ± 4.27 , $n = 31$). Откладка яиц заканчивалась обычно 15–20 июня, в поздние годы это происходило 2–7 июля. В целом период яйцекладки топорка занимал 20–30 дней.

Кладка топорка содержит одно яйцо. Его длина варьировала от 67.3 до 78.85 мм (в среднем $71.24 \text{ мм} \pm 2.208$, $n = 52$), ширина от 42.7 до 50.31 мм (в среднем $48.05 \text{ мм} \pm 1.33$, $n = 52$), вес от 76 до 93.5 г (в среднем $85.1 \text{ г} \pm 6.55$, $n = 7$) (наши данные). Ранее опубликованные данные по о-ву Талан показали, что средняя длина яйца составляла $71.6 \text{ мм} \pm 0.43 \text{ SE}$ ($70.2\text{--}73.3 \text{ мм}$, $n = 8$), ширина $48.2 \text{ мм} \pm 0.3 \text{ SE}$ ($47.0\text{--}49.3 \text{ мм}$, $n = 8$), масса свежеснесенного $83.3 \text{ г} \pm 1.8 \text{ SE}$ ($74.1\text{--}91.6 \text{ г}$, $n = 8$) и $87.9 \text{ г} \pm 0.48 \text{ SE}$ ($n = 80$) (Перемитин, 1999; Piatt, Kitaysky, 2002). В течение инкубационного периода потери массы яйца составляли $14.3 \text{ г} \pm 0.89 \text{ г SE}$ или около 16% от первоначального значения ($n = 17$) (Piatt, Kitaysky, 2002). Согласно некоторым данным (Wehle, 1980; Boone, 1986), в редких случаях взамен утраченного яйца птицы через 10–21 день откладывали повторное, объем которого был на 3.1 и 7.0% меньше первого.

Вылупление птенцов в разные годы начиналось в период с 7 по 22 июля (среднемноголетняя — 14 июля (13.61 ± 4.27 , $n = 31$)). Наиболее поздно (17–22.07) это происходило лишь в те годы, когда отмечали позднее разрушение ледового покрова в акватории Тауйской губы (рис. 2). В эти годы вылупление птенцов могло продолжаться до середины августа (13–18.08). Обычно же этот процесс завершался в конце июля или в первых числах августа. Средняя дата вылупления птенцов варьировала в разные годы между 16 и 30 июля (среднемноголетняя — 20 июля, 20.42 ± 4.04 , $n = 21$). Спуск слетков к морю в ранние сезоны начинался в конце августа (27–30.08) и завершался уже к двадцатым числам сентября. Массово это происходило обычно в середине сентября. В годы с поздним вылуплением птенцов процесс схода начинался только в первой декаде сентября и мог продолжаться,



Рис. 2. Ежегодное отклонение даты вылупления топорка (от среднего показателя за 1988–2023 гг., равного 14 июля) на о-ве Талан. Отрицательные значения указывают на более раннюю дату вылупления, чем средняя, положительные значения – на более позднюю. НД – нет данных, 0 – данные соответствуют среднемноголетней отметке

Fig. 2. Yearly hatch date deviation (from the 1988–2023 average of 14 July) for Tufted Puffin at Talan Island. Negative values indicate earlier than mean hatch date, positive values indicate later than mean hatch date. НД – no data, 0 – data corresponds to the long-term average

по косвенным оценкам, до начала октября. В разные сезоны в зависимости от обеспеченности кормом возраст сходящих в море птиц варьировал от 55 до 65 суток (Kitaysky, 1996). Взрослые особи покидают остров по мере схода молодых птиц.

Продуктивность. В течение 1987–2023 гг. успех размножения топорка варьировал от 13.8 до 96.1% и в среднем составил 45.5 ± 22.25 ($n = 32$, CV 48.85%), успех инкубации – от 45.7 до 100% (в среднем 73.0 ± 16.18 , $n = 29$, CV 22.17%), успех птенцового периода – от 23.2 до 100% (в среднем 63.2 ± 18.17 , $n = 29$, CV 34.38%) (табл. 1). В многолетнем аспекте определенной тенденции в успехе размножения вида не выявлено ($R^2 = 0.0007$). Этот показатель был подвержен значительным колебаниям по годам. С 2008 г. показывал слабую направленность на понижение, но в последние годы был выше среднемноголетней отметки. Успешность размножения определялась как потерей кладок ($r = 0.73$, $p < 0.01$, $n = 29$), так и птенцов ($r = 0.87$, $p < 0.01$, $n = 29$), причем в последнем случае зависимость оказалась более выраженной. В годы с одновременно высокой потерей кладок и птенцов успех размножения варьировал от 33 до 14%, как, например, в 2001 и в период с 2009 по 2015 г. (рис. 3). В 1992, 1993, 1999, 2002, 2017 и 2018 гг. этот показатель снижался от 46 до 17% и был обусловлен значительной потерей птенцов. В 1989, 1996 и 2013 гг. успешность размножения вида (52, 40 и 56% соответственно) определялась главным образом количеством погибших яиц. Самые высокие (69–96%) показатели успеха размножения топорка, благодаря высокой выживаемости птенцов и низкой потере яиц, мы выявили в 1990, 1991, 2000, 2003, 2006 и 2021 гг. В другие годы (2004, 2007, 2008, 2016,

2019, 2022, 2023) успех размножения вида варьировал от 52 до 63%.

В разные годы число погибших яиц варьировало от 0 до 54%. Среди них были как ненасиженные яйца, так и насиженные, но брошенные на разных стадиях инкубации. Последние занимали всю или большую часть доли погибших яиц. Позднее многие из этих яиц мы найти не смогли, поэтому считали их исчезнувшими. Некоторые яйца мы обнаруживали после так называемой зачистки нор птицами, когда взрослые особи выгребают наружу дёрн, солому и другое их содержимое. Другие же яйца, вероятно, оставались в глубине норы либо причиной их исчезновения могли стать хищники (см. раздел “Хищничество”). Неоплодотворенные яйца (“болтуны”) встречались в выборках редко и не ежегодно, их доля составляла 0–6% от всех отложенных яиц, или 0–50% от числа брошенных. За весь период наблюдений было зафиксировано лишь два случая, когда яйцо было брошено точно по вине наблюдателя, и столько же, когда оно было обнаружено поврежденным, вероятно, взрослой птицей во время беспокойства.

Число погибших птенцов варьировало от 0 до 77% от общего числа вылупившихся. Основная причина их гибели была связана с голоданием. Трупы птенцов без видимых внешних повреждений находили либо непосредственно в норах, либо уже на выходе из них. Некоторые исчезали вовсе, и среди них могли быть как уже подростки птенцы, так и пуховые. Как показали наблюдения, голодные птенцы стремятся покинуть гнездо и идти к морю, но в раннем возрасте они погибают, в том числе от хищников. Ранний сход птенцов в море обычно был спровоцирован продолжительным

Таблица 1. Показатели продуктивности топорка на модельных участках о-ва Талан в 1987–2023 гг.
Tabl. 1. Tufted puffin productivity indicators in model sites of Talan Island in 1987–2023

Годы	87	88	89	90	91	92	93	94	96	99	00	01	02	03	04	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	21	22	23
Показатель																																
Всего гнезд	34	40	27	44	26	35	39	113	15	55	72	65	74	80	84	85	80	74	53	59	93	58	16	31	42	36	38	42	43	30	45	144
Всего погибших яиц	—	—	11	0	1	6	6	—	8	15	6	30	18	4	16	10	15	18	28	32	43	27	6	10	22	6	8	12	8	4	10	35
Причины гибели:																																
Брошены, нена- суженные	—	—	0	0	1	2	2	—	1	0	1	0	2	0	4	2	0	5	2	6	10	3	0	0	7	3	2	2	0	0	0	8
Брошены, наси- женные	—	—	11	0	0	4	4	—	7	15	5	30	16	4	12	8	15	13	26	26	33	24	6	10	15	3	6	10	8	4	10	27
из них																																
“болтун”	—	—	0	0	0	0	0	—	1	0	0	0	1	2	2	1	0	1	0	2	0	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	4
повреждено (тре- пина)	—	—	0	0	0	0	0	—	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
беспокойство птиц от действий наблюдателя	—	—	0	0	0	0	0	—	—	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
исчезли	—	—	5	0	1	3	4	—	2	4	3	12	4	0	4	4	8	13	8	12	15	19	0	8	10	5	4	8	7	3	10	12
съедены поле- выми	—	—	2	0	0	1	0	—	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего птенцов выпустились	—	—	16	44	25	29	33	—	7	40	66	35	56	76	68	75	65	56	25	27	50	31	10	21	20	30	30	30	35	26	35	109
Потопили	—	—	2	7	0	13	20	—	1	22	16	26	43	19	22	5	16	9	12	12	36	17	1	11	8	10	22	14	12	5	9	34
В результате																																
Голодания (погибли в гнезде)	—	—	2	4	0	9	5	—	0	11	9	10	23	6	6	3	9	3	7	10	27	13	1	8	5	2	5	9	6	2	4	14
Исчезли (ранний сход)	—	—	0	1	0	4	15	—	0	11	7	16	20	13	16	2	7	6	5	2	9	4	0	3	3	8	13	5	6	3	6	20
Убиты	—	—	0	2	0	0	0	—	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего сошло птен- цов	—	—	14	37	25	16	13	—	6	18	50	9	13	57	46	70	49	47	13	15	14	14	9	10	12	20	8	16	23	21	26	75
Успех (%)																																
инкубации	20,0	—	51,8	87,5	59,2	45,7	39,4	84,6	40,0	85,7	46,6	32,7	45,0	72,7	69,4	75,8	91,7	13,8	26,7	53,8	17,6	23,2	75,7	71,2	75,0	95,0	54,8	67,6	80,9	82,3	93,3	88,2
птенцового пе- риода	15,0	—	81,8	100	96,1	55,2	82,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
размножения	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечания. 1987–1988, 1994 гг. – данные Kitaysky (1996); 1996 г. – данные Перемитина (1999); 2013 г. – данные Кленовой и Бахтуриной (2014); в 1995, 1997, 1998, 2005, 2020 гг. данные отсутствуют; прочерк – нет данных.
Notes. 1987–1988, 1994 – data from Kitaysky (1996); 1996 – data from Peremitin (1999); 2013 – data from Klenova and Bakhturina (2014); no data available in 1995, 1997, 1998, 2005, 2020; dash – no data.

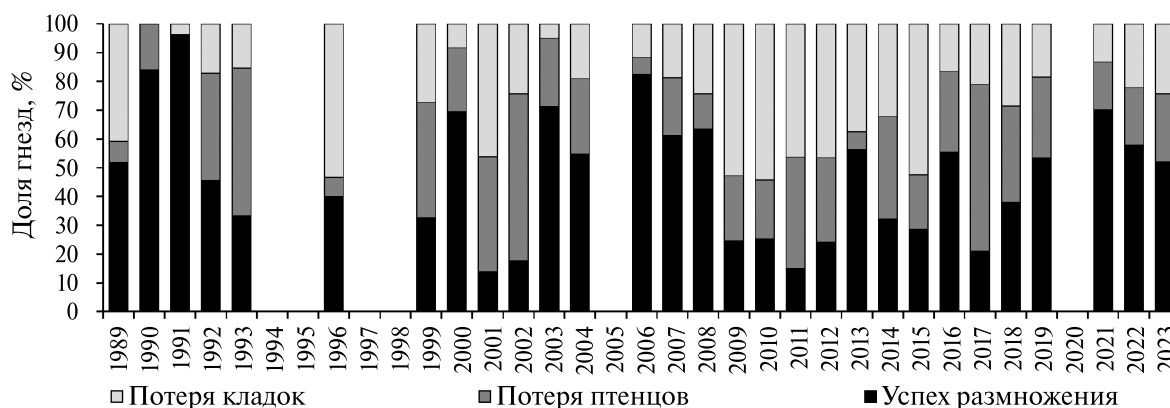


Рис. 3. Продуктивность топорка на о-ве Талан в 1989–2023 гг. В 1994–1995, 1997–1998, 2005 и 2020 гг. данные отсутствуют

Fig. 3. Tufted puffin productivity on Talan Island in 1989–2023. No data available for 1994–1995, 1997–1998, 2005 and 2020

циклоном со штормовым ветром, который затрудняет добычу корма взрослыми птицами. В отдельные годы число исчезнувших птенцов было значительно больше, чем птенцов, найденных в норах погибшими. Эти показатели зависят от того, на какой период выкармливания пришелся тот или иной погодный катаклизм. К раннему сходу в море в большей степени были склонны уже подростки и подвижные особи. Продолжительные ливневые дожди на выживаемость птенцов непосредственного влияния не оказывали, поскольку задернованные участки, где гнездятся топорки, достаточно хорошо дренируются. Гибель птенцов из поздних кладок отмечалась практически всегда. Погибшие, вероятно, по вине хищников птенцы встречались редко, но таковые могли быть и в числе исчезнувших (см. далее раздел “Хищничество”).

Хищничество. Из наземных млекопитающих и пернатых хищников на острове постоянно обитают горностай (*Mustela erminea*), лисица (*Vulpes vulpes*), три вида полевок (красно-серая (*Craseomys rufocanus*), красная (*Clethrionomys rutilus*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus*)), сапсан (*Falco peregrinus*), белоплечий орлан (*Haliaeetus pelagicus*), ворон (*Corvus corax*), тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus*). Все они в той или иной степени причастны к гибели взрослых топорков, их птенцов и кладок. В норах топорки, как правило, очень агрессивны, и при осмотре гнездовых камер вслепую, без фонаря, исследователь практически всегда получает укус находящейся там птицы. Иногда в норах топорков мы обнаруживали мертвых окровавленных стариков со следами глубоких ран, вероятно, полученных от хозяина гнезда. Таким же образом они защищают свою нору и от других топорков, устраивая при этом серьезные стычки между собой, вплоть до гибели одного

из них. Такое агрессивное поведение топорка может способствовать сохранению кладки или птенца от проникающих в его нору мелких хищников (горностай, полевка). Как правило, случаи обнаружения надгрызенного полевкой яйца с частично съеденным его содержимым отмечены в норах, где гнездо было брошено уже некоторое время назад. В ежегодной выборке гнезд таких яиц было 1–2, что составило 2.3–25% от общего числа брошенных в сезоне кладок (табл. 2). Яйцо топорка может вытащить из гнезда и горностай, однако, как и для полевки, его свободное проникновение в нору возможно лишь при отсутствии птицы на гнезде. Очень редко были обнаружены погибшие как пуховые, так и подростки птенцы с ранами на голове и теле, что, возможно, также связано с действием горностая либо взрослой птицы в результате беспокойства, вызванного приближением этого хищника. Неглубокие норы иногда разрывают лисы, при этом они не только достают яйца и птенцов, но и убивают находящихся там взрослых птиц, которым обычно не удается скрыться. Останки убитых лисами птиц обнаруживались нами на склонах острова, рядом с норами, иногда одновременно по несколько трупиков в непосредственной близости один от другого. В некоторых случаях действия лис были спровоцированы нахождением на колонии топорков наблюдателя. Привлеченные посторонним запахом, они идут по следу человека и нападают на оказавшихся на их пути птиц или разрывают норы. В течение сентября основным источником пропитания лис становятся слетки топорков, идущие к морю.

Тихоокеанская чайка не нападает на взрослых птиц, однако может питаться уже погибшими, но это были единичные в сезоне случаи — 1.9 (1), 0.7 (2), 0.3% (1) в течение мая, июня, июля соответственно

(Кондратьева, 2004). Находящиеся в норах птенцы обычно недоступны для чаек, однако мы неоднократно наблюдали, как те подъедали уже погибших (вероятно, задавленных лисами) во время ночного схода в море молодых птиц. Чайки и вороны подбирают также яйца, выброшенные из нор, и пуховых птенцов, погибших у нор или рано идущих к морю. В рационе белоплечего орлана топорок совместно с ипаткой составляет только 8.3% от всей их добычи (Утехина, 2004). Случаев охоты сапсанов на взрослых птиц мы никогда не отмечали, что, вероятно, связано с существованием другого, более доступного для сапсанов и многочисленного источника корма (большая конюга и другие мелкие чистиковые птицы), к тому же, на наш взгляд, размеры топорка не позволяют хищнику удерживать его в полете. Однако нам приходилось наблюдать, как ранней осенью, уже при отсутствии привычного корма сокол подъедал молодую ипатку, убитую лисой во время ночного схода. Таким же образом они могут потреблять и погибших топорков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки появления топорка на местах гнездования и сроки начала откладки яиц относительно постоянны из года в год, и обычно эти события происходят в течение одной-двух недель (Piatt, Kitaysky, 2002). В более низких широтах, по сравнению с высокими широтами, откладка яиц происходит раньше, поскольку кормовые ресурсы и/или места гнездования становятся доступны для птиц раньше (Wehle, 1980). Согласно многолетним исследованиям, на о-ве Талан разброс дат вылупления птенцов и, соответственно, откладки яиц у топорка составили $\pm 7-8$ дней от среднемноголетнего значения. Сроки размножения топорка на о-ве Талан оказались достаточно сходными с таковыми топорков, обитающих на Командорских и Курильских островах, включая Южные Курилы, а также на острове Ионы (Харитонов, 1990; Михтарьянц, 1986, 1977; Гизенко, 1955; Карташев, 1979; Ушакова, 2006; Шунтов, 1998). Даты различных периодов гнездования топорков на островах залива Аляска (Семиди, Кодьяк, Баррэн, Восточные Амагули) и Алеутских островах (Булдырь, Айтак) либо совпадают с таланскими, либо они более ранние (Hatch, Hatch, 1990; Wehle, 1980; Piatt, Kitaysky, 2002; Youngren et al., 2019; Evans et al., 2019; Mudge et al., 2019). Наиболее раннее гнездование отмечено в южных точках ареала, на островах Триангл (Британская Колумбия), Фараллон (Калифорния) и Дестракшен (Вашингтон) (Gjerdrum et al., 2003; Piatt, Kitaysky, 2002). Данные о сроках размножения топорка в самых северных регионах в литературе не представлены. Известно только, что на о-ве Алюмка (Анадырский лиман)

1.08.1932 г. в некоторых гнездах топорков были еще яйца, а на о-ве Пунук в 1953 г. пуховые птенцы наблюдались еще в конце августа (Портенко, 1973). На о-ве Талан топорок появляется на гнездовых уже в середине мая и после короткого предгнездового периода приступает к откладке яиц немного позже планктоноядной большой конюги и раньше других чистиковых птиц-ихтиофагов, в том числе экологически близкого вида ипатки (Голубова, 2021, 2023). Подобная очередность в откладке яиц топорка и ипатки отмечена на о-вах Семиди (южное побережье Аляски) (Hatch, Hatch, 1990). Известно также, что на о-ве Булдырь (Алеутские о-ва) топорки появляются у берегов острова на 2–3 недели раньше ипатки (Byrd, Day, 1986). Поскольку необходимым условием начала размножения морских птиц являются доступность и обилие в прибрежных акваториях кормовых ресурсов, то и объяснения такой последовательности кроются, на наш взгляд, в составе питания топорков и их стратегии добывания пищи. Как известно (Piatt, Kitaysky, 2002), во все периоды года топорок связан с пелагическими водами и имеет достаточно широкий спектр питания, причем в рационе высокая доля беспозвоночных не только во время осенне-зимних миграций, но и в период размножения в некоторых колониях. Так, эвфаузииды являются основным источником рациона топорка на Алеутских островах и в западной части полуострова Аляска, где численность этих птиц наиболее высока. С учетом так называемых индексов трофического уровня, рассчитанных на основе анализа стабильных изотопов у морских птиц в заливе Аляска, топорки находятся почти на одном уровне с большими конюгами, питающимися в пелагических водах и преимущественно эвфаузиидами (Hobson et al., 1994). Исследования на о-вах Семиди показали, что в весенний период на фоне повышения продуктивности зоопланктонных сообществ птицы с низким трофическим уровнем (например, большая конюга) приступают к более раннему гнездованию (Hatch, Hatch, 1990). Такая же особенность была обнаружена нами и на о-ве Талан, где топорок, имеющий самый низкий трофический уровень среди рыбоядных птиц, приступает к откладке яиц раньше других ихтиофагов (Голубова, 2007). Для вида характерна склонность к раннему гнездованию, и необходимым условием для этого является отсутствие снежного покрова в гнездовых биотопах и протаивание почвенного покрова. На о-ве Талан интенсивное таяние снега начинается в середине мая, но в годы с обильными весенними снегопадами этот процесс может задерживаться до конца мая. Как показали наши исследования (Голубова, 2007), сроки начала гнездования топорка положительно коррелировали с датами схода снежного покрова. Такая же корреляция была

обнаружена нами и со сроками освобождения ото льда акватории Тауйской губы. В годы с повышенной ледовитостью Охотского моря (Устинова и др., 2002; Зуенко и др., 2019) отмечались более позднее разрушение ледовых полей и поздняя откладка яиц у топорка, как, например, это происходило в 1988, 1999, 2001 и 2002 гг. В некоторые даже относительно малоледовитые сезоны (1995, 2009, 2012, 2013, 2021) ледовая обстановка в Тауйской губе усугублялась ветрами южных румбов, которые удерживали льды в ее акватории, что также затягивало откладку яиц не только у топорка, но и других видов морских птиц. В сезоны с поздним исчезновением ледового и снежного покрова все фенологические процессы у топорка на о-ве Талан отклонялись от среднесноголетнего показателя на 7–8 дней в сторону более поздних сроков. На о-ве Топорков (Командорские острова) обрывистые участки с медленным таянием снега заселялись на 14 дней позже, чем на плато, а на о-ве Св. Лаврентия гнезда птиц в скальных щелях, где было мало снега, занимались на 7–10 раньше, чем расположенные под валунами (Михтарьянц, 1986; Sealy, 1973).

В многолетнем аспекте успех размножения (45.5%) топорка на о-ве Талан показал высокую степень вариабельности и в среднем этот показатель оказался достаточно низким. На других колониях топорки размножались еще менее удачно. Так, на о-ве Булдырь в 1988–2019 гг. успех размножения вида колебался от 0 до 82% (в среднем 37%), на о-ве Чоуиет в 2005–2019 гг. — от 0 до 81% (в среднем 39%) и на о-ве Айтак в 1995–2019 гг. — от 0 до 91% (в среднем 55%) (Mudge et al., 2019; Evans et al., 2019; Youngren et al., 2019). На этих островах отмечались сезоны (от 4 до 12) с “нулевыми” или почти “нулевыми” показателями успеха размножения. На о-ве Мидделтон топорки долгое время не выводили потомства вообще, и только в 2015–2019 гг. началось восстановление нормального воспроизводства, однако успех размножения оставался нестабильным (от 24 до 43%, в среднем 40%) (Middleton ..., 2020). Согласно исследованиям на о-вах Баррен, успех размножения вида в 1976–1999 гг. варьировал от 22 до 60% (в среднем 41%), на о-ве Триангл в 1975–2001 гг. — от 0 до 77% (в среднем 30%), на некоторых островах у побережья Аляски в 1976–1978 гг. — от 25 до 80% (в среднем 55%) (Byrd et al., 1993; Piatt, Kitaysky, 2002). Таким образом, на о-ве Талан и других колониях топорки демонстрируют достаточно изменчивый успех размножения, что определенно связано с кормовыми ресурсами птиц в близлежащих акваториях и их состоянием под воздействием климатических, гидрологических и других условий окружающей среды. В пределах Тауйской губы эта зависимость хорошо просматривается при сравнении успеха размножения топорков на о-ве Талан

с этим показателем у птиц, гнездящихся на о-ве Умара (восточная часть акватории, залив Одян). Этот показатель в среднем был выше у топорков с о-ва Умара и оставался высоким и стабильным, в то время как на о-ве Талан наблюдалось снижение, что связано с более благоприятными условиями обитания и кормовой базы рыбоядных видов птиц в заливе Одян (Голубова, 2002). Более детальные исследования, проведенные в 1987–2004 гг., показали тесную связь между гидрологическим режимом акватории Тауйской губы и динамикой населяющих ее ракообразных и молоди пелагических рыб, составом питания и успехом размножения морских птиц о-ва Талан (Kitaysky, Golubova, 2000; Голубова, 2007). Успех размножения топорка был выше в “теплые” годы, когда отмечали достаточно раннее разрушение ледового покрова, высокую температуру поверхностных вод, а также увеличение биомассы мезопланктона и молоди пелагических рыб в акватории губы. Тогда как “холодные” годы с поздними сроками разрушением льда и низкой температурой воды благоприятствовали размножению холодноводного макропланктона (эвфаузиид), что приводило к повышению успеха размножения планктоноядных видов. Сезоны размножения птиц в 2009–2018 гг. были “холодными” по гидрологическим условиям (https://gr5.ru/Архив_погоды_на_о.Спафарьева). В этот период мы отмечали большое число брошенных кладок и высокую гибель птенцов, что указывало на недостаток кормовых ресурсов в течение всего периода размножения птиц. При этом надо отметить, что топорки имеют сходную многолетнюю тенденцию колебания успеха размножения с экологически близким видом, ипаткой, но у последней этот показатель всегда выше, несмотря на то, что рацион птенцов обоих видов перекрывается порой на 89% (Голубова, Назаркин, 2009; Голубова, 2023; Варушкина и др., 2024). Объяснения этому могут быть в неоднородности кормовых станций этих видов птиц в сочетании с различной стратегией кормодобывания. Топорки предпочитают добывать корм в глубоководных районах на большем расстоянии от гнездовой колонии (Михтарьянц, 1977; Wehle, 1983; Шунтов, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002). Эта особенность, с одной стороны, делает вид достаточно пластичным в выборе кормовых объектов как в период размножения, так и во время миграций. С другой — это отрицательно сказывается на выкармливании птенцов, например, в условиях штормовой погоды, когда взрослые птицы испытывают большие трудности в доставке корма из отдаленных акваторий, при том, что его ресурс в этот период ограничен. Есть наблюдения, что птенцы топорка могут оставаться некармливаемыми 1–2 дня, тогда как у ипатки такие случаи не описаны (Vermeer et al., 1979;

Wehle, 1983). На о-ве Талан пропуски в кормлении птенцов топорка также отмечали, и в большинстве случаев это происходило во время циклонов с сильным порывистым ветром (Варушкина и др., 2024). В последние годы такие погодные условия стали более частыми и всегда приводили к гибели части птенцов от голода, иногда значительной. Случаи массового отказа птиц от инкубации и высокой гибели их птенцов из-за нехватки кормового ресурса по тем или иным причинам наблюдались и в других колониях топорков. Среди других причин гибели кладок и птенцов — это исчезновение из нор, вмешательство хищника или человека, наличие неоплодотворенных яиц (Amaral, 1977; Baird, 1990; Vermeer et al., 1979; Wehle, 1980; Михтарьянц, 1986). В границах ареала в период выкармливания птенцов наблюдается клептопаразитизм со стороны моевки (*Rissa tridactyla*), красноногой моевки (*R. brevirostris*), западной (*Larus occidentalis*) и серокрылой (*L. glaucescens*) чаек, отбивающих у топорков приносимую рыбу. На о-ве Талан отмечали подобные инциденты с моевками, однако они не были столь массовыми, как это описано для других колоний. Считается, что в годы с недостатком кормовых ресурсов такое поведение чаек может в некоторой степени ухудшить обеспеченность птенцов пищей, но не оказывает заметного влияния на репродуктивный успех в целом (Михтарьянц, 1977; St. Clair et al., 2001; Blackburn et al., 2009; Piatt, Kitaysky, 2002).

