



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

Российская Академия Наук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ/ RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Том 105 № 6 ИЮНЬ

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. 6 June

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 6, 2026

Июнь

Морфологические особенности личиночных стадий трех видов нематод-теластоматид (<i>Rhabditida</i> , <i>Oxyuridomorpha</i> , <i>Thelastomatoidea</i> , <i>Thelastomatidae</i>) <i>Е.А. Соколова</i>	5
К изучению панцирных клещей рода <i>Elaphopppia</i> Balogh, 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae) <i>С.Г. Ермилов, А.А. Хаустов, Ж. Кончан</i>	21
Холодостойкость и северный предел распространения гребенчатого тритона (<i>Triturus cristatus</i> , Caudata, Amphibia) <i>Д.И. Берман, Н.А. Булахова, Е.Н. Мещерякова</i>	30
Особенности распространения, гнездовой биологии и кормового поведения розового скворца (<i>Pastor roseus</i> , Passeriformes, Aves) в Ставропольском крае <i>Л.В. Маловичко, Е.А. Коблик, А.Г. Резанов, А.А. Резанов</i>	40
Популяционный крах садовой овсянки (<i>Emberiza hortulana</i>) в Прибалтике и судьба этого вида в странах Европы <i>В.А. Паевский, А.П. Шаповал</i>	65
Соотношение хронографической и биотопической форм изменчивости в микропопуляциях обыкновенной бурозубки (<i>Sorex araneus</i> L., Eulipotyphla, Soricidae) на Южном Урале <i>А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Т.П. Коурова, М.В. Чибирик</i>	78
Относительное обилие и динамика популяции бурого медведя (<i>Ursus arctos</i>) на юго-востоке Сихотэ-Алиня (Дальний Восток России) <i>Г.П. Салькина, С.А. Колчин, Н.Я. Поддубная</i>	100
Социальные отношения желтых пеструшек (<i>Eolagurus luteus</i> , Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) в период формирования моногамных пар <i>В.В. Стрельцов, Е.В. Котенкова</i>	111
Влияние величины помета на формирование экстерьерных признаков у водяной полевки (<i>Arvicola amphibius</i> L., Cricetidae, Rodentia) <i>Г.Г. Назарова, Л.П. Проскурняк</i>	136

Юбилей

90 лет А.Ф. Емельянову! <i>В.М. Гнездилов, Д.Ю. Тишечкин, Д.Е. Щербаков</i>	144
--	-----

Contents

Volume 105, № 6, 2026

June

Morphological Peculiarities of Juvenile Stages of Three Thelastomatid Species (Rhabditida, Oxyuridomorpha, Thelastomatoidea, Thelastomatidae) <i>E.A. Sokolova</i>	5
Contribution to Knowledge of the Oribatid Mite Genus <i>Elaphoppia</i> Balogh, 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae) <i>S.G. Ermilov, A.A. Khaustov, J. Kontschán</i>	21
Cold Resistance and Northern Range Limit of the Great Crested Newt, <i>Triturus cristatus</i> (Caudata, Amphibia) <i>D.I. Berman, N.A. Bulakhova, E.N. Meshcheryakova</i>	30
Distribution, Breeding Biology, and Foraging Behavior of the Rosy Starling (<i>Pastor roseus</i> , Passeriformes, Aves) in the Stavropol Territory <i>L.V. Malovichko, E.A. Koblik, A.G. Rezanov, A.A. Rezanov</i>	40
The Population Crash of the Ortolan Bunting (<i>Emberiza hortulana</i>) in the Baltic Area and its Fate throughout Europe <i>V.A. Payevsky, A.P. Shapoval</i>	65
The Ratio of Chronographic and Biotopic Forms of Variation in Micropopulations of the Common Shrew (<i>Sorex araneus</i> L., Eulipotyphla, Soricidae) in the Southern Urals <i>A.G. Vasil'ev, I.A. Vasil'eva, T.P. Kourova, M.V. Chibiryak</i>	78
The Relative Abundance and Population Dynamics of the Brown Bear (<i>Ursus arctos</i>) in the Southeastern Sikhote-Alin Mountains (Russian Far East) <i>G.P. Salkina, S.A. Kolchin, N.Ya. Poddubnaya</i>	100
Social Relationships in Yellow Steppe Lemmings (<i>Eolagurus luteus</i> , Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) during the Formation of Monogamous Pairs <i>V.V. Streltsov, E.V. Kotenkova</i>	111
The Influence of Litter Size on the Formation of Exterior Traits in the Water Vole, <i>Arvicola amphibius</i> L. (Cricetidae, Rodentia) <i>G.G. Nazarova, L.P. Proskurnyak</i>	136

Anniversary

A.F. Emeljanov turned 90! <i>V.M. Gnezdilov, D.Yu. Tishechkin, D.E. Shcherbakov</i>	144
--	-----

УДК 576.895.132

DOI: 10.7868/S3034545626060014

Оригинальная статья

Морфологические особенности личиночных стадий трех видов нематод-теластоматид (Rhabditida, Oxyuridomorpha, Thelastomatoidea, Thelastomatidae)

Е.А. Соколова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

Москва, Российская Федерация

e-mail: guzeyeva@mail.ru

Аннотация. С помощью световой и сканирующей электронной микроскопии представлено оригинальное описание личинок III–IV стадий у нематод-теластоматид вида *Hammerschmidtella cristata* (Spiridonov, 1984), а также приведены расширенные и дополненные описания для личинок IV стадии *Leidynema delatorrei* Chitwood, 1932 и *L. portentosae* Van Waerebeke, 1978. Проведен сравнительный анализ морфологических и морфометрических особенностей личинок и взрослых особей. Наши наблюдения подтвердили, что половозрелые самцы *H. cristata* и *L. portentosae* (по кутикулярному вооружению покровов, строению стомы, пищевода и кишки, положению нервного кольца) сохраняют морфологические черты, соответствующие личинкам самок IV стадии развития. Перечисленные выше признаки у самцов этих двух видов являются доказательством педоморфоза, ярко выраженного среди Oxyuridomorpha (Leibersperger, 1960; Osche, 1960; Adamson, 1989).

Ключевые слова: личинки, педоморфоз, теластоматиды, *Hammerschmidtella cristata*, *Leidynema delatorrei*, *Leidynema portentosae*

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках госзадания (1023032000082-1-1.6.12 “Эволюция паразитических организмов и фундаментальные основы управления их популяциями” (FFER-2024-0027)).

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

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов, касающегося представленной работы.

Благодарности. Электронно-микроскопические работы были проведены с использованием оборудования ЦКП “Электронная микроскопия в науках о жизни” МГУ им. М.В. Ломоносова (УНУ “Трехмерная электронная микроскопия и спектроскопия”), ЦКП “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН (г. Москва) и ЦКП Дальневосточного центра электронной микроскопии ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток).

Автор искренне благодарна доценту кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова к.б.н. Ежовой Ольге Владимировне за оперативную помощь в восстановлении одного из графических рисунков; начальнику отдела энтомологии ГАУ “Московский зоопарк” Березину Михаилу Вячеславовичу за предоставление возможности работы с лабораторными культурами тараканов и своему учителю — заведующему лабораторией систематики и эволюции паразитов ИПЭЭ РАН д.б.н. Спиридонову Сергею Эдуардовичу за время, уделенное прочтению статьи, и конструктивные комментарии.

Ссылка для цитирования: Соколова Е.А. Морфологические особенности личиночных стадий трех видов нематод-теластоматид (Rhabditida, Oxyuridomorpha, Thelastomatoidea, Thelastomatidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 6. С. 5–20. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060014>

Morphological Peculiarities of Juvenile Stages of Three Thelastomatid Species (Rhabditida, Oxyuridomorpha, Thelastomatoidea, Thelastomatidae)

E.A. Sokolova

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russian Federation

e-mail: guzeyeva@mail.ru

Abstract. The third- and fourth stage-juveniles of the thelastomatid nematode *Hammerschmidtella cristata* (Spiridonov, 1984) have been described for the first time using light and scanning electron microscopy. Additionally, descriptions for the fourth-stage juveniles of *Leidynema delatorrei* Chitwood, 1932 and *L. portentosae* Van Waerebeke, 1978 are provided. The comparative analysis of morphological and morphometric peculiarities of juveniles and the adult stages is conducted. Our observations have shown that the mature males of *H. cristata* and *L. portentosae* retain morphological features corresponding to the fourth-stage female juveniles, as cuticular armament, structure of stoma, pharynx and intestine constituting a simple tube, and the nerve ring position. These male characters of these two species are evidence of paedomorphosis, which is clearly expressed among Oxyuridomorpha (Leibersperger, 1960; Osche, 1960; Adamson, 1989).

Keywords: *Hammerschmidtella cristata*, juveniles, *Leidynema delatorrei*, *Leidynema portentosae*, paedomorphosis, thelastomatids

Funding. This work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of the state assignment (1023032000082-1-1.6.12 “Evolution of Parasitic Organisms and Fundamental Principles of Managing Their Populations” (FFER-2024-0027)).

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

Conflict of interests. The author declares no conflicts of interest in the publication of this research.

Acknowledgements. Electron-microscopy studies were carried out at the Shared Research Facility “Electron Microscopy in Life Sciences” at MSU (Unique Equipment “Three-dimensional Electron Microscopy and Spectroscopy”), the Joint Usage Center “Instrumental Methods in Ecology” IEE RAS (Moscow) and the Far East Center of Electron Microscopy NSCMB FEB RAS (Vladivostok).

The author is sincerely grateful to Dr Olga V. Ezhova (MSU, Moscow) for her prompt assistance with one of the graphical drawings and to Mikhail V. Berezin (Moscow Zoo, Moscow) for the opportunity to work with laboratory cultures of cockroaches. The author is also grateful to the head of the Laboratory of Systematics and Evolution of Parasites IEE RAS, Dr Sergei E. Spiridonov, for taking the time to read the article and for providing constructive comments.

For citation: Sokolova E.A. Morphological Peculiarities of Juvenile Stages of Three Thelastomatid Species (Rhabditida, Oxyuridomorpha, Thelastomatoidea, Thelastomatidae). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 5–20 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060014>

ВВЕДЕНИЕ

Развитие нематод семейства Thelastomatidae Travassos, 1929, как и всех представителей инфраотряда Охуридоморфа (отряд Rhabditida *sensu* De Ley et Blaxter, 2002), прямое, т.е. без участия промежуточных хозяев (Adamson, 1989). Две первые личиночные стадии и две первые линьки протекают под оболочкой яйца. При этом после завершения формирования личинки I стадии, одновременно с линькой на II стадию, происходят резкое сокращение длины тела и переход в покоящееся состояние, в котором личинка II стадии пребывает до заглатывания ее хозяином (Спиридонов, 1983). Вторая линька наступает одновременно с проникновением в организм хозяина непосредственно перед выходом из яйцевой оболочки (Фам Ван Лык, Спиридонов, 1989; Todd, 1941, 1944). Таким образом, в просвете задней кишки хозяина можно наблюдать активно передвигающихся личинок III и IV стадий, а также половозрелых самцов и самок (Фам Ван Лык, Спиридонов, 1989; Cali, Mai, 1965; McCallister, Schmidt, 1983).

В силу особенностей развития этих нематод значительная часть исследований в разные годы была сконцентрирована на изучении их эмбриогенеза и первых двух личиночных стадий, формирующихся в яйце (Радкевич, 1871; Спиридонов, 1983; Фам Ван Лык, Спиридонов, 1989; de Magalhães, 1900; Dobrovolny, Ackert, 1934; Bozeman, 1942; Todd, 1941, 1944; McCallister, Schmidt, 1983, 1984; Adamson, Cleese, 1989; Yu, Crites, 1989; Ozawa et al., 2016). Впервые морфология личиночных особей теластоматид, еще без выделения отдельных онтогенетических стадий, была описана у самок *Leidynema appendiculata* (Leidy, 1850) (Dobrovolny, Ackert, 1934). Более детальная картина с четким определением пяти стадий постэмбрионального развития и выделением четырех линек между ними, а также краткие морфологические описания личинок обоих полов (преимущественно на IV стадии) были представлены для *Blatticola blattae* (Graeffe, 1860) (Фам Ван Лык, Спиридонов, 1989; Cali, Mai, 1965), *Protrellus dalei* Zervos, 1987 (Zervos, 1987) и *Thelastoma bulhoesi* (de Magalhães, 1990) (Ozawa et al., 2016). К настоящему времени имеются подробные описания личинок самок IV стадии для *Hammerschmidtella diesingi* (Hammerschmidt, 1838) (Lee, 1958) и *Th. retrovularis* Adamson, 1987 (Adamson, 1987), а также III и IV стадий для недавно описанного вида *Severianoia pachyiuli* Malysheva, Shmatko et Spiridonov, 2020 (Malysheva et al., 2020). Отдельные личиночные стадии кратко упоминались при описании новых видов, таких как *Tetleyus pericopti* Dale, 1964, *T. miersi* Dale, 1965, *T. clarki* Dale, 1965 и *Blatticola monandros* Zervos, 1983 (Dale, 1964, 1965; Zervos, 1983). Личинки III и IV стадий *Leidynema portentosa* Van

Waerebeke, 1978 впервые были независимо описаны в диссертационных работах С.Э. Спиридонова (1985) и Юй Сюн (Yu, 1987).

Изучение личиночного развития оксиуридоморф представляет научный интерес с точки зрения реконструкции эволюционных процессов у нематод и в особенности их перехода к паразитизму в задних отделах пищеварительной системы животных. Кишечные стадии этих нематод питаются бактериями и детритом из просвета кишечника, а их попадание в нового хозяина обеспечивается сложными адаптациями: многослойной оболочкой яйца, переходом личинки первой стадии в состояние покоя, способностью покоящейся личинки быстро активироваться при попадании в подходящего хозяина и приступать к питанию (Спиридонов, 1983; Фам Ван Лык, Спиридонов, 1989; Todd, 1941, 1944; Wharton, 1980). Две личиночные стадии, обитающие в кишечнике, так же как и взрослые особи, демонстрируют особые уникальные морфологические адаптации, изучение которых в филогении оксиуридоморф заслуживает особого внимания, тем более что сходные морфологические структуры обнаруживаются у личинок не самых близкородственных групп инфраотряда: и у оксиуридоморф позвоночных (Oxyuroidea), и у оксиуридоморф беспозвоночных (Thelastomatoidea).

В данной работе представлено оригинальное описание III–IV личиночных стадий для вида *Hammerschmidtella cristata* (Spiridonov, 1984), приведены расширенные и дополненные описания для личинок IV стадии *Leidynema delatorrei* Chitwood, 1932 и *L. portentosa*, а также проводится сравнительный анализ морфологических особенностей этих личинок и взрослых особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Hammerschmidtella cristata и *Leidynema portentosa* из задней кишки мадагаскарских тараканов *Gromphadorhina portentosa* (Schaum, 1853) и *L. delatorrei* из мадейских тараканов *Leucophaea maderae* (Fabricius, 1781) являются специфичными видами нематод для указанных хозяев, успешно культивируемых в лабораторных условиях.

Тараканы были предоставлены из инсектария Московского зоопарка.

Нематод, извлеченных из задней кишки насекомого, помещали в смесь 0.9% NaCl с 4% формалином и выдерживали над пламенем горелки до момента выпрямления их тела. Фиксированных червей переносили в раствор Зайнхорста (Seinhorst, 1959) и оставляли в термостате до полного выпаривания воды и спирта при температуре 37°C. Затем изготавливали постоянные глицериновые препараты с окантовкой из тонкого слоя парафина.

Масштабированные графические рисунки были выполнены с помощью рисовальной насадки к микроскопу Jena AMPLIVAL (Carl Zeiss, Германия). Измерения проводили с помощью линейки окуляр-микрометра.

При морфометрии теластоматид использовали следующие обозначения: n — общее число особей нематод; L — общая длина тела; индексы де Мана, где a — отношение длины к максимальному диаметру тела, b — отношение длины тела к длине пищевода и c — отношение длины тела к длине хвоста.

Для исследования наружных кутикулярных структур, нематод, предварительно фиксированных нагреванием, проводили в серии спиртов (смена растворов с повышающейся концентрацией — 7, 15, 30, 50, 70 и 96%) с последующим обезживанием ацетоном. Объекты высушивали методом “критической точки” в аппарате HCP-2 (Hitachi, Япония), монтировали на микроскопные столики-подложки и напыляли золотом в вакуумной ионно-распылительной установке SC502 (Bio-Rad, США) в атмосфере аргона при давлении 0.1 мм рт. ст. Образцы изучали, используя сканирующие электронные микроскопы (СЭМ) CamScan S2 (Cambridge Instruments, Великобритания), EVO 40 (Carl Zeiss, Германия) с ускоряющим напряжением 20 кВ и Tescan MIRA3 LMH (Tescan, Чешская Республика) с напряжением 10 кВ.

Исследования по изучению личиночных стадий теластоматид проводили преимущественно в 2007–2009 гг., дополнительные работы на СЭМ — в 2014 и 2021 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Hammerschmidtella cristata (Spiridonov, 1984)

Личинки самцов III стадии. Тело тонкое, с максимальным диаметром в передней трети (рис. 1а; табл. 1). Кольчатость выражена слабо: кутикулярные кольца уплощены. Латеральные крылья начинаются на уровне середины пищевода, заканчиваются в области анального отверстия. Хвостовой конец удлиненный.

Ротовое отверстие трехлопастное. Стома неглубокая, воронковидная. Пищевод занимает третью часть длины тела: корпус без расширения при основании, цилиндрический, размером 67–92 × 10–12 мкм; диаметр истмуса 7–9 мкм, бульбуса 15–23 мкм. Передняя часть средней кишки шириной до 28 мкм; в ее второй половине заметны крупные эпителиальные клетки.

Нервное кольцо расположено на границе корпуса пищевода с истмусом, на расстоянии от 65 до 89 мкм (рис. 1а).

Экскреторная система развита: состоит из пузыря овальной формы, 11 × 6 мкм, и H-образно расходящихся каналов; пора на уровне передней трети средней кишки (рис. 1а).

Половой зачаток представляет собой плотное скопление округлых недифференцированных клеток, находящихся латероventрально на границе средней и задней кишок (рис. 1а).

Личинки самок III стадии. Личинки самок морфологически сходны с личинками самцов (табл. 1). Тем не менее имеются следующие различия: стома в основании окружена прозрачным кольцом (рис. 1б); нервное кольцо расположено в последней трети корпуса пищевода, на расстоянии 92–97 мкм от головного конца; половой зачаток находится во второй половине тела, ближе к середине, субвентрально, представляет собой компактно заполненную округлыми клетками трубку с загибом на переднем конце и хорошо обозначенной концевой клеткой (рис. 1б).

Личинки самцов IV стадии (подготовка к линьке). Тело при максимальном диаметре в передней трети, вытянуто в длину (рис. 1г; табл. 1). Кутикула кольчатая, поверхность колец сильно уплощена. На уровне последней трети корпуса пищевода (102 мкм от головного конца) начинаются тонкие латеральные крылья. Хвостовой конец тонкий, удлиненный.

Головная капсула уплощенная, 12–13 × 7 мкм. В ротовом отверстии различимы три губные лопасти и амфиды. Стома узкая, глубиной до 10 мкм, при основании окружена прозрачным валиком (рис. 1д). Пищевод занимает третью часть длины тела. Корпус без утолщения, цилиндрический, размером 140–148 × 15 мкм, переходит в сравнительно длинный истмус (диаметром 8–10 мкм), который оканчивается округлым базальным бульбусом, диаметром 28–33 мкм. Спереди средняя кишка незначительно расширяется.

Нервное кольцо находится у основания корпуса пищевода, в 128–130 мкм от головного конца (рис. 1г).

В экскреторной системе, на расстоянии около 26 мкм от бульбуса, располагается крупный экскреторный пузырь, размером 12 × 9 мкм, от которого отходят четыре хорошо различимых канала (рис. 1г).

Половой зачаток прилегает сбоку к кишке (с правой стороны) (рис. 1г). Его дистальный конец загнут по направлению к латеральной стороне тела. В нем видны многочисленные ядра. В клоакальной области под личиночной кутикулой можно наблюдать закладку спиккулярного аппарата в виде тонких, слегка изогнутых светопреломляющих линий, рулѣк и папиллы.

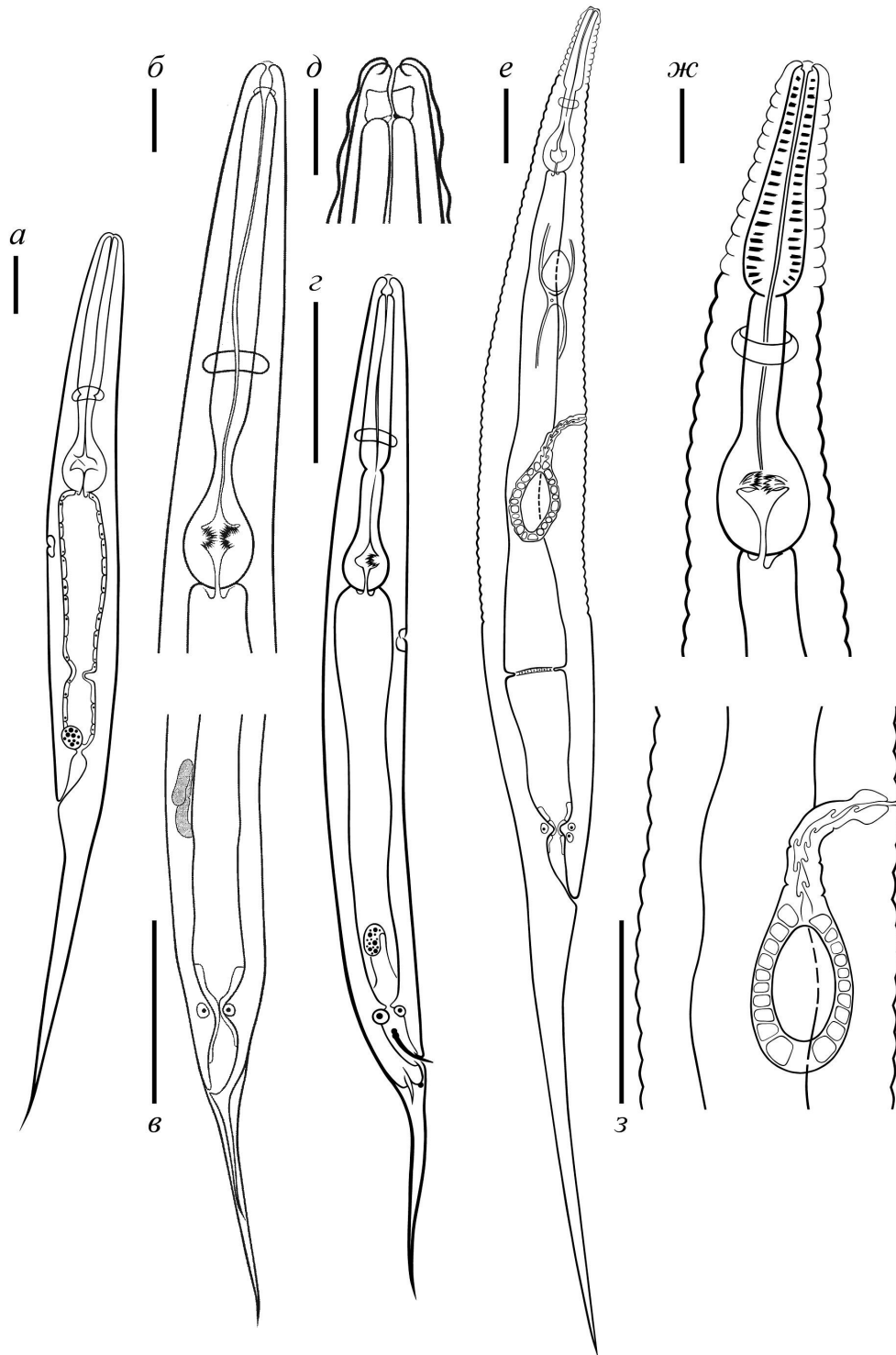


Рис. 1. *Hammerschmidtella cristata* (Spiridonov, 1984), световая микроскопия. Личинки III стадии. Самец: *a* – общий вид. Самка: *б* – головной конец, пищевод; *в* – половой зачаток. Личинки IV стадии. Самец: *з* – общий вид; *д* – головная капсула, стома. Самка: *е* – общий вид; *ж* – головной конец, пищевод; *з* – половой зачаток. Масштаб, мкм: *a* – 30; *б*, *ж* – 20; *в*, *е*, *з* – 60; *з* – 100; *д* – 15

Fig.1. *Hammerschmidtella cristata* (Spiridonov, 1984), light microscopy. Third-stage juveniles. Male: *a* – habitus. Female: *б* – anterior end, pharynx; *в* – genital primordium. Fourth-stage juveniles. Male: *з* – habitus; *д* – head capsule, stoma. Female: *е* – habitus; *ж* – anterior end, pharynx; *з* – genital primordium. Scale bars, μm : *a* – 30; *б*, *ж* – 20; *в*, *е*, *з* – 60; *з* – 100; *д* – 15

Таблица 1. Морфометрические показатели (мкм) личиночных стадий трех видов теластоматид
Table 1. Morphometry (µm) of juvenile stages of the three thelastomatid species

Вид	<i>L</i>	Диаметр тела	Длина пищевода	Расстояние до экскреторной поры	Длина хвоста	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
<i>Hammerschmidtella cristata</i> , Л3 самцы, <i>n</i> = 5	366 ± 38.3 (315–415)	31 ± 2.3 (28–33)	120 ± 12.9 (100–136)	151 ± 19.3 (125–166)	85 ± 13.5 (65–96)	11.7 ± 0.8 (10.6–12.6)	3.1 ± 0.2 (2.9–3.3)	4.4 ± 0.3 (4.1–5.0)
<i>Hammerschmidtella cristata</i> , Л3 самки, <i>n</i> = 2	375, 570	33, 43	163, 185	170, 215	71, 75	11.4, 13.3	2.3, 3.1	5.3, 7.6
<i>Hammerschmidtella cristata</i> , Л4 самцы, <i>n</i> = 3	653 ± 75.1 (580–730)	51 ± 3.6 (48–55)	202 ± 6.6 (195–208)	235–253	103 ± 7.5 (95–110)	12.8 ± 1.5 (11.8–14.6)	3.2 ± 0.3 (3.0–3.5)	6.4 ± 0.6 (6.0–7.1)
<i>Hammerschmidtella cristata</i> , Л4 самки, <i>n</i> = 8	929 ± 106.4 (790–1050)	73 ± 17.8 (50–95)	119 ± 4.6 (113–125)	193 ± 18.9 (168–218)	354 ± 23.3 (320–375)	13.0 ± 1.8 (10.8–15.8)	7.7 ± 0.7 (7.0–9.0)	2.7 ± 0.2 (2.5–3.0)
<i>Leidynema delatorrei</i> , Л4 самки, <i>n</i> = 2	1220, 1250	80, 95	210, 223	260, 365	415, 410	15.3, 13.2	5.8, 5.6	2.9, 3.1
<i>Leidynema portentosae</i> , Л4 самцы, <i>n</i> = 3	663 ± 51.3 (620–720)	70 ± 5.8 (63–73)	238 ± 35.1 (205–275)	277 ± 34.0 (250–315)	104 ± 1.2 (103–105)	9.5 ± 0.5 (9.0–10.0)	2.8 ± 0.2 (2.6–3.0)	6.4 ± 0.5 (6.0–7.0)
<i>Leidynema portentosae</i> , Л4 самки, <i>n</i> = 10	1550 ± 70.2 (1400–1600)	135 ± 14.5 (115–155)	310 ± 16.0 (285–330)	429 ± 7.5 (420–435)	561 ± 37.2 (480–590)	11.8 ± 1.3 (10.3–14.0)	5.0 ± 0.2 (4.8–5.3)	2.8 ± 0.1 (2.6–3.0)

Примечание. Для каждого вида указаны $\bar{X} \pm S$, в скобках минимум и максимум. Л3, Л4 – личинки III и IV стадий.
Note. $\bar{X} \pm S$, in brackets minimum and maximum. Л3, Л4 – the III and the IV-stage juveniles.

Личинки самок IV стадии. Тело длинное, резко сужается к головному и хвостовому концам (рис. 1е; табл. 1). Кутикула кольчатая, поверхность колец уплощенная, к середине тела высота их постепенно увеличивается. Латеральные крылья, максимальной ширины до 10 мкм, начинаются на расстоянии 82 мкм от головного конца (ближе к основанию истмуса) и заканчиваются на уровне анального отверстия. Хвост тонкий, длинный. Отверстия фазмид хорошо различимы в виде воронковидных углублений в 255 мкм от хвостового конца.

Головная капсула выражена слабо, шириной 10–13 мкм (рис. 1ж). Ротовое отверстие окружено восемью отчетливыми псевдолабиями (рис. 2а). На латеральных и медианных сторонах фронтальной плоскости этой капсулы имеются особые врезки — инцизуры, разделяющие их на четыре пары. Между псевдолабиями, расположенными латеро-вентрально и латеродорсально, находятся отверстия двух щелевидных амфидов, размером 0.6 мкм. Стома небольшая, глубиной 2 мкм, со слегка расширяющимися назад стенками (рис. 1ж). Булавовидный корпус составляет примерно половину длины пищевода — 59–65 мкм, расширяясь кзади, диаметр увеличивается от 7–10 мкм до 12–17 мкм. Узкий и длинный истмус, диаметром 8–10 мкм, переходит в округлый базальный бульбус, диаметром 20–33 мкм. Средняя кишка провентрикулюс не образует. В стенке задней части средней кишки имеется резкое сужение из группы светлых клеток, разделяющее ее на две части (рис. 1е).

Нервное кольцо располагается на истмусе, в 67–75 мкм от головного конца (рис. 1ж).

Экскреторная система полностью сформирована: в ней четко обозначены четыре расходящихся канала, между двумя направленными вверх, размещается прозрачный пузырь, 16–27 мкм в длину и 9–17 мкм в ширину (рис. 1е). Экскреторная пора находится примерно в 132 мкм от базальной части бульбуса, посередине кутикулярного кольца. Ее отверстие, диаметром около 1.3 мкм, окружает кутикулярная кайма (рис. 2б).

Половой зачаток залегает в субвентральном положении под кишкой, в первой половине тела (рис. 1е). На световом уровне хорошо различимо пузырьвидное образование, размером 52–83 × 20–30 мкм, окруженное толстой стенкой, состоящей из плотно прилегающих друг к другу клеток эллиптической формы (рис. 1з). На поверхности кутикулы, на границе двух колец, располагается складка (зачаток вульвы), шириной 10–12 мкм, прикрывающая более половины ширины кутикулярного кольца (рис. 2в).

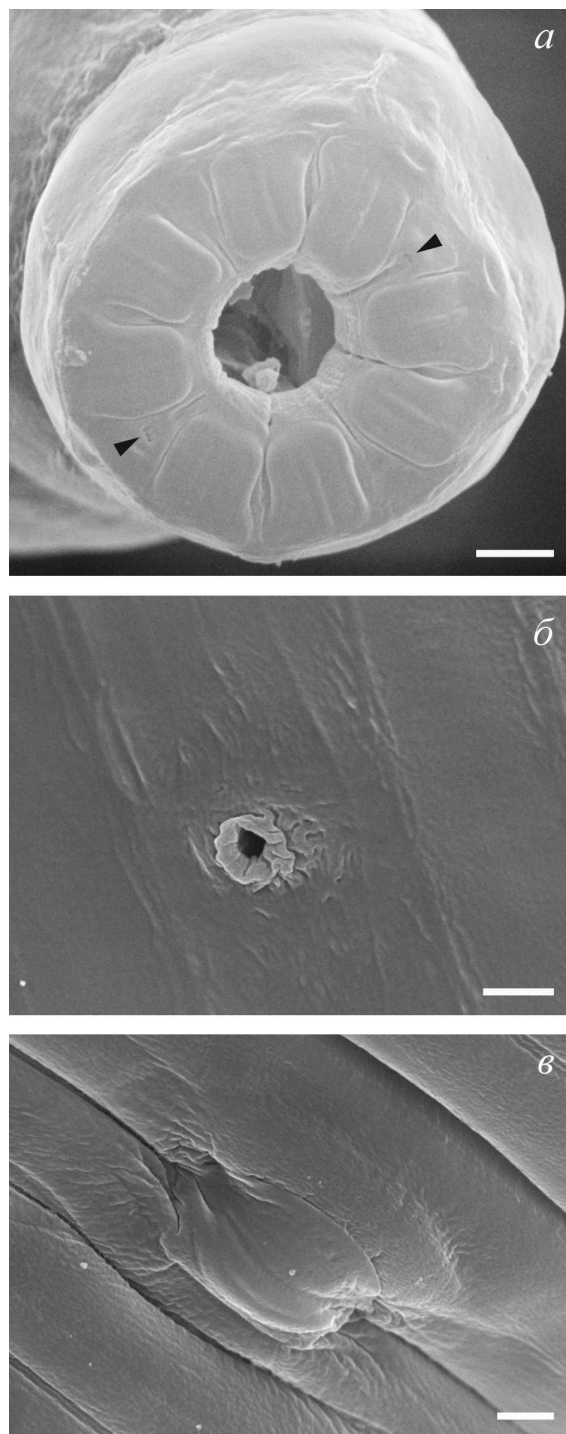


Рис. 2. *Hammerschmidtella cristata* (Spiridonov, 1984), СЭМ. Личинка самки IV стадии: а — головная капсула, ротовое отверстие, стрелками обозначены щелевидные амфиды; б — экскреторная пора; в — зачаток вульвы. Масштаб 3 мкм

Fig. 2. *Hammerschmidtella cristata* (Spiridonov, 1984), scanning electron microscopy. Fourth-stage female juvenile: а — head capsule, mouth opening, black arrowheads show slit-like amphids; б — excretory pore; в — vulval primordium. Scale bars 3 μ m

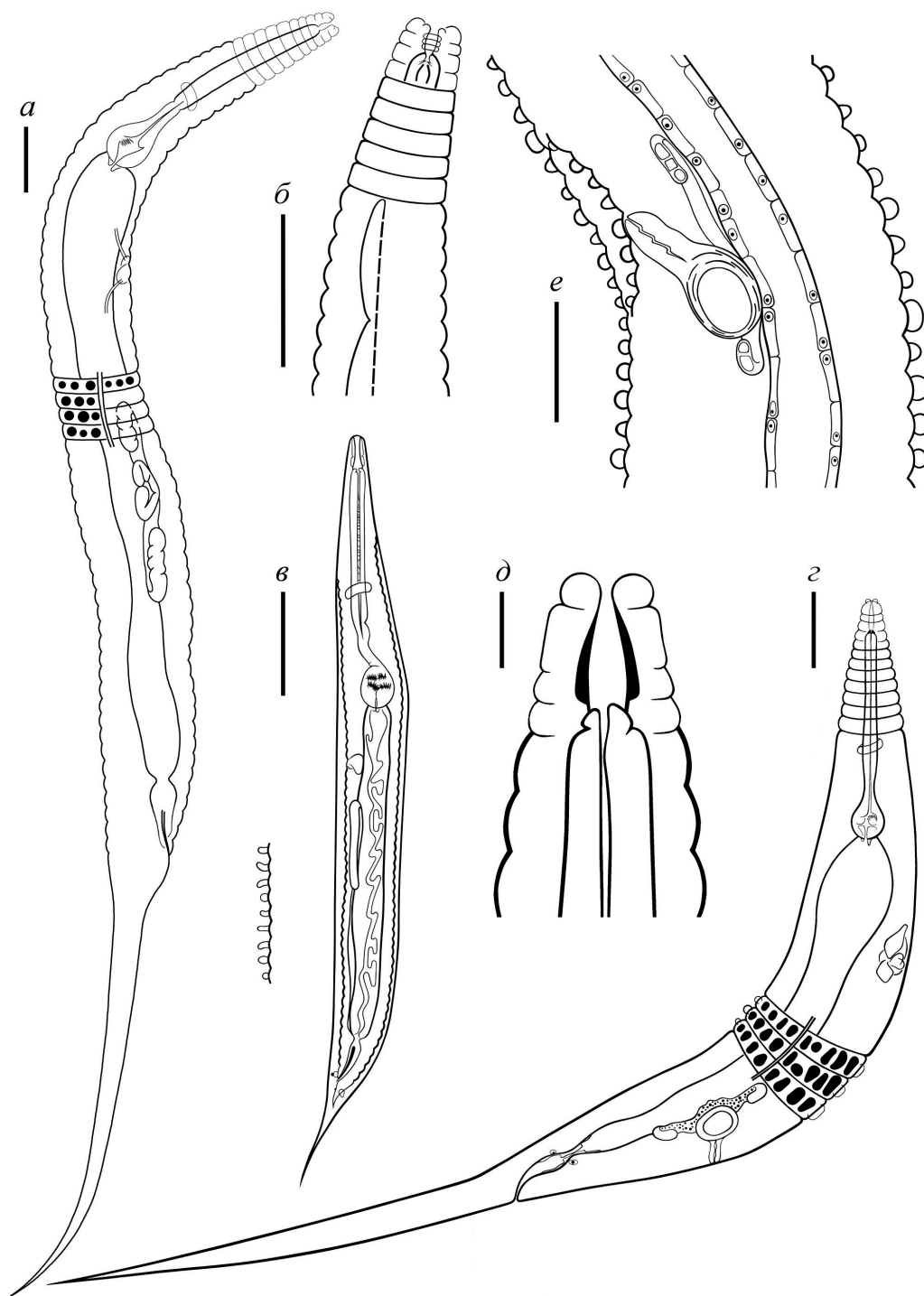


Рис. 3. *Leidyneria delatorrei* Chitwood, 1932, световая микроскопия. Личинка самки IV стадии: *a* – общий вид; *б* – головной конец, стома, восемь гладких кутикулярных колец, короткие передние латеральные крылья и начало основных крыльев. *Leidyneria portentosa* Van Waerebeke, 1978, световая микроскопия. Личинки IV стадии. Самец: *в* – общий вид. Самка: *г* – общий вид; *д* – головная капсула, стома; *е* – половой зачаток. Масштаб, мкм: *a*, *б*, *е* – 50; *в*, *г* – 100; *д* – 10

Fig. 3. *Leidyneria delatorrei* Chitwood, 1932, light microscopy. Fourth-stage female juvenile: *a* – habitus; *б* – anterior end, stoma, eight smooth cuticular rings, short anterior lateral alae and the start of main lateral alae. *Leidyneria portentosa* Van Waerebeke, 1978, light microscopy. Fourth-stage juveniles. Male: *в* – habitus. Female: *г* – habitus; *д* – head capsule, stoma; *е* – genital primordium. Scale bars, μm : *a*, *б*, *е* – 50; *в*, *г* – 100; *д* – 10

Leidynema delatorrei Chitwood, 1932

Личинки самок IV стадии. Тело веретеновидное, с максимальным диаметром посередине (рис. 3а; табл. 1). Кутикула кольчатая на протяжении всей его длины, средняя высота колец 10–11 мкм. На переднем конце четко обозначены восемь сравнительно уплощенных колец, размеры которых постепенно увеличиваются по высоте и диаметру кзади: так, диаметр первого кольца составляет 20 мкм, его высота 5 мкм, размеры последнего — $37\text{--}38 \times 8$ мкм соответственно (рис. 3б). У всех последующих колец с дорсальной и вентральной сторон обнаруживаются выступы в виде округлых бугорков. С 9-го по 13-е кутикулярные кольца находится пара коротких передних крыльев, с 14-го начинаются собственно латеральные крылья, которые тянутся вдоль тела и заканчиваются на уровне анального отверстия. На хвостовой конец приходится третья часть длины тела.

Головная капсула уплощенная, в высоту 6–7 мкм, по ширине равна первому кутикулярному кольцу (рис. 4). Имеется небольшое выступающее около-ротовое кольцо, 8×3 мкм, несущее щелевидные амфиды. Стома цилиндрическая, $11\text{--}13 \times 5$ мкм, окружена тремя оптически светлыми кольцевыми структурами (рис. 3б). Пищевод представлен трубковидным корпусом, $145\text{--}158 \times 15$ мкм, истмусом и базальным бульбусом, диаметром 13 и $38\text{--}40$ мкм

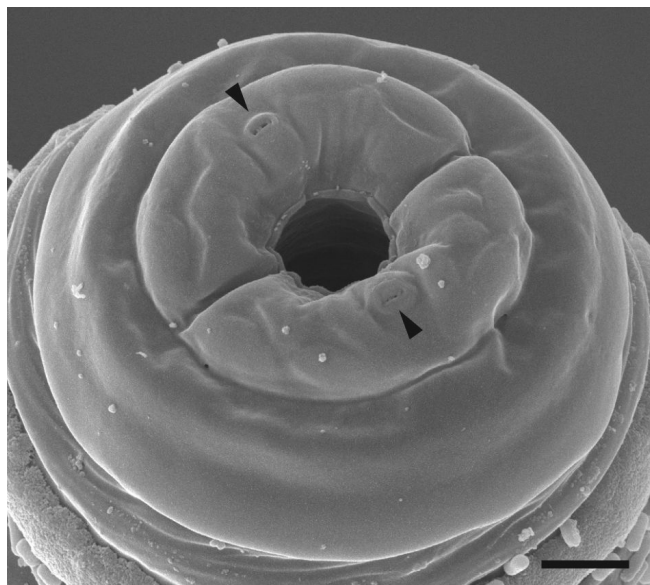


Рис. 4. *Leidynema delatorrei* Chitwood, 1932, СЭМ. Личинка самки IV стадии: головная капсула, ротовое отверстие, стрелками обозначены щелевидные амфиды. Масштаб 2 мкм

Fig. 4. *Leidynema delatorrei* Chitwood, 1932, scanning electron microscopy. Fourth-stage female juvenile: head capsule, mouth opening, black arrowheads show slit-like amphids. Scale bar 2 μm

соответственно. Передняя часть средней кишки образует провентрикулюс, шириной 60 мкм. Затем она заметно сужается, тянется вдоль тела и на границе с задней кишкой оканчивается небольшим расширением. Анальное отверстие щелевидное.

Нервное кольцо находится у основания корпуса пищевода, на расстоянии 133 мкм от головного конца (рис. 3а).

В экскреторной системе видны расходящиеся каналы и пузырь неправильной формы, 27×17 мкм, который плотно примыкает к средней кишке; экскреторная пора располагается кзади от провентрикулюса (рис. 3а).

Половой зачаток, длиной 118–120 мкм, залегает вентрально посередине тела: состоит из двух противоположно направленных ветвей яичников с загнутыми концами (рис. 3а). Зачаток вульвы не обнаружен.

Leidynema portentosae Van Waerebeke, 1978

Личинки самцов IV стадии (подготовка к линьке). Тело веретеновидное (рис. 3в; табл. 1). Максимальный диаметр отмечен в первой половине, в области базального бульбуса. Внешняя кутикула гладкая, без латеральных крыльев; закладывающаяся под ней новая — кольчатая, несущая на каждом кольце по несколько крупных выступов неправильной формы, высотой до 10 мкм, и три пары крыльев. Хвост удлиненный, тонкий, заостренный на конце; под личиночной кутикулой виден формирующийся хвостовой конец, свойственный половозрелым самцам.

Головная капсула не обособлена. На лабиальных выступах ротового отверстия латерально располагаются амфиды. Стома цилиндрическая, размером 33×11 мкм, окружена двумя массивными кольцами, высотой 18 и 10 мкм (рис. 3в). Пищевод длинный, на него приходится третья часть длины тела. Средняя кишка, не образуя расширений, занимает в поперечнике половину диаметра тела.

Нервное кольцо находится в последней трети корпуса пищевода, ближе к его основанию, на расстоянии от 118 до 158 мкм от головного конца (рис. 3в).

В экскреторной системе хорошо выражен прозрачный пузырь, прилегающий к стенке средней кишки в ее передней трети (рис. 3в).

Так как представленные особи находятся в преддверии последней линьки, то их половая система имеет почти завершенное развитие. В зачатке различимы длинная, залегающая под кишкой и представляющая будущий семенник, соматическая часть гонады с загибом на переднем конце, спиккула и папиллы (рис. 3в).

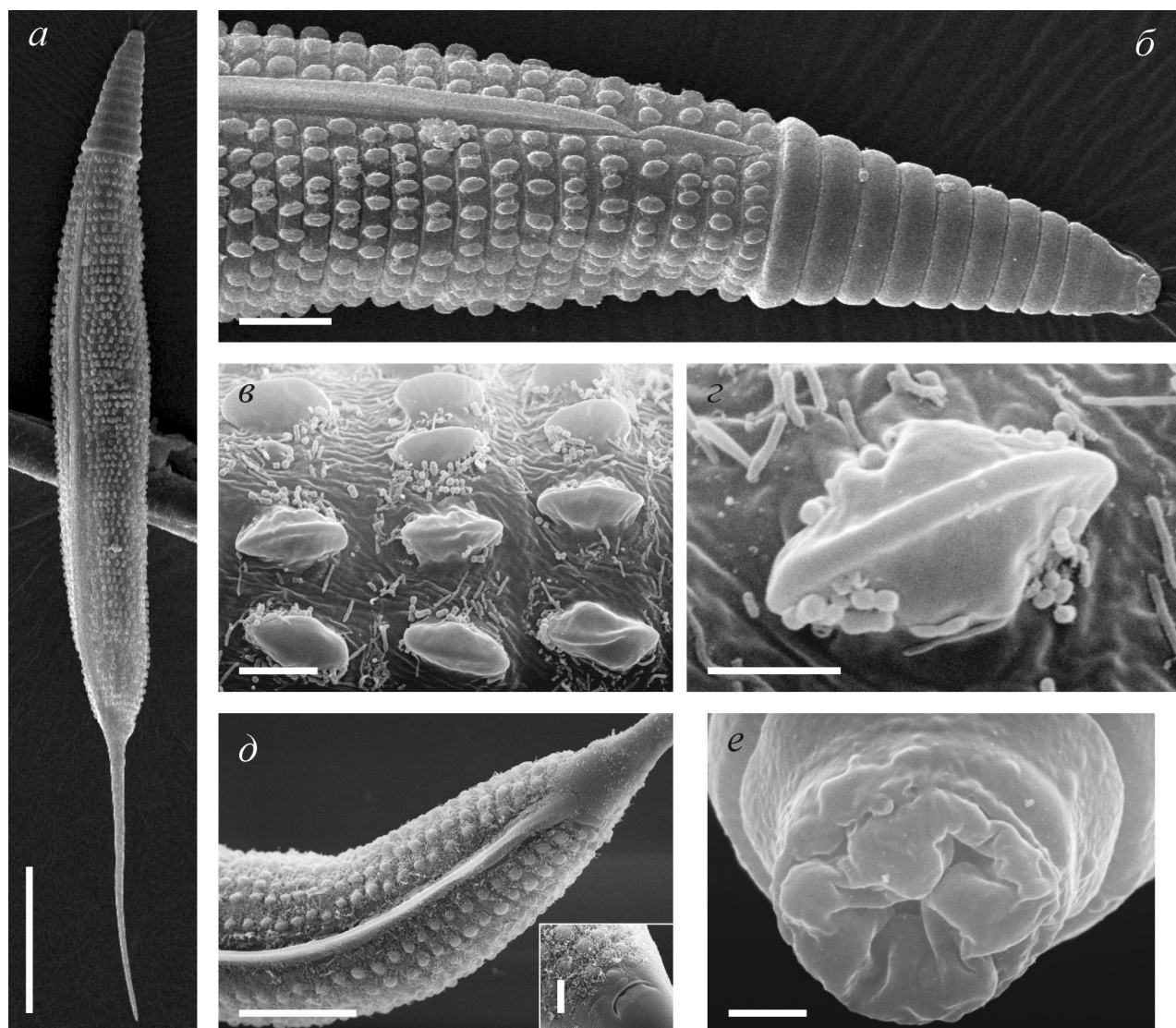


Рис. 5. *Leidyneia portentosa* Van Waerebeke, 1978, СЭМ. Личинка самки IV стадии: *a* — общий вид; *б* — головной конец, 11 гладких кутикулярных колец, кутикулярные выступы, короткие передние латеральные крылья и начало основных крыльев; *в*, *г* — кутикулярные выступы; *д* — хвостовой конец, окончание латеральных крыльев, вставка: анальное отверстие серповидной формы; *е* — головная капсула, ротовое отверстие. Масштаб, мкм: *a* — 100; *б* — 20; *в* — 6; *г*, *е* — 3; *д* — 60, вставка — 10

Fig. 5. *Leidyneia portentosa* Van Waerebeke, 1978, scanning electron microscopy. Fourth-stage female juvenile: *a* — habitus; *б* — anterior end, 11 smooth cuticular rings, cuticular projections, short anterior lateral alae and the start of main lateral alae; *в*, *г* — cuticular projections; *д* — posterior end, end of main lateral alae, insert: crescent-shaped anal opening; *е* — head capsule, mouth opening. Scale bars, μm : *a* — 100; *б* — 20; *в* — 6; *г*, *е* — 3; *д* — 60, insert — 10

Личинки самок IV стадии. Тело вытянуто в длину, веретеновидное (рис. 3г, 5а; табл. 1). Кутикула кольчатая по всей длине тела. На переднем конце выделяются 11 сравнительно выпуклых колец (рис. 5б). Последующие кольца несколько уплощены и каждое на своей поверхности, как с дорсальной, так и вентральной стороны, несет расположенные в ряд, четко обособленные друг от друга, кутикулярные выступы в виде полукруглых пластинок, высотой до 6 мкм (рис. 5в, 5г).

С 12-го (на границе с 13-м) по 15-е кутикулярные кольца латерально размещается пара коротких передних крыльев (рис. 5б); основная поверхность крыльев начинается с 16-го кольца и заканчивается на уровне анального отверстия (рис. 5д, 5д вставка). Крылья личинок шириной 13–17 мкм. Хвостовой конец игловидный, длиной около трети самой нематоды.

Головная капсула цилиндрическая, высотой 15 и диаметром 22 мкм, не превышающим диаметр первого кутикулярного кольца (рис. 5е). Губной

отдел, окружающий ротовое отверстие, выступающий. Стома узкая и глубокая ($22-24 \times 4-5$ мкм), в полость вдаются лопастевидные выступы (рис. 3д). Корпус пищевода цилиндрический, размером $230 \times 18-23$ мкм (рис. 3е). Отчетливой границы между корпусом и истмусом нет, последний переходит в округлый базальный бульбус, диаметром $43-49$ мкм. Передняя часть средней кишки представлена провентрикулюсом, шириной 70 мкм. Затем она трубкой тянется вдоль всего тела и на границе с задней кишкой также оканчивается расширением до 40 мкм (поствентрикулюсом). Задняя кишка открывается наружу анальным отверстием серповидной формы с краями, обращенными к оконечности хвоста (рис. 5д вставка).

Нервное кольцо находится во второй половине корпуса пищевода, на расстоянии $155-170$ мкм от головного конца (рис. 3е).

В экскреторной системе хорошо различимы четыре канала и экскреторный пузырь, размером $28-32 \times 24$ мкм (рис. 3е). Пора размещается на уровне передней трети средней кишки, кзади от провентрикулюса, на границе двух колец, и представляет собой отверстие, диаметром 3 мкм, окруженное кутикулярной каймой, 4×6 мкм.

Половой зачаток расположен под кишкой во второй половине тела, заметно сдвинут назад (рис. 3е). Его длина варьирует от 112 до 167 мкм. В зачатке уже довольно четко обозначены две противоположно направленные ветви яичников. Концы их загнуты к вульварному отверстию. Между ветвями залегает

прозрачная пузыревидная структура, размером $33-63 \times 20-38$ мкм. Вульварное отверстие на поверхности кутикулы еще не оформлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение основных морфометрических показателей III и IV личиночных и взрослой стадий у изученных нами трех видов теластоматид демонстрирует смещение основного роста на последнюю V стадию развития (табл. 1, 2) (Гузеева, Спиридонов, 2009; Chitwood, 1932; Leibersperger, 1960; Van Waerebeke, 1978). Рост значений индексов де Мана b и c у личинок самцов IV стадии *H. cristata* и *L. portentosa* означает, что наиболее интенсивный рост приходится на трофико-сенсорный и трофико-генитальный отделы тела.

На поверхности кутикулы личинок самок IV стадии *L. delatorrei* и *L. portentosa*, в отличие от половозрелых самок, с дорсальной и вентральной сторон располагаются выступы в виде бугорков и полукруглых пластинок (рис. 3а, 3г, 5а–5г). Подобное кутикулярное вооружение, характеризующееся округлыми дорсальными и столбчатыми вентральными выступами, обнаруживается у самцов *L. portentosa* (Van Waerebeke, 1978: P. 161 – Fig. 5D; Reif et al., 2005: P. 334 – Fig. 7), тогда как у самцов *L. delatorrei* отмечаются только своеобразные “ребрышки” на первых $14-15$ кольцах головного конца (Chitwood, 1932: P. 34 – Fig. 29; Leibersperger, 1960: S. 118 – Abb. 33a).

Таблица 2. Средние морфометрические показатели взрослых стадий трех видов теластоматид по данным первоописаний

Table 2. Average morphometric parameters of adult stages of the three thelastomatid species according to their original descriptions

Вид	Пол	L	Диаметр тела	Длина пищевода	Длина хвоста	a	b	c
<i>H. cristata</i> (по: Гузеева, Спиридонов, 2009)	Самцы	622 (530–775)	51 (35–68)	110 (98–120)	67 (57–85)	12.4 (9.3–16.4)	5.7 (4.6–7.1)	9.5 (6.5–12.4)
	Самки	1967 (1620–2250)	164 (120–230)	334 (300–378)	549 (450–660)	12.3 (9.8–13.9)	5.9 (5.1–6.4)	3.6 (3.1–4.3)
<i>L. portentosa</i> (по: Van Waerebeke, 1978)	Самцы	960 (810–1060)	75 (60–82)	303 (270–328)	13 (11–16)	11.9 (11.3–12.5)	3.2 (3.0–3.4)	74 (63–83)
	Самки	2080 (1850–2440)	178 (130–208)	526 (460–598)	614 (510–840)	11.7 (10.3–14.3)	4 (3.8–4.2)	3.4 (3.0–3.7)
<i>L. delatorrei</i> (по: Chitwood, 1932)	Самцы	900	60	189	11	15	4.8	81.8
	Самки	3400–3780	335–450	506–570	700–718	9.2	6.7	5.1

Примечание. У *L. delatorrei* измерения приведены для одного самца; для самок индексы де Мана a , b и c были рассчитаны по средней арифметической двух крайних величин длины и диаметра тела, длины пищевода и хвоста.

Note. In *L. delatorrei* measurements are given for one male; for females de Man indices a , b and c were calculated based on the arithmetic mean of the two extreme values of body length and its diameter, pharynx length and tail.

Латеральные крылья у личинок самок IV стадии *L. portentosaе* не оканчиваются характерными для взрослых особей этого вида остроконечными выступами (Reif et al., 2005: P. 333 — Fig. 6). Также на данной стадии у двух рассматриваемых видов лейдином, подобно самцам, имеется пара коротких передних крыльев, разделенных тонкой перепонкой от собственно латеральных крыльев (рис. 3б, 5б).

Нами установлено, что наибольшее сходство в строении стомы (*L. portentosaе*) или стомы и пищевода (*H. cristata* и *L. delatorrei*) личинок самок IV стадии проявляется с самцами, а в организации стомы личинок самцов IV стадии (*H. cristata*) — с III личиночной стадией самок.

Самки рода *Leidynema* характеризуются наличием в передней части средней кишки ярко выраженного зобовидного выступа (Chitwood, 1932; Leibersperger, 1960; Van Waerebeke, 1978). Первые наблюдения за формированием дивертикула были представлены при изучении жизненного цикла *L. appendiculata* (Dobrovolny, Ackert, 1934). Вероятно, закладка данной структуры происходит в онтогенезе поздно, и ее финальное преобразование приходится на взрослую V стадию развития, так как наши наблюдения показывают, что личинки самок IV стадии *L. delatorrei* и *L. portentosaе* лишены зоба. Нет его и у самцов этих нематод.

Описывая морфологию *H. diesingi*, Ли (Lee, 1958: P. 435 — Figs 6–8) обнаружил у самцов и личинок самок IV стадии в стенке средней кишки сужение из группы светлых клеток (clear cells), расположенных в один ряд. В отличие от кишечных клеток, они не содержали включений, интенсивно окрашивающихся гематоксилином, и не несли на своей внутренней поверхности сплошной бациллярный слой (bacillary layer). Наблюдения за живой личинкой показали, что данная структура выполняла функцию сфинктера, разделяя содержимое кишки. Личинки самок IV стадии *H. cristata* на уровне последней трети кишки также имеют отчетливую перетяжку из светлых клеток (рис. 1е).

У взрослых самок *H. cristata*, *L. appendiculata* и *L. portentosaе* происходит значительное удлинение средней кишки с образованием петли или нескольких петель в ее задней части, тогда как у личинок и самцов она представляет собой прямолинейную трубку (Гузеева, Спиридонов, 2009; Chitwood, 1932; Dobrovolny, Ackert, 1934; Van Waerebeke, 1978).

Положение нервного кольца у всех трех видов личинок самок IV стадии соответствует таковому у половозрелых самцов, а положение нервного кольца у личинок самцов IV стадии — личинкам самок III стадии (*H. cristata*). Наши наблюдения совпадают с описанием Ли (Lee, 1958), приведенным для личинок самок IV стадии *H. diesingi*.

В целом у изученных в настоящей работе личинок IV стадии лейдином и хаммершмидтиеллы экскреторная система имеет завершенное Н-образное строение и, вероятно, ее финальное преобразование после четвертой линьки состоит в формировании кутикулярного утолщения самого отверстия экскреторной поры. Так, в отличие от самок *L. portentosaе*, у которых пора находится на оконечности пальцевидного выпячивания кутикулярного кольца (Van Waerebeke, 1978: P. 159 — Figs 4A, 4F; Reif et al., 2005: P. 333 — Fig. 2), у личинок самок IV стадии она обнаруживается на границе двух колец между четырьмя гребнями и окружена кутикулярной каймой. Юй Сюн (Yu, 1987) отметил схожее строение экскреторной поры у личинок IV стадии обоих полов со взрослыми самцами.

У личинок самок *L. appendiculata* половой зачаток был описан как небольшое скопление ярких клеток, окрашенных использовавшимися в работе специальными красителями (Dobrovolny, Ackert, 1934), а для *H. diesingi* приводились только указание на расположение этого зачатка в передней половине тела и схематическое изображение на графическом рисунке (Lee, 1958: P. 435 — Fig. 5). Очень кратко половые зачатки были описаны у личинок обоих полов *B. blattae* (Фам Ван Лык, Спиридонов, 1989; Cali, Mai, 1965), *B. monandros* (Zervos, 1983) и *P. dalei* (Zervos, 1987). Довольно подробно половой зачаток был прорисован, измерен и описан у личинок самок IV стадии *Th. retrovulvaris* (Adamson, 1987: P. 2750 — Figs 3B, 3C). У личинок III стадии *H. cristata* уже оказывается возможным различить пол, во многом благодаря хорошо обозначенному местоположению половых зачатков будущих самцов и самок. Половые зачатки личинок самок IV стадии двух исследуемых видов *Leidynema* в целом сходны с половой системой взрослых особей: каждый из них имеет две противоположно направленные ветви будущих яичников с загибами на обоих концах; зачаток вульварного отверстия на поверхности кутикулы автором не обнаружен. Спиридонов (1985) и Юй Сюн (Yu, 1987) также не фиксировали его наличие при изучении тонкой морфологии поверхности тела личинок самок IV стадии *L. portentosaе* с помощью сканирующей электронной микроскопии. У *L. portentosaе*, как и у *H. cristata*, имеется своеобразная пузыревидная структура, окруженная толстой, по-видимому, мышечной стенкой; похожая структура была изображена и у *Th. retrovulvaris* (Adamson, 1987: P. 2750 — Fig. 3C). СЭМ-снимок зачатка вульвы *H. cristata* демонстрирует, что ее отверстие еще замкнуто и не связано с внешней средой (рис. 2е); характерная для этого вида щелевидная форма приобретает в результате последней линьки (Гузеева, Спиридонов, 2009).

У личинок самцов *B. monandros* и *P. dalei* Зервос (Zervos, 1983, 1987) отмечала наличие спикеры при отсутствии семенника. Юй Сюн (Yu, 1987) в своих наблюдениях за личинками самцов IV стадии *L. portentosaе* указывал на значительное удлинение полового зачатка по сравнению с предыдущей стадией и достижение им почти полной длины к моменту начала четвертой линьки, во время которой половая трубка, спикера и рулѣк¹ были отчетливо различимы. У личинок самцов IV стадии *H. cristata* и *L. portentosaе*, находящихся перед финальной линькой, под личиночной кутикулой уже можно наблюдать активно растущий семенник, спикеры, рулѣк (у *H. cristata*), папиллы и короткий шиповидный филламент хвостового конца, свойственный взрослым самцам этих двух видов (рис. 1з, 3в). Вероятно, данные структуры формируются к концу четвертой личиночной стадии, что указывает на более быстрое развитие половой системы у самцов, чем у самок, у которых ее основное развитие как раз только начинается во время последней четвертой линьки: это позволяет самцам

оплодотворить уже имеющихся в задней кишке хозяина половозрелых самок (Yu, 1987).