Из наземных млекопитающих основную угрозу для топорков, живущих на о-ве Талан, представляют лисы, однако, за многолетний период мы не заметили ощутимого ущерба популяции топорков со стороны этих хищников. В период размножения птиц на острове обитает 1 пара лис с выводком от 1 до 4 щенков, что не позволяет им контролировать одновременно все гнездовые участки птиц, расположенные практически по всей территории острова. При этом их популяция не увеличивается, поскольку зимой, когда кормовые ресурсы ограничиваются полевками, молодые лисицы по льду уходят с острова на материк. В то же время лисы, а также бурый медведь (*Ursus arctos*), интродуцированные песцы (*Vulpes lagopus*), серые крысы (*Rattus norvegicus*), горностаи, канадская выдра (*Lontra canadensis*), длиннохвостый суслик (*Urocyon v. undulatus*), американская норка (*Neovison vison*) оказывали неблагоприятное воздействие на численность птиц в ряде других колоний по всему ареалу (Petersen, 1982; Михтарьянц, 1986; Гизенко, 1955; Bailey, 1993; Bailey, Kaiser, 1993; Вяткин, 1999; Piatt, Kitaysky, 2002; Ono, 2009; Зеленская, 1995; Bligh, McClelland, 2022). Из пернатых хищников на топорков охотятся главным образом белоплечие и белоголовые (*Haliaeetus leucoccephalus*) орланы. На о-ве Талан постоянно обитают три пары

нерегулярно гнездящихся белоплечих орланов, а с учетом прилетающих для охоты других молодых и взрослых птиц их количество может увеличиться до 15–20 особей. Хотя по численности топорки занимают 2–3 место среди гнездящихся на острове морских птиц, орланы предпочитают добывать кайр и моевок (Утехина, 2004). У орланов, гнездящихся на о-ве Умара и на побережье Тауйской губы, топорки и ипатки вместе взятые составляют соответственно 14.5 и 2.9% от всей добычи. При этом на этих участках обитания они предпочитали добывать кайр и тихоокеанских чаек. На о-вах Шумагина в рационе белоголового орлана доля взрослых топорков достигала 30% от всей добычи. В числе других хищников, добывающих взрослых птиц, яйца и птенцов, отмечают белую сову (*Bubo scandiaca*), филина (*B. bubo*), сапсана, серокрылую чайку и ворона (Мое, 1977; Wehle, 1980; Михтарьянц, 1977; Piatt, Kitaysky, 2002; Vermeer et al., 1979; Bligh, McClelland, 2022). В целом пернатые хищники не оказывают влияния на численность топорков. Некоторые исследования показали, что в колониях, где охотятся орланы и сапсаны, для снижения угрозы с их стороны поведение и суточная активность топорков меняются (Addison et al., 2007).

В сезон размножения топорки локализуются в пределах нескольких миль от побережий, в том числе над внутренней частью шельфа (Шунтов, 1998; Piatt, Kitaysky, 2002). В этот период они наиболее уязвимы: им угрожает загрязнение акватории пластиком и нефтью, а также использование дрейфтерных сетей в промышленном рыболовстве. Случаи проглатывания морскими птицами и топорками в том числе пластика хорошо известны в субарктической части Тихого океана, и начиная с 1970 и 1990-х гг. их количество постепенно увеличивается (Robards et al., 1995). Мы не располагаем информацией о массовой гибели птиц, гнездящихся в Охотском море, в результате нефтяного загрязнения, но такая опасность сохраняется, пока существуют действующие проекты по добыче нефти. В прибрежной акватории штата Вашингтон, например, в 1991 г. погибло около 9% всей популяции гнездящихся там топорков, что считается одной из причин снижения их численности в регионе. Сокращение их популяции в Калифорнии также связывают с частыми разливами нефти (Piatt, Kitaysky, 2002). Дрейфтерное рыболовство было широко распространено до 1990 г. в северной части Тихого океана, в результате чего в сетях погибали десятки тысяч топорков (Piatt, Kitaysky, 2002). На о-ве Хокайдо основную причину снижения численности этих птиц также связывают с высокой их гибелью в период промысла (Osa, Watanuki, 2002). В водах Охотского и Берингова морей дрейфтерный промысел велся в 1989–2015 гг. В период с 1993 по 1998 г. (со второй половины мая и до конца

или середины июля) вылов лосося производился в северной части Охотского моря. Количество погибших топорков в этом районе, по сравнению с другими морскими птицами, было самым высоким (Артюхин и др., 1999). Эти птицы могли быть обитателями наиболее многочисленной в тот период колонии, расположенной на о-ве Талан, а также менее крупных их поселений на Ямских островах и о-ве Ионы, поскольку сроки прилета и начала гнездования птиц в точности совпадали с началом промысла. В других участках вылова рыб топорки занимали второе-третье место по численности среди попадающих в сети морских птиц. На японском дрейфтерном промысле 45.9% погибших топорков приходилось на прикурильские районы — в среднем около 7 тыс. в год, где преобладали (78.5%) неполовозрелые птицы, и примерно такая же смертность птиц была отмечена и в юго-западной части Берингова моря. К этому району примыкает достаточно плотно заселенный птицами участок побережья от мыса Рубикон до мыса Камчатского (включая острова Верхотурова, Карагинский, Командорские). Существенную часть погибших топорков (88.8%) составляли половозрелые особи, потенциально готовые к размножению. На российском участке промысла (сопредельные территории с Командорскими островами и крайним юго-востоком Камчатки) ежегодная гибель топорков составляла 13 тыс. особей, и происходило это в районах локализации самых крупных его колоний. Теоретически их смертность могла приводить к сокращению репродуктивной части популяции вида, населяющей ближайшее побережье, примерно на 4.9% в год (Артюхин и др., 2010).

В 2016–2017 гг. в северо-восточной части Берингова моря была отмечена массовая гибель морских птиц от голода во время осенне-зимних миграций. Топорки, которые могли гнездиться в значительной части колоний, расположенных на Алеутских островах и островах Прибылова, умирали тысячами и составили 79% от всех погибших птиц. Это событие связывали с широко-масштабными изменениями морских экосистем Берингова моря и снижением кормовых ресурсов морских птиц, в том числе топорков, вследствие повышения температуры морских вод (Jones et al., 2019). Косвенную зависимость (через изменение состава питания) эффективности размножения этого вида от температуры моря показали исследования на о-ве Триангл. Там же было отмечено, что начало вылупления птенцов в 1994–2002 гг. происходило на 2.5 недели раньше, чем в 1975–1982 гг. (Vermeer et al., 1979; Gjerdrum et al., 2003). Снижение численности топорка и других рыбоядных птиц в ряде колоний на побережье штатов Калифорния, Орегон и Вашингтон связывают с потеплением Калифорнийского течения (Blight,

McClelland, 2022; Gaston et al., 2009; Pearson et al., 2022). Исследования (Sydeman et al., 2017; Springer, van Vliet, 2014) в более северных колониях показали, что состав питания топорка зависит от температуры воды, и на этом фоне выявлена конкуренция за общие ограниченные кормовые ресурсы между хищниками высшего порядка, каковыми являются морские птицы и лосось. Изменения климата затрагивает и Охотское море. С начала 1970-х гг. его ледовитость снижается в среднем на 3.8% за десятилетие (Japan ..., 2014). По мнению Шунтова (1998), сокращение численности топорка на юге ареала, как на востоке, так и на западе океана, является влиянием не только антропогенного фактора, но и долгопериодных циклических изменений климато-океанологических условий.

Уязвимость топорка по отношению к различным факторам природной среды и антропогенным воздействиям находит подтверждение на всем этапе изучения биологии вида. В то же время они достаточно широко распространены по островам и всему северному побережью Тихого океана и прилегающих морей, что указывает на их пластичность в выборе кормов в различных частях ареала. Потребляя как беспозвоночных, так и пелагических рыб, топорки способны выкармливать птенцов с хорошими весовыми показателями в широком диапазоне условий окружающей среды, что важно для их дальнейшего выживания в море (Kitaysky, 1996; Piatt, Kitaysky, 2002; Gjerdrum et al., 2003; Sydeman et al., 2017). Морские птицы являются долгоживущими видами, поэтому численность их популяций может поддерживаться за счет взрослого населения десятки лет. На о-ве Триангл, например, относительно стабильную численность топорков связывают с высокой ежегодной выживаемостью, которая в среднем составила 96% для самок и 91% для самцов и практически не изменялась в условиях экстремальных климатических явлений (Morrison et al., 2011; Rodway, Lemon, 2011). Согласно современным исследованиям, ожидаемая продолжительность жизни топорка 10.6–29.5 года, а зафиксированный наибольший его возраст в природе составлял шесть лет, в неволе — 15–20 лет, иногда более 30 (Morrison et al., 2009; Bird Banding..., 2019; Piatt, Kitaysky, 2002). На о-ве Талан выживаемость вида в 2008–2015 гг. составила 85%, что на 15% ниже по сравнению с данными 1988–1991 гг., однако его численность за этот период сократилась на 30–40% (Андреев и др., 2010; Водолазова и др., 2021). Продолжительность жизни птиц, окольцованных уже взрослыми в 2008–2015 гг. и вновь встреченных в 2025 г., составила как минимум 11–14 лет (одна особь), 10–13 лет (пять особей) и 15–18 лет (одна особь), и эти показатели, скорее всего, не предел для вида. Для ипатки, например, рекорд продолжительности жизни 20 лет, тупика-носорога — 31 год,

атлантического тупика — 40 лет (Hirfner et al., 2019; Gaston, Jones, 1998; Fransson et al., 2017). Учитывая гнездовой консерватизм чистиковых птиц и топорка в том числе, снижение его численности на о-ве Талан может быть связано со смертностью взрослых птиц по естественным и другим причинам в зимний период. Поскольку исследования на о-ве Триангл показали свойственную виду натальную филопатрию (Morrison et al., 2009), мы предполагаем, что снижение численности популяции топорка на о-ве Талан в большей степени обусловлено недостаточным пополнением ее молодыми особями вследствие невысокого успеха размножения и низкой выживаемости в море до достижения половозрелости.

Оценка численности топорка на о-ве Талан в конце 1980-х (140 тыс. особей) и в 2008 г. (103 тыс. особей) была произведена путем экстраполяции средней плотности гнездования вида, полученной на модельных участках, на всю территорию острова (Кондратьев и др., 1992; Андреев и др., 2010). Учеты 2008 г. показали сокращение численности вида на 30–40%, что подтверждалось снижением плотности его гнездования во всех гнездовых биотопах, снижением числа и величины “клубов” и частоты конфронтации между птицами (Андреев и др., 2010). На островах Старичков (76.8 тыс. особей) и Топорков (108 тыс. особей) количество гнездящихся птиц существенно не отличается от их численности на о-ве Талан. В то же время на о-ве Старичков площадью 0.4 км² плотность гнездования топорка в различных биотопах варьировала от 0.2 до 2.4 пар/м², а наиболее высокая (1.3–1.9 и 2.1–2.4 пар/м²) отмечалась в задернованных кочкарных участках склонов, в других же местах этот показатель варьировал от 0.2 до 0.5 пар/м² (Зеленская, 2010). На о-ве Топорков (0.25 км²) плотность гнездования вида составила 0.53 пар/м² (Пилипенко, 2016). На о-ве Талан, который выше и больше этих островов, самая

высокая (0.33–0.91 пар/м²) плотность гнездования вида была отмечена лишь в конце 1980-х гг. (Харитонов, 1990). По данным Китайского (1991), в эти годы в задернованных участках склонов плотность составляла в среднем 0.125 гнезда/м². В сравнении с современными показателями плотность гнездования топорка сократилась возможно в 3.5 раза. В настоящее время “кочкарные” биотопы, сформированные под воздействием жизнедеятельности топорков и покрывающие значительные участки склонов острова, становятся все менее заселенными, а из-за снижения механического воздействия птиц на почву наблюдается постепенное зарастание гнездовых участков растительностью, преимущественно вейником с нормальной длиннокорневищной формой роста, не связанной с деятельностью птиц (Иванов, 2013).

В заключение отметим, что, несмотря на снижение численности, колония топорка на о-ве Талан по-прежнему является крупнейшей в Дальневосточном регионе. Существенного пресса на птиц со стороны наземных и пернатых хищников не наблюдается. При этом мы не исключаем, что сокращение популяции вида могло произойти в результате многолетнего дрейферного рыболовства в Охотском море. На протяжении ряда лет успех размножения вида остается стабильно невысоким, что может быть обусловлено дефицитом кормовых ресурсов как в отдельные сезоны размножения, так и на более глобальном уровне на фоне климатических изменений. В современных условиях влияние климата на кормовую базу морских птиц становится наиболее существенным фактором успешности размножения и воспроизводства популяции, а также выживаемости молодых и взрослых птиц в море во время миграций и зимовок. Дальнейшие исследования динамики численности, фенологии и успеха размножения как важных параметров состояния популяции вида позволят отслеживать происходящие изменения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев А.В. Птицы береговой полосы п-ова Тайгонос (Гижигинская губа, Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 1. С. 20–32.
2. Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Зубакин В.В., Харитонов С.П. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 2. С. 30–42.
3. Андреев А.В., Харитонов С.П., Слепцов Ю.А. Колонии морских птиц острова Ионы (Охотское море) // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 7. С. 843–855.
4. Артюхин Ю.Б. Командорские острова // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России. М.: РОСИП, 2016. С. 53–57.
5. Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Вяткин П.С. Случайная гибель морских птиц в дрейферных сетях на промысле лосося японскими судами в исключительной экономической зоне России в 1993–1998 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог-МГУ, 1999. Вып. 1. С. 93–111.
6. Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Никулин В.С. Прилов морских птиц и млекопитающих на дрейферном промысле лососей в северо-западной части Тихого океана. М.: Скорость цвета, 2010. 264 с.
7. Артюхин Ю.Б., Трухин А.М., Корнев С.И., Пуртов С.Ю. Кадастр колоний морских птиц Курильских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2001. Вып. 3. С. 3–59.

8. Варушкина Т.С., Голубова Е.Ю., Матвеева Г.К. Питание птенцов топорка (*Fratercula cirrhata*) и ипатки (*Fratercula corniculata*) на острове Талан (Охотское море) // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии. Сборник статей по материалам региональной научной конференции. Пермь, 2024. С. 209–215. <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/sborniki/fundamentalnye-i-prikladnye-issledovaniya-v-biologii-i-ekologii-2024.pdf>
9. Водозаова Д.С., Кленова А.В., Зубакин В.А., Зубакина Е.В. Демографические и этологические характеристики закрытогнездящихся чистиковых птиц (ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) колонии острова Талан (Охотское море): изменения за 20 лет // Зоол. журн. 2021. Т. 100. № 11. С. 1262–1275. <https://doi.org/10.31857/S0044513421090129>
10. Вяткин П.С. Морские колониальные птицы острова Столбовой // Морские птицы Берингии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1999. С. 28–30.
11. Вяткин П.С. Остров Уташуд // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России. М.: РОСИП, 2016. С. 66–67.
12. Гизенко А.И. Птицы Сахалинской области. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 328 с.
13. Голубова Е.Ю. Состояние кормовой базы и успех размножения топорка и ипатки в северной части Охотского моря // Экология. 2002. № 5. С. 378–387.
14. Голубова Е.Ю. Морские колониальные птицы северной части Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2007. 22 с.
15. Голубова Е.Ю. Биология размножения большой конюги (*Aethia cristatella*, Alcidae, Charadriiformes) в северной части Охотского моря // Зоол. журн. 2021. Т. 100. № 4. С. 385–408. <https://doi.org/10.31857/S004451342104005X>
16. Голубова Е.Ю. Состояние популяций и биология размножения ипатки (*Fratercula corniculata*, ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) в северной части Охотского моря // Зоол. журн. 2023. Т. 102. № 11. С. 1236–1258. <https://doi.org/10.1134/S1062359024700626>
17. Голубова Е.Ю., Назаркин М.В. Экология питания топорка (*Lunda cirrhata*) и ипатки (*Fratercula corniculata*) в северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. 2009. Вып. 158. С. 303–323.
18. Зеленская Л.А. Состояние колонии морских птиц на о. Умара в 1995 г. // Морские птицы Берингии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. С. 46–47.
19. Зеленская Л.А. Численность и распределение птиц на острове Матыкиль (Ямские острова, Охотское море) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 5. С. 546–555.
20. Зеленская Л.А. Морские птицы острова Старичков (Авачинский залив) // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2010. Вып. 9. С. 82–90.
21. Зеленская Л.А. Морские открытогнездящиеся птицы Ямских островов (Охотское море). Численность и распределение // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 5. С. 572–581. <https://doi.org/10.7868/S0044513418050082>
22. Зеленская Л.А. Результаты обследования колоний морских птиц восточной части Тауйской губы (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2021а. № 1. С. 108–122. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2021-108-122>
23. Зеленская Л.А. Состояние колоний морских птиц полуострова Старицкого (Тауйская губа, Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2021б. № 2. С. 87–98. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2021-2-87-98>
24. Зеленская Л.А. Морские птицы острова Тайночин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2022. № 2. С. 112–117. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2022-2-112-117>
25. Зеленская Л.А. Продолжение обследования колоний морских птиц Тауйской губы (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2023. № 2. С. 96–106.
26. Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Глебова С.Ю. и др. Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008–2018 гг.) // Известия ТИНРО. 2019. Т. 197(2). С. 35–61. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-197-35-61>
27. Иванов А.Н. Орнитогенные геосистемы островов Северной Пацифики. М.: Научный мир, 2013. 228 с.
28. Карташев Н.Н. Материалы к биологии чистиковых птиц Командорских островов // Орнитология. 1979. Вып. 14. С. 144–149.
29. Карташев Н.Н. Птицы Командорских островов и некоторые предложения по рациональному их использованию // Зоол. журн. 1961. Т. 40. Вып. 9. С. 1395–1410.
30. Китайский А.С. Экологические взаимоотношения чистиковых птиц на о-ве Талан (Охотское море) // Материалы 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17–20 сент. 1991 г. Книга 1. Ч. 2. Мн.: Навука і тэхніка, 1991. С. 277–278.
31. Кленова А.В., Бахтурина Д.С. Особенности сезонной активности и успех размножения колониальных чистиковых птиц на о. Талан в 2013 г. (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2014. № 3. С. 83–87.
32. Козлова Е.В. Ржанкообразные. Подотряд чистиковые // Фауна СССР. Птицы. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 2. Вып. 3. 144 с.
33. Кондратьев А.Я., Зубакин В.В., Голубова Е.Ю. и др. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ДВО РАН, 1992. С. 72–108.
34. Кондратьева Л.Ф. Особенности летнего рациона тихоокеанской чайки *Larus schistisagus* Stejneger на острове Талан, Охотское море // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Центр охраны дикой природы, 2004. Вып. 6. С. 91–96.

35. Лобков Е.Г. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 292 с.
36. Михтарьянц Э.А. Заметки по экологии и поведению топорка // Орнитология. 1977. Вып. 13. С. 127–133.
37. Михтарьянц Э.А. Ритмы активности белобрюшки (*Cyclorhynchus psittacula*) и топорка (*Lunda cirrhata*) и связанные с ними регулярные флюктуации их численности в гнездовых колониях // Экология и зоогеография некоторых позвоночных суши Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 31–39.
38. Михтарьянц Э.А. Гнездовая биология топорка – *Lunda cirrhata* (Pall.) на Командорских островах // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 108–118.
39. Перемитин В.Г. Результаты размножения чистиковых птиц на острове Талан в 1996 году // Морские птицы Берингии. Вып. 4. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1999. С. 7–11.
40. Пилипенко Д.В. О птицах о. Топорков (Командорские острова) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы 17-й международ. науч. конф., посвящ. 25-летию организации Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2016. С. 316–319.
41. Пилипенко Д.В. Современное состояние морских колониальных птиц на Командорских островах // Биологические проблемы Севера. Материалы международной научной конференции, посвященной 300-летию РАН (Магадан, 7–11 октября 2024 г.). М.: Знание-М, 2024. С. 213–215.
42. Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ч. 2. Л.: Наука, 1973. 324 с.
43. Устинова Е.И., Сорокин Ю.Л., Хен Г.В. Межгодовая изменчивость термических условий Охотского моря // Известия ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 44–51.
44. Утехина И.Г. Заметки о пролете птиц на о. Талан весной 1998 г. // Морские птицы Берингии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1999. Вып. 4. С. 16–19.
45. Утехина И.Г. Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811) на северном побережье Охотского моря: распространение, численность, экология, миграции. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 22 с.
46. Ушакова М.В. Особенности гнездовой биологии топорка *Lunda cirrhata* и его численность на южных Курильских островах // Орнитология. 2006. Вып. 33. С. 138–152.
47. Ушакова М.В. Экология закрытогнездящихся чистиковых птиц и их межвидовые взаимодействия // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 7. С. 818–823.
48. Харитонов С.П. Топорки // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука, 1990. С. 173–182.
49. Шунтов В.П. Птицы дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО, 1998. 450 с.
50. Addison B., Ydenberg R.C., Smith B.D. Tufted Puffins (*Fratercula cirrhata*) respond to predation danger during colony approach flights // Ornithol. 2007. Vol. 124. No. 1. P. 63–70. <https://doi.org/10.1093/auk/124.1.63>
51. Amaral M.J. A comparative breeding biology of the Tufted and Horned puffin in the Barren Islands, Alaska. Master's thesis, Seattle: University of Washington, 1977.
52. Baird P.H. Influence of abiotic factors and prey distribution on diet and reproductive success of three seabird species in Alaska. Ornithol. Monographs. 1990. Vol. 21. No. 3. P. 224–235. <https://doi.org/10.2307/3676782>
53. Bailey E.P. Introduction of foxes to Alaskan islands – history, effects on avifauna, and eradication. U.S. Dep. Int., Fish Wildl. Serv. Resour. Publ. 193. Washington, D.C., 1993.
54. Bailey E.P., Kaiser G.W. Impacts of introduced predators on nesting seabirds in the northeast Pacific // The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa, ON. 1993. 218–226.
55. Bird Banding Laboratory. Longevity Records of North American Birds. Patuxent Wildlife Research Center. US Geological Survey. Laurel, MD. [Electronic resource]. Available online at https://www.pwrc.usgs.gov/bbl/longevity/Longevity_main.cfm. Version 2019.2.
56. Blackburn G.S., Hipfner M.U.J., Ydenberg R.C. Evidence that tufted puffins *Fratercula cirrhata* use colony overflights to reduce kleptoparasitism risk. J. Avian Biol. 2009. Vol. 40. No. 4. P. 412–418. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2008.04490.x>
57. Blight L.K., McClelland G. Historical distribution and current population status of Tufted Puffins *Fratercula cirrhata* in Canada's California Current System. Mar. Ornithol. 2022. Vol. 50. No. 1. P. 35–42. <http://doi.org/10.5038/2074-1235.50.1.1457>
58. Boone D.L. Breeding biology and early life history of the Tufted Puffin *Fratercula cirrhata*. M.Sc. thesis. Oregon State Univ., Corvallis. 1986.
59. Byrd G.V., Murphy E.C., Kaiser G.W. et al. Status and ecology of offshore fish-eating alcids (murrelets and puffins) in the North Pacific // The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa. 1993. P. 176–186.
60. Byrd G.V., Day R.H. The avifauna of Buldir Island, Aleutian Islands, Alaska // Arctic. 1986. Vol. 39. No. 2. P. 109–118.
61. Evans S.A., Schultz D.J., Galvan R., Rojek N.A. Biological monitoring at Buldir Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/15. Homer, Alaska. 2019.
62. Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C. et al. EURING list of longevity records for European birds // Stockholm, Sweden: Swedish Museum of Natural History, EURING. 2017. [Electronic resource]. Available online at <https://euring.org/>, accessed on 10 April 2019.