Представленные выше наблюдения могут рассматриваться как подтверждение гипотезы о сохранении бѳльшого количества примитивных личиночных черт в строении самцов оксиурид, по сравнению со взрослыми особями самок (Osche, 1960; Adamson, 1989). Такие признаки, соответствующие, как правило, личинкам самок IV стадии, обнаруживаются в кутикулярном вооружении покровов, строении стомы, пищевода и кишки в виде простой трубки, а также положении нервного кольца. Таким образом, для самцов исследованных нами видов теластоматид (*H. cristata* и *L. portentosaе*) характерен ярко выраженный у Охуридоморфа педоморфоз (прогенез), при котором наиболее интенсивное развитие получает половая система, тогда как остальные органы зачастую сохраняют строение предыдущей онтогенетической стадии (Leibersperger, 1960; Zervos, 1988; Adamson, 1989, 1994).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гусева Е.А., Спиридонов С.Э. Дифференциация двух видов нематод рода *Hammerschmidtella* (Thelastomatidae, Охурида) по морфологическим и молекулярным признакам // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 2. С. 131–142.
2. Радкевич Г.М. К истории развития нематод // Труды Общ. испыт. природы при Импер. Харьк. унив. 1871. Т. 3. С. 1–14.
3. Спиридонов С.Э. Об эмбриональном развитии оксиуриды *Hammerschmidtella diesingi* из черного таракана // Паразитология. 1983. Т. 17. Вып. 1. С. 66–70.
4. Спиридонов С.Э. Морфология, эмбриология и некоторые вопросы систематики оксиурид членистоногих. Дис. ... канд. биол. наук. М.: Лаборатория гельминтологии АН СССР, 1985. 385 с.
5. Фам Ван Лык, Спиридонов С.Э. О некоторых особенностях биологии оксиуриды *Blatticola blattae* — паразита рыжего таракана // Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов им. К.И. Скрябина “Актуальные проблемы гельминтологии” (Отв. ред. В.А. Ройтман). Т. 38. М.: Наука, 1989. С. 232–238.
6. Adamson M.L. Oxyuridan (Nematoda) parasites of *Scaphiostreptus seychellarum* with comments on the families Pulchrocephalidae Kloss, 1959 and Travassosinematidae Rao, 1958 // Can. J. Zool. 1987. Vol. 65. No. 11. P. 2747–2754. <https://doi.org/10.1139/z87-416>
7. Adamson M.L. Evolutionary biology of the Oxyurida (Nematoda): biofacies of a haplodiploid taxon // Adv. Parasitol. 1989. Vol. 28. P. 175–227. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60333-4](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60333-4)
8. Adamson M.L. Evolutionary patterns in life histories of Oxyurida // Int. J. Parasitol. 1994. Vol. 24. No. 8. P. 1167–1177. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(94\)90189-9](https://doi.org/10.1016/0020-7519(94)90189-9)
9. Adamson M.L., Clease D.F. Morphological changes during *in ovo* development in the Thelastomatoidea: description and functional considerations // J. Parasitol. 1989. Vol. 75. No. 5. P. 728–734. <https://doi.org/10.2307/3283057>
10. Bozeman W.B. An experimental investigation into the life history of *Blatticola blattae*, a nematode found in *Blattella germanica* // Trans. Kans. Acad. Sci. 1942. Vol. 45. P. 304–310. <https://doi.org/10.2307/3625018>
11. Cali C.T., Mai W.F. Studies on the development of *Blatticola blattae* (Graeffe, 1860) Chitwood, 1932 within its host, *Blattella germanica* L. // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1965. Vol. 32. No. 2. P. 164–169.
12. Chitwood B.G. A synopsis of the nematodes parasitic in insects of the family Blattidae // Z. Parasitenkd. 1932. Vol. 5. No. 1. P. 14–50. <https://doi.org/10.1007/BF02120633>
13. Dale P.S. *Tetleyus pericopti* n. gen. et sp., a thelastomatid nematode from the larva of *Pericoptus truncatus* (Fab.) (Coleoptera: Dynastinae) // N. Z. J. Sci. 1964. Vol. 7. No. 4. P. 589–595.

¹ В диагнозе рода *Leidynema* у самцов рулѣк не описан, он только приводится в описании Бютшля (1871) для самцов *L. appendiculata* (по Leibersperger, 1960).

14. Dale P.S. Two new nematodes of the genus *Tetleyus* (Thelastomatidae) from insect larvae // N. Z. J. Sci. 1965. Vol. 8. No. 4. P. 521–530.
15. De Ley P., Blaxter M. Systematic position and phylogeny // The biology of nematodes (Ed. D.L. Lee). L.: Taylor & Francis, 2002. P. 1–30.
16. Dobrovolsky C.G., Ackert J.E. The life history of *Leidynema appendiculata* (Leidy), a nematode of cockroaches // Parasitology. 1934. Vol. 26. No. 4. P. 468–480. <https://doi.org/10.1017/S0031182000023787>
17. Lee D.L. On the morphology of the male, female and fourth-stage larva (female) of *Hammerschmidtella diesingi* (Hammerschmidt), a nematode parasitic in cockroaches // Parasitology. 1958. Vol. 48. No. 3–4. P. 433–436. <https://doi.org/10.1017/S0031182000021375>
18. Leibesperger E. Die Oxyuroidea der europäischen Arthropoden. H. 11. J.: VEB Gustav Fischer Verlag, 1960. 150 s.
19. de Magalhães P.S. Notes d'helminthologie brésilienne // Arch. Parasitol. 1900. Vol. 3. No. 1. P. 34–69.
20. Malysheva S.V., Shmatko V.Yu., Spiridonov S.E. Revision of *Severianoia* (Schwenk, 1926) Travassos, 1929 (Nematoda: Oxyuridomorpha) with proposal of *S. pachyuli* n. sp. from millipedes of the Western Caucasus // Nematology. 2020. Vol. 23. No. 4. P. 467–481. <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10053>
21. McCallister G.L., Schmidt G.D. Development of *Thelastoma bulhoesi* (Oxyurata: Thelastomatida) and the effect of thiabendazole on the unembryonated egg // J. Nematol. 1983. Vol. 15. No. 2. P. 296–301.
22. McCallister G.L., Schmidt G.D. Effect of temperature on the development of *Thelastoma bulhoesi* (Oxyurata: Thelastomatida) and other nematodes // J. Nematol. 1984. Vol. 16. No. 4. P. 355–360.
23. Osche G. Systematische, morphologische und parasitophyletische Studien an parasitischen Oxyuroidea (Nematoda) exotischer Diplopoden (ein Beitrag zur Morphologie des Sexualdimorphismus) // Zool. Jahrb. Syst. Ökol. Geogr. Tiere. 1960. B. 81. S. 190–280.
24. Ozawa S., Morffe J., Vicente C.S.L. et al. Morphological, molecular and developmental characterization of the thelastomatid nematode *Thelastoma bulhoesi* (de Magalhães, 1900) (Oxyuridomorpha: Thelastomatidae) parasite of *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) (Blattodea: Blattidae) in Japan // Acta Parasitol. 2016. Vol. 61. No. 2. P. 241–254. <https://doi.org/10.1515/ap-2016-0034>
25. Reif K.E., Carreno R.A., Tuhela L. SEM observations on *Leidynema portentosae* Van Waerebeke, 1978 (Nematoda, Oxyurida) from *Gromphadorhina portentosa* (Insecta, Blattodea) // Acta Parasitol. 2005. Vol. 5. No. 4. P. 332–335.
26. Seinhorst J.W. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // Nematologica. 1959. Vol. 4. No. 1. P. 67–69. <https://doi.org/10.1163/187529259X00381>
27. Todd A.C. An addition to the life history of *Leidynema appendiculatum* (Leidy, 1850) Chitwood, 1932, a nematode parasitic in cockroaches // J. Parasitol. Suppl.: Abstracts of the 17th annual meeting of the American Society of Parasitologists. 1941. Vol. 27. No. 6. P. 34–35.
28. Todd A.C. On the development and hatching of the eggs of *Hammerschmidtella diesingi* and *Leidynema appendiculatum*, nematodes of roaches // Trans. Amer. Micr. Soc. 1944. Vol. 63. P. 54–67.
29. Van Waerebeke D. Description de *Cephalobellus ovumglutinosus* n. sp. et de *Leidynema portentosae* n. sp. (Nematoda: Thelastomatidae), parasites intestinaux de blattes, et redéfinition du genre *Leidynema* Schwenk, 1926 (in Travassos, 1929) // Rev. Nématol. 1978. Vol. 1. No. 2. P. 151–163.
30. Wharton D.A. Nematode egg-shells // Parasitology. 1980. Vol. 81. No. 2. P. 447–463. <https://doi.org/10.1017/S003118200005616X>
31. Yu X. A study of the development, life cycle, morphology, and drug sensitivity of *Leidynema portentosae* Van Waerebeke (Nematoda: Oxyuroidea), a parasite of *Gromphadorhina portentosa* Schaum. Ph.D. Dissertation. Columbus (OH): The Ohio State University, 1987. 175 p.
32. Yu X., Crites J.L. The prehatching development of *Leidynema portentosae* (Nematoda: Oxyuroidea) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1989. Vol. 56. No. 1. P. 69–75.
33. Zervos S. *Blatticola monandros* n. sp. (Nematoda: Thelastomatidae) from the blattellid cockroach *Parellipsidion pachycercum* // N. Z. J. Zool. 1983. Vol. 10. No. 4. P. 329–334. <https://doi.org/10.1080/03014223.1983.10423925>
34. Zervos S. *Protrellus dalei* n. sp., *Blatticola barryi* n. sp., and *Suifunema mackenziei* n. sp., thelastomatid nematodes from New Zealand cockroaches // N. Z. J. Zool. 1987. Vol. 14. No. 2. P. 239–250. <https://doi.org/10.1080/03014223.1987.10422994>
35. Zervos S. Population dynamics of a thelastomatid nematode of cockroaches // Parasitology. 1988. Vol. 96. No. 2. P. 353–368. <https://doi.org/10.1017/S0031182000058340>

REFERENCES

1. Adamson M.L. Oxyuridan (Nematoda) parasites of *Scaphiostreptus seychellarum* with comments on the families Pulchrocephalidae Kloss, 1959 and Travassosinematidae Rao, 1958. *Can. J. Zool.* 1987. Vol. 65. No. 11. P. 2747–2754. <https://doi.org/10.1139/z87-416>
2. Adamson M.L. Evolutionary biology of the Oxyurida (Nematoda): biofacies of a haplodiploid taxon. *Adv. Parasitol.* 1989. Vol. 28. P. 175–227. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60333-4](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60333-4)
3. Adamson M.L. Evolutionary patterns in life histories of Oxyurida. *Int. J. Parasitol.* 1994. Vol. 24. No. 8. P. 1167–1177. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(94\)90189-9](https://doi.org/10.1016/0020-7519(94)90189-9)

4. Adamson M.L., Clease D.F. Morphological changes during *in ovo* development in the Thelastomatoidea: description and functional considerations. *J. Parasitol.* 1989. Vol. 75. No. 5. P. 728–734. <https://doi.org/10.2307/3283057>
5. Bozeman W.B. An experimental investigation into the life history of *Blatticola blattae*, a nematode found in *Blattella germanica*. *Trans. Kans. Acad. Sci.* 1942. Vol. 45. P. 304–310. <https://doi.org/10.2307/3625018>
6. Cali C.T., Mai W.F. Studies on the development of *Blatticola blattae* (Graeffe, 1860) Chitwood, 1932 within its host, *Blattella germanica* L. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1965. Vol. 32. No. 2. P. 164–169.
7. Chitwood B.G. A synopsis of the nematodes parasitic in insects of the family Blattidae. *Z. Parasitenkd.* 1932. Vol. 5. No. 1. P. 14–50. <https://doi.org/10.1007/BF02120633>
8. Dale P.S. *Tetleyus pericopti* n. gen. et sp., a thelastomatid nematode from the larva of *Pericoptus truncatus* (Fab.) (Coleoptera: Dynastinae). *N. Z. J. Sci.* 1964. Vol. 7. No. 4. P. 589–595.
9. Dale P.S. Two new nematodes of the genus *Tetleyus* (Thelastomatidae) from insect larvae. *N. Z. J. Sci.* 1965. Vol. 8. No. 4. P. 521–530.
10. De Ley P., Blaxter M. Systematic position and phylogeny. *The biology of nematodes* (D.L. Lee Ed.). Taylor & Francis. L. 2002. P. 1–30.
11. Dobrovolsky C.G., Ackert J.E. The life history of *Leidynema appendiculata* (Leidy), a nematode of cockroaches. *Parasitology.* 1934. Vol. 26. No. 4. P. 468–480. <https://doi.org/10.1017/S0031182000023787>
12. Guzeeva E.A., Spiridonov S.E. Morphological and molecular-taxonomic distinguishing features between two species of the genus *Hammerschmidtella* Chitwood 1932 (Nematoda, Oxyurida, Thelastomatidae). *Zool. Zh.* 2009. Vol. 88. No. 2. P. 131–142. (In Russ.)
13. Lee D.L. On the morphology of the male, female and fourth-stage larva (female) of *Hammerschmidtella diesingi* (Hammerschmidt), a nematode parasitic in cockroaches. *Parasitology.* 1958. Vol. 48. No. 3-4. P. 433–436. <https://doi.org/10.1017/S0031182000021375>
14. Leibesperger E. *Die Oxyuroidea der europäischen Arthropoden. H. 11.* VEB Gustav Fischer Verlag. J. 1960. 150 s.
15. de Magalhães P.S. Notes d'helminthologie brésilienne. *Arch. Parasitol.* 1900. Vol. 3. No. 1. P. 34–69.
16. Malysheva S.V., Shmatko V.Yu., Spiridonov S.E. Revision of *Severianoia* (Schwenk, 1926) Travassos, 1929 (Nematoda: Oxyuridomorpha) with proposal of *S. pachyiuli* n. sp. from millipedes of the Western Caucasus. *Nematology.* 2020. Vol. 23. No. 4. P. 467–481. <https://doi.org/10.1163/15685411-bja10053>
17. McCallister G.L., Schmidt G.D. Development of *Thelastoma bulhoesi* (Oxyurata: Thelastomatida) and the effect of thiabendazole on the unembryonated egg. *J. Nematol.* 1983. Vol. 15. No. 2. P. 296–301.
18. McCallister G.L., Schmidt G.D. Effect of temperature on the development of *Thelastoma bulhoesi* (Oxyurata: Thelastomatida) and other nematodes. *J. Nematol.* 1984. Vol. 16. No. 4. P. 355–360.
19. Osche G. Systematische, morphologische und parasitophyletische Studien an parasitischen Oxyuroidea (Nematoda) exotischer Diplopoden (ein Beitrag zur Morphologie des Sexualdimorphismus). *Zool. Jahrb. Syst. Ökol. Geogr. Tiere.* 1960. B. 81. S. 190–280.
20. Ozawa S., Morffe J., Vicente C.S.L. et al. Morphological, molecular and developmental characterization of the thelastomatid nematode *Thelastoma bulhoesi* (de Magalhães, 1900) (Oxyuridomorpha: Thelastomatidae) parasite of *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) (Blattodea: Blattidae) in Japan. *Acta Parasitol.* 2016. Vol. 61. No. 2. P. 241–254. <https://doi.org/10.1515/ap-2016-0034>
21. Pham Van Luc, Spiridonov S.E. Peculiarities of biology of the oxyurid *Blatticola blattae* – a parasite of the German cockroach. *Materialy nauchnoi konferentsii Vsesoyuznogo obshchestva gelmintologov imeni K.I. Skryabina, Vol. 38* (V.A. Roytman Ed.). Nauka. M. 1989. P. 232–238. (In Russ.)
22. Radkevich G.M. On the history of nematode development. *Trudy Obshch. Estestvoisp. Imp. Khar'kovsk. Univ.* 1871. Vol. 3. P. 1–14. (In Russ.)
23. Reif K.E., Carreno R.A., Tuhela L. SEM observations on *Leidynema portentosae* Van Waerebeke, 1978 (Nematoda, Oxyurida) from *Gromphadorhina portentosa* (Insecta, Blattodea). *Acta Parasitol.* 2005. Vol. 5. No. 4. P. 332–335.
24. Seinhorst J.W. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica.* 1959. Vol. 4. No. 1. P. 67–69. <https://doi.org/10.1163/187529259X00381>
25. Spiridonov S.E. On the embryonal development of the oxyurid *Hammerschmidtella diesingi* from the Oriental cockroach. *Parazitologiya.* 1983. Vol. 17. No. 1. P. 66–70. (In Russ.)
26. Spiridonov S.E. *Morphology, embryology and some aspects of systematics of oxyurids of arthropods.* Ph.D. Dissertation. Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences. M. 1985. 385 p. (In Russ.)
27. Todd A.C. An addition to the life history of *Leidynema appendiculatum* (Leidy, 1850) Chitwood, 1932, a nematode parasitic in cockroaches. *J. Parasitol. Suppl.: Abstracts of the 17th annual meeting of the American Society of Parasitologists.* 1941. Vol. 27. No. 6. P. 34–35.
28. Todd A.C. On the development and hatching of the eggs of *Hammerschmidtella diesingi* and *Leidynema appendiculatum*, nematodes of roaches. *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1944. Vol. 63. P. 54–67.
29. Van Waerebeke D. Description de *Cephalobellus ovumglutinosus* n. sp. et de *Leidynema portentosae* n. sp. (Nematoda: Thelastomatidae), parasites intestinaux de blattes, et redéfinition du genre *Leidynema* Scwenk, 1926 (in Travassos, 1929). *Rev. Nématol.* 1978. Vol. 1. No. 2. P. 151–163.

30. Wharton D.A. Nematode egg-shells. *Parasitology*. 1980. Vol. 81. No. 2. P. 447–463. <https://doi.org/10.1017/S003118200005616X>
31. Yu X. *A study of the development, life cycle, morphology, and drug sensitivity of Leidyneia portentosa Van Waerebeke (Nematoda: Oxyuroidea), a parasite of Gromphadorhina portentosa Schaum*. Ph.D. Dissertation. The Ohio State University. Columbus (OH). 1987. 175 p.
32. Yu X., Crites J.L. The prehatching development of *Leidyneia portentosa* (Nematoda: Oxyuroidea). *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1989. Vol. 56. No. 1. P. 69–75.
33. Zervos S. *Blatticola monandros* n. sp. (Nematoda: Thelastomatidae) from the blattellid cockroach *Parellipsidion pachycercum*. *N. Z. J. Zool.* 1983. Vol. 10. No. 4. P. 329–334. <https://doi.org/10.1080/03014223.1983.10423925>
34. Zervos S. *Protrellus dalei* n. sp., *Blatticola barryi* n. sp., and *Suifunema mackenziei* n. sp., thelastomatid nematodes from New Zealand cockroaches. *N. Z. J. Zool.* 1987. Vol. 14. No. 2. P. 239–250. <https://doi.org/10.1080/03014223.1987.10422994>
35. Zervos S. Population dynamics of a thelastomatid nematode of cockroaches. *Parasitology*. 1988. Vol. 96. No. 2. P. 353–368. <https://doi.org/10.1017/S0031182000058340>

*Сведения об авторах**About the authors*

Елена Александровна Соколова — канд. биол. наук, младший научный сотрудник, лаб. систематики и эволюции паразитов, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация

e-mail: guzeyeva@mail.ru

<https://orcid.org/0009-0008-6332-5140>

Elena Alexandrovna Sokolova — Ph.D. in Biology, junior researcher, laboratory of systematics and evolution of parasites, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

e-mail: guzeyeva@mail.ru

<https://orcid.org/0009-0008-6332-5140>

Поступила в редакцию 03.04.2026

После доработки 02.05.2026

Принята к публикации 10.05.2026

Received April 3, 2026

Revised May 2, 2026

Accepted May 10, 2026

УДК 595.4

DOI: 10.7868/S3034545626060022

Original Article / Оригинальная статья

Contribution to Knowledge of the Oribatid Mite Genus *Elaphoppia* Balogh, 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae)

S.G. Ermilov^{1,*}, A.A. Khaustov¹, J. Kontschán^{2,3}

¹University of Tyumen, X-BIO Institute, Tyumen, Russian Federation

²Plant Protection Institute, HUN-REN Centre for Agricultural Research, Budapest, Hungary

³Széchenyi István University, Mosonmagyaróvár, Hungary

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Abstract. The oribatid mite genus *Elaphoppia* (Oribatida, Oppiidae) comprises four species collectively distributed in the tropics and in the southern Palaearctic region. A new species — *Elaphoppia phuquocensis* sp. n. — is described, based on material collected from forest litter in southern Vietnam. The new species differs from *E. lienhardi* in the morphology of the notogastral setae *la* and *lm*. Herein, the generic diagnosis of *Elaphoppia* is revised. Also, in this paper, we present an identification key, and discuss the distribution and habitats of the known representatives of *Elaphoppia*.

Keywords: oppiid mites, taxonomy, morphology, Vietnam

Funding. The study was conducted without additional funding.

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

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

Acknowledgements. We thank 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., Khaustov A.A., Kontschán J. Contribution to Knowledge of the Oribatid Mite Genus *Elaphoppia* Balogh, 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 21–29. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060022>

К изучению панцирных клещей рода *Elaphoppia* Balogh, 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae)

С.Г. Ермилов^{1,*}, А.А. Хаустов¹, Ж. Кончан^{2,3}

¹Тюменский государственный университет, Институт X-BIO, Тюмень, Российская Федерация

²Институт защиты растений, Центр сельскохозяйственных исследований HUN-REN, Будапешт, Венгрия

³Университет Иштвана Сеченьи, Мошонмадьярóвар, Венгрия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

Аннотация. Род панцирных клещей *Elaphoppia* (Oribatida, Oppiidae) включает 4 вида, распространенных в тропиках и южной Палеарктике. Представлено описание одного нового вида — *Elaphoppia phuquocensis* sp. n. Описание базируется на материале, собранном в лесной подстилке южного Вьетнама. Новый вид отличается от *E. lienhardi* морфологией нотогастральных щетинок *la* и *lm*. Представлены родовой диагноз *Elaphoppia*, а также идентификационный ключ и данные по распространению и местообитанию видов *Elaphoppia*.

Ключевые слова: клещи Oppiidae, таксономия, морфология, Вьетнам

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

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

Конфликт интересов. Авторы декларируют 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, ХАА, КЖ.

Благодарности. Мы благодарны Д.В. Шарапову за редактирование текста на английском языке и двум анонимным рецензентам за ценные замечания.

Ссылка для цитирования: Ермилов С.Г., Хаустов А.А., Кончан Ж. К изучению панцирных клещей рода *Elaphoppia* Balogh, 1983 (Acari, Oribatida, Oppiidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 6. С. 21–29. (in Eng.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060022>

INTRODUCTION

The oribatid mite genus *Elaphoppia* (Acari, Oribatida, Oppiidae) was proposed by Balogh [1], with *Oppia quadripilosa* Balogh, 1961 as type species. In parallel, Aoki [2] proposed the genus *Parasynoppia* Aoki, 1983, with *Parasynoppia longisensillata* Aoki, 1983 as type species. Later, *Parasynoppia* was synonymized with *Elaphoppia* [3]. Currently, the genus comprises four species, collectively distributed in the tropics and in the southern Palaearctic region [4].

The main goals of the present paper are: to describe and illustrate a new species of *Elaphoppia* based on adults collected from Vietnam; to summarize *Elaphoppia*'s generic morphological characters; and to provide an identification key, distribution, and habitat data for the known species of *Elaphoppia*. Presently, only one species of *Elaphoppia* — *E. quadripilosa* Balogh, 1960 — has been recorded in the Vietnamese fauna [5].

METHODS

Observation and documentation. For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the gastronotum. Maximum body width refers to the maximum width of the gastronotum in dorsal view. Setae were measured from the side to avoid foreshortening. All measurements are in micrometres (µm). Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter–femur–genu–tibia–tarsus (famulus of tarsus I included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets, according to the sequence genu–tibia–tarsus. Paired structures are described in the singular, unless

otherwise noted. Drawings were made with a camera lucida using a Leica DM 2500 light microscope. Images were obtained with an AxioCam 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.

Terminology. Morphological terminology used in this paper follows that of F. Grandjean: see Travé and Vachon [6] for references, Norton [7] for leg setal nomenclature, and Norton and Behan-Pelletier [8] for overview.

Abbreviations and notations. *Prodorsum*: *cos* = costula; *ir* = interlamellar ridge; *lr* = lateral ridge; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively; *exv* = vestige of second exobothridial seta. *Notogaster*: *cr* = crista; *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p*₁–*p*₃ = setae; *ia*, *im* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *sup*, *inf*, *d*, *l*, *cm*, *acm*, *ul*, *su*, *vt* = palp setae; *ω* = palp solenidium; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a*–*1c*, *2a*, *3a*–*3c*, *4a*–*4c* = epimeral setae; *PdI* = pedotectum I; *dis* = discidium. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *po* = preanal organ. *Legs*: *ω*, *φ*, *σ* = solenidia; *e* = famulus; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae.

TAXONOMY

Generic diagnosis of *Elaphoppia*

With character states of Oppiidae [8]. *Measurements*: Small, length about 200–250. *Integument*. Without heavy sculpturing and ornamentation. *Prodorsum*.

Rostrum rounded or with teeth and incisions. Costulae short, convergent but well distanced from each other. Transcostula absent. Lateral prodorsal ridge present, lineate. Interbothridial region with two longitudinal ridge-like structures. Interbothridial muscle sigillae absent. Postbothridial tubercles present. Rostral seta medium-sized, setiform. Lamellar seta tiny. Interlamellar seta long, setiform. Lamellar seta inserted closer to *in* than to *ro*. Bothridial seta very long, with elongate, ciliate head. *Notogaster*. Anterior notogastral margin developed, nearly straight. Humeral tooth absent. Crista present but faint. Seven or eight pairs of notogastral setae: *c*, *h*, and *p*₁–*p*₃ short, acicular; *la* and *lm* long, setiform, sometimes swollen distally; *lp* absent or present (short, acicular or medium-sized, setiform). *Gnathosoma*. Subcapitulum diarthric. Palp setation 0–2–1–3–8(+∞). Palp solenidion bacilliform, located in distal half, pressed to surface. Chelicera chelate-dentate. *Epimeral and lateral podosomal regions*. Epimere IV of normal length. Epimeral border IV present. Epimeral setal formula 3–1–3–3. Epimeral setae setiform. Pedotectum I represented by vestigial lamina. Discidium present, slightly developed. *Anogenital region*. Five pairs of genital, one pair of aggenital, two pairs of anal, and three pairs of adanal setae. All anogenital setae setiform. Adanal seta *ad*₁ posterolateral, *ad*₂ lateral, *ad*₃ anterolateral to anal plate, distance *ad*₃–*ad*₃ longer than *ag*–*ag* and *ad*₂–*ad*₂. Adanal lyrifissure located close and parallel to anal aperture. *Legs*. Tarsus I with 20 setae (*l'* and *v'* present). Tarsus II with 16 setae (*l'* present) and two solenidia.

Elaphoppia phuquocensis Ermilov,
Khaustov et Kontschán sp. n.

(Fig. 1–4)

M a t e r i a l. Holotype (female) and three paratypes (three females): southern Vietnam, Kiên Giang Province, Phú Quốc Island, litter in a mixed forest.

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany. Three paratypes are deposited in the collection of the University of Tyumen, Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

A d d i t i o n a l m a t e r i a l. Seven females: same data as for the type material. All specimens (preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol) are in the personal collection of the first author.

D i a g n o s i s. Body length 217–233. Rostrum with incisions and teeth. Bothridial seta bilaterally ciliate. Seven or eight pairs of notogastral setae present; *lp* absent or present. Notogastral setae *c*, *lp*, *h*, and *p*₁–*p*₃ acicular; *la* and *lm* (both 94–105) setiform, blunt, barbed. Leg solenidion ϕ of tibia IV peculiarly curved.

D e s c r i p t i o n. Measurements. Body length 225 (holotype), 217–233 (paratypes). Body width 127 (holotype), 113–127 (paratypes).

Integument (Fig. 2a; 4e). Body color light brown. Body surface nearly smooth, but intercostular region and lateral part of body between bothridium and acetabula I–IV partially with dense tubercles (diameter up to 2).

Prodorsum (Fig. 1a, 1b; 2a; 4a, 4b). Rostrum with two short and two long incisions. Medial part of rostrum tridentate (Fig. 1a, 1b; 4a). Costulae and interbothridial ridge-like structures well developed. Lateral prodorsal ridge distinct, straight. Rostral (17–19), interlamellar (41–45), and exobothridial setae setiform, roughened (Fig. 4a, 4b, 4e). Lamellar seta (4) acicular. Bothridial seta (94–15) with long stalk and shorter head, bearing cilia bilaterally (Fig. 4b). Alveolar vestige of second exobothridial seta close and lateral to exobothridial seta (Fig. 4e). Postbothridial tubercle distinct.

Notogaster (Fig. 1a, 1c; 2a, 2b; 4c). Anterior part of notogaster nearly straight medially. Crista vaguely defined. Seven or eight pairs of notogastral setae present; *lp* usually absent or sometimes present. Setae *c*, *lp*, *h*, and *p*₁–*p*₃ (4) acicular (Fig. 4c). Setae *la* and *lm* (both 94–105) setiform, blunt, barbed. Only lyrifissures *ia* and *im* visible (*ip*, *ih*, and *ips* not found).

Gnathosoma (Fig. 2c–e). Subcapitulum size 56–60 × 49–52. Subcapitular setae (*a* 15; *m*, *h* 22–24) setiform, roughened. Adoral seta (4) spiniform. Palp length 34–37. Postpalpal seta (4) spiniform. Chelicera length 56–60. Cheliceral setae (*cha* 19; *chb* 11) setiform, barbed.

Epimeral and lateral podosomal regions (Fig. 1c; 2a; 4d). Epimeral setae *1a*, *2a*, and *3a* (13–15) setiform, nearly smooth. Other setae (19–26) setiform, roughened. Discidium slightly developed.

Anogenital region (Fig. 1c; 2a, b; 4d). Genital (11–13), aggenital (22), anal (15–17), and adanal (22) setae setiform, nearly smooth. Adanal lyrifissure distinct.

Legs (Fig. 3a–d; 4f). Claw of each leg smooth. Porose area on all leg segments not visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–2–4–20) [1–2–2], II (1–5–2–4–16) [1–1–2], III (2–3–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]. Homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Setae *p'* and *p''* of tarsi II–IV spiniform. Seta *s* of tarsus I eupathidial. Solenidion σ of genu III fusiform. Solenidion ϕ of tibia IV peculiarly curved.

R e m a r k s. *Elaphoppia phuquocensis* sp. n. is similar to *E. lienhardi* (Mahunka, 2001) [9] in having a dentate and incised rostrum. However, the new species differs from *E. lienhardi* in the morphology of the notogastral setae *la* and *lm* (simple distally versus swollen distally).

E t y m o l o g y. The species name *phuquocensis* refers to its place of origin, Phú Quốc Island.

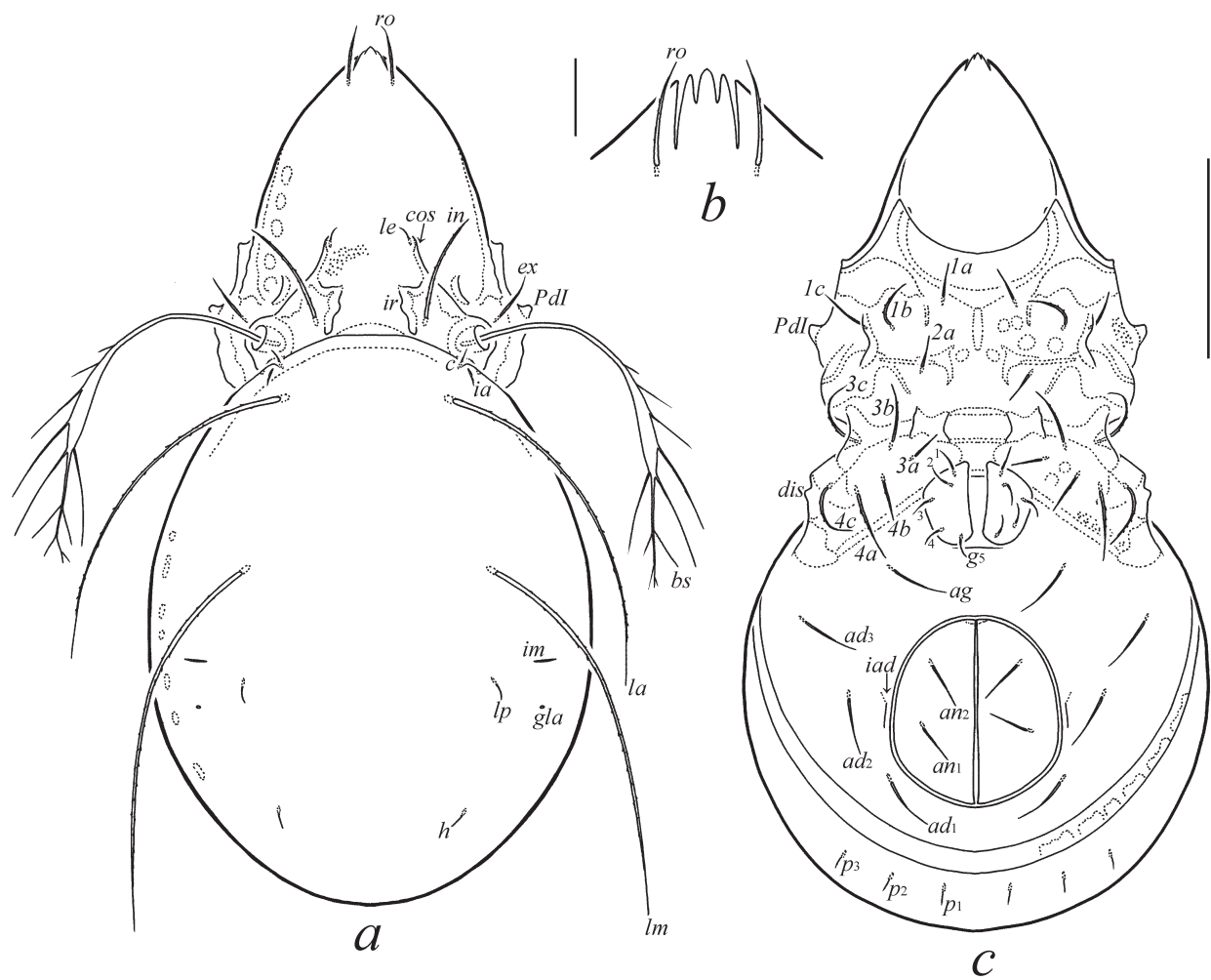


Fig. 1. *Elaphoppia phuquocensis* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs omitted); *b* – rostrum, anterior view; *c* – ventral view (gnathosoma and legs omitted). Scale bar, μm : *a*, *c* – 50; *b* – 10

Рис. 1. *Elaphoppia phuquocensis* sp. n., взрослая стадия: *a* – дорсально (ноги не нарисованы); *b* – рострум, фронтально; *c* – вентрально (гнатосома и ноги не нарисованы). Масштаб, мкм: *a*, *c* – 50; *b* – 10

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Elaphoppia phuquocensis* sp. n.

Таблица 1. Хетом ног взрослой стадии *Elaphoppia phuquocensis* sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	d, (l), bv'', v''	(l), σ	(l), (v), ϕ_1 , ϕ_2	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), v', (pv), l'', e, ω_1 , ω_2
II	v'	d, (l), bv'', v''	(l), σ	(l), (v), ϕ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), l'', ω_1 , ω_2
III	l', v'	d, l', ev'	l', σ	l', (v), ϕ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)
IV	v'	d, ev'	d, l'	l', (v), ϕ	fi'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)

Notes. Roman letters refer to normal setae, Greek letters 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 refer to a pair of setae.

Примечания. 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.



Fig. 2. *Elaphopodia phuquocensis* sp. n., adult: *a* – right lateral view (legs omitted); *b* – posterior view; *c* – subcapitulum, ventral view; *d* – palp, right, antiaxial view; *e* – chelicera, left, paraxial view. Scale bar, μm : *a*, *b* – 50; *c*, *e* – 10; *d* – 5

Рис. 2. *Elaphopodia phuquocensis* sp. n., взрослая стадия: *a* — латерально (ноги не нарисованы); *b* — каудально; *c* — субкапитулум, вентрально; *d* — правая пальпа, антиаксиально; *e* — левая хелицера, параксиально. Масштаб, мкм: *a*, *b* — 50; *c*, *e* — 10; *d* — 5

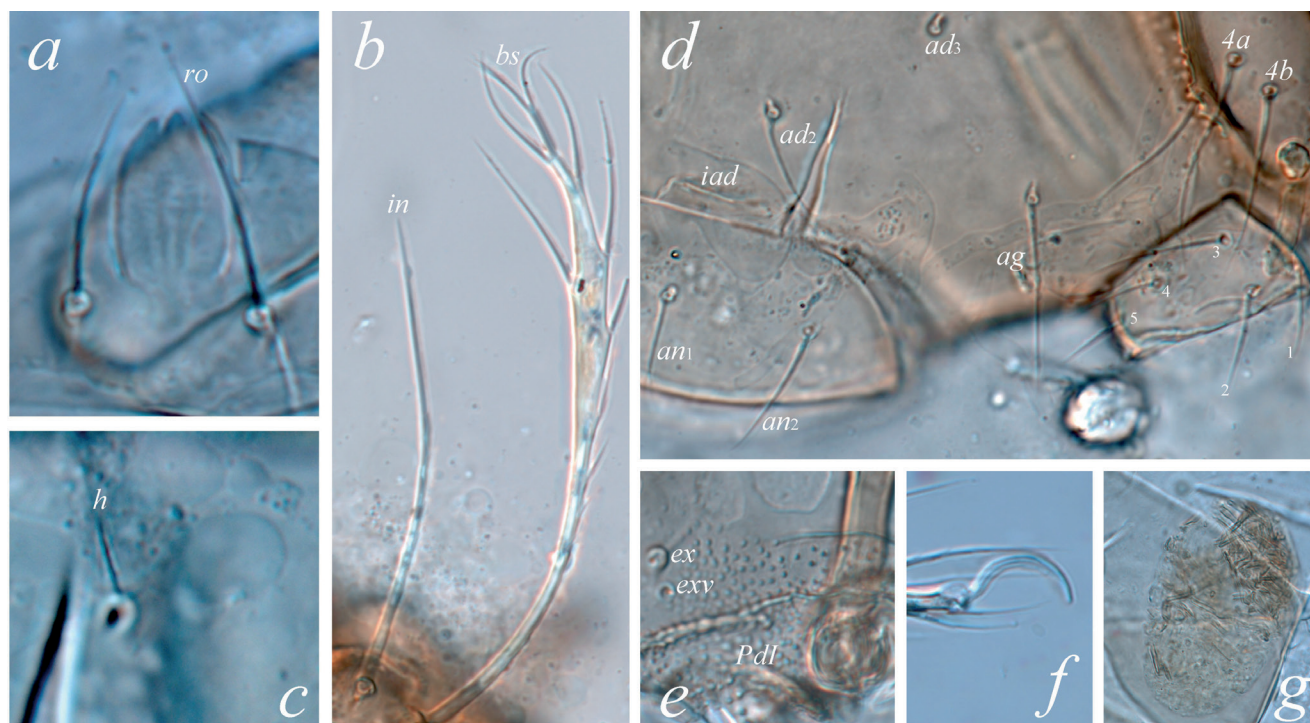


Fig. 4. *Elaphoppia phuquocensis* sp. n., dissected adult: *a* – rostrum and rostral setae, dorsal view; *b* – interlamellar and bothridial setae, lateral view; *c* – notogastral seta *h*, lateral view; *d* – right epimeral and anogenital regions partially, ventrolateral view; *e* – podosomal region and lateral part of prodorsum partially, lateral view; *f* – leg claw III, lateral view; *g* – fecal pellet

Рис. 4. *Elaphoppia phuquocensis* sp. n., расчлененная взрослая стадия: *a* – рострум и ростральные щетинки, дорсально; *b* – интерламеллярная и ботридиальная щетинки, латерально; *c* – нотогастральная щетинка *h*, латерально; *d* – эпимеральный и аногенитальный регионы частично, вентролатерально; *e* – подосомальный регион и боковая часть продорсума частично, латерально; *f* – коготь ноги III, латерально; *g* – кишечный пищевой комок

Table 2. Distribution and habitats of *Elaphoppia* species

Таблица 2. Распространение и местообитание видов *Elaphoppia*

Species	Habitats	Countries	Main references
<i>E. phuquocensis</i> sp. n.	Litter in a mixed forest	Vietnam	Present data
<i>E. lapelerii</i>	Humus and roots under maquis vegetation	New Caledonia	[10]
<i>E. lienhardi</i>	Soil in a mixed dipterocarp forest. Soil in a forest with <i>Agathis dammara</i>	Brunei	[9]
<i>E. longisensillata</i>	Soil and litter in forests	Japan, Korea, Taiwan, Philippines	[2], [12], [13], [14], [15], [16]
<i>E. quadripilosa</i>	Soil in a primary forest. Soils in mixed pine-dominated forests. Litter in a deciduous forest	Madagascar, Vietnam	[5], [11], [17]

KEY TO KNOWN SPECIES OF *ELAPHOPPIA*

1. Rostrum with teeth and incisions 2
- Rostrum rounded 3
2. Notogastral setae *la* and *lm* swollen distally..... *Elaphoppia lienhardi* (Mahunka, 2001) [9].

- Notogastral setae *la* and *lm* not swollen distally *Elaphoppia phuquocensis* sp. n. (data of present paper).
3. Notogastral seta *lp* medium-sized *Elaphoppia lapelerii* Balogh et Balogh, 1983 [10].
- Notogastral seta *lp* short 4

4. Notogastral seta *lm* reaching *h*..... *Elaphoppia quadripilosa* (Balogh, 1960) [11].

– Notogastral seta *lm* not reaching *h* *Elaphoppia longisensillata* (Aoki, 1983) [2], [12].

DISTRIBUTION AND HABITATS OF *ELAPHOPPIA*

The *Elaphoppia* species are known from the Oriental and southern Palaearctic regions, Madagascar, and

New Caledonia. Of them, three species (out of five) have highly restricted geographic distributions, i.e. are endemic to a single country (*E. phuquocensis* sp. n. – Vietnam; *E. lapelerii* – New Caledonia; *E. lienhardi* – Brunei). *Elaphoppia quadripilosa* was recorded in Madagascar and Vietnam. *Elaphoppia longisensillata* is distributed in several countries, e.g., Japan, Korea, Taiwan, and the Philippines. According to the summarized data (Table 2), the *Elaphoppia* species inhabit mainly soil and litter in forest ecosystems.

REFERENCES

1. Balogh J. A partial revision of the Oppiidae Grandjean, 1954 (Acari: Oribatei). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 1983. Vol. 29. P. 1–79.
2. Aoki J. Some new species of oppiid mites from South Japan (Oribatida: Oppiidae). *International Journal of Acarology*. 1983. Vol. 9. P. 165–172.
3. Subías L.S., Balogh P. Identification keys to the genera of Oppiidae Grandjean, 1951 (Acari: Oribatei). *Acta Zoologica Hungarica*. 1989. Vol. 35. P. 355–412.
4. Subías L.S. Listado sistemático, sinónimo y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). *Monografías Electrónicas Sociedad Entomológica Aragonesa*. 2022. Vol. 12. P. 1–538.
5. Ermilov S.G., Anichkin A.E. Taxonomic study of oribatid mites (Acari, Oribatida) of Bi Dup–Nui Ba National Park (southern Vietnam). *Zootaxa*. 2014. Vol. 3834. P. 1–86. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3834.1.1>
6. Travé J., Vachon M. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique). *Acarologia*. 1975. Vol. 17. P. 1–19.
7. 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.
8. Norton R.A., Behan-Pelletier V.M. *Oribatida*. A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. 2009. P. 430–564.
9. Mahunka S. Oribatids from Brunei III (Acari: Oribatida). *Revue Suisse de Zoologie*. 2001. Vol. 108. P. 317–349. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.79633>
10. Balogh J., Balogh P. New oribatids (Acari) from the Pacific region. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 1983. Vol. 29. P. 303–325.
11. Balogh J. Oribates (Acari) nouveaux de Madagascar (1^{re} série). *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*. 1960. Série A. Vol. 14. P. 7–37.
12. Choi S.S. The oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) of Korea (5). On new and unrecorded species of the family Oppiidae. *Acta Arachnologica*. 1986. Vol. 34. P. 61–67.
13. Karasawa S., Hijii N. Does the existence of bird's nest ferns enhance the diversity of oribatid (Acari: Oribatida) communities in a subtropical forest? *Biodiversity and Conservation*. 2006. Vol. 15. P. 4533–4553. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-5443-4>
14. Karasawa S., Hijii N. Vertical stratification of oribatid (Acari, Oribatida) communities in relation to their morphological and life-history traits and tree structures in a subtropical forest in Japan. *Ecological Research*. 2008. Vol. 23. P. 57–69. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0337-4>
15. Ermilov S.G., Liao J.-R. Additions to the oribatid mite fauna of Taiwan, with description of a new species of the genus *Lohmannia* (Acari, Oribatida). *Systematic and Applied Acarology*. 2018. Vol. 23. P. 1004–1020. <https://doi.org/10.11158/saa.23.5.15>
16. Ermilov S.G., Corpuz-Raros L., Naredo J.C.B., Eusebio O.L. New faunistical data on oribatid mites from the Philippines, with a description of a new species of the genus *Trachyoribates* (Acari, Oribatida, Haplozetidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2022. Vol. 68. P. 217–229. [10.17109/AZH.68.3.217.2022](https://doi.org/10.17109/AZH.68.3.217.2022)
17. Mahunka S. Oribatids from Madagascar III (Acari: Oribatida). (Acarologica Genavensia LXXXIII). *Revue suisse de Zoologie*. 1997. Vol. 104. P. 115–170. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.79993>

About the authors

Sergey Gennadievich 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>

Alexandr Alexandrovich Khaustov — Dr. of Sci. in Biology, Leading Researcher, University of Tyumen, Tyumen, Russian Federation

e-mail: alkhaustov@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0306-112X>

Jenő Kontschán — Dr. of Sci. in Biology, Professor, Plant Protection Institute, Hungarian Academy of Sciences, Budapest, Hungary; Széchenyi István University, Mosonmagyaróvár, Hungary

e-mail: jkontschan@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0001-8274-4238>

Received April 05, 2026

Revised May 10, 2026

Accepted May 16, 2026

Сведения об авторах

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>

Александр Александрович Хаустов — доктор биол. наук, вед. науч. сотр., Тюменский государственный университет, Тюмень, Российская Федерация

e-mail: alkhaustov@mail.ru

<https://orcid.org/0000-0002-0306-112X>

Жено Кончан — доктор биол. наук, профессор, Институт защиты растений, Венгерская академия наук, Будапешт, Венгрия; Университет Иштвана Сеченьи, Мошонмадьяровар, Венгрия

e-mail: jkontschan@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0001-8274-4238>

Поступила в редакцию 05.04.26

После доработки 10.05.26

Принята к публикации 16.05.26

УДК 597.94:574.23

DOI: 10.7868/S3034545626060030

Оригинальная статья

Холодостойкость и северный предел распространения гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*, Caudata, Amphibia)

Д.И. Берман, Н.А. Булахова*, Е.Н. Мещерякова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (ИБПС ДВО РАН), Магадан, Российская Федерация

*e-mail: sigma44@mail.ru

Аннотация. Исследована холодостойкость гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*), наиболее северного вида одноименного комплекса, ареал которого доходит почти до 64° с.ш. в Швеции и до 62° с.ш. в России. В экспериментах тритоны не пережили замораживания, однако в переохлажденном состоянии взрослые особи перенесли температуры до –1.5°С в течение трех недель, но не выдержали –2.0°С даже в течение двух суток; молодые животные оказались еще менее холодостойкими. Почти повсеместно для завершивших метаморфоз гребенчатых тритонов характерна зимовка на суше. Тем не менее *T. cristatus* обитает в регионах, где зимние фоновые температуры почв даже на глубине 20 см ниже порогов его холодостойкости, а промерзание грунтов достигает более 1 м. Результаты экспериментов обосновывают необходимость зимовки *T. cristatus* в глубоких горизонтах грунтов с положительными температурами либо зимовки на локальных территориях с мощным снежным покровом или отоплением незамерзающей водой. Северная граница ареала *T. cristatus* в российской его части, по результатам проведенного исследования, не связана с зимним климатом. Материалы по находкам гребенчатого тритона в природе показывают четкое совпадение северной границы области его массовой встречаемости и северной границы подтайги, а также его дисперсное распределение в пределах южной тайги.

Ключевые слова: земноводные, холодостойкость, переносимые температуры, переохлаждение, температуры грунтов, глубина промерзания, северная граница ареала

Сокращения. T_n – температура максимального переохлаждения; ППТ – минимальные (предельные) длительно переносимые температуры.

Финансирование. Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (№ НИОКТР 122041900011-9).

Соблюдение этических стандартов. Разрешение на отлов животных (№ 1 от 5 августа 2022 г.) выдано Министерством природных ресурсов и экологии Калужской области. Экспериментальные процедуры проводились в соответствии с международными руководящими принципами биомедицинских исследований с использованием животных (Совет..., 1985). Протокол экспериментов утвержден Комиссией по биоэтике ИБПС ДВО РАН (Заключение № 003/021 от 24.11.2021 г.).

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.

Благодарности. Авторы благодарят А.В. Рогоуленко за отлов животных, А.В. Алфимова – за консультации по географическому распределению температур почвы.

Ссылка для цитирования: Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н. Холодостойкость и северный предел распространения гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*, Caudata, Amphibia) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 6. С. 30–39. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060030>

Cold Resistance and Northern Range Limit of the Great Crested Newt, *Triturus cristatus* (Caudata, Amphibia)

D.I. Berman, N.A. Bulakhova*, E.N. Meshcheryakova

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

*e-mail: sigma44@mail.ru

Abstract. We studied the cold resistance of the great crested newt, *Triturus cristatus*, the northernmost species of *Triturus cristatus* complex, whose range extends to nearly 64° N in Sweden and 62° N in Russia. In experiments, the newts did not survive freezing; however, when supercooled, adults tolerated temperatures as low as –1.5°C for three weeks but could not withstand –2.0°C for even two days. Juveniles were even less cold resistant. Terrestrial overwintering is typical for post-metamorphic great crested newts almost everywhere. However, *T. cristatus* inhabits regions where winter soil temperatures, even at a depth of 20 cm, fall below the thresholds of its cold resistance, and soil freezing exceeds 1 m. Experimental results substantiate the need for *T. cristatus* to overwinter either in deep soil horizons with positive temperatures or in local sites with thick snow cover or where the ground is warmed by non-freezing water. According to the study, the northern limit of the range of *T. cristatus* in the Russian part is not related to winter climate. Findings of the great crested newt show a clear coincidence between the northern limits of its mass occurrence and the northern limits the sub-boreal forest (sub-taiga), as well as its dispersed distribution within the southern taiga.

Keywords: amphibians, cold hardiness, tolerable temperatures, supercooling, soil temperatures, frost depth, northern boundary of the range

Funding. This work was funded by the budget of the Federal State Budgetary Institution of Science, Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (No. NIOKTR122041900011-9).

Ethics declarations. The procedures were carried out in accordance with international guidelines for biomedical research using animals (Council..., 1985). The protocols for experiments involving animals were approved by the Bioethics Commission of the IBPN FEB RAS (conclusion No. 003/021 dated November 24, 2021), and the animals were captured in accordance with the permit of the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Kaluga Region No. 1 dated August 05, 2022.

Conflict of interest. The authors of this work declare no conflicts of interest.

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

Acknowledgments. The authors thank A.V. Rogulenko for capturing animals, A.V. Alfimov – for consultations on the geographical distribution of soil temperatures.

For Citation: Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. Cold Resistance and Northern Range Limit of the Great Crested Newt, *Triturus cristatus* (Caudata, Amphibia). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 30–39. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060030>

ВВЕДЕНИЕ

Гребенчатый тритон (*Triturus cristatus* (Laurenti, 1768)) — широко распространенный в лесной и лесостепной зонах Европы вид надвидового комплекса *Triturus cristatus*, проникающий в горы до 3000 м над ур. м. (Frommhold, 1959). Его

ареал простирается от 64° с.ш. в северной Швеции до северо-западной Болгарии и от запада Франции до Урала (Litvinchuk et al., 2005; Литвинчук, Боркин, 2009; Березин, Вершинин, 2022).

В обширной литературе отражены многие стороны экологии и биологии гребенчатого тритона,

однако вопреки сведениям о широком распространении, об условиях его зимовки (как и прочих видов комплекса) известно немного. Большинство авторов сходится во мнении, что для завершивших метаморфоз особей почти повсеместно характерна зимовка на суше (Банников, 1969; Ивантер, 1975; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Кузьмин, 1999). Число описанных в литературе находок тритонов в холодный период, в известном смысле, зависит от температуры: в бесснежных регионах с теплой зимой находок много, с холодной и снежной зимой — ничтожно мало. Почти во всей российской части ареала гребенчатого тритона (за редкими исключениями) грунты на значительную глубину промерзают (Справочник..., 1964–1967), что между тем не препятствует его обитанию. Вместе с тем в западной части ареала известно о резком сокращении одной из популяций *T. cristatus* после холодной зимы (Jarvis, 2010). Однако соотношение температурных условий в убежищах и переносимых тритоном отрицательных температур неизвестно. Существуют лишь качественные и к тому же противоречивые оценки его устойчивости к холоду. Ряд авторов рассматривают гребенчатых тритонов как одних из наиболее криорезистентных амфибий. Например: “На зимовку гребенчатые тритоны уходят поздно — в октябре, когда температура воздуха опускается до 6–4° и по ночам бывают заморозки. Нередко можно найти активных гребенчатых тритонов еще в начале ноября. Это самый стойкий к низким температурам европейский вид земноводных, не теряющий подвижности даже при 0°C” (Банников, 1969, с. 54). Имеется указание, что в искусственном убежище, построенном для зимовки тритонов в Норвегии, один из *T. cristatus* перенес зимой температуру –6.9°C (Derivo et al., 2018). Наблюдения других авторов не подтверждают мнения о значительной холодостойкости вида (Щербак, Щербань, 1980). В связи со сказанным мы считали оправданной целью выяснение устойчивости гребенчатого тритона к отрицательным температурам в лабораторных экспериментах и ее роли в формировании ареала вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гребенчатые тритоны собраны в окрестностях г. Калуги в начале сентября. В экспериментах использовали взрослых животных массой 5.4 ± 0.3 г ($n = 21$) и ювенильных особей — 1.1 ± 0.1 г ($n = 17$), которых в лаборатории содержали в контейнерах со смесью влажного зеленого мха и опада лиственных деревьев. Животные были подготовлены к зимовке постепенным снижением температуры (акклимацией): их выдерживали по 3 суток при 10 и 7°C, 21 сут — 5°C, 3 сут — 3°C; далее 20 сут при

0...1°C до начала экспериментов. В диапазоне температур 5–10°C тритоны находились в термостате ТСО-1/80 СПУ (СКТБ СПУ, Россия), при 0–3°C — в термостате MIR-154 (Panasonic Healthcare Co. Ltd, Япония). Оценивали три характеристики холодостойкости: температуру максимального переохлаждения (T_n), способность выживать при замораживании и минимальные (предельные) длительно переносимые температуры (ППТ).

Напомним, что T_n — температура, при которой в теле животных начинается формирование льда. Этот процесс сопровождается скачкообразным выделением тепла и отражается пиком на кривой охлаждения (термограмме). Для выяснения T_n предварительно акклиммированным до 0...1°C животным ($n = 11$) к брюшной стороне между передними конечностями прикрепляли бумажным скотчем спай манганин-константановой термопары (диаметр проводов 0.12 мм), после чего их охлаждали без субстрата со скоростью 0.7–1°C в час в испытательной камере WT 64/75 (Weiss Umwelttechnik GmbH, Германия). Усилитель постоянного тока преобразовывал с помощью аналогово-цифровой платы АЦП ЛА-ТК5 (Руднев-Шиляев, Россия) сигналы термопар, которые записывались компьютером в виде кривых охлаждения.

Для выяснения способности выживать после замерзания тритонов содержали при температуре ниже полученных значений T_n (–4.5°C) в течение 10–18 ч, затем нагревали до 3°C со скоростью 1.5°C в час и оценивали долю выживших.

Для выяснения минимальных длительно переносимых температур прошедших акклимацию тритонов содержали в течение нескольких суток при отрицательных температурах (от –1 до –3°C). По завершении экспозиции животных нагревали до 3°C, содержали в этой температуре в течение 2–3 дней и определяли долю восстановивших подвижность и поведенческие реакции.

Схема ареала *T. cristatus* на территории бывшего СССР построена на основе данных о встречаемости вида, размещенных в наиболее полных сводках (Мильто, 2007; Литвинчук, Боркин, 2009; GBIF.org, 2026), с учетом корректировки юго-восточной границы распространения (Березин, Вершинин, 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поведение при акклимации и охлаждении. Уже при температуре 10°C животные ($n = 38$) были малоактивны, по мере понижения температуры перемещения почти прекратились, однако при –1°C они еще реагировали на прикосновения.

Температура максимального переохлаждения, реакция на замораживание и стратегия холодостойкости. Температура максимального переохлаждения

различных особей массой 0.8–5.5 г зарегистрирована в интервале от -3.3 до -2.5°C (средняя $T_{\text{п}} = -2.9 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$). Величина $T_{\text{п}}$ не зависела от массы особей ($r_s = 0.28, p = 0.4$) и не различалась у взрослых и ювенильных животных ($W = 18, p = 0.6$). Охлаждение после регистрации $T_{\text{п}}$ до -4.5°C не перенесло ни одно из животных, что свидетельствует о летальности заморзания для них. Таким образом, стратегия переживания гребенчатым тритоном периода с отрицательными температурами — их избегание.

Минимальные длительно переносимые температуры. Температуры -3°C не перенесла ни одна из исследованных особей — они погибли в первые сутки в результате заморзания.

При температуре -2°C в первые сутки животные (5 взрослых) перестали реагировать на прикосновение и примерно через 1.5 суток от начала эксперимента заморзли и погибли.

Выживание при более высоких отрицательных температурах различалось у взрослых и ювенильных животных. Для ювенильных животных ($n = 5$) в отличие от взрослых ($n = 5$) летально оказалось пребывание при температуре -1°C в течение 2 суток. Взрослые особи ($n = 4$) выдержали 24-суточное пребывание в термостате с плавающей температурой от -0.9 до -1.5°C и экспозицией 1–3 сут с шагом 0.1 – 0.2°C . Весь названный период они сохраняли незначительную подвижность, их тела оставались мягкими, кожа — сухой и слегка вязкой на ощупь. Однако на 25-е сутки животные погибли при -1.4°C , оставаясь незамерзшими.

ОБСУЖДЕНИЕ

Холодостойкость. Результаты проведенного исследования характеризуют гребенчатого тритона как мало холодостойкий вид. Его средняя температура максимального переохлаждения -2.9°C близка к таковой двух видов углозубов (-3.3°C у *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870 и -2.7°C у *S. schrenckii* Strauch, 1870), известных своей способностью переносить замораживание и выживать после охлаждения до рекордно низких температур (Berman et al., 2010, 2016). Однако в отличие от них гребенчатый тритон, как вероятно и все хвостатые амфибии за названными исключениями, не переносит замораживания. Продолжительность выживания в переохлажденном состоянии, по-видимому, зависит от успешности подготовки к зимовке и других факторов и не превосходит 3–4 недель при температурах -1.5 ... -1°C и не более 1.5 суток при температуре -2°C . Почти тождественные описанным температурно-временные рубежи свойственны многим амфибиям (Vulakhova et al., 2017, 2020, 2025; Мещерякова, Булахова, 2024).

В диссонанс сказанному сообщается (Derovo et al., 2018), что один из гребенчатых тритонов перенес зиму при минимальных температурах -6.9°C в убежище, построенном для зимовки тритонов в Норвегии. К сожалению, температура в убежище площадью 4×5 м, находившемся на склоне с разной мощностью теплоизолирующего от температур воздуха слоя, измерялась одним логгером. Тритоны могли зимовать на удалении от него при непредсказуемо иной температуре. Нет никаких оснований предполагать, что имеет место географическая изменчивость холодостойкости — столь низкие температуры переохлаждения не известны для амфибий в принципе.

Места зимовки и ареал гребенчатого тритона. Полученные характеристики холодостойкости позволяют хотя бы в некоторой мере оценить немногие сведения, имеющиеся в литературе о зимовке гребенчатого тритона в холодных зимой регионах. В большинстве работ приводятся только общие описания мест находок, в основном повторяющие перечень для южных частей ареала: это разного рода трещины в почве, пустоты вдоль корней деревьев, в стенах строений, в пнях, норы млекопитающих, груды камней, валежник, компостные кучи, под лежащими бревнами и под их корой (Ивантер, 1975; Щербак, Щербань, 1980; Гаранин, 1983; Verrell, 1985; Ананьева и др., 1998; Langton, et al. 2001; Пестов и др., 2007; Файзулин и др., 2013 и др.). Все они (м.б., кроме части нор) находятся в поверхностных, т.е. промерзающих горизонтах почвы. Их температурный фон, очевидно, неблагоприятен для тритонов, поскольку на западе российской части ареала гребенчатого тритона почвы на глубине 20 см выхолаживаются до -2 ... -1°C , а юго-восточный край ареала лежит в области январских изотерм -5 ... -4°C (на той же глубине) (рис. 1а). Поэтому все перечисленные выше зимние местонахождения также имеют температуры, вероятно, ниже переносимых тритоном. Подчеркнем, что восточная часть территории даже на глубине 80 см, по данным вытяжных термометров (Справочник..., 1964–1967), оказывается пограничной по температурным условиям для зимовки тритонов (рис. 1б); здесь средние температуры самого холодного месяца, как правило, близки к -1 ... 0°C (Берман и др., 2025).