63. Gaston A.J. Arctic seabirds: Diversity, populations, trends, and causes. Pages 147–160 in R.T. Watson, T.J. Cade, M. Fuller, G. Hunt, and E. Potapov (Eds.). Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World, Vol. I. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA. 2011. <http://dx.doi.org/10.4080/gpcw.2011.0201>
64. Gaston A.J., Jones I.L. The auks: Alcidae // Bird families of the world. New York: Oxford University Press. Inc, 1998. 349 p.
65. Gaston A.J., Bertram D.F., Boyne A.W. et al. Changes in Canadian seabird populations and ecology since 1970 in relation to changes in oceanography and food webs. Environ. Rev. 2009. Vol. 17. P. 267–286. <https://doi.org/10.1139/A09-013>
66. Gjerdrum C., Valle'e A.M. J., St. Clair C.C. et al. Tufted puffin reproduction reveals ocean climate variability. Proc. Nat. Acad. Sci. 2003. Vol. 100. No. 16. P. 9377–9382. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1133383100
67. Hatch S.A., Hatch M.A. Breeding seasons of oceanic birds in a subarctic colony. Can. J. Zool. 1990. Vol. 68. No. 8. P. 1664–1679. <https://doi.org/10.1139/z90-24>
68. Hipfner J.M., Shervill D., Domalik A.D. et al. Longevity in the Rhinoceros Auklet *Cerorhinca monocerata* and a comparison with other species of Alcidae. Mar. Ornithol. 2019. Vol. 47. No. 2. P. 225–227. <http://doi.org/10.5038/2074-1235.47.2.1321>
69. Hanson T., Wiles G.J. Washington state status report for the Tufted Puffin. Washington Department of Fish and Wildlife, Olympia, Washington, 2015. 66 p.
70. Hobson K.A., Piatt J.F., Pitoccheli J. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J Anima Ecol.* 1994. Vol. 63. No. 4. P. 786–798. <http://doi.org/10.2307/5256>
71. Japan Meteorological Agency. Sea ice in the Sea of Okhotsk. 2014. Downloaded from: http://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/english/seaice_okhotsk/series_okhotsk_e.html
72. Jones T., Divine L.M., Renner H. et al. Unusual mortality of Tufted puffins (*Fratercula cirrhata*) in the eastern Bering Sea // Plos One. 2019. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216532>
73. Kitaysky A.S. Behavioural, physiological and reproductive responses of alcids (Alcidae) to variation in food availability: Ph.D. Thesis. IRVIWE: University of California, USA. 1996.
74. Kitaysky A.S., Golubova E.Yu. Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids. *J Anima Ecol.* 2000. Vol. 69. P. 248–262. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00392.x>
75. Middleton Island Seabird Research and Monitoring, 2019. Field Report. Institute for Seabird Research and Conservation Field Report. Anchorage, Alaska. 2020. 34 p.
76. Moe R.A. The summer diets of three predator species on Big Koniui Island, Alaska. Unpubl. rep., U.S. Fish Wildl. Serv., Anchorage, AK. 1977.
77. Morrison K.W., Hipfner M.J., Gjerdrum C., Green D. Wing length and mass at fledging predict local juvenile survival and age at first return in Tufted Puffins. *Condor.* 2009. Vol. 111. P. 433–441. <http://doi.org/10.1525/cond.2009.080099>
78. Morrison K.W., Hipfner M.J., Blackburn G.S., Green D.J. Effects of extreme climate events on adult survival of three pacific auks. *Auk.* 2011. Vol. 128. No. 4. P. 707–715. <http://doi.org/10.1525/auk.2011.10198>
79. Mudge M.L., Pietrzak K.W., Rojek N.A. Biological monitoring at Chowiet Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/16. Homer, Alaska. 2019.
80. Ono K. Conservation efforts for the Tufted Puffin in Japan // Book of Abstracts. 36th Annual Meeting Pacific Seabird Group (Dedicated to the study and conservation of Pacific Seabirds and their environment, 22–26 February 2009, Hakodate Kokusai Hotel). Hakodate, Hokkaido, Japan, 2009. P. 68–69.
81. Osa Y., Watanuki Y. Status of seabirds breeding in Hokkaido. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 2002. Vol. 33. No. 2. P. 107–141. <https://doi.org/10.3312/jyio1952.33.107>
82. Pearson S.F., Keren I., Hodum P.J. et al. Range wide changes in the North American Tufted Puffin *Fratercula cirrhata* breeding population over 115 year. *Bird Conserv. Int.* 2022. Vol. 33. P. 1–10. <https://doi.org/10.1017/S0959270922000193>
83. Petersen M.R. Predation on seabirds by red foxes at Shaiak Island, Alaska. *Can. Field-Nat.* 1982. Vol. 96. P. 41–45. <https://doi.org/10.5962/p.354761>
84. Piatt J.F., Kitaysky A.S. Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*). The Birds of North America. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. No. 708. 32 p. <https://doi.org/10.2173/BNA.708>
85. Robards M.D., Piatt J.F., Wohl K.D. Increasing frequency of plastic particles ingested by seabirds in the subarctic North Pacific. *Mar. Pollut. Bull.* 1995. Vol. 30. P. 151–157. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(94\)00121-O](https://doi.org/10.1016/0025-326X(94)00121-O)
86. Rodway M.S., Lemon M.J.F. Use of permanent plots to monitor trends in burrow-nesting seabird populations in British Columbia. *Mar. Ornithol.* 2011. Vol. 39. No. 2. P. 243–253. <http://doi.org/10.5038/2074-1235.39.2.942>
87. Sealy S.G. Breeding biology of the Horned Puffin on St. Lawrence Island, Bering Sea, with zoogeographical notes on the North Pacific puffins // *Pac. Sci.* 1973. Vol. 27. No. 2. P. 99–119.
88. Senzaki M., Terui A., Tomita N. et al. Long-term declines in common breeding seabirds in Japan. *Bird Conserv. Int.* 2019. Vol. 30. P. 1–13. <http://doi.org/10.1017/S0959270919000352>

89. Springer A.M., van Vliet G.B. Climate change, pink salmon, and the nexus between bottom-up and top-down forcing in the subarctic Pacific Ocean and Bering Sea. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2014. <http://doi.org/10.1073/pnas.1319089111>
90. St.Clair C.C., St.Clair R.C., Williams T.D. Does kleptoparasitism by Glaucous-winged Gulls limit the reproductive success of Tufted Puffins? *Auk*. 2001. Vol. 118. P. 934–943. <https://doi.org/10.1093/auk/118.4.934>
91. Sydeman W.J., Piatt J.F., Thompson S.A. et al. Puffins reveal contrasting relationships between forage fish and ocean climate in the North Pacific. *Fish. Oceanogr.* 2017. Vol. 26. P. 379–395. <http://doi.org/10.1111/fog.12204>
92. Vermeer K., Cullen L., Porter M. A provisional explanation of the reproductive failure of Tufted Puffins *Lunda cirrhata* on Triangle Island, British Columbia. *Ibis*. 1979. Vol. 121. No. 3. P. 348–354. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1979.tb06857.x>
93. Wehle D.H.S. The breeding biology of the puffins: Tufted Puffin (*Lunda cirrhata*), Horned Puffin (*Fratercula corniculata*), Common Puffin (*F. arctica*) and Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*). Ph.D. diss., Univ. of Alaska, Fairbanks. 1980.
94. Wehle D.H.S. The food, feeding and development of young Tufted and Horned puffins in Alaska // *Condor*. 1983. Vol. 85. P. 427–442.
95. Youngren S.M., Rapp D.C., Rojek N.A. Biological monitoring at Aiktak Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/14. Homer, Alaska. 2019.

REFERENCES

1. Andreev A.V. Birds of the Taigonos Peninsula coastline (Gizhiga Bay, Sea of Okhotsk). *Vestnik NESCFEB RAS*. 2012. No. 1. Pp. 20–32. (In Russ.)
2. Andreev A.V., Golubova E.Yu., Zubakin V.A., Kharitonov S.P. The number of sea birds on Talan Island: The 20-year trend assessment. *Vestnik NESCFEB RAS*. 2010. No. 2. Pp. 30–42. (In Russ.)
3. Andreev A.V., Kharitonov S.P., Sleptsov Yu.A. Sea birds of Saint Jonah's Island (the Sea of Okhotsk). *Zool. Zh.* 2012. Vol. 91. No. 7. Pp. 843–855. (In Russ.)
4. Artukhin Yu.B. Commander Islands. *Marine important Birds Areas of the Russian Far East*. Moscow: BirdsRussia, 2016. C. 53–57. (In Russ.)
5. Artyukhin Yu.B., Burkanov V.N., Vyatkin P.S. Incidental mortality of seabirds in driftnet salmon fishery by Japanese vessels within the Russia Exclusive Economic Zone, 1993–1998. *The biology and Conservation of Birds of Kamchatka*. Moscow: Dialog-MGU, 1999. Vol. 1. Pp. 93–111. (In Russ.)
6. Artyukhin Yu.B., Burkanov V.N., Nikulin V.S. *Catch of Seabirds and Mammals in the Drift-Net Fishery for Salmon in the North-Western Part of the Pacific Ocean*. Moscow: Skorost' tsveta, 2010. 264 p. (In Russ.)
7. Artyukhin Yu.B., Trukhin A.M., Kornev S.I., Purtov S.Yu. Cadastre of seabird colonies of the Kurile Islands. *Biology and Conservation of Birds of Kamchatka*. Moscow: Izd-vo Tsentra Okhrany Dikoi Prirody, 2001. Vol. 3. Pp. 3–59. (In Russ.)
8. Varushkina T.S., Golubova E.Y., Matveeva G.K. Feeding of Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*) and Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) on Talan Island (Sea of Okhotsk). *Fundamental'nyye i prikladnyye issledovaniya v biologii i ekologii. Sbornik statey po materialam regional'noy nauchnoy konferentsii*. Perm', 2024. Pp. C. 209–215. (In Russ.) <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/sborniki/fundamentalnye-i-prikladnye-issledovaniya-v-biologii-i-ekologii-2024.pdf>
9. Vodolazova D.S., Klenova A.V., Zubakin V.A., Zubakina E.V. Demographic and ethological characteristics of crevice-nesting auks (Alcidae, Charadriiformes) in the colony on Talan Island, Sea of Okhotsk: changes over 20 years. *Zool. Zh.* 2021. Vol. 100. No. 11. Pp. 1262–1275. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513421090129>
10. Vyatkin P.S. Sea colony Birds on Stolbovoi Island. *Beringian seabirds bulletin*. Magadan: SVNTS FEB RAS, 1999. Pp. 28–30. (In Russ.)
11. Vyatkin P.S. Utashud Island. *Marine important Birds Areas of the Russian Far East*. Moscow: BirdsRussia, 2016. Pp. 66–67. (In Russ.)
12. Gizenko A.I. *Birds of the Sakhalin Region*. Moscow: Izd-vo Akad. Nauk SSSR, 1955. 328 p.
13. Golubova E.Yu. Status of the food base and breeding success of the Tufted Puffin and Horned Puffin in the northern part of the Sea of Okhotsk. *Ekologiya*. 2002. No. 5. Pp. 378–387. (In Russ.)
14. Golubova E.Yu. Colonial seabirds of the northern part of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*. Vladivostok. 2007. (In Russ.)
15. Golubova E.Yu. Breeding biology of the crested auklet (*Aethia cristatella*, Alcidae, Charadriiformes) in the northern part of the Sea of Okhotsk. *Zool. Zh.* 2021. Vol. 100. No. 4. P. 385–408. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S004451342104005X>
16. Golubova E.Yu. State of Population and Breeding Biology of the Horned Puffin (*Fratercula corniculata*, Alcidae, Charadriiformes) in the Northern Part of the Sea of Okhotsk. *Zool. Zh.* 2023. Vol. 102. No. 11. Pp. 1236–1258. (In Russ.) <https://doi.org/10.1134/S1062359024700626>

17. Golubova E.Yu., Nazarkin M.V. Feeding ecology of the Tufted puffin (*Lunda cirrhata*) and the Horned puffin (*Fratercula corniculata*) in the northern Sea of Okhotsk. *Izvestiya TINRO*. 2009. Vol. 158. Pp. 303–323. (In Russ.)
18. Zelenskaya L.A. The status of the Seabirds colony on Umara island, 1995. *Beringian seabirds bulletin*. Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentra Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 1995. Pp. 46–47. (In Russ.)
19. Zelenskaya L.A. The number and distribution of birds on Matykh Island (the Yamskie Islands, the Sea of Okhotsk). *Zool. Zh.* 2009. Vol. 88. No. 5. Pp. 546–555. (In Russ.)
20. Zelenskaya L.A. Seabirds on the Starichkov Island (Avacha Gulf). *Biology and Conservation of Birds of Kamchatka*. Moscow: Izd-vo Tsentra Okhrany Dikoi Prirody, 2010. Vol. 9. Pp. 82–90. (In Russ.)
21. Zelenskaya L.A. Seabirds breeding in open nests on the Yamskie Islands (Sea of Okhotsk): Numbers and distribution. *Zool. Zh.* 2018. Vol. 97. No. 5. Pp. 572–581. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0044513418050082>
22. Zelenskaya L.A. Census of seabird colonies of the eastern part of the Tauy bay (Sea of Okhotsk). *Vestnik NESCFEB RAS*. 2021a. No. 1. Pp. 108–122. (In Russ.) <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2021-108-122>
23. Zelenskaya L.A. Status of seabird colonies of the Staritsky peninsula (Tauy Bay, Sea of Okhotsk). *Vestnik NESCFEB RAS*. 2021b. No. 2. Pp. 87–98. (In Russ.) <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2021-2-87-98>
24. Zelenskaya L.A. Seabirds of Taynochin Island (Shelikhova Bay, Sea of Okhotsk). *Vestnik NESCFEB RAS*. 2022. No. 2. Pp. 112–117. (In Russ.) <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2022-2-112-117>
25. Zelenskaya L.A. The continued inspection of seabird colonies in Tauysk Bay (Sea of Okhotsk). *Vestnik NESCFEB RAS*. 2023. No. 2. Pp. 96–106. (In Russ.) <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-2-96-106>
26. ZuenkoYu.I., Aseeva N.L., Glebova S.Yu. et al. Recent changes in the Okhotsk sea ecosystem (2008–2018). *Izvestiya TINRO*. 2019. Vol. 197(2). Pp. 35–61. (In Russ.) <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-197-35-61>
27. Ivanov A.N. *Ornithogenic island geosystems of the North Pacific*. M.: Nauchny mir, 2013. 228 p. (In Russ.)
28. Kartashev N.N. Materials for biology of auks of the Commander Islands. *Ornitologiya*. 1979. No. 14. Pp. 144–149. (In Russ.)
29. Kartashev N.N. Birds of the Commander Islands and some suggestions for their sustainable use. *Zool. Zh.* 1961. Vol. 40. No. 9. Pp. 1395–1409. (In Russ.)
30. Kitaysky A.S. Ecological relationships of auks on Talan Island (Sea of Okhotsk). *Materialy 10-i Vses. ornitol. konf. Vitebsk, 17–20 sent. 1991 g.* Minsk: Navuka i tekhnika, 1991. Book 1. Part 2. Pp. 277–278. (In Russ.)
31. Klenova A.V., Bakhturina D.S. Seasonal activity and breeding success in 2013 at the Talan Island seabird colonies (Sea of Okhotsk). *Vestnik NESCFEB RAS*. 2014. No. 3. Pp. 83–87. (In Russ.)
32. Kozlova E.V. Charadriiformes: suborder Charadrii. *Fauna SSSR. Ptitsy*. Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1957. Vol. 2. No. 3. 144 p. (In Russ.)
33. Kondrat'ev A.Ya., Zubakin V.A., Golubova et al. The fauna of the mammals and birds of Talan Island. *Coastal Ecosystems in the Northern part of the Sea of Okhotsk. Talan Island*. Magadan: FEB RAS, 1992. Pp. 72–108. (In Russ.)
34. Kondrat'eva L.F. Peculiarities of the summer diet of the Slaty-backed Gull *Larus schistisagus* Stejneger on the Talan Island, Sea of Okhotsk. *Biology and Conservation of Birds of Kamchatka*. Moscow: Izd-vo Tsentra Okhrany Dikoi Prirody, 2004. Vol. 6. Pp. 91–96. (In Russ.)
35. Lobkov E.G. *Nesting birds of Kamchatka*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1986. 292 p.
36. Mikhtaryantz E.A. Notes on the ecology and behavior of the Tufted Puffin. *Ornitologiya*. 1977. Vol. 13. Pp. 127–133.
37. Mikhtaryantz E.A. Activity rhythms of the Parakeet auklet (*Cyclorhynchus psittacula*) and the Tufted puffin (*Lunda cirrhata*) and associated regular fluctuations in their numbers in nesting colonies. *Ecology and zoogeography of some vertebrates of the Far East*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1978. Pp. 31–39.
38. Mikhtaryantz E.A. Breeding biology of the Tufted Puffin (*Lunda cirrhata* (Pall.)) on the Commander Islands. *Seabirds of the Far East*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1986. Pp. 108–118.
39. Peremitin V.G. Results of breeding of Alcidae Birds on Talan Island in 1996. *Beringian seabirds bulletin*. Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentra Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 1999. Vol. 4. Pp. 7–11. (In Russ.)
40. Pilipenko D.V. About the birds of Toporkov Island (Commander Islands). *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Materials of the XVII international scientific conference, dedicated to the 25th anniversary of Kamchatka Research Institute of Ecology and Management FEB RAS. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2016. C. 316–319. (In Russ.)
41. Pilipenko D.V. Current status of colonial seabirds on the Commander Islands. *Biological problems of the North. Proceedings of the international scientific conference dedicated to the 300th anniversary of the Russian Academy of Sciences (Magadan, October 7–11, 2024)*. Moscow: Znanie-M, 2024. Pp. 213–215. (In Russ.)
42. Portenko L.A. *Ptitsy Chukotskogo poluoostrova i ostrova Vrangelya*. Leningrad: Nauka, 1973, Part 2. 324 p. (In Russ.)
43. Ustinova E.I., Sorokin Yu.L., Khen G.V. Interannual variability of thermal conditions of the Sea of Okhotsk. *Izvestiya TINRO*. 2002. Vol. 130. Pp. 44–51. (In Russ.)
44. Utekhina I.G. Records on the passage migration of birds on the Talan Island in spring 1998. *Beringian seabirds bulletin*. Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentra Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 1999. Vol. 4. Pp. 16–19. (In Russ.)

45. Utekhina I.G. Steller's sea eagle *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811) on the northern coast of the Sea of Okhotsk: distribution, abundance, ecology, and migration, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 2004. (In Russ.)
46. Ushakova M.V. Features of nesting biology of the Tufted Puffin *Lunda cirrhata* and its numbers on the southern Kuril Islands. *Ornitologiya*. 2006. Vol. 33. P. 138–152. (In Russ.)
47. Ushakova M.V. Ecology of closed-nesting auklet birds and their interspecies relations. *Zool. Zh.* 2012. Vol. 91. No. 7. Pp. 818–823. (In Russ.)
48. Kharitonov S.P. Tufted Puffin. *Ptitsy SSSR. Chistikovye*. Moscow: Nauka, 1990. Pp. 173–182. (In Russ.)
49. Shuntov V.P. *Ptitsy dal'nevostochnykh morei Rossii. Vol. 1*. Vladivostok: TINRO-tsentr, 1998. 450 p.
50. Addison B., Ydenberg R.C., Smith B.D. Tufted Puffins (*Fratercula cirrhata*) respond to predation danger during colony approach flights. *Ornithology*. 2007. Vol. 124. No. 1. P. 63–70. <https://doi.org/10.1093/auk/124.1.63>
51. Amaral M.J. A comparative breeding biology of the Tufted and Horned puffin in the Barren Islands, Alaska. *Master's thesis*. Seattle: University of Washington, 1977.
52. Baird P.H. Influence of abiotic factors and prey distribution on diet and reproductive success of three seabird species in Alaska. *Ornis Scand.* 1990. Vol. 21. No. 3. P. 224–235. <https://doi.org/10.2307/3676782>
53. Bailey E.P. Introduction of foxes to Alaskan islands – history, effects on avifauna, and eradication. *U.S. Dep. Int., Fish Wildl. Serv. Resour. Publ. 193*. Washington, D.C., 1993.
54. Bailey E.P., Kaiser G.W. Impacts of introduced predators on nesting seabirds in the northeast Pacific. *The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific*. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa, ON. 1993. 218–226.
55. Bird Banding Laboratory. Longevity Records of North American Birds. Patuxent Wildlife Research Center. US Geological Survey. Laurel, MD. [Electronic resource]. Available online at https://www.pwrc.usgs.gov/bbl/longevity/Longevity_main.cfm. Version 2019.2
56. Blackburn G.S., Hipfner M.U.J., Ydenberg R.C. Evidence that tufted puffins *Fratercula cirrhata* use colony overflights to reduce kleptoparasitism risk. *J. Avian Biol.* 2009. Vol. 40. No. 4. P. 412–418. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2008.04490.x>
57. Blight L.K., McClelland G. Historical distribution and current population status of Tufted Puffins *Fratercula cirrhata* in Canada's California Current System. *Mar. Ornithol.* 2022. Vol. 50. No. 2. P. 35–42. <http://doi.org/10.5038/2074-1235.50.1.1457>
58. Boone D.L. Breeding biology and early life history of the Tufted Puffin *Fratercula cirrhata*. *M.Sc. thesis*. Oregon State Univ., Corvallis. 1986.
59. Byrd G.V., Murphy E.C., Kaiser G.W. et al. Status and ecology of offshore fish-eating alcids (murre and puffins) in the North Pacific. *The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific*. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa. 1993. P. 176–186.
60. Byrd G.V., Day R.H. The avifauna of Buldir Island, Aleutian Islands, Alaska. *Arctic*. 1986. Vol. 39. No. 2. P. 109–118.
61. Evans S.A., Schultz D.J., Galvan R., Rojek N.A. Biological monitoring at Buldir Island, Alaska in 2019. *U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/15*. Homer, Alaska. 2019.
62. Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C. et al. EURING list of longevity records for European birds. Stockholm, Sweden: Swedish Museum of Natural History, EURING. 2017. [Electronic resource]. Available online at <https://euring.org/>, accessed on 10 April 2019.
63. Gaston A.J. Arctic seabirds: Diversity, populations, trends, and causes. Pages 147–160 in R.T. Watson T.J. Cade M. Fuller G. Hunt and E. Potapov (Eds.). *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. Vol. I*. The Peregrine Fund, Boise, Idaho, USA. 2011. <http://dx.doi.org/10.4080/gpcw.2011.0201>
64. Gaston A.J., Jones I.L. *The auks: Alcidae. Bird families of the world*. New York: Oxford University Press. Inc, 1998. 349 p.
65. Gaston A.J., Bertram D.F., Boyne A.W. et al. Changes in Canadian seabird populations and ecology since 1970 in relation to changes in oceanography and food webs. *Environ. Rev.* 2009. Vol. 17. P. 267–286. <https://doi.org/10.1139/A09-013>
66. Gjerdrum C., Valle'e A.M. J., St. Clair C.C. et al. Tufted puffin reproduction reveals ocean climate variability. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2003. Vol. 100. No. 16. P. 9377–9382. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1133383100
67. Hatch S.A., Hatch M.A. Breeding seasons of oceanic birds in a subarctic colony. *Can. J. Zool.* 1990. Vol. 68. No. 8. P. 1664–1679. <https://doi.org/10.1139/z90-24>
68. Hipfner J.M., Shervill D., Domalik A.D. et al. Longevity in the Rhinoceros Auklet *Cerorhinca monocerata* and a comparison with other species of Alcidae. *Mar. Ornithol.* 2019. Vol. 47. No. 2. P. 225–227. <http://doi.org/10.5038/2074-1235.47.2.1321>
69. Hanson T., Wiles G.J. *Washington state status report for the Tufted Puffin*. Washington Department of Fish and Wildlife, Olympia, Washington, 2015. 66 p.
70. Hobson K.A., Piatt J.F., Pitoccheli J. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J. Anima Ecol.* 1994. Vol. 63. No. 4. P. 786–798. <http://doi.org/10.2307/5256>

71. Japan Meteorological Agency. Sea ice in the Sea of Okhotsk. 2014. Downloaded from: http://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/english/seaice_okhotsk/series_okhotsk_e.html
72. Jones T., Divine L.M., Renner H. et al. Unusual mortality of Tufted puffins (*Fratercula cirrhata*) in the eastern Bering Sea. *Plos One*. 2019. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216532>
73. Kitaysky A.S. Behavioural, physiological and reproductive responses of alcids (Alcidae) to variation in food availability: *Ph.D. Thesis*. IRVIWE: University of California, USA. 1996.
74. Kitaysky A.S., Golubova E.Yu. Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids. *J Anima Ecol*. 2000. Vol. 69. P. 248–262. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00392.x>
75. Middleton Island Seabird Research and Monitoring, 2019. *Field Report. Institute for Seabird Research and Conservation Field Report*. Anchorage, Alaska. 2020. 34 p.
76. Moe R.A. The summer diets of three predator species on Big Koniui Island, Alaska. *Unpubl. rep., U.S. Fish Wildl. Serv.*, Anchorage, AK. 1977.
77. Morrison K.W., Hipfner M.J., Gjerdrum C., Green D. Wing length and mass at fledging predict local juvenile survival and age at first return in Tufted Puffins. *Condor*. 2009. Vol. 111. P. 433–441. <http://doi.org/10.1525/cond.2009.080099>
78. Morrison K.W., Hipfner M.J., Blackburn G.S., Green D.J. Effects of extreme climate events on adult survival of three pacific auks. *Auk*. 2011. Vol. 128. No. 4. P. 707–715. <http://doi.org/10.1525/auk.2011.10198>
79. Mudge M.L., Pietrzak K.W., Rojek N.A. Biological monitoring at Chowiet Island, Alaska in 2019. *U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/16*. Homer, Alaska. 2019.
80. Ono K. Conservation efforts for the Tufted Puffin in Japan. *Book of Abstracts. 36th Annual Meeting Pacific Seabird Group (Dedicated to the study and conservation of Pacific Seabirds and their environment, 22–26 February 2009, Hakodate Kokusai Hotel)*. Hakodate, Hokkaido, Japan, 2009. P. 68–69.
81. Osa Y., Watanuki Y. Status of seabirds breeding in Hokkaido. *J. Yamashina Inst. Ornithol*. 2002. Vol. 33. No. 2. P. 107–141. <https://doi.org/10.3312/jyio1952.33.107>
82. Pearson S.F., Keren I., Hodum P.J. et al. Range wide changes in the North American Tufted Puffin *Fratercula cirrhata* breeding population over 115 year. *Bird Conserv. Int*. 2022. Vol. 33. P. 1–10. <https://doi.org/10.1017/S0959270922000193>
83. Petersen M.R. Predation on seabirds by red foxes at Shaiak Island, Alaska. *Can. Field-Nat*. 1982. Vol. 96. P. 41–45. <https://doi.org/10.5962/p.354761>
84. Piatt J.F., Kitaysky A.S. Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*). *The Birds of North America*. Washington, D.C., Philadelphia: The Academy of Natural Sciences. The American Ornithologists' Union. № 708. 32 p. <https://doi.org/10.2173/BNA.708>
85. Robards M.D., Piatt J.F., Wohl K.D. Increasing frequency of plastic particles ingested by seabirds in the subarctic North Pacific. *Mar. Pollut. Bull*. 1995. Vol. 30. P. 151–157. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(94\)00121-O](https://doi.org/10.1016/0025-326X(94)00121-O)
86. Rodway M.S., Lemon M.J.F. Use of permanent plots to monitor trends in burrow-nesting seabird populations in British Columbia. *Mar. Ornithol*. 2011. Vol. 39. No. 2. P. 243–253. <http://doi.org/10.5038/2074-1235.39.2.942>
87. Sealy S.G. Breeding biology of the Horned Puffin on St. Lawrence Island, Bering Sea, with zoogeographical notes on the North Pacific puffins. *Pac. Sci*. 1973. Vol. 27. No. 2. P. 99–119.
88. Senzaki M., Terui A., Tomita N. et al. Long-term declines in common breeding seabirds in Japan. *Bird Conserv. Int*. 2019. Vol. 30. P. 1–13. <http://doi.org/10.1017/S0959270919000352>
89. Springer A.M., van Vliet G.B. Climate change, pink salmon, and the nexus between bottom-up and top-down forcing in the subarctic Pacific Ocean and Bering Sea. *Proc. Nat. Acad. Sci*. 2014. <http://doi.org/10.1073/pnas.1319089111>
90. St.Clair C.C., St.Clair R.C., Williams T.D. Does kleptoparasitism by Glaucous-winged Gulls limit the reproductive success of Tufted Puffins? *Auk*. 2001. Vol. 118. P. 934–943. <https://doi.org/10.1093/auk/118.4.934>
91. Sydeman W.J., Piatt J.F., Thompson S.A. et al. Puffins reveal contrasting relationships between forage fish and ocean climate in the North Pacific. *Fish. Oceanogr*. 2017. Vol. 26. P. 379–395. <http://doi.org/10.1111/fog.12204>
92. Vermeer K., Cullen L., Porter M. A provisional explanation of the reproductive failure of Tufted Puffins *Lunda cirrhata* on Triangle Island, British Columbia. *Ibis*. 1979. Vol. 121. No. 3. P. 348–354. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1979.tb06857.x>
93. Wehle D.H.S. The breeding biology of the puffins: Tufted Puffin (*Lunda cirrhata*), Horned Puffin (*Fratercula corniculata*), Common Puffin (*F. arctica*) and Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*). *Ph. D. diss.*, Univ. of Alaska, Fairbanks. 1980.
94. Wehle D.H.S. The food, feeding and development of young Tufted and Horned puffins in Alaska. *Condor*. 1983. Vol. 85. No. 4. P. 427–442. <https://doi.org/10.2307/1367981>
95. Youngren S.M., Rapp D.C., Rojek N.A. Biological monitoring at Aiktak Island, Alaska in 2019. *U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/14*. Homer, Alaska. 2019.