Однако нельзя не учитывать, что в ареале есть особо теплые территории, например обводненные (болота, берега водоемов и т.п.), или территории с мощным снежным покровом и потому непромерзающие; они не могут быть отображены на схемах подобного масштаба. В литературе есть также упоминания о зимовке гребенчатого тритона в непромерзающих водоемах (Кушнирук, 1964; Банников, 1969; Гаранин, 1983; Ананьева и др., 1998; Дунаев,

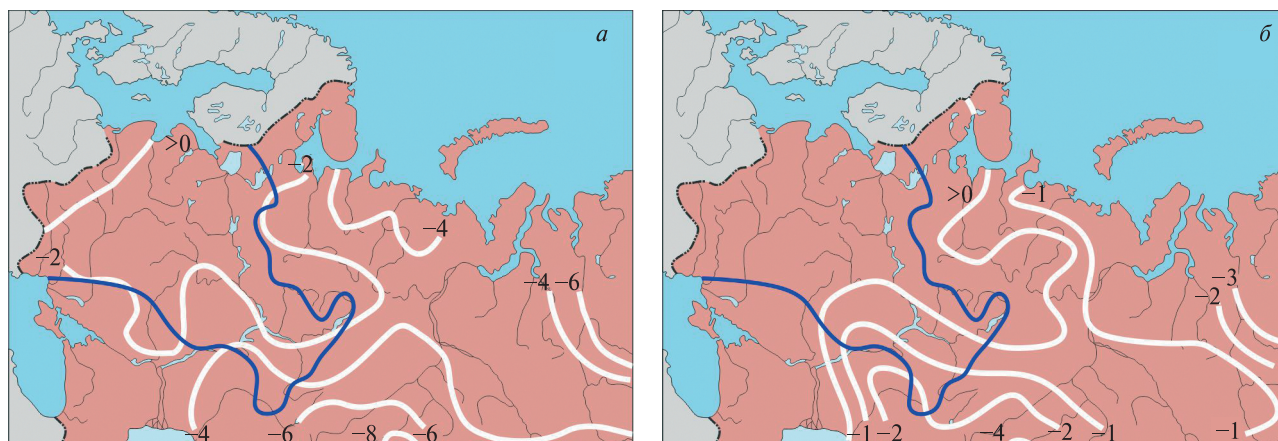


Рис. 1. Схема ареала гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) на территории бывшего СССР (синяя линия) и изо-термы января в почве на глубине 20 см (а) и 80 см (б) (белые линии (по: Берман и др., 2025)). Находки в нижнем и среднем течении Дона не показаны здесь и на рис. 2

Fig. 1. Scheme of the great crested newt (*Triturus cristatus*) range in the former USSR – (blue line), and January isotherms in the soil at a depth of 20 cm (a) and 80 cm (b) (white lines (according to: Berman et al., 2025)). Findings in the lower and middle reaches of the Don are not shown here and in Fig. 2

1999; Кузьмин, 1999; Орлова, Семенов, 1999; Вышегородских, 2007; Дебело, Чибилёв, 2013; Чибилев и др., 2017 и др.), часто без указания стадии развития, что не позволяет оценить масштаб и значимость явления.

Наверное, не будет ошибкой рассматривать рис. 1 как свидетельство относительной приемлемости климата западной части европейской территории России и полной непригодности восточной ее части для зимовки гребенчатого тритона вблизи поверхности почвы.

Ближние выводы следуют из анализа распределения еще одной характеристики зимнего температурного режима почв – изолиний глубины промерзания грунтов. Значения 50–100 см представляют собой норму для большей части ареала тритона на европейской территории России и лишь на ее юго-востоке – в бассейне р. Урал – достигают 2 м (рис. 2). Поэтому глубокое промерзание грунтов в сочетании с ничтожной устойчивостью к отрицательным температурам гребенчатого тритона – вероятно, аргумент в пользу представлений о широко известных редких, но массовых зимовках подобных ему по холодостойкости видов – обыкновенного тритона, ужа и др. (Банников, 1969; Гаранин, 1983; Дунаев, 1999; Файзулин и др., 2013).

Если исходить из положения, что тритоны на холодных территориях зимуют в глубоких или по иным обстоятельствам “теплых” убежищах, то северную границу ареала, вероятно, определяют летние факторы.

Удобным способом интегральной оценки совокупности условий среды, оптимальной для

гребенчатого тритона, мы посчитали совмещения схемы зонального подразделения и встречаемости вида (рис. 3). Привязанность гребенчатого тритона к подтайге, зонам широколиственных лесов и лесостепи визуально очевидна. Северная граница его массовых встреч, судя по рисунку, проходит по южной окраине южной тайги, а далее к северу

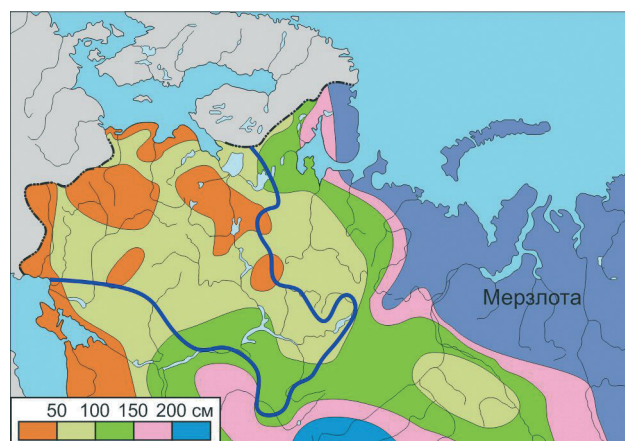


Рис. 2. Схемы ареала гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) на территории бывшего СССР (синяя линия) и промерзания почв и грунтов (цветная заливка (по: Шкадова, 1979)). Граница мерзлоты проведена по территориям, где она занимает не менее 5% площади (по: Гаврилова, 1981)

Fig. 2. Schemes of the great crested newt (*Triturus cristatus*) range in the territory of the former USSR (blue line), and soil and ground freezing (color fill (according to: Shkadova, 1979)). The permafrost boundary is drawn along the territories where it occupies at least 5% of the area (according to: Gavrilova, 1981)

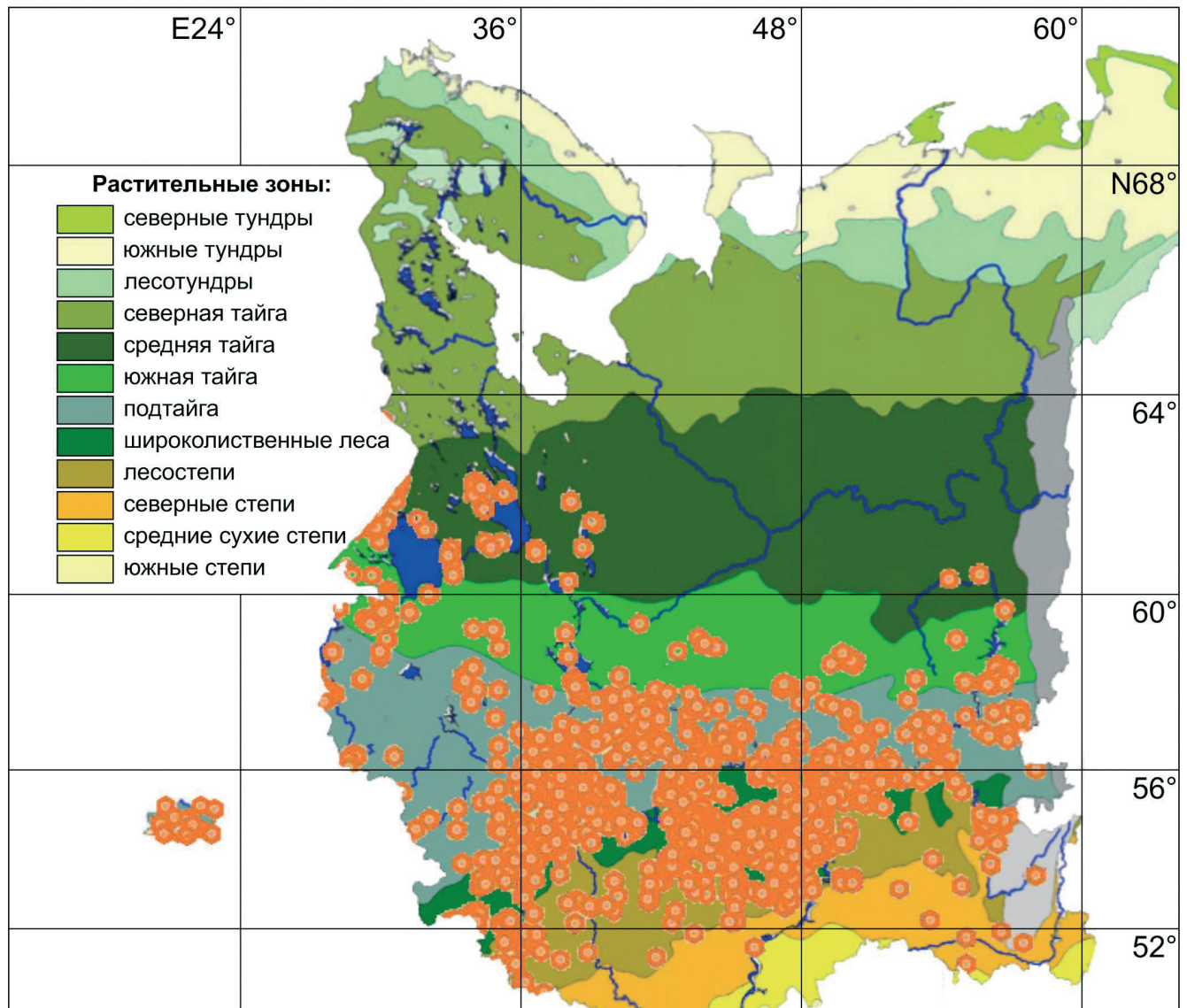


Рис. 3. Пункты обнаружения гребчатого тритона (*Triturus cristatus*) (оранжевые точки) и зональность растительности Европейской части России (цветная заливка (по: Зукерт, 2010; Огуреева, 1999))

Fig. 3. Points of discoveries of the great crested newt (*Triturus cristatus*) (orange points) and vegetation zonality of the European part of Russia (color fill (according to: Zukert, 2010; Ogureeva, 1999))

вид встречается очагами на всем ее широтном протяжении, особенно в приморской части и на Карельском перешейке. Заметная доля находок видна и в средней тайге, но только в бассейнах Ладожского и Онежского озер и по юго-западному краю Архангельской области. Примерно также описывал распространение гребчатого тритона на северо-западе России К.Д. Мильто (2007).

Переход от выявленной связи гребчатого тритона с природной зоной к поиску конкретного лимитирующего фактора, определяющего северную границу ареала, представляет собой сложную задачу, не входящую в обсуждаемые в нашей статье.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная работа позволяет заключить, что гребчатый тритон — еще один не холодостойкий вид европейских амфибий, подобно чесночнице Палласа (*Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)), травяной (*Rana temporaria*, Linnaeus 1758) и зеленым (*Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), *P. esculentus* (Linnaeus, 1758), *P. ridibundus* (Pallas, 1771)) лягушкам и т.д. (Voituron et al., 2005, 2009; Берман и др., 2017; Berman et al., 2019). Стратегия переживания гребчатым тритоном зимы состоит в избегании воздействия отрицательных температур, и успешная

многомесячная зимовка возможна лишь в местах с положительными или, возможно, с околонулевыми температурами. Локальность в распространении (“кружево ареала”) этой амфибии, очевидно, меньше зависит от зимнего климата и в большей степени — от доступных этим амфибиям глубоких убежищ с подходящими температурами, а также мест

с мощным снежным покровом или утепляющим влиянием незамерзающих вод.

Анализ точек находок гребенчатого тритона показал четкое совпадение северной границы его массовой встречаемости и южной границы южной тайги, а также очаговое распространение описываемого вида в ее пределах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л.* Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: ABF, 1998. 576 с.
2. *Банников А.Г.* Гребенчатый тритон // В кн.: Жизнь животных. Т. 4. Ч. 2. Земноводные, пресмыкающиеся. М.: Просвещение, 1969. 554 с.
3. *Березин Д.Л., Вершинин В.Л.* Гребенчатый тритон (*Triturus cristatus* Laurenti 1768, Caudata, Salamandridae) у восточной границы ареала на Среднем Урале // Зоол. журн. 2022. Т. 101. № 10. С. 1127–1135. <https://doi.org/10.31857/S0044513422080037>
4. *Берман Д.И., Алфимов А.В., Булахова Н.А.* и др. Холодостойкость и северная граница ареала обыкновенного ужа (*Natrix natrix*, Squamata, Reptilia) // Зоол. журн. 2025. Т. 104. № 11. С. 30–39. <https://doi.org/10.7868/S3034543X25110033>
5. *Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н.* Адаптивные стратегии бурых лягушек (Amphibia, Anura, Rana) в отношении зимних температур на севере Палеарктики // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 11. С. 1392–1403. <https://doi.org/10.7868/S0044513417110034>
6. *Вышегородских Н.В.* Гребенчатый тритон // Красная книга Орловской области. Грибы. Растения. Животные. / Отв. ред. Пригоряну О.М. Орел: Издатель А.В. Воробьев, 2007. С. 75–76.
7. *Гаврилова М.К.* Современный климат и вечная мерзлота на континентах. Новосибирск: Наука, 1981. 111 с.
8. *Гаранин В.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
9. *Дебело П.В., Чибилёв А.А.* Амфибии и рептилии Урало-Каспийского региона. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 400 с.
10. *Дунаев Е.А.* Земноводные и пресмыкающиеся Подмосковья. М.: МосгорСЮН, 1999. 84 с.
11. *Зукерт Н.В.* Цветная карта европейской части России // Определитель типов леса Европейской России / Под. ред. Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б.; ЦЭПЛ РАН. 2010. https://cepl.rssi.ru/bio/forest/karta_1.htm (дата обращения: 18.04.2026).
12. *Ивантер Э.В.* Земноводные и пресмыкающиеся. Петрозаводск: «Карелия», 1975. 96 с.
13. *Кузьмин С.Л.* Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. 298 с.
14. *Кушнирук В.А.* О зимовках некоторых земноводных в условиях западных областей Украины // Вопросы герпетологии. Материалы герпетологической конференции 12–14 октября 1964 г. Л.: Издательство Ленинградского университета, 1964. С. 37–38.
15. *Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я.* Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Европейский дом, 2009. 592 с.
16. *Мещерякова Е.Н., Булахова Н.А.* Отношение дальневосточной жабы *Bufo gargarizans* Cantor, 1842 к отрицательным температурам во время зимовки // В кн. Биологические проблемы Севера: Материалы международной научной конференции, посвященной 300-летию РАН (Магадан, 7–11 октября 2024 г.) / Под. ред. Радченко О.А. Москва: Знание-М, 2024. С. 174–175. <https://doi.org/10.38006/00187-838-4.2024.174.175>
17. *Мильто К.Д.* Земноводные и пресмыкающиеся Северо-Запада России: оценка биоразнообразия. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2007. 20 с.
18. *Огуреева Г.Н.* Зоны и типы пояса растительности России и сопредельных территорий. Карта масштаба 1:8 000 000. М.: Изд-во МГУ, 1999. 64 с.
19. *Орлова В.Ф., Семенов Д.В.* Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: ООО Фирма «Издательство АСТ», 1999. 480 с.
20. *Пестов М.В., Бакка С.В., Киселева Н.Ю., Маннапова Е.И., Калинина О.Н.* Земноводные и пресмыкающиеся Нижегородской области: Методическое пособие. Н. Новгород: Экоцентр «Дронт», 2007. 66 с.
21. *Справочник по климату СССР.* Вып. 1, 2, 3, 8, 9, 12, 17, 18, 20, 21, 28, 29. Ч. II. Л.: Гидрометеоздат, 1964–1967.
22. *Файзулин А.И., Чихляев И.В., Кузовенко А.Е.* Амфибии Самарской области. Тольятти: ООО «Кассандра», 2013. 140 с.
23. *Чибилёв Е.А., Ищенко В.Г., Перепелкин О.Н.* Гребенчатый тритон // Красная Книга Челябинской области / Под ред. Большаков В.Н. М.: «ООО Реарт», 2017. С. 85.
24. *Шкадова А.К.* Температурный режим почв на территории СССР. Л.: Гидрометеоздат, 1979. 240 с.

25. Щербак Н.Н., Щербань М.И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наукова думка, 1980. 268 с.
26. Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. et al. Cold-hardiness of the common spadefoot *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia) // CryoLetters. 2019. V. 5. № 5. P. 284–290.
27. Berman D.I., Leirikh A.N., Meshcheryakova E.N. The Schrenck newt (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) is the second amphibian that withstand extremely low temperatures // Dokl Biol Sci. 2010. V. 431. P. 131–134. <https://doi.org/10.1134/S0012496610020171>
28. Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A. Extreme negative temperatures and body mass loss in the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae) // Dokl Biol Sci. 2016. V. 468. P. 137–141. <https://doi.org/10.1134/S001249661603011X>
29. Bulakhova N.A., Mazanaeva L.F., Meshcheryakova E.N. et al. Resistance of the Iranian long-legged wood frog (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) (Amphibia, Anura) to negative temperatures on land and to hypoxia in water during overwintering // Herpetol Note. 2020. V. 13. P. 1079–1086.
30. Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. Overwintering strategy of the oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis* f. *sylvatica* (Amphibia, Anura) // Biol Bull. 2025. V. 52. № 6. P. 229. <https://doi.org/10.1134/S1062359025700475>
31. Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Berman D.I. Cryo tolerance of three toad species from North Asia // 19th SEH European Congress of Herpetology, University of Salzburg, Salzburg, Austria, 18–23 September 2017. P. 186.
32. Dervo B. K., Museth J., Skurdal J. Assessing the use of artificial hibernacula by the great crested newt (*Triturus cristatus*) and smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) in cold climate in Southeast Norway // Diversity. 2018. V. 10. № 3. P. 56. <https://doi.org/10.3390/d10030056>
33. Frommhold E. Wir bestimmen Lurche und Kriechtiere Mitteleuropas. Leipzig: Neuman, 1959. 218 s.
34. GBIF.org (1 April 2026) GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.ubvpds>
35. Jarvis L.E. Population dynamics of the Great Crested Newt *Triturus cristatus* at High Beach, Epping Forest // The Essex Naturalist. 2010. V. 27. P. 186–195.
36. Langton T.E.S., Beckett C.L., Foster J.P. Great crested newt conservation handbook. Froglife, Halesworth, 2001.
37. Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M. et al. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology // Herpetologia Petropolitana. St. Petersburg. 2005. P. 57–60.
38. Verrell P., Halliday T. The population dynamics of the crested newt *Triturus cristatus* at a pond in southern England // Ecography. 1985. V. 8. № 2. P. 151–156. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1985.tb01165.x>
39. Voituron Y., Barré H., Ramløv H. et al. Freeze tolerance evolution among anurans: frequency and timing of appearance // Cryobiology. 2009. V. 58. № 3. P. 241–247. <https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2009.01.001>
40. Voituron Y., Joly P., Eugène M. et al. Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly // Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol. 2005. V. 288. № 6. P. 1563–1570. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00711.200>

REFERENCES

1. Ananyeva N.B., Borkin L.Ya., Darevsky I.S., Orlov N.L. *Amphibians and reptiles. Encyclopedia of Russian nature*. M.: ABF, 1998. 576 p. (In Russ.)
2. Bannikov A.G. *Crested Newt*. Animal Life. Vol. 4. Part 2. Amphibians, Reptiles. M.: Prosveshchenie, 1969. 554 p. (In Russ.)
3. Berzin D.L., Vershinin V.L. The great crested newt, *Triturus cristatus* Laurenti 1768 (Caudata, Salamandridae), near the eastern limit of its distribution area in the middle Urals. *Zool Zh.* 2022. Vol. 101, no 10, pp. 1127–1135. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513422080037>
4. Berman D.I., Alfimov A.V., Bulakhova N.A. et al. Cold resistance and northern range boundary of the grass snake (*Natrix natrix*, Squamata, Reptilia). *Zool Zh.* 2025 Vol. 104, no 11, pp. 30–39. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034543X25110033>
5. Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. Adaptive strategies of brown frogs (Amphibia, Anura, *Rana*) in relation to winter temperatures in the northern Palaearctic. *Zool Zh.* 2017. Vol. 96, no 11, pp. 1392–1403. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0044513417110034>
6. Vyshegorodskikh N.V. *Great Crested Newt*. The Red Data Book of the Oryol Region. Fungi. Plants. Animals. Ed. O.M. Prigoryanu. Oryol: Publisher A.V. Vorobyov, 2007. pp. 75–76.
7. Gavrilova M.K. *Modern climate and permafrost on the continents*. Novosibirsk: Nauka, 1981. 111 p. (In Russ.)
8. Garanin V.I. *Amphibians and reptiles of the Volga-Kama region*. M.: Nauka, 1983. 175 p. (In Russ.)
9. Debelo P.V., Chibilev A.A. *Amphibians and Reptiles of the Ural-Caspian Region*. Yekaterinburg: RIO UB RAS, 2013. 400 p. (In Russ.)
10. Dunaev E.A. *Amphibians and reptiles of the Moscow region*. M.: MosgorSYUN, 1999. 84 p. (In Russ.)
11. Zukert N.V. *Color map of the European part of Russia*. Guide to forest types in European Russia. L.B. Zaugolnova, V.B. Martynenko; CEPL RAS. URL: 2010. https://cepl.rssi.ru/bio/forest/karta_1.htm (accessed: 18.04.2026). (In Russ.)
12. Ivanter E.V. *Amphibians and reptiles*. Petrozavodsk: Karelia, 1975. 96 p. (In Russ.)

13. Kuzmin S.L. *Amphibians of the former USSR*. M.: KMK Scientific Publications Partnership, 1999. 298 p. (In Russ.)
14. Kushniruk V.A. *On the wintering grounds of some amphibians in the western regions of Ukraine*. Proceedings of the herpetological conference, October 12–14, 1964, Leningrad: Leningrad University Press, 1964. pp. 37–38. (In Russ.)
15. Litvinchuk S.N., Borkin L.J. *Evolution, Systematics and Distributions of Crested Newts (Triturus cristatus complex) in Russia and adjacent Countries*. St. Petersburg: Evropeisky Dom Press, 2009. 592 p. (In Russ.)
16. Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A. *Attitude of the Asiatic toad Bufo gargarizans Cantor, 1842 to negative temperatures during wintering*. 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. 174–175. (In Russ.) <https://doi.org/10.38006/00187-838-4.2024.174.175>
17. Milto K.D. *Amphibians and reptiles of Northwest Russia: biodiversity assessment*. Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. St. Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2007. 20 p. (In Russ.)
18. Ogureeva G.N. *Vegetation zones and types of zonation in Russia and adjacent territories*. Map, scale 1:8,000,000. Moscow: Moscow State University Press, 1999. 64 p. (In Russ.)
19. Orlova V.F., Semenov D.V. *Nature of Russia: Animal Life. Amphibians and Reptiles*. M.: OOO Firma Izdatelstvo AST, 1999, 480 p. (In Russ.)
20. Pestov M.V., Bakka S.V., Kiseleva N.Yu., Manpapova E.I., Kalinina O.N. *Amphibians and reptiles of the Nizhny Novgorod Region: a methodological textbook*. Nizhny Novgorod: Ecocenter “Dront”, 2007. 66 p. (In Russ.)
21. *Spravochnik po klimatu SSSR (Handbook on the Climate of the Soviet Union)*. Vol. 1, 2, 3, 8, 9, 12, 17, 18, 20, 21, 28, 29, Parts II, Leningrad: Gidrometeoizdat, 1964–1967. (In Russ.)
22. Fayzulin A.I., Chikhlyayev I.V., Kuzovenko A.E. *Amphibians of the Samara Region*. Tolyatti: Kassandra LLC, 2013. 140 p. (In Russ.)
23. Chibilev E.A., Ishchenko V.G., Perepelkin O.N. *Great crested newt*. Red Data Book of the Chelyabinsk Region / Ed. Bolshakov V.N. M.: Reart LLC, 2017. 85 p. (In Russ.)
24. Shkadova A.K. *Temperature regime of soils on the territory of the USSR*. L.: Gidrometeoizdat, 1979. 240 p. (In Russ.)
25. Shcherbak N.N., Shcherban M.I. *Amphibians and reptiles of the Ukrainian Carpathians*. Kyiv: Naukova Dumka, 1980. 268 p. (In Russ.)
26. Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. et al. Cold-hardiness of the common spadefoot *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia). *CryoLetters*, 2019. Vol. 5, no. 5, pp. 284–290.
27. Berman D.I., Leirikh A.N., Meshcheryakova E.N. The Schrenck newt (*Salamandrella schrenckii*, Amphibia, Caudata, Hynobiidae) is the second amphibian that withstand extremely low temperatures. *Dokl Biol Sci.*, 2010. Vol. 431, pp. 131–134. <https://doi.org/10.1134/S0012496610020171>
28. Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A. Extreme negative temperatures and body mass loss in the Siberian salamander (*Salamandrella keyserlingii*, Amphibia, Hynobiidae). *Dokl Biol Sci.* 2016. Vol. 468, pp. 137–141. <https://doi.org/10.1134/S001249661603011X>
29. Bulakhova N.A., Mazanaeva L.F., Meshcheryakova E.N., Berman D.I. Resistance of the Iranian long-legged wood frog (*Rana macrocnemis* Boulenger, 1885) (Amphibia, Anura) to negative temperatures on land and to hypoxia in water during overwintering. *Herpetology Notes*. 2020. Vol. 13, pp. 1079–1086.
30. Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N. Overwintering strategy of the oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis* f. *sylvatica* (Amphibia, Anura). *Biol Bull.* 2025. Vol. 52, no. 6, pp. 229. <https://doi.org/10.1134/S1062359025700475>
31. Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Berman D.I. Cryo tolerance of three toad species from North Asia. *Proceedings of the 19th SEH European Congress of Herpetology, University of Salzburg, Salzburg, Austria, 18–23 September, 2017*. pp. 186.
32. Dervo B.K., Museth J., Skurdal J. Assessing the use of artificial hibernacula by the great crested newt (*Triturus cristatus*) and smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) in cold climate in Southeast Norway. *Diversity*. 2018. Vol. 10, no. 3, pp. 56. <https://doi.org/10.3390/d10030056>
33. Frommhold E. *Wir bestimmen Lurche und Kriechtiere Mitteleuropas*. Leipzig: Neuman, 1959. 218 s.
34. GBIF.org (1 April 2026) GBIF Occurrence Download. <https://doi.org/10.15468/dl.uvvpds>
35. Jarvis L.E. Population dynamics of the Great Crested Newt *Triturus cristatus* at High Beach, Epping Forest. *The Essex Naturalist*. 2010. Vol. 27, pp. 186–195.
36. Langton T.E.S., Beckett C.L., Foster J.P. *Great crested newt conservation handbook*. Froglife, Halesworth, 2001.
37. Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M. et al. Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology. *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg, 2005. pp. 57–60.
38. Verrell P., Halliday T. The population dynamics of the crested newt *Triturus cristatus* at a pond in southern England. *Ecography*, 1985. Vol. 8, no 2, pp. 151–156. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1985.tb01165.x>
39. Voituron Y., Barré H., Ramløv H. et al. Freeze tolerance evolution among anurans: frequency and timing of appearance. *Cryobiology*. 2009. Vol. 58, no. 3, pp. 241–247. <https://doi.org/10.1016/j.cryobiol.2009.01.001>
40. Voituron Y., Joly P., Eugène M. et al. Freezing tolerance of the European water frogs: the good, the bad, and the ugly. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 2005. Vol. 288, no 6, pp. 1563–1570. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00711.200>

Сведения об авторах

About the authors

Даниил Иосифович Берман — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: dberman@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0002-2137-1324>

Daniil I. Berman — Dr. Sci. in Biology, Professor, Chief Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: dberman@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0002-2137-1324>

Нина Антоновна Булахова — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: sigma44@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0002-3000-6476>

Nina A. Bulakhova — Candidate Sci. in Biology, Leading Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: sigma44@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0002-3000-6476>

Екатерина Николаевна Мещерякова — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Российская Федерация
e-mail: kameshky@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0001-8089-4734>

Ekaterina N. Meshcheryakova — Candidate Sci. in Biology, Senior Researcher, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS, Magadan, Russian Federation
e-mail: kameshky@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0001-8089-4734>

Поступила в редакцию 07.05.2026
После доработки 18.06.2026
Принята к публикации 24.06.2026

Received May 07, 2026
Revised June 18, 2026
Accepted June 24, 2026

УДК 598.293.1:591.5(470.63)

DOI: 10.7868/S3034545626060048

Оригинальная статья

Особенности распространения, гнездовой биологии и кормового поведения розового скворца (*Pastor roseus*, Passeriformes, Aves) в Ставропольском крае

Л.В. Маловичко¹, Е.А. Коблик², А.Г. Резанов³, А.А. Резанов^{3,*}

¹Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Российская Федерация

²Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация

³Московский городской педагогический университет, Москва, Российская Федерация

*e-mail: rezanovag@mgpu.ru

Аннотация. Наблюдения за особенностями гнездования и трофической биологии розового скворца осуществлены в Ставропольском крае в 2003–2022 гг. В природных и антропогенных биотопах (включая населенные пункты) проведено 250 учетов общей протяженностью 600 км. За годы наблюдений зарегистрировано более 146 тыс. розовых скворцов (393 встречи); в 156 случаях (39.7%) это были скопления из ≥ 100 птиц. Проведен анализ зависимости распространения розового скворца от обилия саранчовых; дана историческая оценка данного феномена. Сроки прилета скворцов сопоставлены с температурными условиями апреля и мая на Ставрополье. В целом за период мониторинга отмечается сдвиг в сторону более ранних фенодат прилета ($r = 0.4754$, $p < 0.05$). Выявлены особенности гнездовой биологии: места расположения гнездовых колоний и гнезд в естественной среде и антропогенном ландшафте. В 2018 г. в 27 населенных пунктах (села, хутора) зарегистрировано 54 колонии с общим числом более 14 тыс. гнезд. Рассчитаны индексы синантропизации для различных типов гнездования вида. Приведены подробные описания расположения и устройства гнезд, даны статистические оценки величины кладок и биометрии яиц. Рассмотрены основные стратегии кормового поведения. Дана оценка разнообразия кормового поведения, описаны пастбищные кормовые ассоциации розового скворца. С использованием цифрового кодирования выделены и детально описаны 19 методов, выявленных в кормовом репертуаре розового скворца на территории Ставропольского края. Заметно преобладали (57.9%) наземные кормовые методы. При обработке и анализе материала использованы современные методы статистики (Microsoft Excel, Statistica 10.0).

Ключевые слова: розовый скворец, *Pastor roseus*, саранчовые (Orthoptera, Acrididae), Ставропольский край, Кумо-Манычская впадина, гнездование, синантропизация, кормовое поведение

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

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

Вклад авторов. Сбор полевого материала, концепция статьи, первый вариант рукописи — МЛВ; обработка и анализ собранных данных, редактирование первого варианта и работа над окончательным вариантом рукописи — КЕА; обработка и анализ собранных данных, корректировка первого варианта рукописи, работа над окончательным вариантом рукописи — РАГ; обработка материала, расчет индексов синантропизации, участие в работе над окончательным вариантом рукописи — РАА.

Благодарности. Авторы выражают благодарность В.Н. Федосову (Ставропольское отделение Союза охраны птиц России) и студентам-биологам Ставропольского государственного университета, принимавшим участие в сборе полевого материала. Авторы также признательны местным жителям, опросные данные которых помогли при поиске гнездовых колоний розового скворца.