Сведения об авторе

Елена Юрьевна Голубова — канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории орнитологии, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: elena_golubova@mail.ru
<https://orcid.org/0009-0002-8909-253X>

Поступила в редакцию 03.03.2026

После доработки 23.04.2026

Принята к публикации 08.05.2026

About the authors

Elena Yu. Golubova — Candidate of Biological Sciences, senior research fellow. Laboratory of ornithology, Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: elena_golubova@mail.ru
<https://orcid.org/0009-0002-8909-253X>

Received March 3, 2026

Revised April 23, 2026

Accepted May 8, 2026

УДК 504.61:599.322.3:591.525

DOI: 10.7868/S3034545626050080

Оригинальная статья

Бобры (*Castor fiber* L.) большого города — актуальное состояние московской популяции

И.В. Башинский^{1, *}, А.С. Мишин², Е.А. Кацман¹, В.В. Осипов³

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация

² Воронежский государственный заповедник, Воронеж, Российская Федерация

³ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Российская Федерация

*e-mail: ivbash@mail.ru

Аннотация. Приведена оценка актуальной численности бобров в г. Москве (в границах 2012 г.) и выявлены особенности их поселений. Учетными маршрутами пройдено около 180 км береговых линий, что позволило обследовать почти все пригодные для бобров водотоки и водоемы. Во время исследований обнаружено 73 бобровых поселения, по оценке их мощности установлена численность животных (примерно 250 особей). Относительная численность бобров была низкой, в целом по городу одно поселение встречалось на 4 км водотоков, если учитывать их суммарную протяженность в Москве. По основным водотокам этот показатель варьировал от 0.3 поселений/км (р. Москва) до 0.5 поселений/км (р. Яуза). Доля крупных семей (от шести зверей) была низкой (19%), преобладали слабые поселения (одиночки и пары без детенышей) — 48% в пределах города в границах 2012 г. и 74% в пределах Московской кольцевой автодороги. Строительная активность бобров в городе относительно низкая, так как основным жилищем им служат норы. За время исследований найдено лишь 6 поселений с хатками и 36 плотин. Численность бобров определяется протяженностью речной сети, на их распределение не влияет заселенность районов людьми. Не выявлено влияния уровня посещаемости парков людьми на размещение и мощность бобровых поселений, хотя слабые поселения чаще располагались поодаль от ежедневно посещаемых людьми троп. Главными лимитирующими факторами для популяции бобров в г. Москве являются укрепление берегов и изоляция участков речных долин — неизбежное следствие развития и обустройства города. В связи с этим можно ожидать снижения численности бобров, однако полное их исчезновение в Москве маловероятно, поэтому необходимо развивать подходы “бобрового менеджмента” для бесконфликтного сосуществования с этими животными.

Ключевые слова: ключевой вид, урбоценоз, синантропизация, пространственная структура популяции, бобровый менеджмент

Финансирование. Исследования проведены при поддержке Правительства Москвы и Департамента природопользования и охраны окружающей среды города Москвы. Частичный анализ материала выполнен в рамках Государственного задания 1022061400194-8-1.6.19.

Соблюдение этических стандартов. Исследование носило наблюдательный и аналитический характер и не включало проведения экспериментов на животных.

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

Вклад авторов. Концепция статьи — БИВ; сбор и анализ данных — БИВ, МАС, КЕА, ОВВ; написание (подготовка оригинального текста) — БИВ; написание (редактирование) — БИВ, МАС, КЕА, ОВВ.

Благодарности. Авторы выражают благодарность всем друзьям и коллегам, кто делился информацией и помогал в сборе материала – Хляп Л.А., Альбову С.А., Андриюшкевич Е.Н., Васенькову Д.А., Педенко А.С., Кадетову Н.Г., Кацман П.Б., Кунафину А.М., Мещерскому И.Г., Петровскому А.Б., Феоктистовой Н.Ю., Шварц Е.С., Щербакову К.А.

Ссылка для цитирования: Башинский И.В., Мишин А.С., Кацман Е.А., Осипов В.В. Бобры (*Castor fiber* L.) большого города – актуальное состояние московской популяции // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 115–132 <https://doi.org/10.7868/S3034545626050080>

DOI: 10.7868/S3034545626050080

Original Article

Beavers (*Castor fiber* L.) in the City – the Current State of Moscow Population

I.W. Bashinsky^{1,*}, A.S. Mishin², E.A. Katzman¹, V.V. Osipov³

¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

² Voronezh State Nature Reserve, Voronezh, Russian Federation

³ Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

*e-mail: ivbash@mail.ru

Abstract. The purpose of this work was to assess the current population of beavers in Moscow (within its 2012 boundaries) and to identify the characteristics of their settlements. Survey routes covered approximately 180 km of shoreline, enabling the examination of almost all watercourses and water bodies suitable for beavers. During the study, 73 beaver settlements were discovered, and the population size (approximately 250 individuals) was estimated based on their capacity. Beaver relative abundance was low; overall in the city, one settlement was found per 4 km of watercourses, based on their total length in Moscow. For main watercourses this parameter density varied from 0.3 settlements/km (Moscow River) to 0.5 settlements/km (Yauza River). The proportion of large families (six or more animals) was low (19%), while weak settlements (single individuals and pairs without kits) predominated – 48% within the entire city and 74% within the Moscow Automobile Ring Road. Beavers' building activity in the city is relatively low, as their primary dwellings are burrows. During the study, only six settlements with lodges and 36 dams were found. The distribution of beavers was influenced by the length of the river network; human settlements in the areas did not affect their numbers. No effect of park attendance level on the habitat selection or size of beaver settlements was observed, although weak settlements were more often found at a distance from daily visited trails. The main limiting factors for beaver populations in Moscow are bank protection and the isolation of river valley segments, which are inevitable consequences of urban development. Therefore, we can expect a decrease in the number of beavers, but their complete disappearance from Moscow is unlikely, making it necessary to develop “beaver management” approaches for conflict-free coexistence with these animals.

Keywords: key species, urban cenoses, synanthropization, spatial structure of the population, beaver management

Funding. This research was supported by the Government of Moscow and the Department of Nature Management and Environmental Protection of Moscow. Partial analysis of the material was carried out within the support of State Assignment No. 1022061400194-8-1.6.19.

Ethics declarations. The study was observational and analytical in nature and did not involve experiments on animals.

Conflict of interests. The authors declared no potential conflicts of interest with respect to the research, authorship, and/or publication of this article.

Authors contribution. Article concept – BIW; data collection and analysis – BIW, MAS, KEA, OVV; writing (original draft preparation) – BIW; writing (review and editing) – BIW, MAS, KEA, OVV.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to all friends and colleagues who shared information and assisted in data collection — Khlyap L.A., Albov S.A., Andriushkevich E.N., Vasenkov D.A., Pedenko A.S., Kadetov N.G., Katzman P.B., Kunafin A.M., Meschersky I.G., Petrovsky A.B., Feoktistova N. Yu., Shvarts E.S., Shcherbakov K.A.

For Citation. Bashinskiy I.W., Mishin A.S., Katzman E.A., Osipov V.V. Beavers (*Castor fiber L.*) in the City — the Current State of Moscow Population. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 115–132. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050080>

ВВЕДЕНИЕ

Среди множества глобальных проблем окружающей среды выделяются ускоренные темпы урбанизации (Seto et al., 2013), что влияет в том числе на состояние природных экосистем. Например, в городах фрагментация и разрушение местообитаний, регулирование речной сети и сокращение водно-болотных комплексов, загрязнение воды и воздуха (Foley et al., 2005; Grimm et al., 2008) напрямую отражаются на биоразнообразии и состоянии популяций многих видов. При этом многие организмы, наоборот, приспосабливаются к антропогенным изменениям среды, отмечаются синантропизация и синурбанизация видов — эти процессы хорошо описаны на примере птиц (Мацюра, Зимарова, 2016) и грызунов (Котенкова, Мунтяну, 2007; Суров и др., 2023).

В последние годы городские территории стали заселять бобры — экосистемные инженеры, активно влияющие на водные и прибрежные экосистемы (Naiman et al., 1988; Brazier et al., 2020), в том числе с последствиями для хозяйственной деятельности людей (Rosell, Campbell-Palmer, 2022). После успешной реинтродукции численность евразийского бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в Евразии в настоящее время оценивается примерно в 1400 тыс. особей (Halley et al., 2021), около половины популяции обитает в России (Савельев, 2026). Рост популяции привел к тому, что бобры начали заселять не только оптимальные биотопы в природных ландшафтах, но и менее пригодные, в том числе сильно трансформированные антропогенной деятельностью. Бобры отмечены во многих городских агломерациях, например в Бостоне, Торонто, Мюнхене, Стокгольме, Братиславе (Rosell, Campbell-Palmer, 2022), Лилле, Белграде, Санкт-Петербурге, Казани, Кирове (Halley, et al., 2021), а также заселили Москву, крупнейший город Европы.

В пределах современных границ Московской области они обитали примерно до XVI века, в начале которого они уже стали редкостью из-за активной добычи. В Серпуховском районе промысел полностью прекратился к 1552 г. (Офман, Пономаренко, 2000), и к концу XVII века “бобровые гоны” вообще перестали упоминаться в архивных документах для столичного региона (Кириков, 1966). Восстановление бобров в регионе началось в 1946 г.

с создания бобрового заказника в Луховицком районе на р. Шья, левом притоке р. Оки (Метельский, 1975). В последующие 10 лет бобры были выпущены еще в нескольких районах Московской области, в том числе в Приокско-Тerrasный заповедник (1948), верховья р. Москвы (1948), в бассейны р. Дубны (1950) и р. Клязьмы (1952) (Жарков, 1969). Всего на первом этапе реинтродукции (1946–1956 гг.) был выпущен 181 бобр, большая часть животных была привезена из Беларуси, остальных завозили из Воронежского питомника.

В это же время продолжалось активное расселение бобров во Владимирскую область, в пойму р. Клязьмы, откуда они потом распространялись в соседние регионы, в том числе и в Московскую область (Хачин, 1975). Однако результаты реинтродукции бобров в столичный регион в целом были признаны не очень удачными (Жарков, 1969), часть зверей погибла во время первых зимовок (например, на оз. Глубоком — бассейн верховий р. Москвы), и расселение здесь шло медленнее, чем в других областях. Проблемы были связаны, прежде всего, с активными мелиоративными работами, из-за чего часть подходящих водоемов и водотоков стали непригодными для бобров (Метельский, 1975).

Тем не менее, несмотря на некоторые сложности на начальном этапе, популяции бобров удалось успешно восстановить в Московской области. К 2003 г. их численность достигла 3 тысяч (Борисов, 2007) и в последующие 10 лет увеличилась более чем в 5 раз (Обзор состояния популяций..., 2016). К концу 1980-х в непосредственной близости от г. Москвы бобры отмечались в национальном парке “Лосиный остров” (Самойлов, Морозова, 1996), однако об обитании их в черте города не упоминалось как минимум до конца 1990-х (Карасева и др., 1999). В XXI веке самые ранние задокументированные данные о деятельности бобров в пределах МКАД (около Перервинских островов) датируются 2009 г. (по данным портала iNaturalist). К этому времени уже сформировались их постоянные поселения в парке Покровское-Стрешнево на р. Химка и на Бобровом острове на р. Москве (Пчелкина и др., 2013). В 2022 г. бобра внесли в Красную книгу города Москвы (Красная книга, 2022), ему присвоена Категория редкости 3 (уязвимый вид). Однако сведения о реальной

численности оставались отрывочными, опубликованных данных по существующим поселениям практически не было, поэтому корректная оценка состояния популяции очень затруднена.

Бобры, появившиеся в городе, и их деятельность, связанная со строительством и развитием их постоянных поселений, вызывали недовольство граждан, которые регулярно направляли жалобы в различные организации, стали возникать конфликтные ситуации. В 2023–2024 гг. в Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы поступило 72 обращения граждан, которые включали жалобы на бобров и на поедание ими деревьев (32 обращения), и, наоборот, призывы помочь бобрам или просто содержали информацию об их обнаружении (40 обращений). Поэтому для снижения рисков ущерба городской инфраструктуре в первую очередь необходимо достоверно определить численность бобров в пределах города и установить границы его жилых поселений.

Целью нашей работы стало установление актуальной численности бобров в городе и выявление границ их поселений. В рамках исследований решались следующие задачи: анализ ретроспективных данных по распространению бобров в пределах г. Москвы; оценка актуальной численности бобров; описание особенностей поселений и выявление основных факторов, определяющих расселение бобров в пределах города.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В рамках работ была обследована территория г. Москвы в границах 2012 г. (так называемая Старая Москва), площадь которой составляет около 1100 км². В 2012 г. произошло увеличение размеров города за счет присоединения части Московской области, площадью около 1500 км². Новые территории в нашей работе не рассматривались (за исключением части района Кунцево на р. Москве), так как в целом здесь все еще велика доля природных ландшафтов, они в меньшей степени трансформированы деятельностью человека и поэтому даже при подготовке Красной книги Москвы охраненный статус видов для двух частей города может различаться (постановление Правительства Москвы от 19 февраля 2013 года № 79-ПП “О Красной книге города Москвы”).

Исследования актуальной ситуации с популяцией бобров проводились в несколько этапов. Предварительные камеральные работы начаты весной 2025 г. Была собрана информация по распространению бобров в пределах г. Москвы, для этого в первую очередь использовались данные с порталов iNaturalist (www.inaturalist.org) и “Млекопитающие России” (<https://rusmam.ru/>, Lisovsky et al.,

2018). В среде QGIS была создана карта встреч бобров, которую использовали для составления списка учетных маршрутов и планирования последующих полевых исследований. Кроме того, на карту были в векторном виде добавлены все водоемы и водотоки г. Москвы, в которых теоретически возможно было ожидать встречи бобров. Из списка исключали замкнутые водоемы, расположенные отдаленно, и изолированные от речной сети. Также не были учтены водотоки длиной менее 500 м, которые полностью протекали по промышленным и застроенным зонам вне зеленых территорий.

По итогам предварительных обследований было выбрано 57 участков рек и водоемов, которые имели протяженность от 1 до 11 км. Для последующего обследования они были условно объединены (по принципу близкого расположения) в учетные кластеры. Один кластер включал маршруты суммарной протяженностью 6–10 км, что позволяло изучить их в течение одного рабочего дня. Всего было выделено 27 таких кластеров, их обследования проводились с 1 октября по 7 ноября 2025 г. Таким образом, учетными маршрутами было пройдено около 180 км береговых линий.

Часть территорий — закрытые объекты, стройки, труднопроходимые крутые берега и низинные болота — осталась не обследованной по объективным причинам. В некоторых случаях маршруты были скорректированы по соображениям безопасности — риск нападения бродячих собак, наличие незаконных построек с людьми без определенного места жительства. Однако в целом доля необследованных территорий, пригодных для обитания бобров, не превысила 10%. Кроме того, учеты не проводили вдоль берегов, очевидно неудобных для бобров (например, бетонные набережные), а также в труднодоступных для них долинах, которые были изолированы дамбами и коллекторами. В некоторых случаях нами были использованы свидетельства о наличии постоянных бобровых поселений с портала “Млекопитающие России” (Иванов, 2025; Косых, 2025; Мурашкин, 2025; Салтыкова, 2025; Сафонов, 2025; Тиунов, 2015).

Осенние учеты численности бобров предусматривали оценку мощности поселений — это стандартный подход, рекомендованный для изучения обширных территорий (Лавров, 1952; Борисов, 1986). По этой методике исследователь обходит кромки берегов и картирует все свежие (давностью не более месяца) следы активности бобров, по распределению которых по долине реки затем выявляются границы постоянных поселений. Для учетов были созданы формы для программы NextGIS Collector, по которым собирались данные о бобрах. Отдельно отмечали следы кормодобычания (единичные или массовые погрызы, кормовые

столики), созданные бобрами объекты (окруженные водой хатки и расположенные на берегу полухатки, норы, вылазы и тропы, каналы, плотины), маркировочное поведение (метки на деревьях и сигнальные холмики), наличие сеголеток (при возможности установить).

По итогам учетов анализировалось распределение свежих следов активности по участкам пройденных рек и размечались границы поселений — основанием для их выделения служили бобровые метки и буферные зоны без следов свежей активности. В некоторых случаях границы территорий определяли по очевидным физическим барьерам (дамбы с дорогами, начало бетонных набережных).

Затем каждое поселение оценивалось по мощности. Исходя из образа жизни бобров (Лавров, 1952; Дьяков, 1975; Rosell, Campbell-Palmer, 2022) можно выделить три типа поселений — одиночки и пары без детенышей (слабые поселения), пара с одним поколением детенышей (среднее поселение) и пара с годовичками и сеголетками (сильное поселение). Мощность поселения оценивалась исходя из масштаба активности бобров (наличие массовых погрызов, крупные хатки и плотины, следы резцов на ветках — 5–6 мм для сеголеток, 7–8 мм для годовичков). Затем для каждого поселения высчитывалось количество зверей с помощью коэффициентов — 2 зверя для слабого поселения, 4 зверя для среднего, 6 зверей для сильного. При анализе данных мы использовали следующие показатели: относительная численность бобров — количество зверей на 1 км береговой линии; относительное число поселений — количество поселений на 1 км береговой линии или на площадь административных районов; абсолютная численность — суммарное количество зверей в городе, на отдельных реках и в отдельных районах.

Попутно в баллах отмечали уровень беспокойства со стороны людей на местообитания бобров (1 — отсутствуют тропы человека, 2 — редкое посещение людьми, 3 — несанкционированные и рыбацкие тропы, 4 — поселения бобров в рекреационных парковых зонах). Для парковых зон описывали характер расположения бобровых поселений — незаметно для людей (в зарослях ивняка и другой древесно-кустарниковой растительности, без оборудованного доступа людей к берегу) или на виду, рядом с тропами, ежедневно посещаемыми людьми. Кроме того, для оценки антропогенного влияния на бобров высчитывали плотность населения для административных районов города, где находились постоянные поселения бобров. Для этого использовали данные Федеральной службы государственной статистики (<https://rosstat.gov.ru/>), по состоянию на 1 января 2025 г.

Во время полевых исследований и в процессе ГИС-анализа оценивали пригодность отдельных водотоков для заселения бобрами, отмечали очевидные причины отсутствия поселений — например, укрепление берегов бетоном, плитами, габионами и сетками, или наличие труднопреодолимых препятствий в виде различных гидросооружений. Кроме того, было проанализировано распределение бобровых поселений по объектам зеленого фонда г. Москвы (данные предоставлены Департаментом природопользования и охраны окружающей среды города Москвы) и определено соотношение территорий, заселенных бобрами, и незанятых участков.

Анализ материала проводили в программах Microsoft Excel и Statistica 7.0. Статистическая значимость различий оценивалась с помощью критерия Краскела—Уоллиса (H).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во время наших исследований обнаружено 73 бобровых поселения (рис. 1). В среднем по городу на 4 км водотоков, если учитывать их суммарную протяженность в Москве, встречается одно поселение. С учетом размеров семей, абсолютную численность животных можно оценить примерно в 250 особей. Из них около 140 особей (46 поселений) живут в пределах Московской кольцевой автодороги (МКАД). Бобрами заселены 17 рек — р. Москва и ее притоки первого порядка р. Сетунь, р. Сходня, р. Яуза, р. Химка (включая водохранилище), р. Барсучка, р. Барышиха; притоки второго порядка р. Чермянка, р. Раменка, р. Горетовка, р. Ржавка, р. Алешинка; р. Клязьма и ее приток Молжаниновский ручей; реки бассейна р. Пахры — р. Пехорка, р. Чечера, р. Битца.

Больше всего бобров обитает по берегам р. Москвы (включая затоны и небольшие притоки) — 116 бобров в 36 поселениях, с плотностью одно поселение на 2.9 км. Из небольших рек по абсолютной численности выделяется р. Сетунь, в которой живут около 42 бобров в 11 поселениях (одно поселение на 2.3 км) (рис. 2). Много бобров обитает также на р. Сходня и ее притоках (около 34 зверей в 10 поселениях, одно поселение на 2.3 км), но прежде всего используются участки, расположенные за пределами МКАД. На р. Яузе обитает 24 бобра в семи поселениях, которые встречаются достаточно часто (одно поселение на 2.1 км). Согласно данным по совсем небольшим рекам, которые удалось обследовать почти полностью (р. Барсучка, р. Алешинка, р. Ржавка), относительная численность бобров здесь существенно выше. Такие водотоки расположены за пределами городских территорий, с естественными участками пойм.

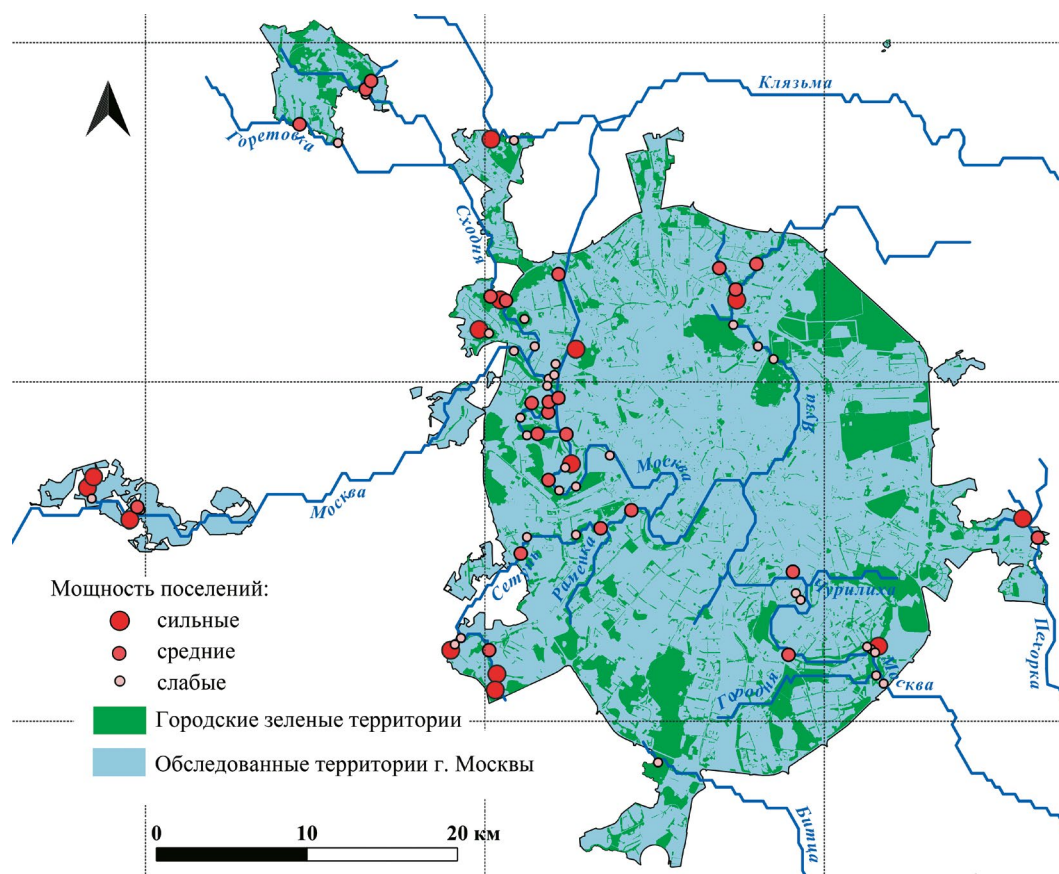


Рис. 1. Расположение поселений бобров по результатам осенних учетов в 2025 г.

Fig. 1. Location of beaver settlements from autumn 2025 surveys

В пределах городских территорий относительное число бобровых поселений на протяженность водотоков можно оценить как низкое (рис. 2); показатель подсчитан только для подходящих местобитаний. При этом значительные отрезки рек непригодны для появления постоянных поселений (рис. 3), так как их берега укреплены или защищены и нет возможности рыть норы — основные жилища и укрытия бобров, где они проводят большую часть времени. Также на таких участках прибрежная растительность может быть представлена лишь декоративными посадками. Так, по р. Москва доля непригодных берегов составляет 54%, по р. Яуза — 45%. На р. Яуза (за исключением самых низовьев) и р. Сходня берега в основном подходят для бобров, хотя местами встречаются участки с сетками и бетонными укреплениями.

Кроме того, на распределение бобров влияет фрагментированность речной сети — они отсутствуют на водотоках, изолированных гидротехническими сооружениями или частично заключенными в трубы (например, в р. Чурилица, р. Городня, р. Котловка). Нам удалось найти лишь несколько таких поселений — в верховьях р. Битца, которые

малодоступны для бобров из-за каскадов прудов в парке Бутово; в верховьях р. Сетуни, отделенных очистными сооружениями около Боровского шоссе; и на участке р. Химка в Покровском-Стрешнево, зажатого между защищенными берегами Канала им. Москвы и Химкинского водохранилища.

Распределение бобров по зеленым зонам города показало, что все жилые поселения расположены в пределах территорий, на которых присутствуют древесные и другие насаждения. Единственные исключения касаются островов на р. Москва в районе Нагатинского затона, которые де-юре не относятся к парковым территориям, но по сути имеют естественные участки берегов с развитой растительностью. Значительная часть зеленых территорий (96%) города не заселена бобрами. Жилые бобровые поселения отсутствуют и в половине парков (48%), связанных речной сетью с р. Москвой, — например, в Измайлово, Кузьминках-Люблино, Сокольниках, Теплом стане, Царицыно, Ясеновском лесопарке, хотя во всех этих парках имеется подходящая древесная растительность. Таким образом, наличие или отсутствие

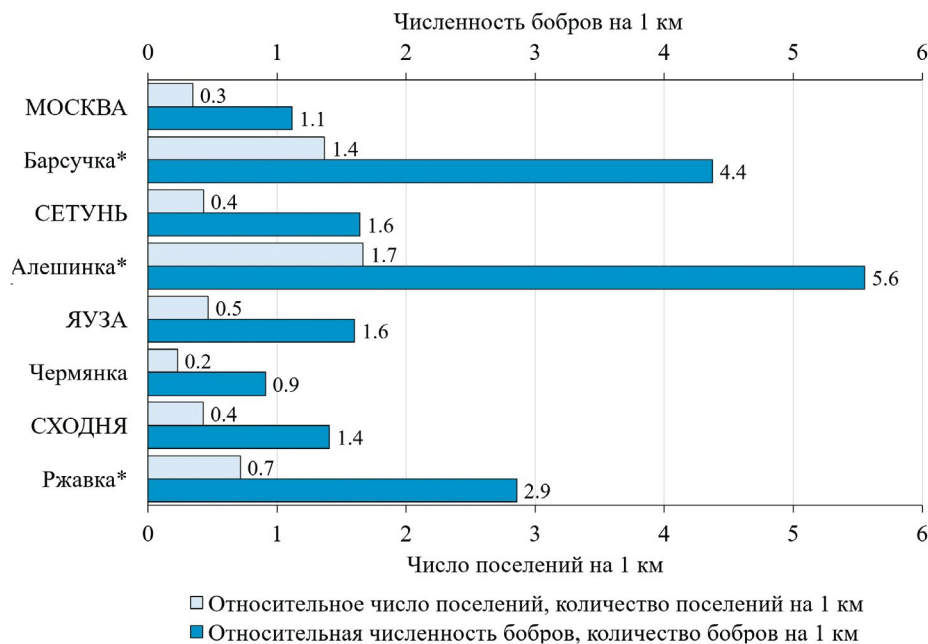


Рис. 2. Относительная численность бобров по основным рекам г. Москвы и некоторым их притокам. Звездочками (*) обозначены небольшие водотоки, протекающие по необустроенным природным территориям

Fig. 2. Relative abundance of beavers along the main rivers of Moscow and some of their tributaries. Asterisks (*) indicate small watercourses flowing through undeveloped natural areas.



Рис. 3. Дифференциация рек г. Москвы по состоянию их берегов, определяющих степень их пригодности для жизни бобров

Fig. 3. Classification of Moscow's rivers based on the characteristics of their banks, which define their suitability for beaver habitation

Таблица 1. Протяженность бобровых поселений и среднее расстояние между ними в пределах г. Москвы
Table 1. Longevity of beaver settlements and mean distances between them within Moscow

Водотоки		Средняя протяженность бобровых поселений (мин–макс), м	Среднее расстояние между бобровыми поселениями (мин–макс), м
Основные	р. Москва	858 (160–1894)	3075 (157–31590)
	р. Сетунь	844 (253–1636)	1848 (549–3932)
	р. Сходня	483 (295–755)	1174 (174–3644)
	р. Яуза	656 (328–1302)	1332 (325–2045)
Всей территории г. Москвы		709 (235–1894)	2364 (157–31590)

зеленых насаждений не является лимитирующим фактором, поскольку такие местообитания не находятся в дефиците (свободно от бобров столько же, сколько заселено), в отличие от возможности проникновения в долины и обустройства нор.

Для г. Москвы характерны компактность территорий, занятых бобровыми поселениями, и большие расстояния между ними (табл. 1). Наибольшая протяженность (от 254 до 1894 м, в среднем 856 м) характерна для поселений средней мощности, наименьшая протяженность (от 307 до 974 м, в среднем 549 м) – для сильных поселений. Однако различия между этими группами поселений

по их протяженности статистически незначимы ($H = 3.03, p = 0.22$).

Доля сильных бобровых поселений низкая – 19%. Около половины поселений (48%) слабые (одиночки или пары без детенышей). Если говорить только о территории внутри МКАД, такие поселения являются самыми распространенными (74%). Доля слабых поселений растет по мере увеличения посещаемости людьми, и, соответственно, снижается средний размер поселений (рис. 4), однако эти различия статистически незначимы ($H = 3.27, p = 0.35$).

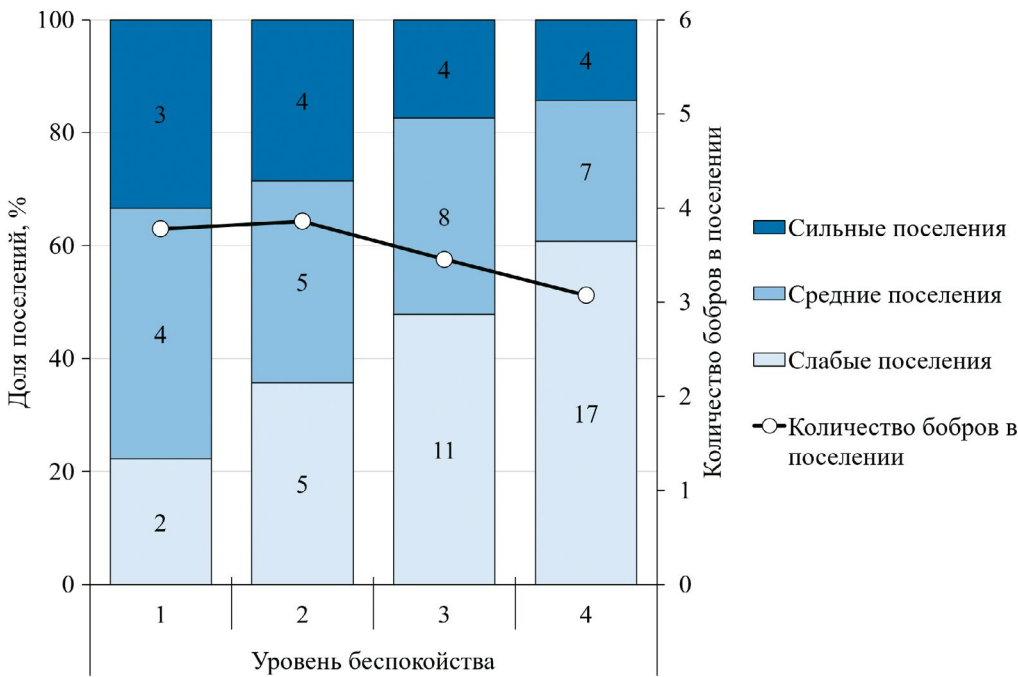


Рис. 4. Распределения поселений разной мощности и среднее количество бобров в поселении в зависимости от уровня беспокойства со стороны людей (1 – отсутствуют тропы, 2 – редкое посещение людьми, 3 – несанкционированные и рыбацкие тропы, 4 – поселения в посещаемых парковых зонах)
Fig. 4. Distribution of settlements of different sizes and the average number of beavers per settlement, depending on the level of human disturbance (1 – no trails, 2 – rare human visits, 3 – unauthorized and fishing trails, 4 – settlements in frequently visited park areas)

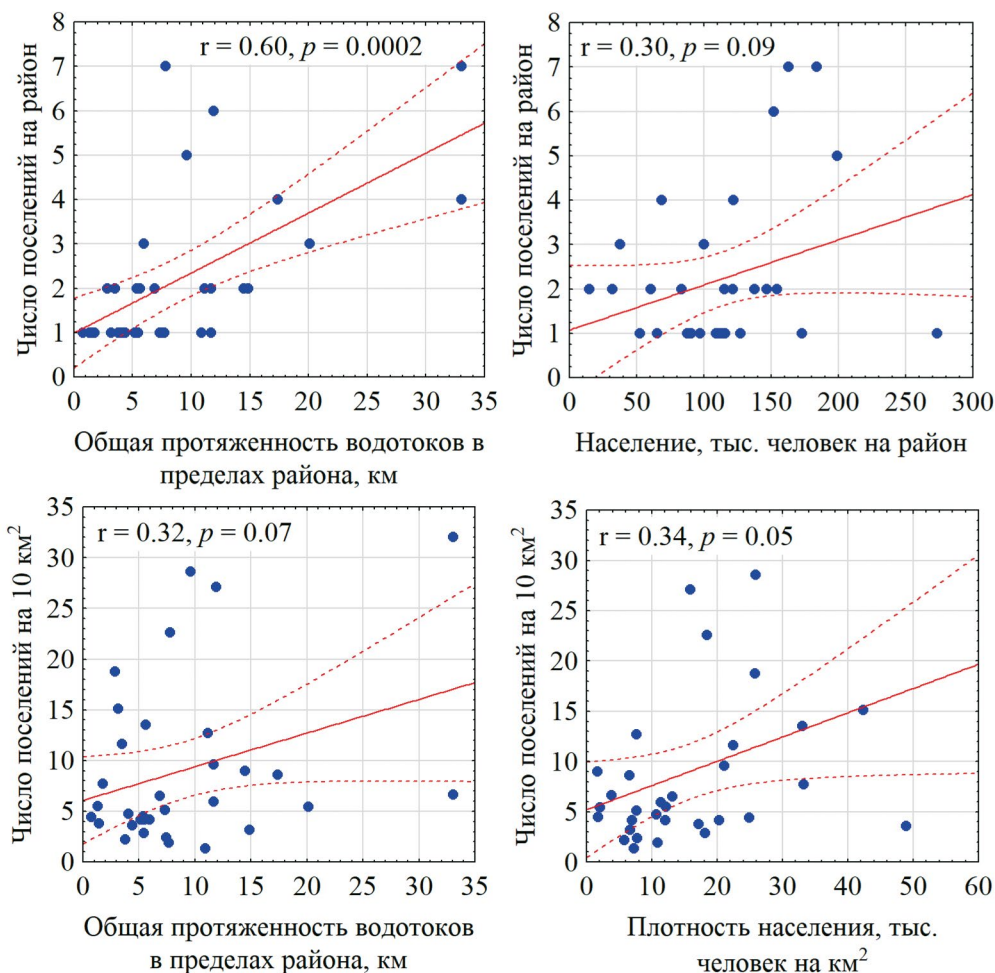


Рис. 5. Взаимосвязь относительного числа бобровых поселений с протяженностью речной сети, численностью и плотностью населения людей в административных районах города

Fig. 5. The relationship between the relative number of beaver settlements and the length of the river network, as well as the size and density of the human population in the administrative districts of the city

Согласно результатам анализа распределения бобров по административным районам, на этот показатель статистически значимо влияет протяженность речной сети (рис. 5). Не выявлено зависимости от заселенности районов людьми — показателя, который отчасти мог указывать на развитие городской инфраструктуры и антропогенную трансформацию территорий. Небольшой статистически значимый тренд наблюдается лишь для такого показателя, как относительное число бобровых поселений — они расположены ближе друг к другу в более густонаселенных районах города.

Если сравнить распределение бобров в целом по территориям вне и внутри парков, посещаемых людьми, то будет заметно небольшое преимущество малопосещаемых территорий, однако эти различия статистически незначимы (рис. 6). Внутри же парков наблюдается статистически значимые различия

по распределению бобров. Слабые поселения чаще приурочены к участкам берега, малодоступным для людей из-за густой древесно-кустарниковой растительности, тогда как рядом с ежедневно посещаемыми тропами живут крупные семьи. Такое наблюдается на расположенных близко одна к другой территориях, например, в ландшафтном парке Митино и в парке Яуза, где состояние кормовой базы схоже.

Строительная активность бобров в городе относительно низкая, так как большинство доступных водотоков имеет достаточную глубину (более 0.8–1 м) и нет необходимости сооружать плотины. Живут бобры почти исключительно в норах, найдено лишь шесть поселений с хатками или полухатками. За время исследований найдено 36 плотин, но почти все они расположены за пределами МКАД — на притоках р. Москвы в районах

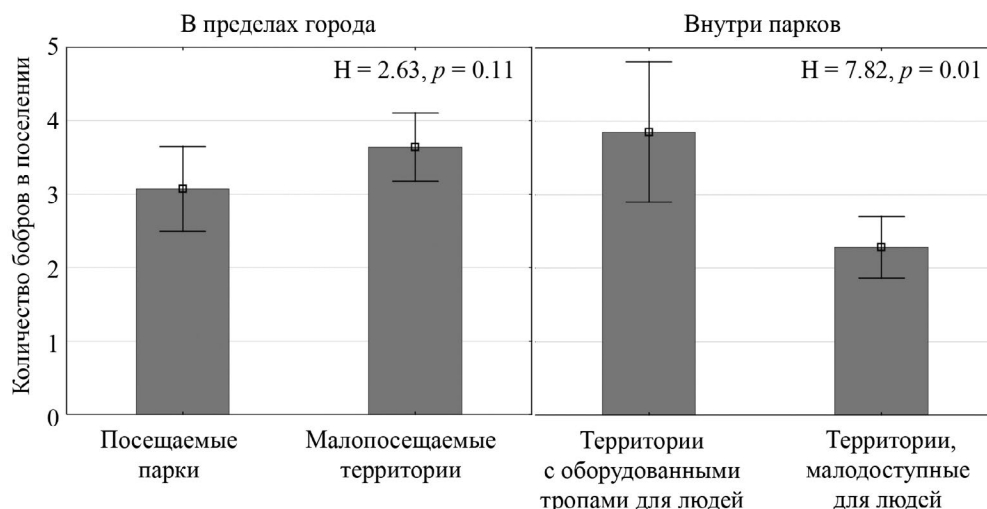


Рис. 6. Мощность бобровых поселений в зависимости от уровня беспокойства со стороны людей

Fig. 6. The size of beaver families depending on the level of human disturbance

Кунцево и Митино, в верховьях р. Сетунь и ее притоках в районах Ново-Переделкино и Солнцево, на притоке р. Клязьма в Молжаниново, на р. Ржавке (приток р. Сходни) в г. Зеленограде, а также на р. Чечера в районе Косино-Ухтомский. В пределах МКАД есть плотины на р. Химка — одна полуразрушенная на самой реке, а также небольшая плотина в ее пойме, на протоке, связывающей небольшую старицу с рекой.

Почти все обнаруженные плотины отличаются небольшими размерами. В среднем их высота составляет около 0.5 м, найдено только три плотины, которые достигают метра в высоту. Протяженность большинства найденных плотин варьирует от 10 до 20 м, лишь пять из них тянутся на 30–50 м. Основным материалом служат ветки ивняка и грунт, найдены три небольшие земляные плотины. Большинство бобровых прудов относятся к русловому типу (уровень поднят в пределах русла), только восемь образуют прудовые местообитания с затоплением поймы. В нескольких случаях бобровые плотины приурочены к созданным людьми прудам или дорожным насыпям. На р. Барышиха (район Митино) и на р. Алешинка (Ново-Переделкино) бобры построили плотины в верховьях искусственных прудов, по сути отрезав участки существующих водоемов. Другие бобровые пруды, наоборот, расположены в нижнем бьефе этих искусственных прудов, формируя с ними единый водно-болотный комплекс. На р. Химка основной напор держит дорожная насыпь, а бобровая плотина была сооружена чуть выше — видимо, в период низкого уровня, на который сейчас не влияет. Сами бобры ее почти не ремонтируют, однако ее укрепляют люди, укладывая ветки и доски.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших исследований показали, что в г. Москве наблюдается процесс синантропизации бобров, хотя их место в существующих классификациях видов-синантропов и синурбистов требует отдельного анализа. Бобры ведут норный и полуводный образ жизни, поэтому им сложно полностью адаптироваться к специфическим условиям городских водотоков и водоемов, где, как правило, используются различные формы регулирования водного режима, мелкие водотоки заключаются в трубы, а берега укрепляются множеством способов (Gurnell et al., 2007; Grimm et al., 2008). По данным, приведенным в обзорах Кучерука (Kucheruk, 1965; Кучерук, 1988), вероятнее всего их можно отнести к условным синантропам — видам, которые селятся в городе “поневоле”, и их численность здесь ниже, чем на природных территориях.

Наши результаты показали, что относительная численность бобров на реках г. Москвы гораздо ниже, чем на природных территориях — как в лесной, так и в лесостепной природных зонах, где речная сеть развита хуже. Например, численность бобров на 1 км водотоков в заповеднике Приволжская лесостепь было в 3 раза выше (Осипов, Башинский, 2018), в Приокско-Террасном заповеднике на р. Таденка в 4 раза выше (Альбов, Хляп, 2018), в республике Мордовия в 2 раза выше (Andreychev, 2017), чем в Москве. Показательна низкая доля сильных поселений, которая в 2–3 раза ниже по сравнению с территориями с высокой численностью бобров (Завьялов и др., 2024).

Наши результаты соответствуют данным, полученным на других урбанизированных территориях.

В Самарской области на р. Сок число поселений в пределах городов было в 3 раза ниже, а среднее количество особей в поселениях в полтора раза ниже (Антипов, 2018), чем за их пределами. В этом регионе для городских территорий также была характерна высокая доля слабых поселений и поселений-одиночек (Броздняков и др., 2005). Такие же результаты получены и для Северной Америки, где относительная численность бобров в 2 раза выше за пределами городских территорий (England, Westbrook, 2021). Однако известны случаи, когда на урбанизированных территориях численность бобров была выше, чем на водотоках вне границ населенных пунктов (г. Курск), что, видимо, связано с местными особенностями речных долин и обследованных участков (Чернышов и др., 2020).

Наши результаты также показали, что соседство с человеком почти не влияет на расселение бобров. В Москве для них определяющим фактором служит протяженность водотоков и естественное состояние берегов, что подразумевает возможность сооружения жилищ. Похожая ситуация наблюдалась на городских поселениях бобров в Польше, где искусственное освещение и множество зданий и дорог не оказывали негативного воздействия на этих животных (Ciach et al., 2023). Аналогичные данные опубликованы для г. Курска, где бобровые поселения располагались в 30–40 м от автодорог и в пределах 100 м от жилой многоэтажной застройки (Чернышов и др., 2020).

Интересной особенностью городских популяций оказалась небольшая протяженность поселений — около 700 м. Обычно такую компактность связывают с хорошей кормовой базой и высокой численностью бобров (Rosell, Campbell-Palmer, 2022). В Москве относительная численность бобров достаточно низкая, и высокая доля небольших поселений может быть связана с малыми размерами территорий, так как защита протяженных участков требует значительных энергозатрат (Mayer et al., 2017). Однако в нашем случае мы не нашли этому статистически значимых доказательств. Уменьшению размеров поселений может способствовать однородность пространственной структуры пойменных комплексов. Как показали исследователи США, чем выше ландшафтное разнообразие, тем больше бобры вынуждены перемещаться для обследования своих участков и поиска ресурсов, что приводит к увеличению размеров их территорий (McClintic et al., 2014). Хотя эти параметры нами специально не изучались, но гомогенизация пространственной структуры ландшафтов наблюдается во многих городах мира (Lemoine-Rodríguez et al., 2020) и урбанизация зачастую является причиной однообразия биотических сообществ (Lokatis, Jeschke, 2022). Еще одной

возможной причиной компактности бобровых территорий может быть укрепление берегов, о чем пойдет речь ниже. Неоднократно мы находили очевидные препятствия (например, оборудованные пляжи и набережные), которые ограничивали расширение бобрами своих территорий, поэтому они занимали только те участки, которые были физически для них доступны.

По результатам наших исследований можно отметить еще одну интересную особенность городских бобровых поселений — низкую строительную активность. Это очевидно связано с особенностями речной сети г. Москвы, поскольку в процессе развития города исчезло не менее половины рек, и в первую очередь это коснулось небольших водотоков, притоков р. Москвы второго и третьего порядка (Насимович, 1996). Строительство бобрами плотин в большинстве случаев приурочено к водотокам глубиной менее 0.7 м и шириной менее 10 м (Rosell, Campbell-Palmer, 2022). Подобные реки (или отдельные их участки) в городе встречаются, но зачастую изолированы от остальной речной сети (например, р. Будайка, р. Чурилиха) либо хорошо укреплены (например, верховья р. Раменки). Существующие плотины и бобровые пруды приурочены к верховьям р. Сетуни и небольшим притокам р. Москвы за пределами городских территорий. По аналогичным причинам нами обнаружено очень мало хаток, поскольку такие жилища характерны для низких заболоченных берегов (Дьяков, 1975), а берега рек Москвы больше подходят для сооружения систем нор.

По итогам наших исследований, главным лимитирующим фактором для популяции бобров в Москве можно считать состояние берегов. Значительная часть набережных укрепленна и защищена бетонными ограждениями, что не позволяет бобрам создавать норы и вылезать на берег. Часто встречается защита берегов сетками, плитами и валунами, что препятствует появлению нор, но оставляет возможность бобрам выходить на сушу для кормления. По причине непригодности берегов расстояния между бобровыми поселениями в некоторых случаях достигали десятков километров, особенно на р. Москва. Это в значительной степени превышает средние расстояния в 4–10 км (Rosell, Campbell-Palmer, 2022), которые бобры могут проплывать при миграции и расселении, хотя преодоление ими дистанций в 85 км и более возможно (Saveljev et al., 2002).

Другим фактором, ограничивающим жизнедеятельность бобров в городе, является фрагментация речных долин. Многие небольшие водотоки города состоят из изолированных отрезков. Эти отрезки разделяются подземными участками, заключенными в коллекторы или

трубы. Проникновение бобров через такие препятствия возможно — об этом свидетельствуют данные о случайном появлении бобров в парке Олимпийской деревни и в Кузьминках. Кроме того, постоянные поселения в верховьях р. Битцы и р. Сетуни тоже указывают на то, что бобрам удалось преодолеть закрытые участки водотоков. Вероятно, что такие участки бобры проходят по суше, пересекая автомобильные дороги, — такое поведение известно для бобров при расселении и подтверждается данными о регулярной гибели животных под колесами транспорта в разных странах (Balčiauskas et al., 2022; Kadlecová et al., 2025). Однако для образования постоянных поселений необходимо, чтобы такие проникновения происходили регулярно, иначе бобры не смогут образовывать пары. Из-за этого пригодные по состоянию берегов и кормовой базе участки р. Городня, р. Чурилиха, водотоки Битцевского парка и Лосиногостовского острова остаются пока незаселенными.

В нашей работе мы не рассматривали возможное влияние кормовой базы на расселение бобров, поскольку в городе их в первую очередь лимитирует невозможность добраться до территорий с древесно-кустарниковой растительностью и подходящими берегами. Кроме того, бобры являются растительноядными генералистами, потребляют в пищу сотни видов растений (Дьяков, 1975; Johnston, 2017) и могут адаптироваться к условиям обитания, переходя с предпочитаемых кормов на менее предпочитаемые. На примере реинтродукции бобров в Чехию показано, что на первых этапах их расселение носит хаотический характер и не связано с растительностью (John et al., 2010). Согласно данным многих других исследователей, на выбор бобрами мест поселений может влиять множество факторов и чаще всего главную роль играют различные параметры водотоков (Rosell, Campbell-Palmer, 2022).

Существующие лимитирующие факторы не позволяют предполагать дальнейшее увеличение численности бобров, и более вероятно ее снижение с учетом дальнейшего развития города. На некоторых территориях (участки р. Москвы на западе города, р. Лихоборка, р. Очаковка) мы наблюдали поселения, которые были брошены бобрами несколько лет назад и повторно не заселялись, причем в настоящее время нет свежих следов их деятельности. Это может соответствовать некоторым общим тенденциям — расселение бобров завершилось и сейчас размер популяций начал стабилизироваться. Такое наблюдалось и на других территориях (Завьялов и др., 2015, 2024; Bashinskiy, Osipov, 2018) и соответствует некоторым моделям (Петросян и др., 2016).

Однако полное исчезновение бобров в городе маловероятно, так как проникновение животных из Московской области по долинам рек невозможно остановить. Исходя из анализа точек находок бобров на порталах iNaturalist и “Млекопитающие России”, существуют четыре основных пути пополнения московской популяции. Изначально бобры попадали в город с запада по р. Москва из ее верховьев, куда были выпущены в 1948 г. Второй путь связан с р. Яуза и выпусками бобров в национальный парк “Лосиный остров”. Появление одного из первых московских поселений в парке Покровское-Стрешнево на р. Химка может быть также связано с проникновением бобров по Каналу им. Москвы из р. Клязьмы или притоков р. Волги. На это также указывают регулярные встречи бобров на Химкинском водохранилище. Кроме того, бобры могут попадать в г. Москву и с востока — хотя задокументированных встреч здесь заметно меньше, и датированы они лишь последними годами. По литературным данным известно их обитание на островах р. Москвы с начала 2010-х годов (Пчелкина и др., 2013), но, скорее всего, они тоже пришли с запада, так как серьезным препятствием для них является плотина Перервинской ГЭС.

Таким образом, бобры окончательно стали обитателями города, и для решения различных проблем, связанных с их деятельностью, необходимо уделять им внимание, в том числе развивать так называемый бобровый менеджмент (Vorel et al., 2016) — комплексное направление по разработке и внедрению решений проблем сосуществования бобров и людей. Например, для защиты деревьев необходимо устанавливать ограждения, во избежание подтоплений встраивать в бобровые плотины переливные трубы, а для ограничения роющей деятельности защищать берега сетками или плитами. Необходим регулярный мониторинг численности и кормовой базы. В первую очередь постоянного контроля требуют крупные поселения бобров во избежание их перемещения на неподходящие участки. Это может быть, например, реализовано за счет поддержания их кормовой базы и подкормки, что успешно практиковалось в Воронежском заповеднике (Лавров, 1969). Зонирование парковых территорий на стадии проектирования может предотвратить многие конфликты, что, например, успешно реализовано в г. Сиэтл (Bailey et al., 2019). Если заранее защитить берега и оградить деревья, бобры не будут поселиться в этом месте либо их воздействие будет ограничено локальными участками. Параллельно с этим необходимо создавать подходящие условия с улучшенной кормовой базой в тех местах, где воздействие бобров на природные экосистемы города будет иметь положительный эффект и не приведет к проблемам.