Ссылка для цитирования: Маловичко Л.В., Коблик Е.А., Резанов А.Г., Резанов А.А. Особенности распространения, гнездовой биологии и кормового поведения розового скворца (*Pastor roseus*, Passeriformes, Aves) в Ставропольском крае // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 6. С. 40–64. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060048>

Distribution, Breeding Biology, and Foraging Behavior of the Rosy Starling (*Pastor roseus*, Passeriformes, Aves) in the Stavropol Territory

L.V. Malovichko¹, E.A. Koblik², A.G. Rezanov³, A.A. Rezanov^{3, *}

¹Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

²Zoological Museum of M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

³Moscow City University, Moscow, Russian Federation

*e-mail: rezanovag@mgpu.ru

Abstract. Observations of the breeding and trophic biology of the Rosy Starling were conducted in the Stavropol Territory from 2003 to 2022. A total of 250 surveys, covering 600 km, were carried out across natural and anthropogenic habitats (including settlements). Over the study period, more than 146,000 Rosy Starlings were recorded (393 encounters); in 156 cases (39.7%), these were aggregations of ≥ 100 birds. The distribution of the Rosy Starling was analyzed in relation to locust abundance, providing a historical assessment of this phenomenon. Arrival dates were correlated with April and May temperature conditions in Stavropol. Overall, a shift toward earlier arrival phenology was observed during the monitoring period ($r = 0.4754$, $p < 0.05$). Breeding biology features were identified, including the locations of nesting colonies and nests in both natural environments and anthropogenic landscapes. In 2018, 54 colonies with a total of over 14,000 nests were recorded across 27 settlements (villages and hamlets). Synanthropization indices were calculated for various nesting types. The paper provides a detailed description of nest placement and structure, alongside a statistical evaluation of clutch size and egg biometrics. The main foraging behavior strategies of the Rosy Starling are examined. An assessment of foraging diversity is provided, and grazing foraging associations are described. Using digital coding, 19 distinct methods within the Rosy Starling's foraging repertoire in the Stavropol Territory were identified and detailed. Terrestrial foraging methods were markedly predominant. Data processing and analysis were performed using modern statistical methods (Microsoft Excel, Statistica 10.0).

Keywords: Rosy Starling, *Pastor roseus*, locusts (Orthoptera, Acrididae), Stavropol Territory, Kuma-Manych Depression, nesting, synanthropization, foraging behavior

Funding. The study was conducted without additional funding.

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

Authors' contribution. Field data collection, study concept, drafting the initial manuscript – MLV; data processing and analysis, editing of the first draft, and final manuscript preparation – KEA; data processing and analysis, editing of the first, final manuscript preparation – RAG; data processing, calculation of synanthropization indices, participation in final manuscript preparation – RAA.

Acknowledgements. The authors would like to thank to V.N. Fedosov (Stavropol branch of the Russian Bird Conservation Union) and the biology students at Stavropol State University who participated in collecting field data. They are also grateful to local residents whose surveys assisted in locating nesting colonies of the rosy starling.

For Citation: Malovichko L.V., Koblik E.A., Rezanov A.G., Rezanov A.A. Distribution, Breeding Biology, and Foraging Behavior of the Rosy Starling (*Pastor roseus*, Passeriformes, Aves) in the Stavropol Territory // Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 40–64 (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060048>

Историческая оценка связи распространения розового скворца и саранчовых в западных регионах Евразии

В начале XX века розовые скворцы (*Pastor roseus* (Linnaeus, 1758)) в большом количестве гнездились по всей степной зоне Юго-Восточной Европы, Юго-западной Сибири, Средней и Передней Азии, а в годы массового размножения саранчи и ее перелетов на север эти скворцы поселялись и в лесостепи, достигая Полтавы, Харькова, Воронежа и Саратова (Шарлемань, 1926; Белик, 1993, 2000, 2023). Затем очаги вредителя были уничтожены истребительными мерами. Очевидно, в недавнем историческом прошлом типчаково-ковыльные ставропольские степи не являлись местом постоянного массового обитания розовых скворцов. По данным Динника (1886), они здесь не были массовыми. Много розовых скворцов обитало, вероятно, в очагах марокканской саранчи (*Dociostaurus maroccanus*) в Ачикулаке, а в высокотравных степях они были не более чем обычны (Формозов, 1962). В Казахстане их излюбленными биотопами являлись каменистые полупустынные степи с изреженной растительностью и многочисленными обрывами, “где они встречались иногда громадными колониями” (Бостонжогло, 1911). В Болгарии инвазии розового скворца напрямую связаны с массовым размножением марокканской саранчи (Nankinov et al., 2000; Nyagolov et al., 2003).

В ковыльных степях розовые скворцы были обычны, прилетали в большом количестве на Ставрополье и в Калмыкию в периоды ксерофитизации, вслед за расширяющими свои ареалы массовыми видами прямокрылых насекомых. В начале XX века такой процесс был вызван неумеренным выпасом скота. Этот период в Предкавказье характеризуется переходом степных народов от кочевого образа жизни к оседлому, ростом населения и увеличением поголовья скота. С 1910 г. из района Ачикулака происходит массовое расселение по Ставропольскому краю марокканской саранчи, которая тесно связана с мятликовым сбоем (Формозов, 1962). Обычными и многочисленными в Ставропольском крае становятся итальянский прус (*Calliptamus italicus*), азиатская саранча (*Locusta migratoria migratoria*), изменчивая кобылка (*Celex variabilis*).

К середине XX века численность и ареал розового скворца резко сократились. Они стали регулярно обитать лишь на Керченском полуострове в Крыму, Восточном Закавказье, некоторых районах Казахстана и Средней Азии (Белик, 2002, 2023). Петров и Миноранский (1962), обследуя в летние сезоны в 1959–1961 годах степи Ростовской области и Калмыкии вдоль северного побережья озера Маныч, не обнаружили этот вид. В 1980-х годах

в исследованных нами северо-восточных районах Ставропольского края розовые скворцы встречались нерегулярно, периодически появлялись в степях вдоль Кумо-Манычской впадины стайками, состоящими из нескольких десятков пар. В эти же годы отмечены налеты стаяк скворцов численностью по 50–200 особей на сады в селах Апанасенковского, Арзгирского, Левокумского, Нефтекумского районов. В июне 1990 г. на маршруте в 200 километров вдоль Манычской долины в степях Апанасенковского района были встречены лишь две стайки из 100 и 200 особей, признаков размножения не обнаружено (Хохлов, Куликов, 1991). Причиной значительного сокращения ареала и численности розового скворца явилась интенсивная борьба с перелетной саранчой, предпринятая в СССР в начале 20-х годов XX века (Белик, 2000).

В последние десятилетия вышло несколько работ по распространению, численности и гнездовой биологии розового скворца в Ставрополье (Кошлякова и др., 2002; Кошлякова, 2003; Федосов, Маловичко, 2006; Маловичко, 2020; Ильях, 2024). В целом численность ставропольской популяции вида оказалась подвержена сильным колебаниям – от 1000 до 10000 особей (Ильях, 2024). Анализ многочисленных периодических залетов розового скворца, отмеченных и в прошлом, и в настоящее время, свидетельствует о пульсирующем характере границ ареала вида в целом. За последние 10 лет зарегистрировано несколько дальних залетов одиночных розовых скворцов за пределы основного видового ареала: на побережье Баренцева моря (Гайнанова и др., 2022), на Куршскую косу (Шаповал, Ерохина, 2023). Характерны залеты в центральную Европейскую часть России: в Воронежскую (Турчин, Соболев, 2017), Рязанскую (Фионина и др., 2023) и даже Московскую (Коновалова, 2004) области. Анализ дальних залетов в Северную Европу (Скандинавия, Исландия) представлен в детальном обзоре (Шаповал, Ерохина, 2023). Отмечались залеты розового скворца и в первой половине прошлого века, что фактически привело к регулярному гнездованию и расширению гнездового ареала: в долине Енисея (Федоров, 2018), в Монголии (Эрегден Дагва, 2021), в Туве (Холин, 2016). Причем в долине Енисея в 1917 г. встречена стая из 500 птиц, а годами ранее отмечены случаи гнездования в каменистых россыпях. Ильях (2024) отмечает, что в настоящее время численность розового скворца имеет в Ставрополье тенденцию к восстановлению. Материалы, приведенные в статье, полностью подтверждают данное положение.

Влияние борьбы с очагами размножения саранчи на пульсацию ареала и численность розового скворца. Обработка пестицидами очагов размножения саранчи оказала как прямое, так и косвенное

отрицательное воздействие на популяцию розовых скворцов. В Калмыкии, Ставропольском крае и Ростовской области отмечена гибель розовых скворцов в результате поедания насекомых, отравленных гексохлораном (Казаков и др., 1990; Хохлов, Харченко, 1992; Белик, 1993, 2000). К концу 1970-х годов саранча была уничтожена на многих участках Восточного Ставрополя. Очевидно, успеху борьбы с саранчой способствовали два других фактора: распашка целинных земель и перевыпас скота. Рост пашни вызвал сокращение пригодных для саранчи биотопов и расчленение ее ареала на участки, поскольку пахотные земли не пригодны для обитания саранчовых (Рубцов, Виноградов, 1950). В свою очередь, чрезмерный выпас скота нарушил трофические цепи в степных ландшафтах. В 60–80-е годы численность овец значительно превысила емкость пастбищ. Создаваемые в эти годы овцекомpleксы были рассчитаны на питание животных преимущественно кормовыми растениями, выращиваемыми на орошаемых землях. Большая часть фитомассы на пастбищах съедалась овцами на начальных стадиях вегетации, и, таким образом, нарушались трофические связи. К началу лета травостой в степях почти полностью сбивался скотом, а стайные саранчовые лишались корма и защитных свойств местообитаний. Если мятликовый сбой способствовал расселению полупустынных видов саранчовых в Ставропольском крае в начале XX века (Формозов, 1962), то чрезмерная пастбищная нагрузка оказала на них угнетающее действие. После этого очаги вредителя были уничтожены истребительными мерами, которые ранее длительного и устойчивого эффекта не давали.

Таким образом, невольно срабатывал метод, выдвинутый Формозовым (1962): для успешной борьбы с массовыми вредителями необходимо предварительно расчленить ареал на определенные фрагменты. Угнетенность саранчовых привела к невозможности успешного существования питающихся ими животных. Поскольку розовый скворец трофически тесно связан с саранчовыми, то его ареал и численность пульсируют в зависимости от состояния популяций азиатской саранчи, итальянского пруса, разных видов кобылок. Очередное увеличение численности гнездящихся розовых скворцов вдоль Кумо-Манычской впадины приходится на начало 1990-х годов (Белик, 1993; Хохлов, Харченко, 1992), когда количество скота в регионе сократилось в 10 раз. В конце XX — начале XXI века происходит ослабление химической борьбы с вредителями, что связано с ухудшением социального положения населения, состояния сельского хозяйства и снижением пастбищной нагрузки. Это привело к массовому размножению в 1998–2004 гг. итальянского пруса, азиатской саранчи и кобылок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевой материал собран Л. В. Маловичко, В. Н. Федосовым и их помощниками в Ставропольском крае (46°14' — 43°59' северной широты и 40°48' — 45°47' восточной долготы) в 2003–2022 годах. Площадь региона исследований составляет 66160 квадратных километров и сопоставима с территорией такой страны, как Литва, и в 2 раза превосходит по площади Бельгию.

Регион расположен в зоне степей и полупустыни и частично в полосе предгорий с лесостепной растительностью (Шальнев, 2004). Всего проведено более 250 учетов птиц на всей территории Ставропольского края в самых различных биотопах: населенных пунктах, кошарах, культстанах, карьерах, береговых обрывах, оврагах, балках, рощах и так далее. Общая протяженность пеших маршрутов составила не менее 600 километров. Зарегистрировано 396 встреч более 144,8 тысяч розовых скворцов.

При учетах птиц для составления Атласа гнездящихся птиц Европы в Ставропольском крае в 2015–2018 годах обследовано 39 квадратов размером 50 × 50 километров. В ходе учетов регистрировали и наносили на карту жилые колонии с привязкой к ближайшему населенному пункту. При описании колоний использовали специальные карточки, в которых регистрировали следующие данные: биотоп, расположение и размеры колонии, содержимое гнезда, расстояние до дорог, особенности поведения гнездящихся птиц.

Данные по гнездовой биологии собраны в Ставропольском крае в 2001–2022 годах с использованием традиционных методик (Новиков, 1953; Bibby et al., 1998). Подробная методика расчета индекса синантропизации представлена в специальной работе (Резанов, Резанов, 2014). С учетом гнездового, трофического и топического критериев предложена формула для расчета индекса синантропизации птиц; $I_s = \Sigma r / \Sigma \max \leq 1$, где Σr — общая сумма полученных баллов по критериям, $\Sigma \max$ — сумма максимально возможных (потенциальных) баллов. Индекс позволяет оценивать степень синантропизации популяций, внутрипопуляционных группировок, а также отдельных гнездовых пар.

Цифровое кодирование кормовых методов розового скворца проведено на основе разработанной системы классификаторов. Классификаторы выделены на основе концепции кормового метода как многопараметрового последовательного процесса: 1) среда/субстрат нахождения фуражира при поиске пищевых объектов; 2) локомоции, используемые фуражиром при поиске пищевых объектов; 3) локомоции сближения с пищевым объектом; 4) среда/субстрат нахождения фуражира при взятии пищевого объекта; 5) характер взятия

пищевого объекта (тип клевка и прочее); 6) среда/ субстрат нахождения пищевого объекта при его взятии фуражиром; 7) тип пищевого объекта (закрепленный, не закрепленный).

Таким образом, закодированный кормовой метод представлен цепочкой условных цифр (кодов), в которой конкретный код по каждому из семи классификаторов разделен знаком двоеточия. Сравнение цифровых кормовых методов позволяет видеть даже незначительные различия между ними (Резанов, 2000). Пространственная структура кормового метода рассмотрена исходя из четырех параметров, таких как: 1) среда нахождения фуражира при разыскивании корма; 2) при атаке (сближении) добычи; 3) при контакте с добычей; 4) среда нахождения добычи в момент ее взятия. Такой подход дает возможность представить связь кормового поведения фуражира с различными средами — наземной (включая заземленные объекты, например деревья и прочее) и воздушной. Принятые обозначения: L (литосфера: от греч. λίθος — камень) — наземная среда; А (атмосфера: от древнегреч. ἄτμος — пар) — воздушная среда (Резанов 2000, 2009), т.е. это те среды, в которых разворачивается тот или иной кормовой метод.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Новая экспансия саранчи и розового скворца в начале 2000-х гг.

В результате вспышки численности итальянско-го пруса, азиатской саранчи и кобылок произошло их расселение из Дагестана на северо-запад в пастбищные районы Калмыкии и Ставропольского края, где саранчовые стали успешно размножаться. В Волгоградской и Астраханской областях была отмечена массовая экспансия саранчи из Казахстана. Так, в мае 2000 г. мы наблюдали огромную стаю саранчи, шириной около 500 м, движущуюся из Дагестана в сторону Калмыкии. Учет проводился в течение 40 мин с автомашины, двигающейся со скоростью до 30–40 км/час; за все это время стая саранчи не уменьшалась.

Крупные очаги размножения азиатской саранчи, появившиеся в 2000 г. в восточных районах Ставропольского края, весной 2001 г. достигли озера Маныч. За массовым появлением саранчи в Арзгирском, Туркменском, Левокумском и Апанасенковском районах последовали большие стаи розовых скворцов. Так, в июне 2001 г. в Апанасенковском районе обнаружены пять гнездовых колоний розовых скворцов: на кошаках в устьях рек Дунды, Калаус, на острове Левый (оз. Маныч), на овцекомплексе около с. Дивного, под шиферной крышей двухэтажного дома в центре с. Воздвиженского. Общая

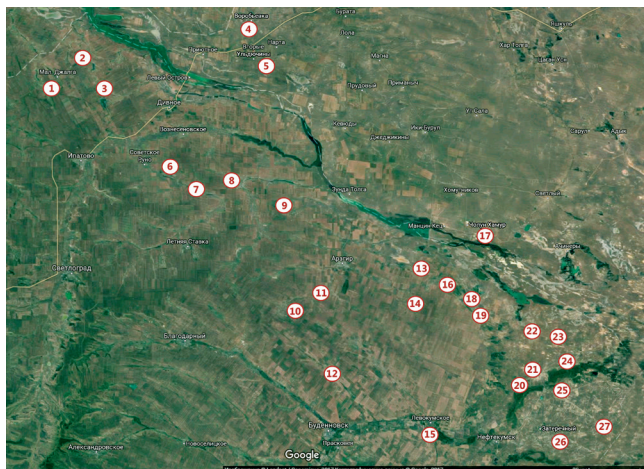


Рис. 1. Места локализации колоний розового скворца. Ставропольский край и приграничная Калмыкия, май–июнь 2018 г. Номера локализаций соответствуют номерам в табл. 1

Fig. 1. Localization sites of Rosy Starling colonies. Stavropol Territory and border areas of Kalmykia, May–June 2018. The localization numbers correspond to the numbers in Table 1

численность скворцов, учтенных на маршрутах, составила 1.5 тыс. пар. В с. Величаевском Левокумского района нами обследованы шесть улиц, на которых отмечены 14 колоний численностью около двух тыс. пар. В с. Садовом Арзгирского района нами обнаружены 17 колоний с общей численностью около пяти тыс. пар. В ауле Термита обследованы три колонии розовых скворцов общей численностью около 600 пар. Экстраполируя полученные данные на площадь, заселенную розовыми скворцами в пределах Кумо-Манычской впадины (Апанасенковский, Туркменский, Арзгирский и Левокумский районы Ставропольского края), общая гнездовая численность в 2001 г. на этой территории определена нами в 30–40 тыс. пар.

В конце мая — начале июня 2018 г. мы предприняли попытку максимально обследовать все вероятные места гнездования розовых скворцов вдоль Кумо-Манычской впадины. Выявлено 27 очагов гнездования суммарно с 14059 гнездящимися парами в 54 колониях (рис. 1, табл. 1). Таким образом, по сравнению с 2001 г. численность гнездящихся розовых скворцов сократилась в 2.1–2.8 раза.

Весенний прилёт и формирование колоний

По нашим данным, сроки прилета розовых скворцов на Ставрополье сильно колеблются по годам: от 7 апреля (2014 г.) до 14 мая (2022 г.) (табл. 1), что совпадает с выходом личинок саранчовых. Сначала они появляются на востоке края, потом продвигаются в западном направлении.

Таблица 1. Расположение колоний розового скворца. Ставропольский край, Кумо-Манычская впадина. 2018 г. Номера локализаций соответствуют номерам на рис. 1

Table 1. Location of Rosy Starling colonies. Stavropol Territory, Kuma-Manych Depression. 2018. The localization numbers correspond to the numbers in Fig. 1

№ П/п	Места расположения колоний	Число колоний	Число гнезд	
			абсолютное	доля, %
1	с. Большая Джалга	2	148	1.05
2	с. Киевка	5	397	2.82
3	с. Белые Копани	2	860	6.12
4	с. Воробьевка (Калмыкия)	4	605	4.3
5	с. Улюдючины (Калмыкия)	2	520	3.7
6	п. Айгурский	2	200	1.42
7	п. Ясный	5	1090	7.75
8	с. Рагули	1	350	2.5
9	п. Красный Маныч	3	565	4.02
10	с. Серафимовское	1	420	3.0
11	аул Башанта	1	340	2.42
12	с. Толстово-Васюковское	4	935	6.65
13	п. Чограйский	1	1080	7.68
14	п. Довсун	2	485	3.45
15	с. Правокумское	1	265	1.88
16	с. Садовое	1	300	2.13
17	п. Чолун Хамур (Калмыкия)	1	1500	10.67
18	с. Приозерское	1	240	1.71
19	с. Турксад	2	310	2.2
20	с. Величаевское	3	780	5.55
21	х. Кочубей	2	474	3.37
22	х. Арбали	1	350	2.49
23	х. Термита	1	400	2.85
24	п. Камышитовый	1	200	1.42
25	п. Зимняя Ставка	1	480	3.41
26	п. Затеречный	2	485	3.45
27	х. Русский	2	280	1.99
	Итого:	54	14059	100.0

Примечания. с. — село, п. — поселок, х. — хутор.

Notes. c. — village, п. — settlement, х. — farmstead.

По сведениям Ильюха (2024), прилёт розовых скворцов в Ставропольский край приходится на середину апреля.

В сезон прилёта скворцы летят к местам гнездования сравнительно небольшими группами: 92.4 ± 46.7 особей (lim 4–1000; SD = 146.17; mediana = 50; $p = 0.01$; $n = 65$). Однако бывают и редкие исключения — до 1000 птиц.

В сумме за годы наблюдений в 396 встречах розовых скворцов зарегистрировано 144827 птиц (от одиночных до огромных колониальных скоплений): 365.72 ± 116.75 особей (lim 1–15000;

SD = 1180.15; mediana = 70; $P = 0.049$; $n = 396$). В 158 случаях (39.9%) зарегистрированы стаи ≥ 100 птиц общей численностью 135285 особей: 856.23 ± 241.84 особей (lim 100–15000; SD = 1180.16; mediana = 70; $p = 0.01$; $n = 158$) (рис. 2).

Сроки первого появления розовых скворцов в различных точках района наблюдений заметно разнятся. В 2002 г. первые стаи розовых скворцов нами встречены у с. Величаевского 10 мая; в с. Арзгир 12 мая, а в с. Дивное 16 мая. Как правило, прилёт розовых скворцов приходится на даты, когда температура воздуха поднимается



Рис. 2. Частота встреч различных по величине групп розового скворца. 2003–2022 гг. Ставропольский край
Fig. 2. Frequency of encounters with different sized groups of the Rosy Starling. 2003–2022. Stavropol Territory

Таблица 2. Фенодаты прилёта розового скворца (по Ставропольскому краю) и среднемесячные температуры (Город Ставрополь)

Table 2. Arrival phenodates of the Rosy Starling (in the Stavropol Territory) and average monthly temperatures (Stavropol city)

Год	Среднемесячная температура, t°С		Даты раннего прилёта
	Апрель	Май	
2003	8.5	20	08.май
2004	10	15	11.май
2005	11.5	18	08.май
2006	11.5	16	13.май
2007	9	20	06.май
2008	14	15	08.май
2009	9	15	07.май
2010	11.5	18.5	08.май
2011	8.5	16	06.май
2012	16.5	20	01.май
2013	13.5	17	07.май
2014	8.5	17	07.апрель
2015	11	17.5	09.май
2016	12.5	16	10.май
2017	11	16	30.апрель
2018	13.5	15	01.май
2019	10	17.6	28.апрель
2020	14	16	03.май
2021	12.5	17.5	28.апрель
2022	15.5	17	14.май

до значений от +13°С до +15°С. Так, по данным Гисметео (Gismeteo.ru), май 2022 г. (средняя температура по краю +13.23°С) оказался самым холодным за 2014–2022 гг. Самый тёплый май был в 2019 г., средняя температура месяца достигла +17.6°С. Соответственно, в 2022 г. розовые скворцы появились в Нефтекумском районе 18 мая 2022 г., а в среднем по краю – 14 мая. В 2019 г. самый ранний прилет зафиксирован 28 апреля, в среднем по краю – 9 мая. Самое раннее появление розовых скворцов (2 стаи численностью 150 и 45 птиц в типчаковой степи) отмечено нами 7 апреля 2014 г. Наиболее поздний прилет отмечен 13 мая 2006 г. в с. Величаевское и 14 мая 2022 г. в селах Зимняя Ставка, Величаевское, Ачикулак – на самом востоке края. В селах отмечались стайки по 25–70 розовых скворцов; на кошарах по 15–40 птиц. 19 мая 2009 г. отмечена пролётная стая из 1000 птиц; плюс к этому еще пролетели 8 стай численностью по 50–70 особей. Известно, что время появления розовых скворцов на гнездовье находится в прямой зависимости от сроков появления личинок стадного итальянского пруса (Степанов, 1960), что, так или иначе, зависит от температурных условий.

Следует отметить, что нет полных мониторинговых данных по апрельским и майским температурам как по отдельным районам, так и по Ставропольскому краю в целом. Наиболее полный материал представлен в архивах погоды по городу Ставрополю (Климат и погода в Ставрополе //world.weather.ru; Погода в Ставрополе // Stavropol.nuipogoda.ru) (табл. 2).

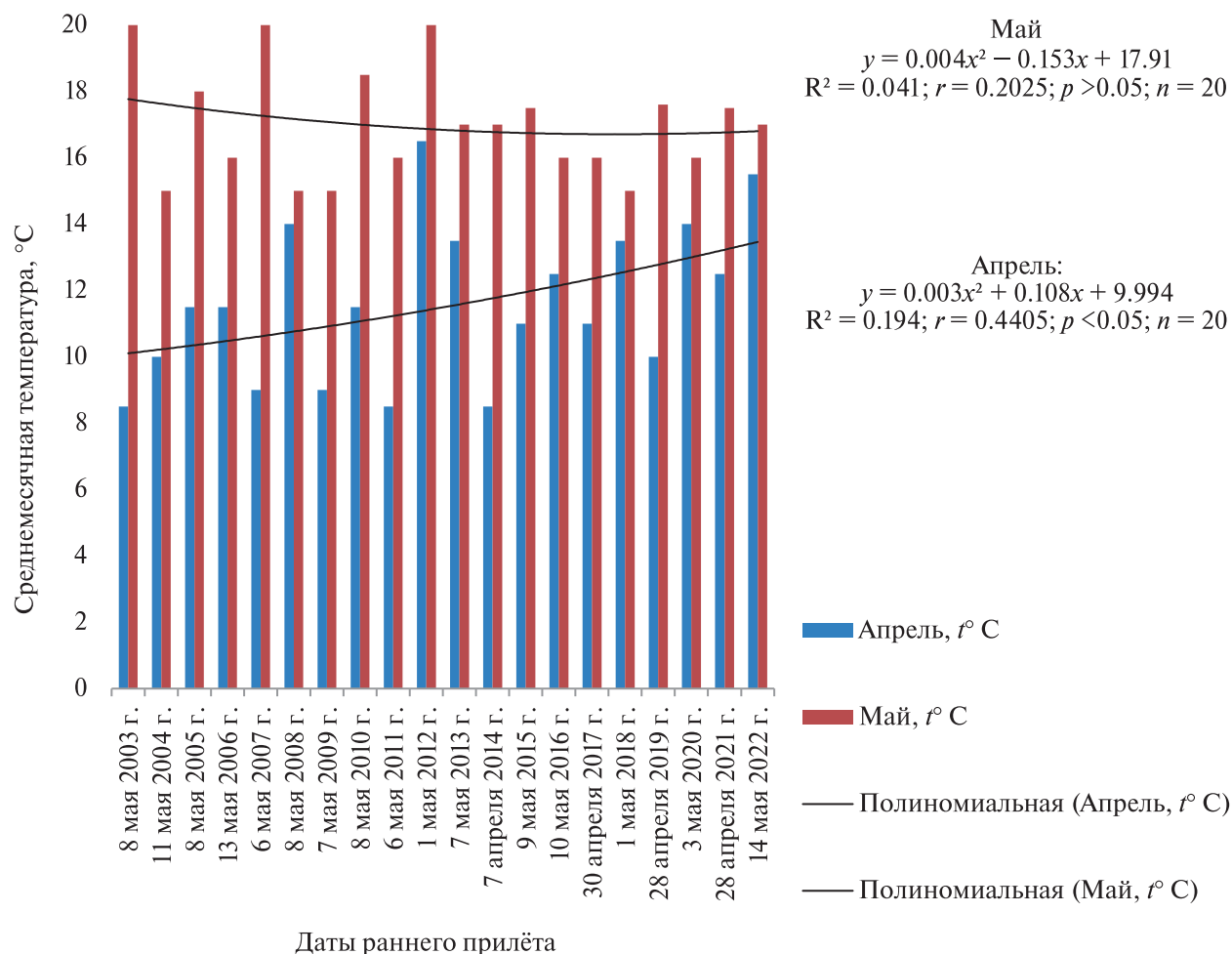


Рис. 3. Среднемесячные температуры за апрель–май по Ставропольскому краю (2003–2022 гг.) и сроки прилёта розового скворца

Fig 3. Average monthly temperatures for April–May in the Stavropol Territory (2003–2022) and the timing of Rosy Starling arrival

Тренд к росту апрельских температур выражен довольно определенно ($r = 0.4405; p < 0.05$). По майским температурам тенденция не выражена и статистически не значима ($r = 0.2049; p > 0.05$) (рис. 3).

Ожидаемого сдвига сроков прилёта на более ранние даты не произошло. С помощью расчетных данных выявлен несколько неожиданный, хотя и статистически не значимый, полиномиальный тренд ($r = 0.219; p > 0.05$), — не отмечена значимая корреляция между ростом средней температуры за апрель–май 2003–2022 гг. по Ставрополю (www.meteoservice.ru) и сроками раннего прилёта розовых скворцов. Вероятно, для создания реальной картины необходим весенний мониторинг температур на протяжении всей миграционной трассы розового скворца с мест зимовок на п-ове Индостан.

Помимо 7 апреля 2014 г., самые ранние прилеты розовых скворцов отмечены 28 апреля 2019 и 2021 гг., 30 апреля 2017 г. Невероятно ранние прилеты крупных стай в устье р. Калаус приходились на середину марта 1996 и 1997 гг. (Хохлов, Оноприенко, 1997) и, очевидно, были вызваны какими-то экстремальными ситуациями на зимовке.

В целом же за период мониторинга отмечается сдвиг в сторону более ранних фенодат прилёта ($r = 0.4950; p < 0.01$). При исключении из статистики крайне позднего прилета в 2022 г. (14 мая) тренд еще более очевиден ($r = 0.6935; p < 0.001$) (рис. 4).

Не все взрослые птицы участвуют в размножении. Холостующие особи образуют самостоятельные стаи, находят богатые кормом места и некоторое время держатся на них. Они часто отдыхают и ночуют на деревьях во дворах животноводческих комплексов и полевых станов, в лесных полосах

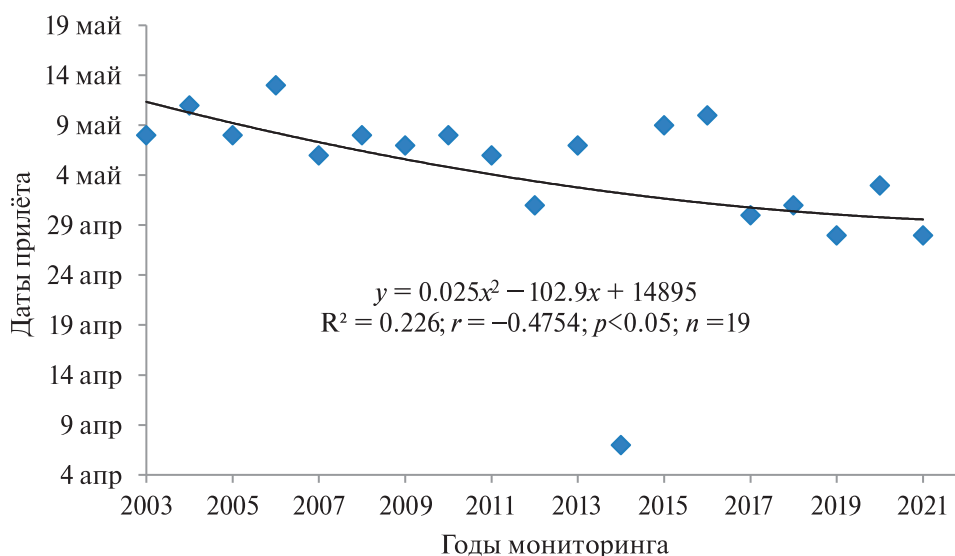


Рис. 4. Динамика сроков прилёта розового скворца. Ставропольский край. 2003–2021 гг.

Fig. 4. Dynamics of Rosy Starling arrival dates. Stavropol Territory. 2003–2021

или на проводах ЛЭП. 6 июня 2015 г. в районе села Воробьёвка (Калмыкия, граница со Ставропольским краем) была замечена громадная стая розовых скворцов, которые, постоянно перестраиваясь (формируя то шар, то ленту, то рассыпаясь), кружили над степью (явление мурмурации). По приблизительным оценкам в ней было порядка 15 тыс. птиц.

Локализация и динамика гнездовых колоний в связи с кормовой базой

Вернувшись в районы гнездования, розовые скворцы стайками облетают территорию. Они оказываются сильнее домовых воробьев (*Passer domesticus*) и сизых голубей (*Columba livia* var. *urbana*). Чтобы завладеть местом их гнездования, скворцы с шумом налетают, разоряют гнезда и выбрасывают их содержимое. Так, 3 июня 2008 г. (охотбаза «Дунда», Апанасенковский р-н) стая из 240 розовых скворцов налетела на строение, птицы очень шумно стали залетать под шифер. «Налётчики» выбросили все гнезда воробьев, разорили и 6 гнезд деревенских ласточек (*Hirundo rustica*). Аналогичное явление отмечали Родионов (1945), а также Кошлякова с соавторами (2002).

На гнездование розовые скворцы остаются лишь в тех местах, где много кобылок и кузнечиков. В степях Кумо-Манычской впадины, помимо упомянутых выше массовых видов, обитают певчий (*Tettigonia cantans*) и пестрый, или серый (*Decticus verrucivorus*) кузнечики, черно-полосатая (*Oedalius decorus*), пестрая (*Arcyptera fusca*), голубокрылая (*Oedipoda caerulescens*) и розовокрылая (*Oe. miniata*)

кобылки. В частности, на кошару у с. Дивного скворцы прилетали веснами 1998–2004 гг., держались в течение одной недели, но загнездились только в 2001 г., когда численность саранчовых в степи у животноводческого комплекса оказалась высокой. В мае 2002 г. стаи скворцов останавливались на многих кошарах, расположенных вдоль побережья Маныча, затем, не найдя достаточно корма, откочевывали восточнее. Особенно крупные колонии и высокая численность вида отмечены по всей Кумо-Манычской впадине в период 2011–2018 гг. А в 2019–2022 г. в Арзгирском, Левокумском и Нефтекумском районах, где во все годы наблюдений фиксировалась самая высокая численность розовых скворцов, этот показатель начал снижаться. Причина сокращения — снос животноводческих комплексов и распашка пастбищ под поля зерновых. По территории Кумо-Манычской впадины саранчовые распространены неравномерно: на западе плотность саранчовых ниже (менее 10 экз./м²), на востоке, где больше сохранилось нераспаханных участков степей, выше.

Очаг размножения азиатской саранчи, возникший в 2001 г. в камышовых зарослях в нижнем течении р. Калаус, угас в результате затопления этих мест водой. Оотеки саранчи с яйцекладками все лето были покрыты водой. Из сопоставления мест распространения саранчовых и мест обитания розовых скворцов следует, что гнездовые колонии скворцов приурочены к территориям с наибольшей плотностью саранчовых. По данным Апанасенковской станции защиты растений, на землях Апанасенковского района плотность саранчовых

(число экземпляров на 1 м² обследованной площади) составила: 1995 г. — 8; 1996 — 2; 1997 — 9; 1998 — 40; 1999 — 36; 2000 — 27; 2001 — 32; 2002 — 19. Численность скворцов увеличивалась через 2 года после каждого подъема численности саранчовых.

Уменьшение численности кобылок на северо-западе Ставрополья в 2002 г. вызвало откочевку розовых скворцов на восток и увеличение их численности в Левокумском, Нефтекумском, Курском и Степновском районах.

Расположение гнезд в колониях. Естественное и антропогенное гнездование

В июне-июле 2014–2015 гг. проведены обследования в 14 точках Ставропольского края (11 населенных пунктов и 3 кошары); в результате изучены 18 колоний. Под крышами 21 строения учтено 2849 гнезд розового скворца: 135.67 ± 55.45 гнезд/строение (lim 18–360, SD = 77.22; mediana = 130; $n = 21$; $p = 0.001$). Гнезда располагались под шиферными и черепичными крышами домов и сараев (2649 гнезд, или 93%), а также под камнями и разбитым шифером (200 гнезд, или 7%). Отмечено совместное гнездование вместе с домовым воробьем.

В 18 колониях, локализованных в 15 сёлах и 3 кошарах, выявлено исключительно антропогенное гнездование — гнезда располагались под шиферными крышами домов, сараев, кошар. Среднее число гнезд в колонии составило 159.35 ± 55.15 (lim 18–360; SD=90.84; медиана = 150; $p = 0.01$; $n = 18$).

В 2018 г. с целью регистрации колоний мы провели тщательное обследование потенциальных мест

гнездования розовых скворцов (табл. 2). Наибольший интерес представляет самая большая из всех колоний розового скворца (не менее 1.5 тыс. пар), найденная в мае 2015 г. в карьере камня-ракушечника Чолун-Хамур (Республика Калмыкия). Возможно, она существовала и раньше.

Из 54 колоний розового скворца 4 колонии располагались в карьерах в норах ласточек-береговушек (*Riparia riparia*) и золотистых шурок (*Merops apiaster*) (1689 гнезд), одна колония — в обрывистом берегу р. Б. Джалга в норах береговых ласточек (16 гнезд), остальные 49 колоний — на территории населенных пунктов, в кошарах, в зданиях складов старой сельскохозяйственной техники, в штабелях досок, среди бетонных плит и пр. Таким образом, на долю естественного гнездования в норах золотистых шурок и береговых ласточек пришлось только 12.1%.

Среднее число гнезд в колонии: 260.35 ± 92.12 (lim 16–1500; SD=262.81; mediana = 167.5; $p = 0.01$; $n = 54$). В постройках гнезда располагались под шиферными или черепичными крышами. На 365 постройках (дома в поселках, кошары) было обнаружено 11473 гнезда розового скворца — в среднем 31.4 гнезда на одну постройку. При учете построек человека на подстанциях было обнаружено 11531 гнездо в 40 колониях. В среднем 288.28 ± 83.36 гнезда/поселок, кошара и пр. (lim 60–1080; SD=204.68; mediana = 230; $p = 0.01$; $n = 40$). Места размещения гнезд в колониях розового скворца представлены в табл. 3. При этом для каждого места размещения гнезд рассчитан индекс

Таблица 3. Размещение гнезд розового скворца. Кума-Манычская впадина (Ставропольский край, приграничная Калмыкия). 2018 г.

Table 3. Placement of Rosy Starling nests. Kuma-Manych Depression (Stavropol Territory, border areas of Kalmykia). 2018

Расположение гнезд	Число гнезд		I _s , lim
	абсолютное	доля, %	
В карьерах (в норах береговых ласточек и золотистых шурок)	1705	12.1	10.06–0.56
Под крышами жилых домов	9081	64.6	0.28–0.78
Под крышами кошар	1835	13.1	0.1–0.6
Под крышами строений на подстанциях	615	4.4	0.1–0.6
На технических сооружениях человека (трансформаторные будки)	340	2.4	0.1–0.6
В старой с.-х. технике	115	0.8	0.1–0.6
На земле среди ракушечника	21	0.1	0.06–0.56
На земле среди бетонных плит	90	0.6	0.1–0.6
В штабелях досок	135	1.0	0.1–0.6
На полу заброшенных построек (гаражи)	122	0.9	0.1–0.6
Итого:	14059	100.0	Lim 0.06–0.78

синантропизации скворцов, гнездящихся таким способом (табл. 3).

Поскольку индекс синантропизации рассчитывается не только с учетом гнездового, а также трофического и топического критериев, то, при использовании всех перечисленных критериев, для каждого места гнездования розового скворца указан разброс значений индекса синантропизации от минимального — для кормящихся на сельскохозяйственных, до максимального — для кормящихся в населенных пунктах вблизи человека.

Минимальное значение индекса синантропизации (0.06) отмечено для скворцов, которые гнездятся в естественной среде и кормятся на сельскохозяйственных, в то время как для скворцов, которые кормятся и строят гнезда в населенных пунктах вблизи построек человека, индекс синантропизации имеет максимальное значение, и равен 0.56. Для гнездящихся на (в) нежилых постройках человека, сооружениях и иных объектах антропогенного происхождения минимальное значение индекса синантропизации равно 0.1, а максимальное — 0.6. А для розовых скворцов, гнездящихся под крышами жилых построек, минимальный индекс синантропизации равен 0.28 и достигает максимального значения 0.78, что также является и максимальным показателем синантропизации среди всех гнездовых категорий розовых скворцов.

К сожалению, в целом, представить полные статистические данные по числу гнезд на каждой постройке человека не представляется возможным, поскольку в отдельных случаях учетчики предоставили обобщенный материал: например, в пос. Чограйский обнаружено 1080 гнезд, расположенных под шиферными крышами 45 домов, т.е. в среднем 24 гнезда/дом. В ряде случаев (при учете гнезд на подстанциях) число построек не было указано. Что касается данных, в которых точно указано число гнезд в каждом конкретном доме, то они получены только для 24 строений (всего 3453 гнезда): 143.88 ± 38.52 гнезда/постройка ($\text{lim } 35\text{--}340$; $\text{SD} = 73.2$; $\text{mediana} = 133.5$; $p = 0.01$; $n = 24$). Из общего числа 14059 гнезд, учтенных в 2018 г., 9081 гнездо (64.6%) располагалось под крышами жилых построек в поселках, что расценивается как наиболее выраженный антропогенный вариант гнездования из всех отмеченных. С учетом гнездования в кошарах, на подстанциях, в старой сельскохозяйственной технике, в строительном мусоре и т.п. доля антропогенного гнездования возрастает до 87.8%. При антропогенном гнездовании доля наземного расположения гнезд (на земле среди строительного мусора, бетона, плит и пр.) составила 1.6%.

В XX столетии антропогенное гнездование розового скворца заметно уступало место естественному, а гнездование в зданиях (особенно жилых)

было еще более редким явлением. Например, на Керченском полуострове отмечено как естественное гнездование розового скворца — в норах известковой стены г. Опук, обращенной к морю (Аверин, 1951, цит. по: Спангенберг, 1954), так и антропогенное — в стенке, сложенной из известковых камней (Алфераки, 1910, цит. по: Спангенберг, 1954). На территории азиатской части СССР также отмечено гнездование розового скворца, как в естественной среде: в обрывах в Туркмении, в трещинах и расщелинах различных берегов в среднем течении Аму-дарьи, в скалах и осыпях в Семиречье и Узбекистане (Спангенберг, 1954; Рустамов, 1958), в кручах северо-западного берега на Аральском море (Зарудный, 1916, цит. по: Спангенберг, 1954), в глинистых береговых обрывах на Эмбе (Сушкин, 1908, цит. по: Спангенберг, 1954), в трещинах соляных копий у Соль-Илецка (Спангенберг, 1954), так и антропогенной: в развалинах крепостных стен в Туркмении (Спангенберг, 1954), в камнях железнодорожной насыпи на нижней Сырдарье и близ Актюбинска (Спангенберг, 1941) и в пустотах между плитами и камнями киргизских могил, изредка даже в соломенных крышах зданий под Актюбинском (Спангенберг, 1954). В Туркмении в 1950-е гг. гнездовые колонии розового скворца располагались в обрывах речных долин, в скалистых участках гор, среди нагромождений камней, а также в развалинах построек человека. В то же время кормовой биотоп в период созревания тутовых ягод охватывал и населенные пункты, в том числе Ашхабад и его окрестности (Рустамов, 1958). В 1970-е гг. разнообразие мест гнездования розового скворца в Казахстане несколько увеличилось (Гаврилов, 1974). Отмечено в качестве обычного гнездование в естественной среде в трещинах скал, на выветрившихся останцах, в глинистых береговых обрывах, в трещинах соляных копий, а также иногда встречающееся антропогенное гнездование — в камнях над могилами, развалинах построек человека, старых зимовках, соломенных крышах домов.

Очевидно, что антропогенная трансформация естественных степных ландшафтов положительно сказалась на обеспечении розовых скворцов местами гнездования. В прошлом естественные степи на юге России были бедны обрывами, россыпями камней, в щелях которых скворцы устраивали гнезда. Так, в населенных пунктах под шиферными крышами они находят множество мест, удобных для строительства гнезд и труднодоступных для хищников и человека, что обеспечивает успешность размножения в колониях большому числу гнездящихся пар.

Анализ нидологического и оологического материалов

В большинстве колоний гнезда скворцов располагались под гребнями шифера и представляли собой слой из сухих грубых стеблей дикорастущих трав и культурных злаков, собранных поблизости от мест гнездования. В массе этого растительного хлама птицы устраивают гнездовое углубление, лоток гнезда обильно выстилают мягким материалом: перьями домашних птиц, шерстью животных.

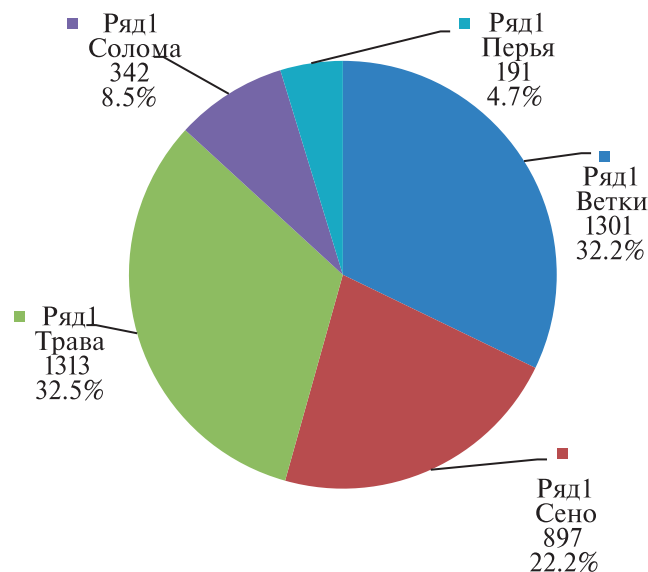


Рис. 5. Соотношение предметов гнездового материала в восьми гнездах розового скворца. 8 июля 2015 г. Ставропольский край

Fig. 5. Ratio of nesting material items in 8 nests of the Rosy Starling. July 8, 2015. Stavropol Territory

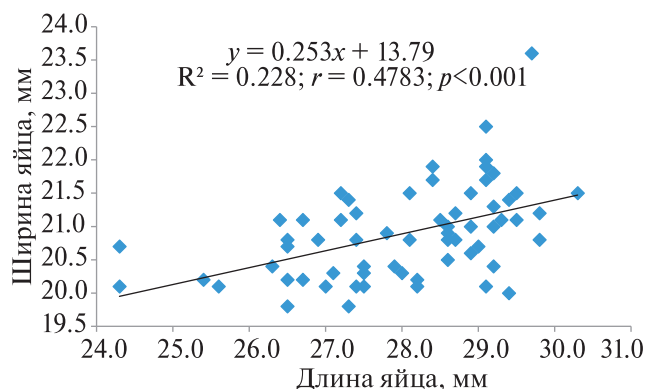


Рис. 6. Зависимость между длиной и шириной яйца ($n = 63$; $p = 0.001$) розового скворца

Fig. 6. Dependence between the length and width of Rosy Starling eggs ($n = 63$, $p = 0.001$)

Данные по гнездовому материалу, полученные в 2014–2015 гг., представлены в табл. 4.

8 июля 2015 г. более подробно исследован гнездовой материал еще восьми гнезд (табл. 5).

В среднем число единиц гнездового материала составило 527.0 ± 137.7 (lim 327–736, SD = 155.61; mediana = 570.5; $p = 0.01$; $n = 8$). Лимиты по основным видам гнездового материала: ветки 6 – 327 экз., трава 3 – 539 экз., солома 37 – 230 экз., сено 163 – 257 экз., перья 4 – 74 экз. Основная доля пришлась на ветки (более 32%) и травяной компонент (более 63%): трава, сено, солома (рис. 5). В сумме они составили 4044 экз. (96.9% от всех предметов гнездового материала). Антропогенный гнездовой материал представлен проволоками, веревками, бумагой, полиэтиленовыми нитями, целлофаном = 37 экз. (0.89%).

Гнезда в колониях располагаются очень плотно, расстояние между соседними гнездами часто составляет менее одного метра. Расстояние между соседними гнездами в самой крупной колонии составляло менее 0.5 м. Наибольшая плотность гнезд приходится на нижние ярусы нагромождения камней: здесь отмечены кладки с пятью яйцами; в среднем ярусе преобладали кладки с четырьмя и крайне редко встречены кладки с 11 яйцами; в самом верхнем ярусе камней в гнездах было по 2 яйца. При этом пары розовых скворцов мирно уживаются с соседями. Конфликтов между птицами внутри колонии не отмечалось. Данные биометрии яиц розового скворца приведены в табл. 6.

Выявлена статистически значимая зависимость ($r = 0.4783$, $p < 0.001$) между длиной и шириной яйца (рис. 6).

Послегнездовой период: явление докармливания

В 2018 г. в урочище Шумки исследовано явление докармливания слётков у розовых скворцов. Взрослые скворцы ловили в траве кобылок и кузнечиков и кормили ими сидящих на деревьях, заборе, на сельхозтехнике и т.д. скворчат. На кошаре всюду в щелях были гнезда скворцов. Общее количество птиц оценено приблизительно в 5 тыс. На 23 июня почти все птенцы вылетели из гнезд. Начался период, когда взрослые ловят саранчу и кормят молодых. 24 июня розовые скворцы вокруг кошары летали волнами, вспугивая насекомых, ловили их и на земле, при этом бегали и подпрыгивали. На следующий день, 25 июня, большая часть (около 2/3) скворцов улетели с кошары, остались молодые, которые еще не научились добывать корм. Оставшиеся взрослые обучали молодых ловить саранчу: поймав насекомое, родитель подлетал на присаду к молодым и показывал добычу. Птенец или два птенца пытались выхватить саранчу, а родитель боком отодвигался или отбегал от них. Потом все же отдавал саранчу

Таблица 4. Анализ гнездового материала розового скворца. Ставропольский край**Table 4.** Analysis of the Rosy Starling nesting material. Stavropol Territory

Гнездо	Место, дата	Гнездовой материал				
		L, м	X ± SE, см	lim, см	mediana, см	SD
1	с. Киевка 30.06.2014	Ветки (n = 75)				
		6.34	8.46 ± 0.68	0.5–27.4	7.3	5.89
		Трава (полынь 30.5%) (n = 151)				
2	с. Киевка 31.06.2014	8.98	5.95 ± 0.23	0.3–15.1	6.2	2.86
		Ветки (n = 86)				
		7.91	9.19 ± 0.51	2.4–24.5	8.5	4.70
3	с. Киевка 3.07.2014	Трава (полынь 21.4%) (n = 140)				
		9.13	6.52 ± 0.22	0.63–14.5	6.6	2.58
		Ветки (n = 12)				
4	с. Киевка 4.07.2014	1.06	8.84 ± 0.98	2.4–24.5	8.1	3.39
		Трава (полынь 65.0%) (n = 363)				
		31.7	8.74 ± 0.31	1.5–77.7	7.4	5.96
5	с. Рагули 08.07.2015	Перья (n = 2)				
		0.2	9.85 ± 1.15	8.7–11.0	9.85	1.63
		Трава (n = 89)				
6	с. Рагули 08.07.2015	8.97	10.08 ± 0.48	2.5–26.3	9.5	4.49
		Ветки (n = 133)				
		12.54	9.43 ± 0.37	1.7–22.3	9.0	4.26
7	с. Рагули 08.07.2015	Трава (n = 77)				
		6.46	8.39 ± 0.47	0.5–22.0	8.2	4.16
		Трава (n = 172)				
8	с. Рагули 08.07.2015	17.64	10.25 ± 0.34	1.8–24.0	9.8	4.42
		Солома (n = 192)				
		14.68	7.65 ± 0.25	0.6–19.6	7.0	3.46
9	с. Рагули 08.07.2015	Ветки (n = 57)				
		5.33	9.35 ± 0.70	1.3–24.3	8.0	5.30
		Трава (n = 69)				
10*	с. Рагули 08.07.2015	3.38	4.90 ± 0.31	0.4–11.0	8.2	2.56
		Ветки (n = 102)				
		8.99	8.81 ± 0.53	0.2–27.0	7.4	5.36
11	с. Рагули 08.07.2015	Трава (n = 128)				
		6.07	4.74 ± 0.21	0.3–9.7	4.7	2.32
		Солома (n = 32)				
12	с. Рагули 08.07.2015	3.1	9.69 ± 0.63	0.6–19.6	9.6	3.57
		Ветки (n = 65)				
		7.1	10.93 ± 0.85	2.7–31.2	8.9	6.82
13	с. Рагули 08.07.2015	Трава (n = 153)				
		9.19	6.01 ± 0.19	0.5–15.0	6.3	2.38
		Ветки (n = 143)				
14	с. Рагули 08.07.2015	13.61	9.52 ± 0.35	0.6–22.5	9.0	4.23
		Трава (n = 70)				
		5.78	8.25 ± 0.48	3.2–22.0	7.85	4.0
15	с. Рагули 08.07.2015	Сено (n = 191)				
		18.65	9.77 ± 0.32	1.3–24.5	8.9	4.41
		Солома (n = 212)				
16	с. Рагули 08.07.2015	16.31	7.73 ± 0.25	0.1–19.6	7.0	3.58

Примечания. *— дополнительно отмечены следующие инородные предметы: полиэтиленовые нити, кусок пакета, проволока, кусок земли, комок шерсти, косточка вишни, стержень пера, щепа.

Notes. * — the following foreign objects are additionally noted: plastic threads, a piece of a bag, wire, a piece of soil, a ball of wool, a cherry pit, a feather shaft, and wood chips.

Таблица 5. Гнездовой материал восьми гнезд розового скворца. 8 июля 2015 г.

Table 5. Nesting material of 8 Rosy Starling nests. July 8, 2015

Номер гнезда	Гнездовой материал	N, экз.	Встречаемость, %	Размер (lim), см
1	Ветки	272	74.5	1.0–18.0
	Сосна (ветки)	55	15.1	1.9–15.3
	Перья	26	7.1	1.7–8.5
	Листья	5	1.4	1.6–4.9
	Трава (полынь)	3	0.8	2.2–2.7
	Веревка	3	0.8	12.7–29.0
	Птичья нога	1	0.3	7.6
	Итого:	365	100.0	
2	Трава (полынь 88.2%)	354	93.9	1.6–24.7
	Ветки	20	5.3	3.6–22.5
	Насекомое	3	0.8	—
	Труха (остатки полыни, земля, цветы, пух)	—		—
	Итого	377	100.0	
3	Ветки	273	49.0	1.6–34.0
	Сено	163	29.3	4.0–24.5
	Перья	74	13.3	2.0–15.4
	Помет с пухом	24	4.3	—
	Труха (кусочки)	14	2.5	—
	Верёвка	4	0.8	6.7–20.0
	Кора	3	0.5	1.6–3.0
	Полиэтилен	2	0.4	—
	Итого	557	100.1	
4	Сено	257	34.9	3.0–24.0
	Солома	230	31.3	2.3–19.6
	Ветки	146	19.8	1.7–22.5
	Трава	77	10.5	3.2–22.0
	Перо	8	1.1	1.8–11.3
	Полиэтиленовые нити	4	0.5	4.8–13.0
	Кусок пакета	4	0.5	5–13 × 2–7
	Кусок земли	2	0.3	5.5–14 × 4.5–15
	Щепа	2	0.3	4–13.5
	Комок шерсти	2	0.3	4–5 × 3–4
	Кора	2	0.3	3–14 × 2–15
	Проволока	1	0.1	17.0
	Косточка вишни	1	0.1	?
	Труха			9.6 г
	Итого	736	100.0	
5	Ветки	319	49.8	2.0–16.2
	Сено	242	37.8	1.7–14.1
	Перо	51	8.0	1.7–17.0
	Трава (полынь)	23	3.6	1.5–12.0
	Листья	3	0.5	6.0–9.7
	Кость	1	0.2	?
	Лапа курицы	1	0.2	?
	Труха			10.3 г
	Итого	640	100.1	

Таблица 5. Окончание / Table 5. End

Номер гнезда	Гнездовой материал	N, экз.	Встречаемость, %	Размер (lim), см
6	Трава (полынь 76.3%)	539	85.6	2.8–23.1
	Солома	75	11.9	4.3–31.4
	Перья	10	1.6	1.3–4.3
	Ветки	6	1.0	5.9–18.2
	Шерсть			2.1 г
	Труха			20.6 г
	Итого	630	100.1	
7	Сено	235	40.2	2.5–25.0
	Ветки	210	36.0	3.5–22.0
	Корешки	50	8.6	1.5–2.8
	Солома	37	6.3	3.1–10.1
	Перья	18	3.1	1.2–4.7
	Скорлупа	9	1.5	0.3×0.2–1.4×1.3
	Куски коры	7	1.2	2–3 × 10–12
	Бумага	7	1.2	0.6–1 × 3.2–4.1
	Проволока	6	1	2.4–9.5
	Насекомое (ближе не опр.)	5	0.9	–
	Итого	584	100.0	
8	Трава (злаковые 72.2%, полынь 27.8%)	317	96.9	1.5–24.7
	Веревка	6	1.8	3.4–29.9
	Перья	4	1.2	3.0–5.9
	Итого	327	99.9	
	Всего предметов гнездового материала	4216		

Таблица 6. Размеры яиц ($n = 63$, $p = 0.001$) розового скворцаTable 6. Data on egg sizes ($n = 63$, $p = 0.001$) of the Rosy Starling

Параметры яиц	$X \pm SE$	lim	mediana	SD
Длина, мм	28.01 ± 0.17	24.3–29.8	28.2	1.32
Ширина, мм	20.89 ± 0.09	19.8–23.6	20.8	0.70
Индекс: длина/ширина	1.34 ± 0.008	1.17–1.47	1.35	0.06

птенцу. Складывалось впечатление, что взрослые кормят всех птенцов подряд, а не только своих. 26 июня взрослые скворцы обучали слётков ловить саранчу на земле. При этом за каждым взрослым следовали 1–2 птенца. Иногда все же молодые пытались отобрать корм у родителя, но это не всегда получалось. Так продолжалось до конца вечера. В 20 часов скворцы с шумом покинули кошару. Осталось около 30 слётков, совсем не умеющих ловить саранчу. Их продолжали кормить взрослые еще 2 дня, затем улетели. В целом в 2018 г. в урочище Шумки период докармливания слётков у розовых скворцов продолжался 6 дней с 23 по 28 июня. Для сравнения, у обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*), по наблюдениям, проведенным в Москве в 1981 г.,

период докармливания продолжался 19 дней, с 1 по 19 июня (Резанов, 2008); при этом общий рисунок поведения взрослых и молодых схож.

С первой декады июля молодые розовые скворцы собираются в многочисленные стаи (по 100–300, иногда более 1000 особей) и совершают кочевки в местах гнездования. К середине июля молодые скворцы начинают питаться самостоятельно. В эту пору они активно посещают сады, в большом количестве поедают плоды вишни, абрикоса, алычи, сливы, ранних сортов яблок. Взрослые птицы в это время отлетают из северной части Центрального Предкавказья к югу, видимо, в сторону зимовок. Встреченные нами стаи, кормящиеся в садах, состояли в основном из молодых птиц. Во второй

декаде августа у розовых скворцов начинается отлет. Отдельные стайки молодых птиц могут задерживаться до начала сентября.

Питание и кормовое поведение

В составе диеты вида присутствует не только животная пища (насекомые, в основном прямокрылые Orthoptera), но и растительная (плоды, нектар). Несомненно, в послегнездовой период многочисленные стаи розовых скворцов приносят существенный вред урожаю плодово-ягодных культур. Местные жители с. Арзгир укрывают деревья сверху всевозможными тряпками, защищая урожай, но скворцы в этом случае подлетают снизу. Интересно отметить, что они отрывают ягоды черешни так, что косточка остается на плодоножке, а вишню срывают с косточкой, раздавливают в клюве и выбрасывают косточки и кожу на землю. Аналогично (как вишню) скворцы разделяют ягоды винограда. Можно предположить, что питание розовых скворцов плодами и ягодами вызвано недостатком их основного корма — прямокрылых, поскольку налеты скворцов на сады отмечаются не ежегодно. Взрослые птицы кормятся черешней сразу после прилета — в мае, поскольку в весенний период степи еще не богаты саранчовыми.

В целом кормовое поведение розовых скворцов отличается высоким разнообразием, включая в себя, в зависимости от конкретной кормовой ситуации, поиск и добывание корма как на земле и древесно-кустарниковой растительности, так и в воздушной среде (Гаврилов, 1974; Ali, Ripley, 1971, 1987; Cramp et al., 1994; Резанов, 2000 и др.). Наблюдаются значительные сезонные и географические колебания в составе диеты и, соответственно, кормового поведения розового скворца.

Используя цифровое кодирование (Резанов, 2000) и обладая данными о пространственной локализации кормовых методов розового скворца (Резанов, 2009), мы получили пригодный для анализа материал по разнообразию кормового поведения этого вида. В пространственной ячейке LLLL мы выделили: 1) собственно наземная (пешая) охота — LLLLtr (terra — земля); 2) кормежка на деревьях — LLLLar (arbor — дерево); 3) груминг — LLLLgr (груминг).

1. Пешая охота — LLLLtr (n = 7)

Во время «пешей охоты» на наземных беспозвоночных розовые скворцы используют разнообразные кормовые методы, различающиеся характером поисковых локомоций и локомоций атаки, что определяется степенью мобильности потенциальной добычи.

1) Добывание насекомых (и других беспозвоночных) с поверхности земли: добывание малоподвижных объектов (собрание):

1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1 (LLLL)

2) Схватывание мобильной добычи с земли во время атаки по ходу:

1.0: 2.1: 2.3: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1 (LLLL)

3) Схватывание мобильной добычи с земли в режиме целенаправленной атаки с заметной дистанции (пробежки, подлёты и пр.):

1.0: 2.1: 2.4: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1 (LLLL)

4) Расклеивание ягод клубники на садовых грядках:

1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 4.4: 3.4(0): 2.2 (LLLL)

5) Пешая охота с поисковыми и атакующими пробежками:

1.0: 2.2: 2.4: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1 (LLLL); в данном методе в отличие от метода № 3 используется более активная локомоция поиска (поисковые пробежки — код по 2-му классификатору 2.2, а не 2.1.