ВЫВОДЫ

1. Главными особенностями городской популяции бобров являются ее низкая относительная численность и большое расстояние между поселениями, что определяется недоступностью многих участков берега, трансформированных деятельностью человека.
2. Для г. Москвы характерны очень высокая доля слабых поселений (в том числе одиночек) и низкая доля крупных семей.
3. Расселение бобров ограничено состоянием берегов, которые укреплены или защищены сетками и плитами, а также бобрам мешает изоляция участков речных долин трубами или коллекторами.
4. Плотность населения жителей и посещаемость парков людьми практически не влияют на расположение бобровых поселений и их число.
5. Дальнейшее развитие и обустройство города может привести к снижению численности бобров, однако полное их исчезновение в Москве маловероятно ввиду открытости речных систем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Альбов С.А., Хляп Л.А. Бобр (*Castor fiber*) в Приокско-Тerrasном биосферном заповеднике // Бобры в заповедниках европейской части России: Тр. гос. природ. заповедника "Рдейский". Великие Луки: Великолукская типография, 2018. Т. 4. С. 181–201.
2. Антипов В.В. Экологические характеристики популяции бобра (*Castor fiber* L.) на урбанизированном участке р. Сок в Самарской области // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XVI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2. (г. Киров, 3–5 декабря 2018 г.). Киров: ВятГУ, 2018. С. 198.
3. Борисов Б.П. Методические указания по учёту речного бобра на больших территориях. ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. М. 19 с.
4. Борисов Б.П. Бобр (*Castor fiber* L., 1758) // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2003–2007 гг. Информационно-аналитические материалы. Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). Вып. 8. М.: Изд-во ФГУ Центрохотконтроль, 2007. С. 92–97.
5. Броздняков В.В., Брозднякова О.Г., Фокин М.Е. Влияние антропогенного фактора на популяцию бобра (*Castor fiber*) Самарской области // Бюллетень Самарская Лука. 2005. № 16. С. 205–214.
6. Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза. Издательство "Московский рабочий", 1975. 480 с.
7. Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР // Труды Воронежского Государственного Заповедника. Выпуск XVI. Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Воронеж, Центрально-Черноземное книжное издательство, 1969. С. 10–51.
8. Завьялов Н.А., Артаев О.Н., Потапов С.К., Петросян В.Г. Бобры (*Castor fiber*) Мордовского заповедника: история развития популяции, современное состояние и её дальнейшие перспективы // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 2. С. 20–45.
9. Завьялов Н.А., Зуева Н.В., Петросян В.Г. Современное состояние, средообразующая деятельность и долгосрочный прогноз динамики численности бобров (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) (Rodentia: Castoridae) восточной части Полистово-Ловатской болотной системы (Новгородская область) // Российский журнал биологических инвазий. 2024. Т. 17. № 2. С. 47–67.
10. Иванов Д. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326307>. Млекопитающие России. 2025. Загружено: inat 17.09.2025
11. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. Москва: Наука, 1999. 244 с.
12. Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Издательство Наука, 1966. 348 с.
13. Косых Т. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326360>. Млекопитающие России. 2025. Загружено: inat 17.09.2025
14. Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 525–539.
15. Красная книга города Москвы. 3-е изд., перераб. и доп. Правительство Москвы, Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы. Комиссия по редким и находящимся под угрозой исчезновения в условиях города Москвы видам животных и растений. Москва, 2022. 848 с.
16. Кучерук В.В. Грызуны — обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука. 1988. С. 165–237.

17. Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: АН СССР, 1952. С. 22–33.
18. Лавров Л.С. Биотехнические мероприятия в бобровом хозяйстве // Труды Воронежского государственного заповедника. Выпуск XVI. Восстановление и рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Воронеж: Центрально-Черноземное книжное издательство, 1969. С. 219–232.
19. Мацюра А.В., Зимарова А.А. Синантропизация врановых и особенности их адаптаций к антропогенным ландшафтам // Acta Biologica Sibirica. 2016. № 2 (1). С. 159–199. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v2i1-4.923>
20. Метельский А.П. Бобры в Подмоскowie // Труды Воронежского Государственного Заповедника. Выпуск XXI. Рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Центрально-Черноземное книжное издательство. Воронеж, 1975. С. 139–141.
21. Мурашкин С. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326440>. Млекопитающие России. 2025. Загружено: inat 17.09.2025
22. Насимович Ю.А. Аннотированный список названий рек, ручьёв и оврагов Москвы. М.: ВНИИ охраны природы Минприроды РФ, 1996. 114 с.
23. Обзор состояния популяций основных видов пушных зверей на территории Российской Федерации (по состоянию с 2005 г. по 2015 г.). Справочное издание. М.: НО “Российский пушно-меховой союз”, 2016. 104 с.
24. Осипов В.В., Башинский И.В. Бобры в Государственном природном заповеднике “Приволжская лесостепь” // Бобры в заповедниках европейской части России. Труды Государственного природного заповедника “Рдейский”. Т. 4. Великие Луки, 2018. С. 337–353.
25. Офман Г.Ю., Пономаренко Е.В. Археологические и историко-архивные данные по истории природопользования // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 73–76.
26. Петросян В.Г., Голубков В.В., Завьялов Н.А. и др. Закономерности динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) после его вселения в особо охраняемые природные территории Европейской части России // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 9(3). С. 66–89.
27. Пчелкина Т.А., Кухта А.Е., Пчелкин А.В. Формирование биоты на островах акваторий мегаполиса Москвы // Общество, среда, развитие – Terra Humana. 2013. № 2 (27). С. 243–250.
28. Савельев А.П., Штуббе М., Штуббе А. и др. Естественные перемещения меченых бобров в Туве // Экология. 2002. № 6. С. 460–465.
29. Савельев А.П. От почти истреблённого и спасённого до инженера природы, и вредителя. Феноменальные изменения в отношении общества к бобру за последние 100 лет // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XII Съезд Териологического общества им. академика В.Е. Соколова при РАН). Материалы конференции с международным участием, 2–6 февраля 2026 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2026. С. 371.
30. Салтыкова А. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326466>. Млекопитающие России. 2025. Загружено: inat 17.09.2025
31. Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. Лосиный Остров // Заповедники СССР. Национальные парки и заказники. М.: АБФ, 1996. С. 11–35.
32. Сафонов П. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326392>. Млекопитающие России. 2025. Загружено: inat 17.09.2025
33. Суров А.В., Карманова Т.Н., Зайцева Е.А. и др. От агрофила к синурбисту: как обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) осваивает городскую среду // Зоологический журнал. 2023. Т. 102. № 4. С. 453–465.
34. Тунов Н. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=324555>. Млекопитающие России. 2015. Загружено: inat 17.09.2025
35. Хяхин Г.В. Бобр бассейна реки Клязьмы и его рациональное использование // Труды Воронежского Государственного Заповедника. Выпуск XXI. Рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Центрально-Черноземное книжное издательство, Воронеж, 1975. С. 121–125.
36. Чернышев А.А., Терехова А.Д., Казаков С.Г. Особенности расселения речного бобра (*Castor fiber* L.) в городских экосистемах (на примере г. Курска) // Auditorium. Электронный научный журнал Курского государственного университета. 2020. № 1 (25). С. 23–31.
37. Andreychev A. Population density of the Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) (Castoridae, Rodentia) in the Middle Volga of Russia // Forestry Studies. 2017. No. 67(1) P. 109–115. <https://doi.org/10.1515/fsmu-2017-0016>
38. Bailey D.R., Dittbrenner B.J., Yocom K.P. Reintegrating the North American beaver (*Castor canadensis*) in the urban landscape // Wires Water. 2019. Vol. 6. P. 1–15.
39. Balčiauskas L., Stratford J., Kučas A., Balčiauskienė L. Factors Affecting Roadkills of Semi-Aquatic Mammals // Biology. 2022. Vol. 11. No. № 748. P. 1–16.
40. Bashinskiy I.V., Osipov V.V. Distribution and dynamic of *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) population in forest-steppe rivers: a case of the State Nature Reserve Privolzhskaya Lesostep’, Penza region, European Russia // Nature Conservation Research. 2018. No. 3(Suppl. 2). P. 110–115. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.068>

41. *Brazier R.E., Puttock A., Graham H.A. et al.* Beaver: Nature's ecosystem engineers // Wiley Interdisciplinary Reviews: Water. 2020. Vol. 8. P. 1–29. <https://doi.org/10.1002/wat2.1494>
42. *Ciach M., Wrazidło D., Fedyn I.* Ecosystem engineers enter the city: Habitat characteristics influencing the distribution of Eurasian beavers *Castor fiber* in a human-transformed landscape // Landscape and Urban Planning. 2023. Vol. 240. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2023.104893>
43. *England K., Westbrook C.J.* Comparison of beaver density and foraging preferences between urban and rural riparian forests along the south Saskatchewan river, Canada // Journal of Urban Ecology. 2021. Vol. 7(1). P. 1–10. <https://doi.org/10.1093/jue/juab021>
44. *Foley J.A., DeFries R., Asner G.P. et al.* Global consequences of land use // Science. 2005. Vol. 309(5734). P. 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
45. *Grimm N.B., Faeth S.H., Golubiewski N.E. et al.* Global change and the ecology of cities // Science. 2008. Vol. 319(5864). P. 756–760. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>
46. *Gurnell A., Lee M., Souch C.* Urban rivers: hydrology, geomorphology, ecology and opportunities for change // Geography compass. 2007. Vol. 1(5). P. 1118–1137.
47. *Halley D.J., Saveljev A.P., Rosell F.* Population and distribution of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in Eurasia // Mammal review. 2021. Vol. 51. No. 1. P. 1–24.
48. *Johnston C.A.* Beavers: Boreal Ecosystem Engineers. Springer International Publishing AG. 2017. 272 p.
49. *John F., Baker S., Kosikan V.* Habitat selection of an expanding beaver (*Castor fiber*) population in central and upper Morava River basin // European Journal of Wildlife Research. 2010. Vol. 56. P. 663–671. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0361-5>
50. *Kadlecová G., Kounek F., Voslářová E., Večerek V.* Numbers of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in the Czech Republic, causes of their admission to rehabilitation centres and release rates in the period from 2010 to 2020 // PLoS One. 2025. Vol. 20(5). e0323607. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0323607>
51. *Kucheruk V.V.* Synanthropic Rodents and their Significance in the Transmission of Infections // Theoretical questions of natural foci of diseases. Proceedings of a Symposium held in Prague November 26–29, 1963. Prague, 1965. P. 353–366
52. *Lemoine-Rodríguez R., Inostroza L., Zepp H.* The global homogenization of urban form. An assessment of 194 cities across time // Landscape and Urban Planning. 2020. Vol. 204. P. 103949. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103949>
53. *Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Stakheev V.V. et al.* Creating an integrated information system for the analysis of mammalian fauna in the Russian Federation and the preliminary results of this information system // Russian Journal of Theriology. 2018. Vol. 17. No. 2. P. 85–90.
54. *Lokatis S., Jeschke J.M.* Urban biotic homogenization: Approaches and knowledge gaps // Ecological Applications. 2022. Vol. 32. e2703. <https://doi.org/10.1002/eap.2703>
55. *Mayer M., Zedrosser A., Rosell F.* Couch potatoes do better: delayed dispersal and territory size affect the duration of territory occupancy in a monogamous mammal // Ecology and Evolution. 2017. Vol. 17. P. 4347–4356. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13100>
56. *McClintic L., Taylor J., Jones J. et al.* Effects of spatiotemporal resource heterogeneity on home range size of American beaver // Journal of Zoology. 2014. Vol. 293. P. 134–141. <https://doi.org/10.1111/jzo.12128>
57. *Naiman R.J., Johnston C.A., Kelley J.C.* Alteration of North American Streams by Beaver // BioScience. 1988. Vol. 38(11). P. 753–762. <https://doi.org/10.2307/1310784>
58. *Rosell F., Campbell-Palmer R.* Beavers: Ecology, Behaviour, Conservation, and Management. Oxford University Press, 2022.
59. *Saveljev A.P., Stubbe M., Stubbe A. et al.* Natural Movements of Tagged Beavers in Tuva // Russian Journal of Ecology. 2002. Vol. 33. No. 6. 2002. P. 434–439.
60. *Seto K.C., Parnell S., Elmqvist T.* A global outlook on urbanization // Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. P. 1–12.
61. *Vorel A.A., Dostál T., Uhlíková J. et al.* Handbook for Coexisting with Beavers. Prague. Czech University of Life Sciences Prague, 2016. 137 p.

REFERENCES

1. *Albov S.A., Khlyap L.A.* Beaver (*Castor fiber*) in the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve. *Beavers in Nature Reserves of the European Part of Russia: Proceedings of the Rdeysky State Nature Reserve*. Vol. 4. Velikiye Luki: Velikolukskaya Printing House, 2018. P. 181–201. (In Russ.)
2. *Andreychev A.* Population density of the Eurasian beaver (*Castor fiber* L.) (Castoridae, Rodentia) in the Middle Volga of Russia. *Forestry Studies*. 2017. No. 67(1) P. 109–115. <https://doi.org/10.1515/fsmu-2017-0016>
3. *Antipov V.V.* Ecological Characteristics of the Beaver (*Castor fiber* L.) Population in an Urbanized Section of the Sok River in Samara Oblast. *Biodiagnostics of the State of Natural and Natural-Anthropogenic Systems: Proceedings of the*

- XVI All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation. Book 2. (Kirov, December 3–5, 2018). Kirov: VyatSU, 2018. P. 198. (In Russ.)
4. Bailey D.R., Dittbrenner B.J., Yocom K.P. Reintegrating the North American beaver (*Castor canadensis*) in the urban landscape. *Wires Water*. 2019. Vol. 6. P. 1–15.
 5. Balčiauskas L., Stratford J., Kučas A., Balčiauskienė L. Factors Affecting Roadkills of Semi-Aquatic Mammals. *Biology*. 2022. Vol. 11. No. № 748. P. 1–16.
 6. Bashinskiy I.V., Osipov V.V. Distribution and dynamic of Castor fiber (*Castoridae*, *Mammalia*) population in forest-steppe rivers: a case of the State Nature Reserve Privolzhskaya Lesostep', Penza region, European Russia. *Nature Conservation Research*. 2018. No. 3(Suppl. 2). P. 110–115. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.068>
 7. Borisov B.P. Eurasian Beaver (*Castor fiber* L., 1758). *Status of Game Animal Resources in the Russian Federation in 2003–2007: Information and Analytical Materials. Game Animals of Russia (Biology, Conservation, Resource Management, Sustainable Use)*. Issue 8. Moscow: Publishing House of the Federal State Institution "Centrophotcontrol", 2007. P. 92–97. (In Russ.)
 8. Borisov B.P. *Methodological Guidelines for Census of the Eurasian Beaver over Large Territories*. Moscow: Central Research Laboratory of the Main Hunting Directorate of the RSFSR, 1986. 19 p. (In Russ.)
 9. Brazier R.E., Puttock A., Graham H.A. et al. Beaver: Nature's ecosystem engineers. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*. 2020. Vol. 8. P. 1–29. <https://doi.org/10.1002/wat2.1494>
 10. Brozdnyakov V.V., Brozdnyakova O.G., Fokina M.E. The influence of anthropogenic factor on beavers (*Castor fiber*) population in Samara Region. *Bulletin "Samarskaya Luka"*. 2005. No. 16. P. 205–214. (In Russ.)
 11. Chernyshev A.A., Terekhova A.D., Kazakov S.G. Patterns of Eurasian Beaver (*Castor fiber* L.) Settlement in Urban Ecosystems (Case Study of Kursk). *Auditorium: Electronic Scientific Journal of Kursk State University*. 2020. No. 1 (25). P. 23–31. (In Russ.)
 12. Ciach M., Wrazidło D., Fedyń I. Ecosystem engineers enter the city: Habitat characteristics influencing the distribution of Eurasian beavers *Castor fiber* in a human-transformed landscape. *Landscape and Urban Planning*. 2023. Vol. 240. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2023.104893>
 13. Dyakov Yu.V. *Beavers of the European Part of the Soviet Union*. Moscow: Moskovsky Rabochy Publishing House, 1975. 480 p. (In Russ.)
 14. England K., Westbrook C.J. Comparison of beaver density and foraging preferences between urban and rural riparian forests along the south Saskatchewan river, Canada. *Journal of Urban Ecology*. 2021. Vol. 7(1). P. 1–10. <https://doi.org/10.1093/jue/juab021>
 15. Foley J.A., DeFries R., Asner G.P. et al. Global consequences of land use. *Science*. 2005. Vol. 309(5734). P. 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
 16. Grimm N.B., Faeth S.H., Golubiewski N.E. et al. Global change and the ecology of cities. *Science*. 2008. Vol. 319(5864). P. 756–760. <https://doi.org/10.1126/science.1150195>
 17. Gurnell A., Lee M., Souch C. Urban rivers: hydrology, geomorphology, ecology and opportunities for change. *Geography compass*. 2007. Vol. 1(5). P. 1118–1137.
 18. Halley D.J., Saveljev A.P., Rosell F. Population and distribution of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in Eurasia. *Mammal review*. 2021. Vol. 51. No. 1. P. 1–24.
 19. Ivanov D. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326307>. *Mammals of Russia*. 2025. Uploaded: 17.09.2025.
 20. John F., Baker S., Kostkan V. Habitat selection of an expanding beaver (*Castor fiber*) population in central and upper Morava River basin. *European Journal of Wildlife Research*. 2010. Vol. 56. P. 663–671. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0361-5>
 21. Johnston C.A. *Beavers: Boreal Ecosystem Engineers*. Springer International Publishing AG. 2017. 272 p.
 22. Kadlecová G., Kounek F., Voslášková E., Večerek V. Numbers of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in the Czech Republic, causes of their admission to rehabilitation centres and release rates in the period from 2010 to 2020. *PLoS One*. 2025. Vol. 20(5). e0323607. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0323607>
 23. Karaseva E.V., Telitsyna A.Yu., Samoilov B.L. *Mammals of Moscow in the Past and Present*. Moscow: Nauka, 1999. 244 p. (In Russ.)
 24. Khakhin G.V. Beaver of the Klyazma River Basin and Its Sustainable Use. *Proceedings of the Voronezh State Reserve*. Issue XXI. Sustainable Use of Eurasian Beaver Resources in the USSR. Voronezh: Central Chernozem Book Publishing House, 1975. P. 121–125. (In Russ.)
 25. Kirikov S.V. *Game Animals, Natural Environment and Humans*. Moscow: Nauka Publishing House, 1966. 348 p. (In Russ.)
 26. Kosykh T. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326360>. *Mammals of Russia*. 2025. Uploaded: 17.09.2025.
 27. Kotenkova E.V., Muntianu A.I. The Phenomenon of Synanthropy: Adaptations and Formation of a Synanthropic Lifestyle in the Evolution of the House Mouse Superspecies Complex *Mus musculus* s.l. *Uspekhy sovremennoy biologii*. 2007. Vol. 127. No. 5. P. 525–539. (In Russ.)
 28. Kucheruk V.V. Rodents as Inhabitants of Human Buildings and Settlements in Different Regions of the USSR. *General and Regional Theriogeography*. Moscow: Nauka, 1988. P. 165–237. (In Russ.)

29. Kucheruk V.V. Synanthropic Rodents and their Significance in the Transmission of Infections. *Theoretical questions of natural foci of diseases. Proceedings of a Symposium held in Prague November 26–29, 1963*. Prague, 1965. P. 353–366.
30. Lavrov L.S. Biotechnical Measures in Beaver Management. *Proceedings of the Voronezh State Reserve*. Issue XVI. Restoration and Sustainable Use of Eurasian Beaver Resources in the USSR. Voronezh: Central Chernozem Book Publishing House, 1969. P. 219–232. (In Russ.)
31. Lavrov L.S. Quantitative Census of the Eurasian Beaver Using the Method of Settlement Capacity Assessment. *Methods for Counting Numbers and Geographic Distribution of Terrestrial Vertebrates*. Moscow: Academy of Sciences of the USSR, 1952. P. 22–33. (In Russ.)
32. Lemoine-Rodríguez R., Inostroza L., Zepp H. The global homogenization of urban form. An assessment of 194 cities across time. *Landscape and Urban Planning*. 2020. Vol. 204. P. 103949. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103949>
33. Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Stakheev V.V. et al. Creating an integrated information system for the analysis of mammalian fauna in the Russian Federation and the preliminary results of this information system. *Russian Journal of Theriology*. 2018. Vol. 17. No. 2. P. 85–90.
34. Lokatis S., Jeschke J.M. Urban biotic homogenization: Approaches and knowledge gaps. *Ecological Applications*. 2022. Vol. 32. e2703. <https://doi.org/10.1002/eap.2703>
35. Matsyura A.V., Zimaroyeva A.A. Synanthropization of corvids and their adaptations towards human transformed landscapes. *Acta Biologica Sibirica*. 2016. No. 2 (1). P. 159–199. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v2i1-4.923> (In Russ.)
36. Mayer M., Zedrosser A., Rosell F. Couch potatoes do better: delayed dispersal and territory size affect the duration of territory occupancy in a monogamous mammal. *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 17. P. 4347–4356. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13100>
37. McClintic L., Taylor J., Jones J. et al. Effects of spatiotemporal resource heterogeneity on home range size of American beaver. *Journal of Zoology*. 2014. Vol. 293. P. 134–141. <https://doi.org/10.1111/jzo.12128>
38. Metelsky A.P. Beavers in the Moscow Region. *Proceedings of the Voronezh State Reserve*. Issue XXI. Sustainable Use of Eurasian Beaver Resources in the USSR. Voronezh: Central Chernozem Book Publishing House, 1975. P. 139–141. (In Russ.)
39. Murashkin S. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326440>. *Mammals of Russia*. 2025. Uploaded: 17.09.2025.
40. Naiman R.J., Johnston C.A., Kelley J.C. Alteration of North American Streams by Beaver. *BioScience*. 1988. Vol. 38(11). P. 753–762. <https://doi.org/10.2307/1310784>
41. Nasimovich Yu.A. *Annotated List of Rivers, Streams and Ravines of Moscow*. Moscow: All-Russian Research Institute for Nature Protection of the Ministry of Natural Resources of the Russian Federation, 1996. 114 p. (In Russ.)
42. Ofman G.Yu., Ponomarenko E.V. Archaeological and Historical-Archival Data on the History of Nature Management. *Assessment and Conservation of Forest Cover Biodiversity in Nature Reserves of European Russia*. Moscow: Nauchny Mir, 2000. P. 73–76. (In Russ.)
43. Osipov V.V., Bashinsky I.V. Beavers in the “Privolzhskaya Lesostep” State Nature Reserve. *Beavers in Nature Reserves of the European Part of Russia: Proceedings of the Rdeysky State Nature Reserve*. Vol. 4. Velikiye Luki, 2018. P. 337–353. (In Russ.)
44. Pchelkina T.A., Koukhtha A.E., Pchelkin A.V. The formation of the biota on the islands in the water area of the megapolis of Moscow. *Society, Environment, Development – Terra Humana*. 2013. No. 2 (27). P. 243–250. (In Russ.)
45. Petrosyan V.G., Golubkov V.V., Zavyalov N.A. et al. Patterns of population dynamics of Eurasian beaver (*Castor Fiber* L.) after reintroduction into nature reserves of European part of Russia. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2016. Vol. 9(3). P. 66–89. (In Russ.)
46. *Red Data Book of the City of Moscow*. 3rd ed., revised and expanded. Government of Moscow, Department of Natural Resources and Environmental Protection of the City of Moscow, Commission on Rare and Endangered Species of Animals and Plants under Urban Conditions in Moscow. Moscow, 2022. 848 p. (In Russ.)
47. *Review of Population Status of Major Fur-Bearing Animal Species in the Russian Federation (from 2005 to 2015)*. Reference edition. Moscow: Non-Profit Organization “Russian Fur Union”, 2016. 104 p. (In Russ.)
48. Rosell F., Campbell-Palmer R. *Beavers: Ecology, Behaviour, Conservation, and Management*. Oxford University Press, 2022.
49. Safonov P. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326392>. *Mammals of Russia*. 2025. Uploaded: 17.09.2025.
50. Saltykova A. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=326466>. *Mammals of Russia*. 2025. Uploaded: 17.09.2025.
51. Samoilov B.L., Morozova G.V. Losiny Ostrov. *Nature Reserves of the USSR: National Parks and Sanctuaries*. Moscow: ABF, 1996. P. 11–35. (In Russ.)
52. Saveljev A.P. From Nearly Exterminated and Saved to Nature’s Engineer and Pest: Phenomenal Changes in Society’s Attitude Toward the Beaver Over the Last 100 Years. In: *Mammals in a Changing World: Current Issues of Theriology (XII Congress of the Theriological Society named after Academician V.E. Sokolov, RAS)*. Proceedings of the International Conference, February 2–6, 2026, Moscow, IPEE RAS. Moscow: KMK Scientific Press, 2026. P. 371. (In Russ.)

53. Saveljev A.P., Stubbe M., Stubbe A. et al. Natural Movements of Tagged Beavers in Tuva. *Russian Journal of Ecology*. 2002. Vol. 33. No. 6. 2002. P. 434–439.
54. Seto K.C., Parnell S., Elmqvist T. A global outlook on urbanization. *Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. P. 1–12.
55. Surov A.V., Karmanova T.N., Zaitseva E.A. et al. From an agrophile to a synurbist: how the common hamster (*Cricetus cricetus*) is settling into the urban environment. *Zoologicheskii zhurnal*. 2023. Vol. 102. No. 4. P. 453–465. (In Russ.)
56. Tiunov N. *Castor fiber*. <https://rusmam.ru/data/view?id=324555>. *Mammals of Russia*. 2015. Uploaded: 17.09.2025.
57. Vorel A.A., Dostál T., Uhlíková J. et al. *Handbook for Coexisting with Beavers*. Prague. Czech University of Life Sciences Prague, 2016. 137 p.
58. Zavyalov N.A., Artaev O.N., Potapov S.K., Petrosyan V.G. Beavers (*Castor fiber*) of Mordovskiy Reserve: population development history, modern state and its further development prospect. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2015. Vol. 8. No. 2. P. 20–45. (In Russ.)
59. Zavyalov N.A., Zueva N.V., Petrosyan V.G. Current state, environment-forming activity and long-term forecast of number dynamics of beavers (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) (Rodentia: Castoridae) in the eastern part of the Polistov-Lovatsky swamp system (Novgorod region). *Russian Journal of Biological Invasions*. 2024. Vol. 17. No. 2. P. 47–67. (In Russ.)
60. Zharkov I.V. Results of Eurasian Beaver Reintroduction in the USSR. *Proceedings of the Voronezh State Reserve*. Issue XVI. Restoration and Sustainable Use of Eurasian Beaver Resources in the USSR. Voronezh: Central Chernozem Book Publishing House, 1969. P. 10–51. (In Russ.)

Сведения об авторах

About the authors

Иван Викторович Башинский — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
e-mail: ivbash@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-2927-406X>

Ivan W. Bashinskiy — PhD (Biology), senior researcher, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
e-mail: ivbash@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-2927-406X>

Александр Сергеевич Мишин — старший научный сотрудник, Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В.М. Пескова, Воронеж, Российская Федерация
e-mail: mishin.vrn@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0005-8233-6791>

Aleksandr S. Mishin — senior researcher, V.M. Peskov Voronezhsky State Nature Biosphere Reserve, Voronezh, Russian Federation
e-mail: mishin.vrn@gmail.com
<https://orcid.org/0009-0005-8233-6791>

Елена Александровна Кацман — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
e-mail: elenkz05@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-2899-2454>

Elena A. Katzman — PhD (Biology), senior researcher, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
e-mail: elenkz05@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-2899-2454>

Виталий Викторович Осипов — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ИБВВ им. И.Д. Папанина, Борок, Российская Федерация
e-mail: osipovv@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0907-2727>

Vitaly V. Osipov — PhD (Biology), senior researcher, I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation
e-mail: osipovv@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0907-2727>

Поступила в редакцию 25.03.2026
После доработки 30.04.2026
Принята к публикации 02.05.2026

Received March 25, 2026
Revised April 30, 2026
Accepted May 02, 2026

УДК 599.323.4:591.9(470.5)

DOI: 10.7868/S3034545626050098

Оригинальная статья

Новая находка желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) на Среднем Урале — уверенное продвижение вида на северо-восток

С.В. Мухачева*, Г.Ю. Смирнов, Д.В. Полуэктова

Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,

Екатеринбург, Российская Федерация

*e-mail: msv@ipae.uran.ru

Аннотация. В последние десятилетия ареал желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*) постепенно расширяется за счет продвижения вида как в широтном, так и меридиональном направлениях. Ранее на территории Среднего Урала *S. flavicollis* регистрировали в хвойно-широколиственных лесах его юго-западной части. В 2025 г. вид впервые обнаружен в пихтово-еловом лесу в Нижнесергинском районе Свердловской области в 123 км к северо-востоку от ближайшей документированной точки современного видового ареала.

Ключевые слова: граница ареала, Свердловская область, сукцессионная динамика, климатический тренд, пихтово-еловый лес

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000076-9).

Соблюдение этических стандартов. Все процедуры, выполняемые в рамках данного исследования, соответствовали этическим стандартам Института экологии растений и животных Уральского Отделения Российской академии наук (Протокол № 6, от 18.05.2021).

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

Вклад авторов. Концепция статьи — МСВ; анализ данных литературы — МСВ, СГЮ, ПДВ; написание рукописи — МСВ; редактирование — МСВ, СГЮ, ПДВ; работа со списком литературы — ПДВ, МСВ; подготовка иллюстраций — СГЮ.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Л.Э. Ялковской за проведение молекулярно-генетического анализа и подтверждение видовой принадлежности образца; С.В. Зыкову за помощь с микрофотографиями зубов, М.Р. Трубиной — за обсуждение работы; Т.Н. Орехову и К.Я. Чаринцевой за помощь в проведении полевых работ.

Ссылка для цитирования: Мухачева С.В., Смирнов Г.Ю., Полуэктова Д.В. Новая находка желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) на Среднем Урале — уверенное продвижение вида на северо-восток // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 5. С. 133–144. <https://doi.org/10.7868/S3034545626050098>

A New Find of the Yellow-Necked Mouse (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) in the Middle Urals – a Confident Expansion of the Species to the Northeast

S.V. Mukhacheva*, G.Yu. Smirnov, D.V. Poluektova

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the RAS,
Yekaterinburg, Russian Federation*

**e-mail: msv@ipae.uran.ru*

Abstract. In recent decades, the range of the yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*) has been gradually expanding in both latitudinal and longitudinal directions. Previously, in the Middle Urals, *S. flavicollis* had been recorded only in mixed coniferous–broadleaf forests of the southwestern part of the region. In 2025, the species was documented for the first time in a fir–spruce forest in the Nizhneserginsky District of Sverdlovsk Oblast, 123 km northeast of the nearest documented point of the species current range.

Keywords: range limit, Sverdlovsk Oblast, successional dynamics, climatic trend, fir–spruce forest

Funding. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (project No. 122021000076–9).

Ethics declarations. All procedures performed in this study complied with the ethical standards of the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Protocol No. 6, dated May 18, 2021).

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

Author's contribution. Article concept – SVM; literature data analysis – MSV, SGYU, PDV; manuscript writing – MSV; editing – MSV, SGY, PDV; work with the bibliography – PDV, MSV; preparation of illustrations – SGY.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to S.V. Zykov for assistance with microphotographs of teeth, M.R. Trubina for discussion of the work, and T.N. Orekhov and K. Ya. Charintseva for assistance in conducting field work.

For Citation: Mukhacheva S.V., Smirnov G.Yu., Poluektova D.V. A New Find of the Yellow-Necked Mouse (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) in the Middle Urals – a Confident Expansion of the Species to the Northeast. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 5, pp. 133–144. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626050098>

Ключевой характеристикой любого вида живых организмов является ареал, отражающий область его географического распространения (Шварц, 1980; Одум, 1986). Пространственно-временные изменения численности и ареалов животных издавна привлекали внимание исследователей (Элтон, 1960; Garnier, Lewis, 2016; Lenoir et al., 2020). Однако причины расширения/сокращения ареалов до сих пор изучены недостаточно. Одни авторы считают ведущим фактором изменения климата в первую очередь его потепление (Формозов, 1959; Гордиенко, 2004; Кривенко, Виноградов, 2008; Brown et al., 2016; Garnier, Lewis, 2016). Другие исследователи особое значение придают широкомасштабным и разноплановым антропогенным воздействиям (Одум, 1986; Хански, 2010), третьи считают определяющим влияние глобальных геофизических и космогенных факторов (Чижевский, 1976; Максимов, 1989; Опарин, Опарина, 2006; Кривенко, 2013). Разнообразие направлений в движении границ распространения животных дает основание полагать, что эти процессы являются результатом сочетанного воздействия разных причин. Так, в северном полушарии в течение последних 100–150 лет наблюдается интенсивное расселение позвоночных животных, причем у одних видов ареалы расширяются в широтном градиенте (с юга на север), у других — в меридиональном (с востока на запад или наоборот). Территория Урала, расположенного на границе Европы и Азии, позволяет наблюдать подобные перемещения отдельных видов.

Одним из ярких примеров расширения ареала является желтогорлая мышь (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834). Согласно данным литературы (рис. 1), вид населяет территорию Западной, Центральной, Южной и Восточной Европы, Скандинавии и юга Великобритании (Wilson, Reeder, 2005; Amori et al., 2021). В РФ ареал охватывает территорию, ограниченную на севере Карельским перешейком и Средним Уралом, на юге — Оренбургом, Волгоградом и Нижним Доном. Восточная граница распространения доходит до юго-западных склонов Уральских гор, захватывая территорию Башкирии и Оренбургскую область (Большаков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Лисовский и др., 2025).

В последние десятилетия на территории Урала регулярно регистрируются новые находки *S. flavicollis*, которые свидетельствуют о постепенном продвижении вида в восточном и северном направлениях (рис. 1). В конце 1980-х гг. вид обнаружен в Пермском крае (Демидов, Демидова, 1990). В 2011 г. несколько особей отловлено в Красноуфимском районе Свердловской области (Изварин и др., 2013). До настоящего времени эта находка считалась самой северо-восточной точкой современного распространения *S. flavicollis* в Евразии. В восточном направлении вид максимально продвинулся на Южном Урале. Единичные особи *S. flavicollis* были зарегистрированы на территории

Ильменского государственного заповедника (Челябинская область) в 2020 г. (Оленев и др., 2022). С тех пор вид периодически встречается в учетах в северной и южной частях заповедника (Киселева, 2020, 2026). Динамические изменения границ (в сторону их расширения) продолжаются.

Цель работы — представить новые данные о продвижении *S. flavicollis* на северо-восток по территории Среднего Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данного сообщения послужили результаты полевых исследований, проведенных в июне–июле 2025 г. в Нижнесергинском, Ревдинском и Первоуральском районах Свердловской области (Средний Урал) в рамках ежегодного мониторинга сообществ мелких млекопитающих (Мухачева, 2021). Учеты животных проводили одновременно на четырех ключевых участках пихтово-елового леса с разной степенью антропогенной трансформации, расположенных в пределах одной трансекты на разном удалении друг от друга (от 2 до 30 км). Площадь каждого участка варьировала от 6 до 10 га. Для учета животных применяли разные орудия лова (трапиковые деревянные живоловки и ловушки-плашки) в линейном варианте. Ловушки устанавливали на стационарных маркированных линиях (по 25 шт. через 5–7 м, экспозиция — 4 суток). Живоловки проверяли дважды в день (утром и вечером), давилки — однократно (утром). На каждом участке располагали от 4 до 6 линий. В течение периода исследований было отработано 2570 ловушко-суток, отловлено 333 особи 10 видов мелких млекопитающих (*Alexandromys oeconomus*, *S. flavicollis*, *S. uralensis*, *Clethrionomys glareolus*, *Cl. rutilus*, *Craseomys rufocanus*, *Sorex araneus*, *Sx. caecutiens*, *Sx. isodon*, *Sx. minutus*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первый тур учетов (июнь) на участке, расположенном на территории Нижнесергинского района (рис. 1), нами впервые была зарегистрирована желтогорлая мышь (*S. flavicollis*) (1 особь). Точка отлова (56.7986 с.ш, 59.4298 в.д.) расположена на участке спелого пихтово-елового леса (*Abies sibirica*, *Picea obovata*) с примесью березы (*Betula pendula*), осины (*Populus tremula*) и сосны (*Pinus sylvestris*). Средний возраст деревьев верхнего яруса 100–120 лет. Подлесок представлен рябиной (*Sorbus aucuparia*), бузиной (*Sambucus sibirica*), черемухой (*Padus avium*) и липой (*Tilia cordata*). В кустарниковом ярусе — малина (*Rubus idaeus*), жимолость (*Lonicera xylosteum*) и шиповник (*Rosa acicularis*). Травостой разнообразный, представлен видами *Oxalis acetosella*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Maianthemum bifolium*, *Stellaria holostea*, *Cerastium pauciflorum*, *Calamagrostis obtusata* и др.,

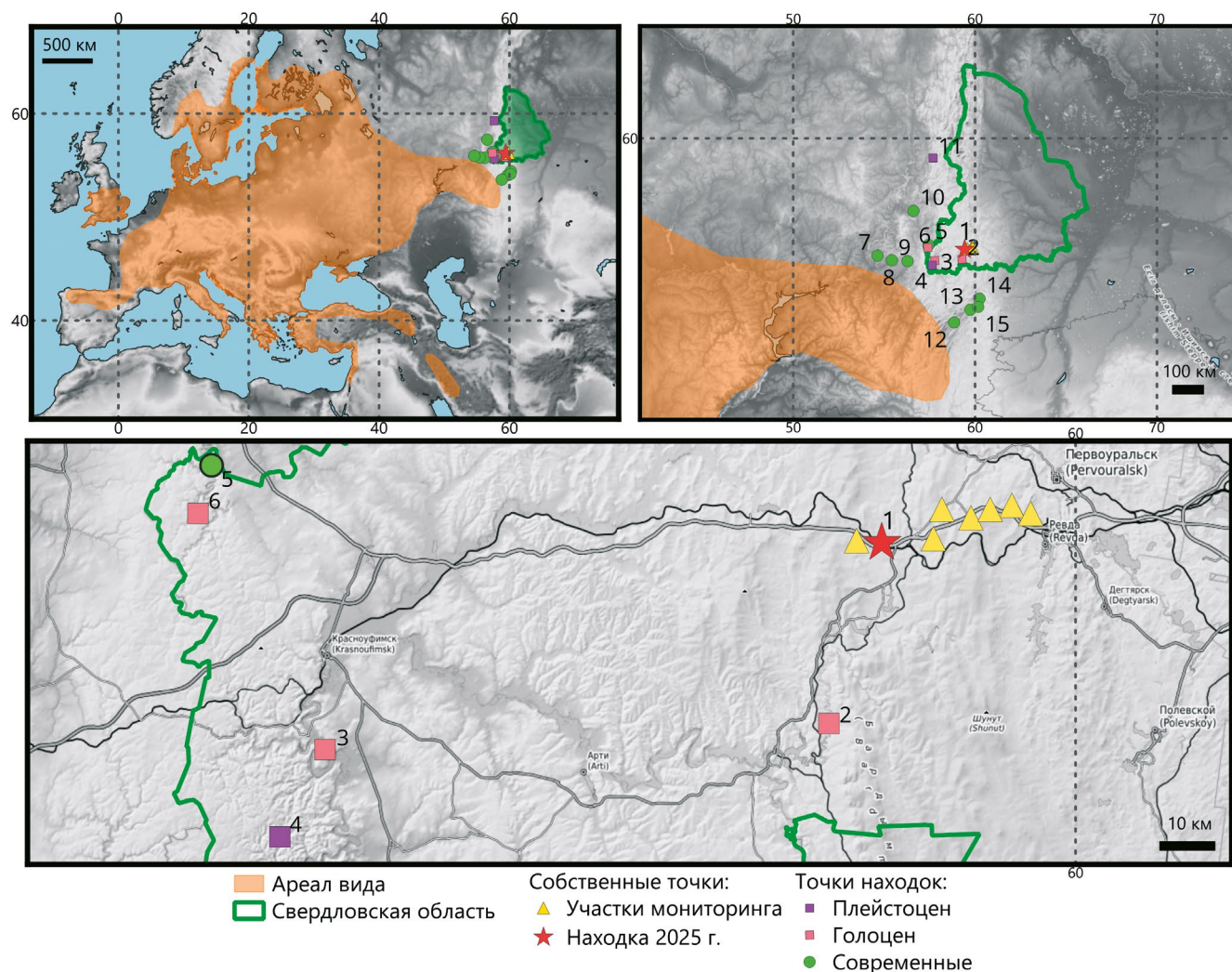


Рис. 1. Карта-схема распространения желтогорлой мыши на территории Урала и Предуралья (по данным современных и палеонтологических находок). Точки на территории Свердловской области: 1 – Нижнесергинский район (Мухачева и др., 2025 г.), 2 – навес Старик (голоцен, Изварин и др., 2025), 3 – грот Бобылек (плейстоцен, Смирнов, 1993), 4 – грот Сухореченский (голоцен, Смирнов, 1993), 5 – Нижнеиргинская дубрава (Изварин и др., 2013), 6 – Нижнеиргинский грот (голоцен, Zykov, Izvarin, 2020); Пермского края: 7 – Чайковский ГО (Демидов, Демидова, 1990), 8 – Куединский МО (Демидов, Демидова, 1990), 9 – ЮЗ с. Трун (Fadeeva et al., 2019), 10 – зап. д. Молоково (Fadeeva et al., 2019), 11 – Махневская ледяная пещера (плейстоцен, Фадеева, 2022); на территории Челябинской области: 12 – г. Иремель (Большаков и др., 1986), 13 – р. Атлян (Киселева, 2015), 14 – оз. Б. Ишкуль (Оленев и др., 2022), 15 – юг Ильменского заповедника (Киселева, 2026).

Fig. 1. Schematic map of the distribution of the yellow-necked mouse in the Urals and Pre-Urals based on modern and paleontological records. Localities in Sverdlovsk Oblast: 1 – Nizhneserginsky District (Mukhacheva et al., 2025), 2 – Starik rock shelter (Holocene, Izvarin et al., 2025), 3 – Bobylek grotto (Pleistocene, Smirnov, 1993), 4 – Sukhorechensky grotto (Holocene, Smirnov, 1993), 5 – Nizhneirginskaya oak grove (Izvarin et al., 2013), 6 – Nizhneirginsky grotto (Holocene, Zykov, Izvarin, 2020); Perm Krai: 7 – Chaikovsky Urban Okrug (Demidov, Demidova, 1990), 8 – Kuединsky Municipal Okrug (Demidov, Demidova, 1990), 9 – SW of Trun village (Fadeeva et al., 2019), 10 – W of Molokovo village (Fadeeva et al., 2019), 11 – Makhnevskaya Ice Cave (Pleistocene, Fadeeva, 2022); localities in Chelyabinsk Oblast: 12 – Mt. Iremel (Bolshakov et al., 1986), 13 – Atlyan River (Kiseleva, 2015), 14 – Lake Bolshoi Ishkul (Olenev et al., 2022), 15 – southern part of the Ilmen Nature Reserve (Kiseleva, 2026).

с преобладанием папоротников (*Dryopteris* spp., *Gymnocarpium dryopteris*) (Воробейчик и др., 2014).

Поблизости от границы лесного массива (100–150 м), где находятся учетные линии, проходит автомагистраль М12 “Восток”. Масштабная

реконструкция дорожного полотна и прилегающих территорий проводится в течение нескольких лет (с 2022 г.). В результате древесная растительность данного ключевого участка частично пострадала от выборочных рубок – уменьшилось количество

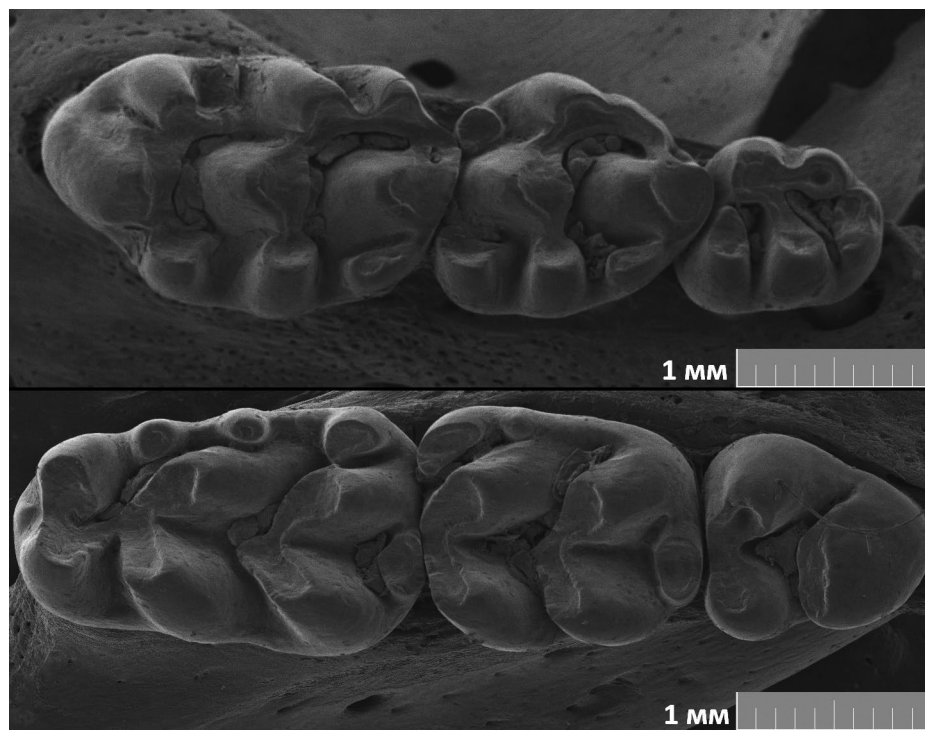


Рис. 2. Микрофотография жевательной поверхности верхнего (сверху) и нижнего зубных рядов желтогорлой мыши (СЭМ, TESCAN VEGA II SBU, Чехия)

Fig. 2. Scanning electron micrograph of the occlusal surfaces of the upper (top) and lower molar tooth rows of the yellow-necked mouse (SEM, TESCAN VEGA II SBU, Czech Republic)

спелых деревьев хвойных пород (пихта, ель, сосна), при этом существенно увеличилась захлапленность территории порубочными остатками. Кроме того, нарушился гидрологический режим, вследствие чего в год исследований значительная часть ключевого участка подверглась избыточному увлажнению.

Пойманный зверек (молодая самка) имел крупные (по сравнению с малой лесной мышью (*Sylvaemus uralensis*)) размеры: масса тела 24.1 г; длина тела 97 мм, хвоста 103 мм, задней ступни 25 мм. На груди — хорошо выраженное желтоватое пятно в виде ошейника. В ходе камеральной обработки было установлено, что в яичниках присутствовали желтые тела беременности, в матке — эмбрионы на ранней стадии развития. По состоянию сосков и матки можно заключить, что обнаруженная беременность — первая. Череп крупных размеров, длина верхнего зубного ряда (L M1–M3) составила 4.32 мм, нижнего (L m1–m3) — 4.72 мм, длина M1 — 2.16 мм, M2 — 1.44 мм, M3 — 1.06 мм, m1 — 2.11 мм, m2 — 1.45 мм, m3 — 1.19 мм (рис. 2).

На основании комплекса краниальных и экстерьерных признаков данная особь однозначно идентифицирована как желтогорлая мышь *S. flavicollis* (Громов, Ербаева, 1995; Зыков, 2024). Видовая принадлежность также была подтверждена

молекулярно-генетическим методом по последовательности гена *cytb* мтДНК (методика по (Ялковская и др., 2018)). Определение возраста по степени стертости коренных зубов показало, что примерный возраст животного — 2 месяца (Клевезаль, 2007).

ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние (с 1989 г. по настоящее время) ежегодные наблюдения за населением мелких млекопитающих на мониторинговых территориях (Мухачева, 2021) позволяют констатировать, что ранее в аборигенных сообществах желтогорлая мышь не встречалась. Наши ключевые участки (от 7 до 10 ежегодно) представляют собой серию местообитаний с разной степенью трансформации (от фоновой до максимально деградированной), возникшей в результате длительного воздействия выбросов крупного предприятия цветной металлургии. Исследованные территории расположены в пределах одной трансекты на расстоянии от 1 до 34 км друг от друга (рис. 1). Подробное описание района исследований, ключевых участков и схемы работ опубликовано ранее (Мухачева, 2021).

Использование стационарных маркированных учетных линий в сочетании с дополнительными, а также применение разных орудий лова

(ловушки-плашки, живоловки, конуса с заборчиками, ловушки Барбера) и схем учета (безвозвратное изъятие, мечение с повторным отловом, мечение с использованием специальных приманок) позволяют получать обширную информацию о видовом составе населения мелких млекопитающих на исследуемых территориях.

Анализ литературных данных показывает, что в целом *S. flavicollis* демонстрирует признаки стенопотности. Вид предпочитает старовозрастные леса с хорошо развитым подлеском, богатым травостоем из неморальных видов, мощной лесной подстилкой (Попов, 1960; Большаков, 1977; Harris et al., 1995; Capizzi, Luiselli, 1996). В оптимуме ареала желтогорлая мышь обитает в широколиственных лесах (особенно дубравах), где достигает максимальной численности. На востоке граница распространения вида хорошо совпадает с границей сибирского таежного “языка” с пихтой, лиственницей и кедром. Здесь *S. flavicollis* встречается в хвойных лесах с примесью лиственных пород, реже — в пойменных лесах. В горном поясе она поднимается до 900 м, занимая участки смешанных лесов и каменистые россыпи, поросшие различными кустарниками (Большаков и др., 1986). На южных границах вид поселяется в лесополосах и кустарниковых зарослях (Громов, Ембаева, 1995). Исходя из вышесказанного можно заключить, что для *S. flavicollis* пихто-ельники не относятся к предпочитаемым местообитаниям. Однако точка обнаружения вида находилась в пределах фрагмента пихтово-елового леса с хорошо развитым разновозрастным древостоем, густым подлеском, богатым травяно-кустарничковым ярусом и мощной лесной подстилкой, которые в сочетании с сильной захламленностью территории создают для мышевидных грызунов благоприятные защитно-кормовые условия. Изреживание древостоя, вызванное естественным старением деревьев, катастрофическим ветровалом 1995 г. и выборочными рубками (Воробейчик и др., 2014), а также усыханием пихты в результате инвазии уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*) (М.Р. Трубина, устн. сообщ.) привело к увеличению мозаичности лесных угодий. Осветление полога леса стимулировало активное возобновление кустарников (малины и рябины) (М.Р. Трубина, устн. сообщ.) и травяно-кустарничкового яруса (Воробейчик и др., 2014). Подобные сукцессионные изменения лесных фитоценозов в фоновой зоне (20–34 км от медеплавильного комбината) привели к 30%-ному увеличению численности мышевидных грызунов. Например, в период с 1990 по 2019 г. обилие малой лесной мыши (*Sylvaeetus uralensis*) здесь возросло в 3 раза (Мухачева, 2021). Поэтому вполне вероятно, что на изученных территориях могли сформироваться локальные микроучастки, пригодные для обитания желтогорлой мыши.

Что касается кормового спектра, то во все сезоны в питании *S. flavicollis* преобладают семена крупного размера, которые зверьки начинают использовать еще до их созревания. Большую часть рациона составляют семена лиственных пород (орешки бука, дуба, лещины, липы, крылатки клена), а также плоды кустарников (шиповника, малины, бересклета) и семена разнообразных злаков (Большаков, 1977; Angelstam et al., 1987). Реже зверьки используют в пищу шляпочные грибы, ягоды, вегетативные части травянистых растений, беспозвоночных (Drózdź, 1966; Abt, Bock, 1998). При этом численность вида в значительной мере зависит от урожая семян широколиственных пород (Громов, Ембаева, 1995). Исходя из вышеизложенного можно констатировать, что на участке обнаружения спектр кормовых объектов для *S. flavicollis* сильно обеднен. В рационе наблюдается острый дефицит основных компонентов — крупных семян лиственных пород (за исключением липы).

Таким образом, местообитания, где впервые за длительную историю наблюдений была зарегистрирована *S. flavicollis*, являются нетипичными для данного вида. Поэтому важно установить причины появления желтогорлой мыши за пределами основного ареала. Можно ли рассматривать это как попытку расселения единичных особей, попавших в “особые” условия? Либо это один из шагов на пути постепенной экспансии видом новых территорий?

Ближайшая к нашей находке точка современно обнаружения вида располагается в 123 км к западу (рис. 1). В течение двух сезонов подряд животные регистрировались на территории оптимального биотопа — Нижнеиргинской дубравы (Изварин и др., 2013). Данные о количестве особей и демографическом составе выборки свидетельствовали о существовании устойчивого поселения в этом районе, который можно рассматривать в качестве своеобразного рефугиума. На наш взгляд, одной из наиболее вероятных версий появления желтогорлой мыши в Нижнесергинском районе является именно расселение вида из этих местообитаний.

Продвижению *S. flavicollis* на северо-восток во многом способствуют климатические изменения. За последние 50 лет на Среднем Урале отмечается устойчивый тренд потепления и роста увлажненности (Воробейчик и др., 2014). Климат стал мягче, чаще наблюдаются затяжные теплые периоды, продолжительность безморозного периода увеличилась в среднем до 110–130 дней. Все это способствовало удлинению вегетационного периода и повышению продуктивности растительности. Подобные изменения повлекли перемены в динамике численности мелких млекопитающих: возросли частота и амплитуда волн численности (Киселева, 2026). Показано, что на такие изменения реагируют и другие виды млекопитающих — лось, кабан, косуля, лисица (Большаков, Корытин, 2014).

Скорость освоения мелкими млекопитающими (в том числе желтогорлой мышью) новых пространств во многом определяется ландшафтными особенностями территорий. Комплекс антропогенных воздействий можно рассматривать как самостоятельный фактор нарушения и фрагментации лесного покрова, в результате чего формируются условия для вселения новых видов. Известно, что в среде обитания низкого качества животные перемещаются с большей скоростью (Lyons et al., 2005). Исходя из этого утверждения можно ожидать, что при продвижении желтогорлой мыши в восточном и северном направлениях скорость будет сохраняться достаточно высокой и в ближайшее время вид достигнет окрестностей г. Екатеринбурга. По информации В.В. Стахеева (<https://rusmam.ru/data/view?id=287013>), *S. flavicollis* была обнаружена в г. Екатеринбурге еще в 2022 г. При этом для видовой идентификации использовано изображение зверька, размещенное на ресурсе iNaturalist. Автором снимка — к.б.н., старшим научным сотрудником ИЭРиЖ УрО РАН Д.В. Нестерковой — данная особь определена как *S. uralensis*. Заметим, что ключевые диагностические признаки, которые позволили бы надежно разделить эти два вида, на снимке не обнаружены. Более того, на Среднем Урале (в том числе в районе исследований) регистрируются находки малой лесной мыши с желтым пятном на горле. О подобных вариациях имеются сведения в литературе (напр., Громов, Ербаева, 1995). Следовательно, видовая верификация на основе внешних признаков является недостаточной, необходимо проанализировать краниальные, генетические, размерно-весовые показатели. Поэтому информацию об этой находке желтогорлой мыши в окрестностях г. Екатеринбурга считаем неподтвержденной.

Появление данного вида на исследуемом участке может быть связано с масштабной многолетней реконструкцией автодороги. Хорошо известно, что автомобильные магистрали, так же как и поймы, являются своеобразными коридорами, по которым наземные животные совершают дальние миграционные перемещения (Gustafsson, Hansson, 1997; Bennet, 2003). Не исключена (но маловероятна) версия случайного заноса вида с западного направления в ходе строительных работ.

Для лучшего понимания процессов временной динамики ареалов необходимо представлять историю их формирования. В европейской части современный ареал *S. flavicollis* сформировался в послеледниковую эпоху (в голоцене) в результате расселения животных из итало-балканского региона, где вид обитал во время позднеплейстоценового оледенения (Michaux et al., 2004). Согласно палеонтологическим данным, в течение плейстоцена и голоцена Урал был восточной границей распространения вида (Zykov, Izvarin, 2020). С середины голоцена до настоящего времени *S. flavicollis* постоянно

присутствует в составе фауны млекопитающих Южного Урала и юга Предуралья. В то же время на территории Среднего Урала и Предуралья ископаемые остатки вида встречаются редко и относятся к межледниковьям, датируются поздним плейстоценом (2 точки, близкие к микулинскому межледниковью, морская изотопная стадия 5e, рис. 1) и поздним голоценом. После сокращения территорий, занятых широколиственной флорой (Panova, Antipina, 2016; Лаптева и др., 2017), ареал вида значительно сократился до современных границ.

До недавнего времени (на основании голоценовых находок) считалось, что желтогорлая мышь обитала на территории Среднего Урала и Предуралья ~3100–4150 (Zykov, Izvarin 2020) и ~600–900 лет назад (Смирнов, 1993). Согласно новым данным (Изварин и др., 2025), возраст ископаемых остатков *S. flavicollis*, обнаруженных в Нижнесергинском районе Свердловской области (долина р. Серги), оценивается не старше 200–300 лет. Тогда здесь произрастали широколиственно-пихтово-еловые леса с липой, кленом и ильмом (Колесников и др., 1973), пригодные для обитания вида. Однако именно в этот период на Среднем Урале начинается интенсивное развитие промышленности, в первую очередь горнорудной и металлургической. Результатом антропогенной трансформации экосистем стало исчезновение исходных лесных фитоценозов, что, по мнению Е.П. Изварина с коллегами (2025), привело к исчезновению вида с данных территорий.

Важно отметить, что желтогорлые мыши из уральских популяций отличаются от европейских более крупными размерами коренных зубов (как самих зубов, так и длиной зубного ряда) и рядом морфологических особенностей, которые могут использоваться в качестве диагностических признаков (Зыков, 2024; Zykov, Izvarin, 2020). Установлено, что у ископаемых образцов вышеупомянутых *S. flavicollis* зубы соответствуют таковым у современных и голоценовых желтогорлых мышей Уральского региона. Размеры зубного ряда и моляров у найденного нами образца также соответствуют характеристикам, свойственным зверькам из уральских популяций.

Таким образом, молодая самка *S. flavicollis*, обнаруженная нами на территории Нижнесергинского района Свердловской области, — первая находка вида за 35 лет регулярных наблюдений за сообществами мелких млекопитающих, населяющих территории с разным уровнем техногенной трансформации лесных фитоценозов. Полученные результаты указывают на расширение ареала желтогорлой мыши в северо-восточном направлении и свидетельствуют о формировании новых локальных группировок вида в связи с современными климатическими и сукцессионными изменениями в регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Большаков В.Н.* Звери Урала. Свердловск: Средне-Уральское книжное издательство, 1977. 136 с.
2. *Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е.* и др. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 104 с.
3. *Большаков В.Н., Корытин Н.С.* Состояние популяций млекопитающих на Среднем Урале и факторы, определяющие их распространение и численность // *Экология*. 2014. № 6. С. 410–416. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060055>
4. *Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В.* и др. Многолетняя динамика лесной растительности в период снижения выбросов медеплавильного завода: результаты 25-летнего мониторинга // *Экология*. 2014. № 6. С. 448–458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
5. *Гордиенко Н.С.* Динамика фауны, населения и распространения водно-болотных птиц Южного Урала и Северного Казахстана в условиях внутривековых гидроклиматических колебаний // *Сибирская зоологическая конференция*. Новосибирск. 2004. С. 22–123.
6. *Громов И.М., Ербаева М.А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: зайцеобразные и грызуны. СПб.: Наука, 1995. 522 с.
7. *Демидов В.В., Демидова М.И.* Современное состояние фауны мелких млекопитающих Пермской области. Пермь: Пермский гос. ун-т, 1990. 35 с.
8. *Зыков С.В.* Ключи для определения представителей семейства Muridae (Rodentia) уральского региона по одонтологическим признакам // *Зоологический журнал*. 2024. Т. 103. № 5. С. 100–111. <https://doi.org/10.31857/S0044513424050102>
9. *Изварин Е.П., Зыков С.В., Фоминых М.А.* Желтогорлая мышь (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) – новый вид в фауне млекопитающих Свердловской области // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92. № 3. С. 371–374. <https://doi.org/10.7868/S0044513413010066>
10. *Изварин Е.П., Улитко А.И., Смирнов Н.Г.* Первая находка желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*, Muridae, Rodentia) на западном склоне Среднего Урала (скальный навес Старик, поздний голоцен) // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни*. 2025. Т. 524. № 1. С. 537–540. <https://doi.org/10.7868/S03034543X25050081>
11. *Киселева Н.В.* Новое местонахождение желтогорлой мыши на Южном Урале // *Фауна Урала и Сибири*. 2015. № 1. С. 141–147.
12. *Киселева Н.В.* Многолетний мониторинг численности лесных грызунов в Ильменском заповеднике // *Поволжский экологический журнал*. 2020. № 2. С. 248–256. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-248-256>
13. *Киселева Н.В.* Экспансия желтогорлой мыши *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834 на восток // *Трансформация экосистем*. 2026. Т. 9. № 1. С. 136–146. <https://doi.org/10.23859/estr-241213>
14. *Клевезаль Г.А.* Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 283 с.
15. *Колесников Б.П., Зубарева Е.П., Смолоногов Е.П.* Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
16. *Кривенко В.Г., Виноградов В.Г.* Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М.: Наука, 2008. 588 с.
17. *Кривенко В.Г.* Закономерности многолетних изменений численности и ареалов животных Северной Евразии [Электронный ресурс]. 2013. Режим доступа: <http://www.ecoexpertcenter.ru>
18. *Лаптева Е.Г., Зарецкая Н.Е., Косинцев П.А.* и др. Первые данные о динамике растительности Верхнего Прикамья в среднем и позднем голоцене // *Экология*. 2017. № 4. С. 267–276. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040096>
19. *Лисовский А.А., Стахеева В.В., Савельев А.П.* и др. Атлас распространения млекопитающих европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2025. 448 с.
20. *Максимов А.А.* Природные циклы: причины повторяемости экологических процессов. Л.: Наука, 1989. 236 с.
21. *Мухачева С.В.* Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие // *Экология*. 2021. № 1. С. 66–76. <https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
22. *Одум Ю.* Экология: В 2-х т. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 376 с.
23. *Оленев В.Г., Гузулина О.Р., Григоркина Е.Б.* Желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis* Muridae) – новый вид в фауне млекопитающих Ильменского заповедника (Челябинская обл., Южный Урал) // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2022. № 1. С. 108–122. <https://doi.org/10.31857/S1026347022010103>
24. *Опарин М.Л., Опарина О.С.* Изменение распространения мезофильных млекопитающих в степях Волго-Уральского междуречья в связи с изменением климата и антропогенным преобразованием ландшафтов // *Аридные экосистемы*. 2006. Т. 12. № 30–31. С. 28–38.

25. Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань: АН СССР, Казанский филиал, 1960. 468 с.
26. Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1993. 64 с.
27. Фадеева Т.В. Видовой состав и структура фаун млекопитающих северо-востока Пермского Предуралья: поздний плейстоцен — современность // Вестник Пермского федерального исследовательского центра. 2022. № 2. С. 64–77. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2022.2.7>
28. Формозов А.Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 172–194.
29. Хански И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. 2-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 340 с.
30. Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. 2-е изд. М.: Мысль, 1976. 349 с.
31. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
32. Элтон Ч. Экология наших животных и растений. М.: Иностранная литература, 1960. 230 с.
33. Ялковская Л.Э., Сибиряков П.А., Зыков С.В. Генетическая изменчивость желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melch., 1834, Muridae, Rodentia) на восточной границе ареала // Генетика. 2018. Т. 54. № 6. С. 629–638. <https://doi.org/10.7868/S001667581806005X>
34. Abt K.F., Bock W.F. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus* // *Acta Theriologica*. 1998. Vol. 43. No. 4. P. 379–389.
35. Amori G., Hutterer R., Kryštufek B. et al. *Apodemus flavicollis* (amended version of 2016 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T1892A197269879. 2021. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T1892A197269879.en>.
36. Angelstam P., Hansson L., Pehrsson S. Distribution borders of field mice *Apodemus*: the importance of seed abundance and landscape composition // *Oikos*. 1987. Vol. 50. No. 1. P. 123–130. <https://doi.org/10.2307/3565408>
37. Bennett A.F. *Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation*. 2nd ed. IUCN – The World Conservation Union. Gland and Cambridge. 2003. 254 p.
38. Brown C.J., O'Connor M.I., Poloczanska E.S. et al. Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change // *Global Change Biology*. 2016. Vol. 22. No. 4. P. 1548–1560. <https://doi.org/10.1111/gcb.13184>
39. Capizzi D., Luiselli L. Ecological relationships between small mammals and age of coppice in an oak-mixed forest in central Italy // *Revue d'Ecologie*. 1996. Vol. 51. No. 3. P. 277–291. <https://doi.org/10.3406/rev.1996.2209>
40. Drózd D. Food habits and food supply of rodents in the beech forest // *Acta Theriologica*. 1966. Vol. 11. No. 15. P. 363–384.
41. Fadeeva T., Lvovskiy L., Isakov V. New data on the northeastern border of the distribution of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in the Middle Urals // *8th European Congress of Mammalogy*. Ed. Borowski Z. Warsaw. 2019. P. 164.
42. Garnier J., Lewis M.A. Expansion under climate change: the genetic consequences // *Bulletin of Mathematical Biology*. 2016. Vol. 78. P. 2165–2185. <https://doi.org/10.1007/s11538-016-0213-x>
43. Gustafsson L., Hansson L. Corridors as a conservation tool // *Ecological Bulletins*. 1997. Vol. 46. P. 182–190.
44. Harris S., Morris P., Wray S., Yalden D. *A review of British mammals: population estimates and conservation status of British mammals other than cetaceans*. Joint Nature Conservation Committee. Peterborough. 1995. 183 p.
45. Lenoir J., Bertrand R., Comte L. et al. Species better track climate warming in the oceans than on land Jonathan // *Nature Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 4. No. 8. P. 1044–1059. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1198-2>
46. Lyons K.G., Brigham C., Traut B. Rare species and ecosystem functioning // *Conservation Biology*. 2005. Vol. 19. No. 4. P. 1019–1024. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x>
47. Michaux J.R., Libois R., Paradis E. et al. Phylogeographic history of the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 32. P. 788–798. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.018>
48. Panova N.K., Antipina T.G. Late Glacial and Holocene environmental history on the eastern slope of the Middle Ural mountains, Russia // *Quaternary International*. 2016. Vol. 420. P. 76–89. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.035>
49. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press. MD, Baltimore. 2005. 2142 p.
50. Zыков S.V., Izvarin E.P. Variations in dental morphologies of yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) from Nizhneirginsky Grotto sediments (Middle Urals) in a phylogeographical context // *Quaternary International*. 2020. Vol. 546. P. 152–159. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.11.007>

REFERENCES

1. Bol'shakov V.N. *Animals of the Urals*. Middle Ural Book Publishing House. Sverdlovsk. 1977. 136 с. (In Russ.)
2. Bol'shakov V.N., Balakhonov V.S., Benenson I.E. et al. *Small mammals of the Ural Mountains (Ecology of Mammals of the Urals)*. UB AS USSR Press, Sverdlovsk. 1986. 104 p. (In Russ.)
3. Bol'shakov V.N., Korytin N.S. The state of mammal populations in the Middle Urals and factors determining their distribution and numbers. *Russian Journal of Ecology*. 2014. No 6. P. 410–416. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060055> (In Russ.)
4. Vorobeychik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V. et al. Long-term dynamics of forest vegetation during the period of reduction of emissions from a copper smelter: results of 25-year monitoring. *Russian Journal of Ecology*. 2014. No. 6. P. 448–458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158> (In Russ.)
5. Gordienko N.S. Dynamics of fauna, population and distribution of waterbirds of the Southern Urals and Northern Kazakhstan under conditions of intra-century hydroclimatic fluctuations. *Siberian Zoological Conference*. Novosibirsk. 2004. P. 122–123. (In Russ.)
6. Gromov I.M., Erbajeva M.A. *The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents*. Zoological Institute of RAS Publishing. Leningrad. 1995. 522 p. (In Russ.)
7. Demidov V.V., Demidova M.I. *The Present State of the Fauna of Small Mammals of the Perm Region*. Perm State University Press, Perm. 1990. 35 p. (In Russ.)
8. Zykov S.V. Keys for identifying representatives of the Muridae (Rodentia) family of the Ural region based on dental characteristics. *Zoologicheskii Journal*. 2024. T. 103. No. 5. C. 100–111. <https://doi.org/10.31857/S0044513424050102> (In Russ.)
9. Izvarin E.P., Zykov S.V., Fominykh M.A. 2013. Yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) – a new species in the mammalian fauna of the Sverdlovsk oblast. *Zoologicheskii Journal*. 2013. Vol. 92. No. 3. P. 371–374. <https://doi.org/10.7868/S0044513413010066> (In Russ.)
10. Izvarin E.P., Ulitko A.I., Smirnov N.G. The first finding of yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*, Muridae, Rodentia) on the western slope of the Middle Urals (Starik rock shelter, late holocene). *Doklady Rossiiskoi Akademii Nauk. Nauki o zhizni*. 2025. Vol. 524. No. 1. P. 537–540. <https://doi.org/10.7868/S3034543X25050081> (In Russ.)
11. Kiseleva N.V. The New Location of the Yellow-Necked Mouse in the Southern Urals. *Fauna of the Urals and Siberia*. 2015. No. 1. P. 141–147. (In Russ.)
12. Kiseleva N.V. Long-term monitoring of the number of forest rodents in the Ilmensky Nature Reserve. *Povolzhskij èkologicheskij zhurnal*. 2020. No. 2. P. 248–256. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-2-248-256> (In Russ.)
13. Kiseleva N.V. Eastward range expansion of yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834. *Ecosystem Transformation*. 2026. Vol. 9. No. 1. P. 136–146. <https://doi.org/10.23859/estr-241213> (In Russ.)
14. Klevezal G.A. *Principles and methods for determining the age of mammals*. Moscow: KMK, 2007. 283 p. (In Russ.)
15. Kolesnikov B.P., Zubareva R.S., Smolonogov E.P. *Forest Growing Conditions and Forest Types of the Sverdlovsk Region*. UC USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk. 1973. 176 p. (In Russ.)
16. Krivenko V.G., Vinogradov V.G. *Birds of the aquatic environment and climate rhythms of Northern Eurasia*. Moscow: Nauka, 2008. 588 p. (In Russ.)
17. Krivenko V.G. Patterns of long-term changes in the numbers and ranges of animals in Northern Eurasia [Electronic resource]. 2013. Access mode: <http://www.ecoexpertcenter.ru> (In Russ.)
18. Lapteva E.G., Zaretskaya N.E., Kosintsev P.A. et al. First data on the middle to late Holocene dynamics of vegetation in the upper Kama region. *Russian Journal of Ecology*. 2017. Vol. 48. No. 4. P. 326–334. <https://doi.org/10.7868/S0367059717040096> (In Russ.)
19. Lisovsky A.A., Stakheeva V.V., Savelyev A.P. et al. *Atlas of distribution of mammals of the European part of Russia*. Moscow: KMK, 2025. 448 p. (In Russ.)
20. Maksimov A.A. *Natural cycles: reasons for the recurrence of ecological processes*. Leningrad. Nauka, 1989. 236 p. (In Russ.)
21. Mukhacheva S.V. Long-term dynamics of small mammal communities during the period of reduction of copper smelter emissions. 1. Composition, abundance and diversity. *Russian Journal of Ecology*. 2021. No. 1. P. 66–76. <https://doi.org/10.31857/S0367059721010108> (In Russ.)
22. Odum Yu. *Ecology*: in 2 vol. Moscow: Mir, 1986. 376 с. (In Russ.)
23. Olenov G.V., Gizullina O.R., Grigorkina E.B. The yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Muridae) is a new species in the mammal fauna of the Ilmensky Reserve (Chelyabinsk Region, Southern Urals). *Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series* 2022. No. 1. P. 108–112. <https://doi.org/10.31857/S1026347022010103> (In Russ.)
24. Oparin M.L., Oparina O.S. Changes in the distribution of mesophilic mammals in the steppes of the Volga-Ural interfluvium in connection with climate change and anthropogenic transformation of landscapes. *Arid ecosystems*. 2006. Vol. 12. No. 30–31. P. 28–38. (In Russ.)
25. Popov V.A. *Mammals of the Volga-Kama region: insectivores, bats, rodents*. Kazan Branch of the USSR Academy of Sciences, Kazan, USSR, 1960. 468 p. (In Russ.)

26. Smirnov N.G. *Small Mammals of the Middle Urals in Late Pleistocene and Holocene*. Nauka Press, Ekaterinburg. 1993. 64 p. (In Russ.)
27. Fadeeva T.V. Species composition and structure of mammal faunas in the north-east of the Permian Cis-Urals: late Pleistocene – modern times. *Perm Federal Research Centre Journal*. 2022. No. 2. P. 64–77. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2022.2.7> (In Russ.)
28. Formozov A.N. On the movement and fluctuations of the boundaries of the distribution of mammals and birds. *Geography of the population of terrestrial animals and methods of its study*. Moscow. Publishing house of the USSR Academy of Sciences, 1959. P. 172–194. (In Russ.)
29. Hanski I. *The Elusive World: Ecological Consequences of Habitat Loss*. Moscow: KMK Scientific Publications Association, 2010. 340 p. (In Russ.)
30. Chizhevsky A.L. *Earthly echo of solar storms*. 2nd ed. Moscow. Mysl, 1976. 349 p. (In Russ.)
31. Schwartz S.S. *Ecological patterns of evolution*. Moscow: Nauka, 1980. 278 p.
32. Elton C. *Ecology of animal and plant invasions*. Moscow. Inostrannaya literatura, 1960. 230 p. (In Russ.)
33. Yalkovskaya L.E., Sibiryakov P.A., Zikov S.V. Genetic variability in the yellow-necked field mouse (*Sylvaemus flavicollis* Melch., 1834, Muridae, Rodentia) at the eastern boundary of the range. *Russian Journal of Genetics*. Vol. 54. No. 6. P. 629–638. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S001667581806005X>
34. Abt K.F., Bock W.F. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriologica*. 1998. Vol. 43. No. 4. P. 379–389.
35. Amori G., Hutterer R., Kryštufek B. et al. *Apodemus flavicollis* (amended version of 2016 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species 2021*: e.T1892A197269879. 2021. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T1892A197269879>
36. Angelstam P., Hansson L., Pehrsson S. Distribution borders of field mice *Apodemus*: the importance of seed abundance and landscape composition. *Oikos*. 1987. Vol. 50. No. 1. P. 123–130. <https://doi.org/10.2307/3565408>
37. Bennett A.F. Linkages in the landscape: the role of corridors and connectivity in wildlife conservation. 2nd ed. *IUCN – The World Conservation Union*. Gland and Cambridge. 2003. 254 p.
38. Brown C.J., O'Connor M.I., Poloczanska E.S., et al. Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. *Global Change Biology*. 2016. Vol. 22. No. 4. P. 1548–1560. <https://doi.org/10.1111/gcb.13184>
39. Capizzi D., Luiselli L. Ecological relationships between small mammals and age of coppice in an oak-mixed forest in central Italy. *Revue d'Ecologie*. 1996. Vol. 51. No. 3. P. 277–291. <https://doi.org/10.3406/revec.1996.2209>
40. Drózd D. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. *Acta Theriologica*. 1966. Vol. 11. No. 15. P. 363–384.
41. Fadeeva T., Lvovskiy L., Isakov V. New data on the northeastern border of the distribution of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) in the Middle Urals. *8th European Congress of Mammalogy*. Ed. Borowski Z. Warsaw. 2019. P. 164.
42. Garnier J., Lewis M.A. Expansion under climate change: the genetic consequences. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2016. Vol. 78. P. 2165–2185. <https://doi.org/10.1007/s11538-016-0213-x>
43. Gustafsson L., Hansson L. Corridors as a conservation tool. *Ecological Bulletins*. 1997. Vol. 46. P. 182–190.
44. Harris S., Morris P., Wray S., Yalden D. A review of British mammals: population estimates and conservation status of British mammals other than cetaceans. *Joint Nature Conservation Committee*. Peterborough. 1995. 183 p.
45. Lenoir J., Bertrand R., Comte L. et al. Species better track climate warming in the oceans than on land Jonathan. *Nature Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 4. No. 8. P. 1044–1059. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1198-2>
46. Lyons K.G., Brigham C., Traut B. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*. 2005. Vol. 19. No. 4. P. 1019–1024. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x>
47. Michaux J.R., Libois R., Paradis E. et al. Phylogeographic history of the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the Near and Middle East. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 32. P. 788–798. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.018>
48. Panova N.K., Antipina T.G. Late Glacial and Holocene environmental history on the eastern slope of the Middle Ural mountains, Russia. *Quaternary International*. 2016. Vol. 420. P. 76–89. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.035>
49. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press. MD, Baltimore. 2005. 2142 p.
50. Zikov S.V., Izvarin E.P. Variations in dental morphologies of yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) from Nizhneirginsky Grotto sediments (Middle Urals) in a phylogeographical context. *Quaternary International*. 2020. Vol. 546. P. 152–159. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.11.007> (In Russ.)

Сведения об авторах

Светлана Валерьевна Мухачева — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация

e-mail: msv@ipae.uran.ru

<https://orcid.org/0000-0002-5114-4878>

Георгий Юрьевич Смирнов — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация

e-mail: smirnovgy@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-9221-1790>

Дарья Витальевна Полуэктова — аспирант, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация

e-mail: poluektova_dv@ipae.uran.ru

<https://orcid.org/0009-0006-3239-5440>

About the authors

Svetlana V. Mukhacheva — PhD of Sci. in Biology, senior researcher, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

e-mail: msv@ipae.uran.ru

<https://orcid.org/0000-0002-5114-4878>

Georgii Yu. Smirnov — PhD of Sci. in Biology, senior researcher, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

e-mail: smirnovgy@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0002-9221-1790>

Daria V. Poluektova — graduate student, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation

e-mail: poluektova_dv@ipae.uran.ru

<https://orcid.org/0009-0006-3239-5440>

Поступила в редакцию 15.04.2026

После доработки 05.05.2026

Принята к публикации 15.05.2026

Received April 15, 2026

Revised May 5, 2026

Accepted May 15, 2026