6) Коллективная пешая охота при добывании наземной мобильной добычи: «roller feeding», или «leapfrog feeding»

1.0: 2.1(4.17:1): 2.3—2.4: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1 (LLLL)

7) пешая охота на прямокрылых, вспугиваемых пасущимися овцами или коровами (LLLL):

1.0: 2.1(4.1:1): 2.3: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1

2. Кормежка на деревьях — LLLLar (2)

1) 5.3: 3.3: 3.1: 5.3: 4.1: 5.10(0): 2.1 Срывание мелких плодов (ягод) (LLLL)

2) 5.3: 3.3: 3.1: 5.3: 4.4: 5.10(0): 2.1 Расклеивание крупных плодов (LLLL)

3. Груминг — LLLLgr (2)

1) 9.1: 2.1: 2.1: 9.1: 1.2: 9.1(2): 1.1; склёвывание насекомых со спин коров.

2) 9.1: 2.1: 2.1: 9.1: 5.7: 9.1(3): 1.1; выклёвывание насекомых их густой шерсти овец.

4. Наземно-воздушная охота — LLLA, LAAA (5)

1) Одиночная пешая охота на взлетающих прямокрылых (без подпрыгивания и взлёта), вспугиваемых пасущимися овцами или коровами:

1.0: 2.1(4.1:1): 2.3: 1.0: 3.1: 13.1: 1.1 (LLLA)

2) Коллективная пешая охота с подпрыгиваниями за взлетающими прямокрылыми:

1.0: 2.1(4.17:1): 5.10: 13.1: 3.1: 13.1: 1.1 (LAAA);

3) Коллективная пешая охота со взлётами за воздушными прямокрылыми:

1.0: 2.1(4.17:1): 5.7: 13.1: 3.1: 13.1: 1.1 (LAAA);

4) Самостоятельная одиночная пешая охота с подпрыгиваниями за взлетающими прямокрылыми:

1.0: 2.1: 2.4: 1.0: 3.1: 13.1: 1.1 (LAAA);

5) Пешая охота на прямокрылых, вспугиваемых пасущимися овцами или коровами; со взлётом с земли: 1.0: 2.1(4.1:1): 5.7: 13.1: 3.1: 13.1: 1.1 (LAAA).

5. Воздушная охота – АААА (3)

1) Воздушная охота, не связанная с кормовыми ассоциациями: 13.1: 5.3: 5.2: 13.1: 3.1: 13.1: 1.1;

2) Воздушная охота над стадом сельскохозяйственных животных (на взлетающих прямокрылых и на выходящих над стадом кровососущих насекомых): 13.1: 5.3(4.1: 1:7): 5.2: 13.1: 3.1: 13.1: 1.1

3) Облет волнами вокруг кошары и схватывание в воздухе вспугиваемых насекомых (24 июня 2018 г.): 13.1: 5.4 (5.15): 5.2: 13.1: 3.1: 13.1: 1.1

На представленной диаграмме (рис. 7) показано распределение кормовых методов ($n = 19$) по различным пространственным кластерам: 57.9% (или 11) наземные кормовые методы, 42.1% (или 8) – наземно-воздушные и воздушные кормовые методы.

Значение индекса Шеннона ($H' = 1.48$) при анализе 19 методов указывает на высокое разнообразие и сбалансированность поведенческого репертуара. Птица не ограничена одной средой, а эффективно распределяет свои оппортунистические стратегии между пятью различными типами

охотничьего субстрата/среды (от LLLL до АААА). Необычайно высокий показатель выравненности Пиелу ($E=0.92$) свидетельствует о том, что розовый скворец одинаково успешно освоил как наземные, так и воздушные тактики. Высокая выравненность позволяет подтвердить данные о том, что при исчезновении саранчи (основной корм) эти птицы мгновенно и массово переключаются на альтернативные методы (поиск и добывание ягод), так как эти «коды поведения» в арсенале методов представлены равнозначно. Высокая доля воздушных и переходных методов ($n = 8$) подчеркивает специализацию вида как активного охотника на саранчу.

Сходство между кластерами, рассчитанное по коэффициенту Сёрнсена–Дайса (индекс Сёрнсена), приведено в табл. 7.

Максимальное сходство по индексу Сёрнсена ($I_{sr} = 0.62$) показано для наземно-воздушных и воздушных кластеров. Следовательно, переходные методы (LLLA, LAAA) поведенчески гораздо ближе к чисто воздушной охоте (АААА), чем к наземной (LLLL). Это обусловлено идентичностью финальных фаз кода (среда взятия добычи – 13.1, способ захвата – 3.1). Кластеры «Земля» и «Скот» имеют базовое сходство ($I_{sr}=0.57$), подтверждающее, что сбор насекомых со скота является прямой модификацией наземной охоты. Скворец при этом использует идентичные локомоции поиска и атаки,

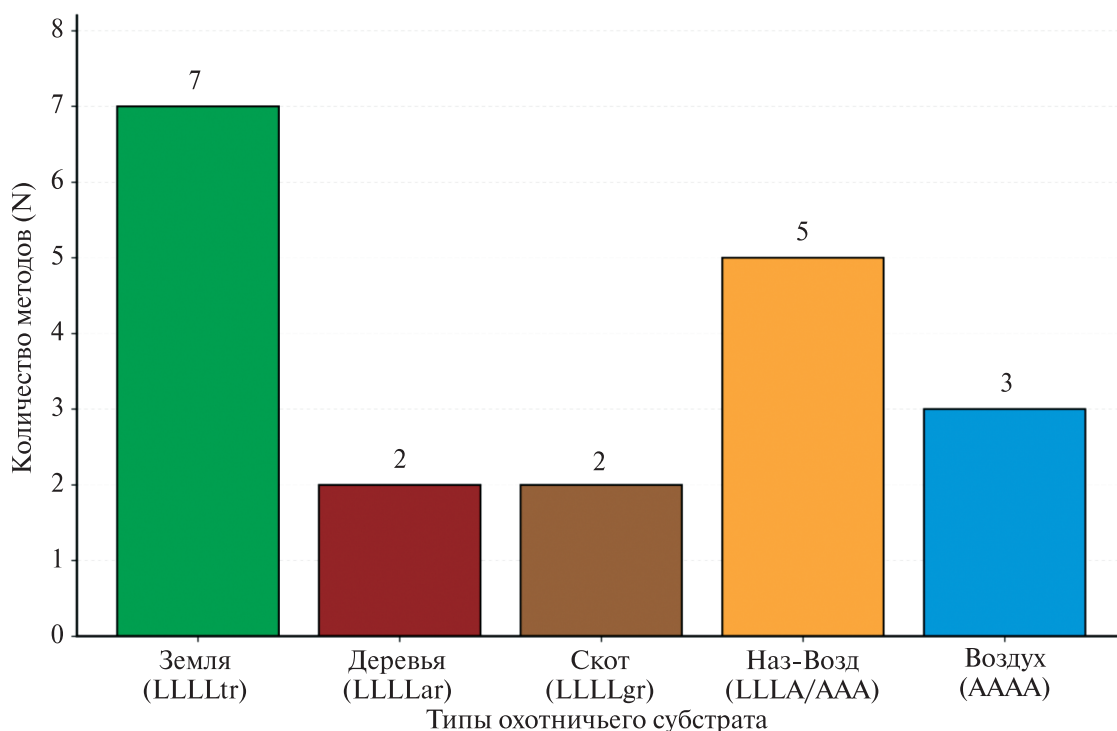


Рис. 7. Распределение кормовых методов розового скворца по различным средам/субстратам

Fig. 7. Distribution of Rosy Starling foraging methods by different environments/substrates

Таблица 7. Матрица сходства между кластерами кормовых методов (индекс Сёренсена, 0–1)

Table 7. Similarity matrix between foraging method clusters (Sørensen index, 0–1)

Кластеры	Земля (LLLLtr)	Деревья (LLLLar)	Скот (LLLLgr)	Наземно-воздушные (LLLA, LAAA)	Воздушные (AAAA)
Земля (LLLLtr)	1.00	0.43	0.57	0.38	0.14
Деревья (LLLLar)	0.43	1.00	0.28	0.14	0.31
Скот (LLLLgr)	0.57	0.28	1.00	0.24	0.14
Наземно-воздушные (LLLA, LAAA)	0.38	0.14	0.24	1.00	0.62
Воздушные (AAAA)	0.14	0.31	0.14	0.62	1.0

«переключаясь» лишь на иной тип субстрата. Между кластерами «Земля» и «Деревья» наблюдается умеренное сходство ($I_{sr} = 0.43$) – разная ярусность, но сходство в тактических приёмах добывания неподвижных пищевых объектов. Минимальное перекрытие ($I_{sr} = 0.14$) показало сравнение кластеров, «Земли» (а также заземленных объектов) и «воздушного» блока, что свидетельствует о полярности данных стратегий.

Наиболее наглядно пространственное расхождение и локализацию кластеров (групп кормовых методов) дает метод главных компонент (рис. 8). В левой нижней части графика размещается кластер наземных кормовых методов (группа LLLL), а в правом верхнем углу – воздушные кормовые методы (группа AAAA).

При добывании саранчи розовые скворцы используют различные стратегии от наземного

поиска корма (LLLL) до воздушной охоты (AAAA) (рис. 9). Значение цифровых кодов на оси ординат различно для каждого из классификаторов.

Классификатор 1. 1.0 – земля (горизонтальный субстрат); 13.0 – воздушная среда.

Классификатор 2. 2.0 – пешая охота; 5.0 – поисковый полёт.

Классификатор 3. 2.0 – наземное сближение (атака) с добычей; 5.0 – воздушная атака.

Классификатор 4. 1.0 – земля (горизонтальный субстрат); 13.0 – воздушная среда.

Классификатор 5. 1.0 – клевок с поверхности земли; 3.0 – схватывание добычи клювом в воздухе.

Классификатор 6. 1.0 – земля (горизонтальный субстрат); 13.0 – воздушная среда.

Классификатор 7. 1.0 – незакреплённый пищевой объект.

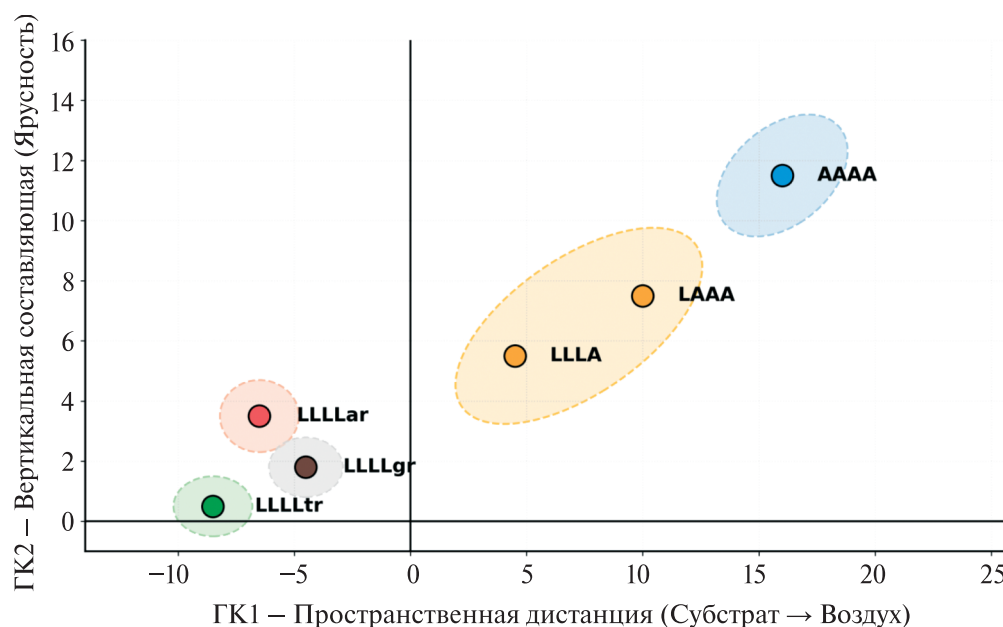


Рис. 8. Факторная модель кормового поведения розового скворца

Fig. 8. Factor model of the Rosy Starling foraging behavior

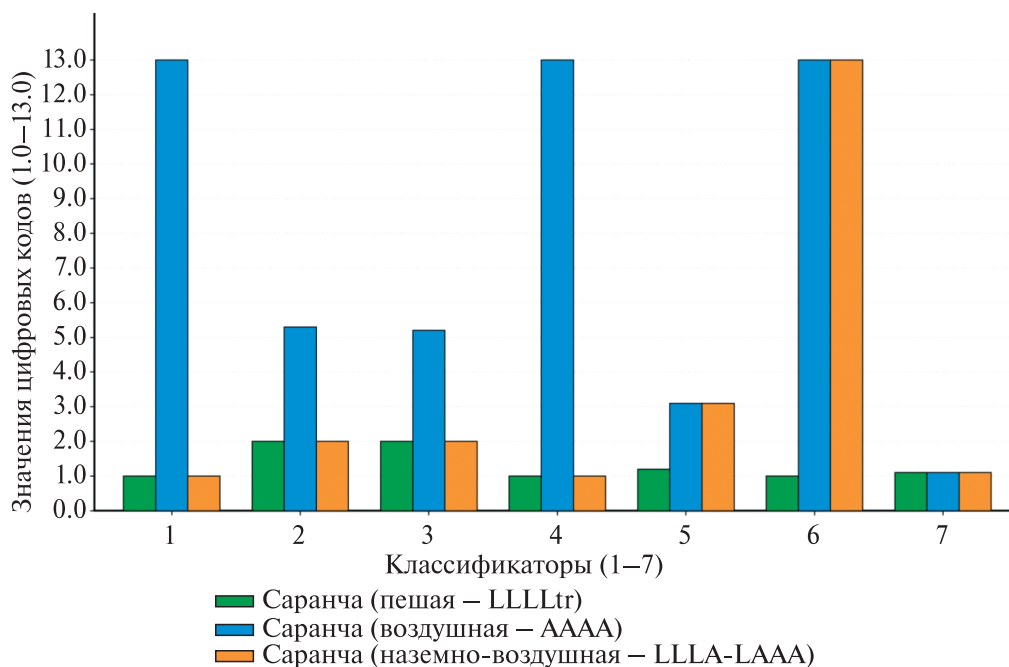


Рис. 9. Цифровые профили кормовых тактик розового скворца

Fig. 9. Digital profiles of the Rosy Starling foraging tactics

Особый интерес представляют собой кормовые ассоциации розовых скворцов с пасущимися овцами и коровами (рис. 10).

Данные по пастбищным кормовым ассоциациям розового скворца собраны в 2006–2013 гг. Ассоциации отмечены в период с 10 мая (2013 г.) по 11 сентября (2008 г.). Всего методом разового фиксирования (без проведения специальных наблюдений) зарегистрировано 19 кормовых ассоциаций – 8 ассоциаций с коровами, 11 – с овцами. В трёх случаях зарегистрированы смешанные кормовые ассоциации с обыкновенными скворцами (150–180 особей): 4.08.2006 г. в Нефтекумском р-не и 22.06.2010 г. в Чограйском р-не.

В ассоциациях в сумме было задействовано 8800 розовых скворцов: 3460 (39.3%) – с коровами, 5340 (60.7%) – с овцами. По сравнению с коровами, овцы (как более низкие и удобные присады с точки зрения механического удержания на спине, особенно при ветрах) были более предпочтительны для розовых скворцов. Сходным образом, по наблюдениям в Окском заповеднике, белые и жёлтые трясогузки (*Motacilla alba* и *M. flava*) удерживались на овцах даже при сильном ветре, практически повиснув на их шерсти, развевающейся на ветру (Резанов, 2019). Среднее число розовых скворцов в пастбищных ассоциациях: 463.2 ± 371.1 особей (lim 40–3000; SD=821.7; mediana = 150; $p=0.049$; $n=19$). Обращает на себя внимание огромный

разброс показателей числа розовых скворцов в ассоциациях.

Враги розового скворца

На территории Кумо-Манычской впадине довольно часто розовые скворцы становятся жертвами болотного луны (*Circus aeruginosus*). С мая по июнь скворцы преобладают в рационе тех луней, на охотничьих участках которых они регулярно обитают. Так, в июне 2004 г. в Приманычье трижды наблюдали случаи добычи розовых скворцов болотными лунями. В пяти погадках болотных луней, собранных там же, содержались исключительно перья розовых скворцов. В этот период болотные луни предпочитают их (вследствие обилия и наличия среди них больных, ослабленных особей, поймать которых не составляет труда) другим пищевым объектам. Несомненно, опасным хищником для скворцов является тетеревятник (*Accipiter gentilis*). В районе Чограйского водохранилища 29 июня 2007 г., когда тетеревятник пролетал над деревьями, где сидели розовые скворцы, они поднимали громкий тревожный крик.

Из млекопитающих врагом является обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*). Прямых наблюдений за хищничеством лисицы нет, но 26 июня 2012 г. в обрывистом берегу острова Левый (р. Калаус) обнаружена нора лисицы с тремя отнорками и около них около 40 трупов розовых скворцов. Всего вдоль обрыва обнаружено 73 погибших розовых скворца.



Рис. 10. Фрагмент огромной (~2 500 особей) стаи розовых скворцов над пасущимися коровами. 7 июля 2009 г. Фото Л.В. Маловичко

Fig. 10. Fragment of a huge (~2 500 individuals) flock of Rosy Starlings over grazing cows. July 7, 2009. Photo by L.V. Malovichko

Вероятно, не следует считать лису хищником, специализированным на добыче именно этого вида. Так, в Крыму (1983 г.) в нишах большого камня гнездились около 30 пар розовых скворцов и под этим же камнем располагалась нора лисы: «При появлении лисят группового окрикивания у скворцов не наблюдалось. Одиночные птицы издавали крики тревоги, сидя где-либо на постоянной присаде, а затем улетали за кормом. По-видимому, лиса здесь не пыталась проникнуть в гнёзда скворцов, а к постоянному присутствию хищника они привыкли» (Бузун, 1987). Очевидно, еще более высокую смертность среди розовых скворцов вызывают инвазионные заболевания. На территории всех гнездовых колоний, а также в степи, в местах кормежки, отмечали в большом количестве больных взрослых птиц и их трупы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика численности и распространения

На рубеже XX–XXI веков на северо-востоке Ставропольского края зафиксирован устойчивый рост численности розового скворца. В периоды массовых инвазий розовый скворец становится одним из доминирующих видов степных ландшафтов, уступая по обилию только степному жаворонку (*Melanocorypha calandra*). Для розового скворца характерны значительные колебания численности и пульсирующий характер границ его ареала, которые обусловлены всплесками размножения и распределением его основной добычи — марокканской саранчи, итальянского пруса и азиатской саранчи

Фенология прилёта

За период многолетнего (2003–2022 гг.) мониторинга выявлен статистически значимый тренд в сторону более ранних дат прилета ($r = 0.4754$, $p < 0.05$). Сроки появления птиц в регионе тесно связаны с температурными условиями апреля и мая (оптимально — от $+13^{\circ}\text{C}$ до $+15^{\circ}\text{C}$) и синхронизированы с выходом личинок саранчовых. Несмотря на общую тенденцию к потеплению и смещению сроков прилёта на более ранние фенодаты, отмечены экстремально ранние прилёты (7 апреля 2014 г.) при низкой температуре в апреле (8.5°C) и поздние прилёты в более тёплые вёсны, при температуре апреля 15.5°C (14 мая 2022 г.).

Биология гнездования

Розовый скворец продемонстрировал высокую степень экологической пластичности и адаптации к антропогенному (включая, селитебный) ландшафту. Доля гнезд, расположенных в постройках

человека (под крышами жилых домов, кошар, на подстанциях), что рассматривается как антропогенный вариант гнездования, достигла крайне высокого показателя (87.8%). Именно для птиц, которые устраивали свои гнезда под крышами жилых построек, рассчитан максимальный индекс синантропизации ($I_s = 0.78$). Большинство колоний розового скворца располагалось под шиферными крышами жилых домов (64.6%). Естественное гнездование (в норах береговых ласточек и золотистых шурок) выявлено лишь в 12.1% случаев. Для такого типа гнездования, особенно если птицы кормятся в основном в природной среде, показатель индекса синантропизации близок к нулевому значению ($I_s = 0.06$). Гнезда розового скворца представляли собой массивные постройки из веток и травы (преимущественно полыни) с выстилкой из шерсти и перьев. Преобладали кладки в 4–5 яиц; отмечены максимумы в 11 яиц. Описаны биометрические показатели оологического материала, дана их статистическая оценка.

Рацион питания и кормовое поведение

В послегнездовой период птицы массово переключаются на питание плодово-ягодными культурами (вишня, черешня, виноград), что часто связано с сезонным недостатком прямокрылых. При использовании цифрового кодирования мы условно выделили 19 кормовых методов, распределенных по пяти пространственным кластерам. Наземные методы составили 57.9% кормового репертуара. На долю наземно-воздушных и чисто воздушных методов пришлось 42.1%. Высокий показатель выравненности Пиелу ($E = 0.92$) подтверждает, что вид одинаково успешно освоил разные тактики охоты. Описаны кормовые ассоциации ($n = 19$) розового скворца (иногда в компании с обыкновенными скворцами) с пасущимися овцами ($n = 11$) и коровами ($n = 8$). Всего в кормовых ассоциациях было задействовано порядка 8800 розовых скворцов: 5340 (60.7%) — с овцами, 3460 (39.3%) — с коровами.

Природоохранный статус

Учитывая стабильное состояние популяции и высокую численность в последние десятилетия, мы полагаем, что необходимость нахождения розового скворца в «Красной книге Ставропольского края» (2002) отсутствует. Вид демонстрирует высокую экологическую пластичность, успешно осваивая трансформированные человеком территории, таким образом, гарантируется его благополучное существование в ближайшей перспективе. В то же время следует обратить внимание на значительные колебания численности розового скворца и флуктуации границ его ареала, зависящие от непредсказуемого обилия и распределения его основной добычи — стадных саранчовых Acrididae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белик В.П. Розовый скворец *Pastor roseus* в Предкавказье и на Дону // Рус. орнитол. журн. 1993. Т. 2. № 3. С. 347–359.
2. Белик В.П. Птицы степного Придонья. Ростов-на-Дону: Изд-во РГПУ, 2000. 376 с.
3. Белик В.П. Современное состояние популяций особо охраняемых степных птиц в долине оз. Маныч-Гудило (Ростовская область) // Труды государственного природного заповедника «Ростовский». Ростов-на-Дону: 2002. Вып. 2. С. 103–130.
4. Белик В.П. Птицы Южной России. Материалы к кадастру. Ростов-на-Дону – Таганрог: Изд-во Южного федерального университета. Т. 2: Воробьиные – Passeriformes. 2023. 618 с.
5. Бостонжогло В.Н. Орнитологическая фауна Арало-Каспийских степей. М.: Императорское Московское общество испытателей природы (МОИП). 1911. 410 с.
6. Бузун В.А. Структура колоний, некоторые формы поведения и враги розового скворца в Восточном Крыму // Вестник зоологии. 1987. № 5. С. 61–63.
7. Гаврилов Э.И. Семейство Скворцовые – Sturnidae // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1974. Т. 5. С. 15–40.
8. Гайнанова Р.И., Меньшакова М.Ю., Поторочин Е.О. Встреча розового скворца *Sturnus roseus* на побережье Баренцева моря // Рус. орнитол. журн. 2022. Т. 31. № 2224. С. 3889–3890.
9. Динник Н.Я. Орнитологические наблюдения на Кавказе // Труды С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей. 1886. Т. 17. Вып. 1. С. 260–378.
10. Ильях М.П. Розовый скворец *Pastor roseus* в Ставропольском крае // Рус. орнитол. журн. 2024. Т. 33. № 2431. С. 2805–2830.
11. Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х., Гончаров В.Т., Петренко В.Ф. Заметки о некоторых редких и малоизученных видах птиц Веселовского водохранилища // Редкие, малочисленные и малоизученные птицы Северного Кавказа. Мат-лы науч.-практ. конф. Ставрополь. 1990. С. 45–48.
12. Коновалова М.В. Первая регистрация розового скворца *Sturnus roseus* в Московской области // Рус. орнитол. журн. 2004. Т. 13. № 260. С. 415–416.
13. Кошлякова Л.А., Хохлов А.Н., Ильях М.П. К экологии размножения розового скворца на Ставрополье // Птицы Южной России. Ростов-на-Дону, 2002. С. 134–139.
14. Кошлякова Л.А., Хохлов А.Н., Ильях М.П. Особенности размножения розового скворца в Ставропольском крае в 2002 году // Кавказ. орнитол. вестн. 2003. Вып. 15. С. 60–63.
15. Красная книга Ставропольского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Т. 2. Ставрополь, 2002. 216 с.
16. Маловичко Л.В. О крупной колонии розового скворца *Pastor roseus* на юге России // Рус. орнитол. журн. 2020. Т. 29. № 1883. С. 520–531.
17. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных животных. М.: Советская наука, 1953. 602 с.
18. Петров В.С., Миноранский В.А. Летняя орнитофауна озера Маныч-Гудило и прилежащих степей // Орнитология. 1962. Вып. 5. С. 266–275.
19. Резанов А.А., Резанов А.Г. Индекс оценки степени синантропизации у птиц на основе их антропоотолерантности // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2014. № 1(13). С. 16–22.
20. Резанов А. Г. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа, 2000. 223 с.
21. Резанов А.Г. Период докармливания и развитие кормового поведения у молодых скворцов *Sturnus vulgaris* // Рус. орнитол. журн. 2008. Т. 17. № 454. С. 1794–1798.
22. Резанов А.Г. Принципиальная схема классификации птиц на основе их кормовых методов // Рус. орнитол. журн. 2009. Т. 18. № 457. С. 31–53.
23. Резанов А.Г. Пастбищные кормовые ассоциации трясогузок рода *Motacilla* // Рус. орнитол. журн. 2019. Т. 28. № 1767. С. 2081–2099.
24. Родионов З.С. Вредители винограда в Туркменской ССР // Ученые записки МГУ. 1945. Вып. 83. С. 132–144.
25. Рубцов И.А., Виноградов Б.С. Влияние человека на животный мир степной зоны // Животный мир СССР. Т. 3. М.–Л., 1950. С. 539–566.
26. Рустамов А.К. Птицы Туркменистана. Т. 2. Ашхабад: АН ТССР, 1958. 252 с.
27. Спангенберг Е.П. Птицы нижней Сыр-Дарьи и прилегающих районов // Сб. трудов Зоол. музея Московского ун-та. 1941. Т. 6. С. 77–140.
28. Спангенберг Е.П. Семейство Скворцовые // Птицы Советского союза. Т. 5. М.: Советская наука, 1954. С. 108–141.
29. Турчин В.Г., Соболев С.Л. Массовый залёт розовых скворцов *Pastor roseus* в Воронежскую область // Рус. орнитол. журн. 2017. Т. 26. № 1423. С. 1258–1259.

30. Фёдоров Н.С. Залёты розового скворца *Pastor roseus* в долину Енисея // Рус. орнитол. журн. 2018. Т. 27. № 1630. С. 3075–3077.
31. Федосов В.Н., Маловичко Л.В. Особенности распространения розового скворца на Ставрополье // Роль ООПТ в сохранении биоразнообразия. Ростов-на-Дону, 2006. С. 335–339.
32. Фиолина Е.А., Вишневский В.А., Натальская О.В., Бойкова Е.А. Залёты розового скворца *Pastor roseus* в Рязанскую область // Рус. орнитол. журн. 2023. Т. 32. № 2311. С. 2547–2549.
33. Формозов А.Н. Изменения природных условий степного юга Европейской части СССР за последние 100 лет // Исследования географии природных ресурсов. М., 1962. С. 114–161.
34. Холин А.В. Встречи розового скворца *Pastor roseus* в Юго-Западной Туве // Рус. орнитол. журн. 2016. Т. 25. № 1287. С. 1800–1803.
35. Хохлов А.Н., Куликов В.Т. Летняя орнитофауна Северного Ставрополя // Фауна, население и экология птиц Северного Кавказа. Ставрополь: 1991. С. 107–122.
36. Хохлов А.Н., Оноприенко Л.Г. О невероятно раннем прилёте розового скворца в Приманычские степи // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем Кавказа. Ставрополь: 1997. С. 146–147.
37. Хохлов А. Н., Харченко Л. П. К распространению и экологии розового скворца в антропогенных ландшафтах Ставропольского края // Кавказ. орнитол. вестн. 1992. Вып. 3. С. 154–160.
38. Шальнев В.А. Ландшафты Северного Кавказа: эволюция и современность. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2004. 264 с.
39. Шаповал А.П., Ерохина М. 2023. Встреча розового скворца *Sturnus roseus* на Куршской косе в 2021 году // Рус. орнитол. журн. 2023. Т. 32. № 2261. С. 43–48.
40. Шарлемань М. Новый гнездовый птах Полтавщини // Зб. праць Зоол. музею АН УРСР. 1926. № 1. С. 96.
41. Эреген Дагва Д. Розовый скворец *Pastor roseus* – новый для Монголии вид птиц // Рус. орнитол. журн. 2021. Т. 30. № 2067. С. 2197.
42. Ali S., Ripley S.D. Handbook of the birds of India and Pakistan. Oxford Univ. Press, 1971. Vol. 6. 247 p.
43. Ali S., Ripley S.D. Compact Edition of the Handbook of the Birds of India and Pakistan: Together with Those of Bangladesh, Nepal, Bhutan, and Sri Lanka. New Delhi, India: Oxford University Press. 1987. 820 pp.
44. Bibby C., Jones M., Marsden S. Expedition Field Techniques: Bird Surveys. Royal Geographical Society (with Institute of British Geographers). 1998. 134 p.
45. Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford Univ. Press, 1994. Vol. VIII. 899 p.
46. Nankinov D., Dalakchieva S., Popov S.K., Popov K., Popova N. Die invasion des Rosenstares in Bulgarien im Jahre 2000 // Orn. Mitt. 2000. P. 240–244.
47. Nyagolov K., Profirov L., Michev T.M., Dimitrov M. Observations on breeding Rosy Starlings in Bulgaria // British Birds. 2003. Vol. 96. № 5. P. 242–246.

REFERENCES

1. Belik V.P. Rosy Starling *Pastor roseus* in the Ciscaucasia and on the Don River. *Russian Journal of Ornithology*. 1993. Vol. 2. No. 3. Pp. 347–359. (In Russ.)
2. Belik V.P. *Birds of the steppe Don region*. Publishing house of RSPU. Rostov-on-Don. 2000. 376 p. (In Russ.)
3. Belik V.P. Current status of populations of specially protected steppe birds in the valley of Lake Manych-Gudilo (Rostov Region). *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Rostovsky"*. Rostov-on-Don. 2002. Vol. 2. Pp. 103–130. (In Russ.)
4. Belik V.P. *Birds of Southern Russia. Materials for the cadastre*. Publishing House of the Southern Federal University. Rostov-on-Don – Taganrog. T. 2: Passerines – Passeriformes. 2023. 618 p. (In Russ.)
5. Bostonzhoglo V.N. *Ornithological fauna of the Aral-Caspian steppes*. Imperial Moscow Society of Naturalists (MOIP). M. 1911. 410 p. (In Russ.)
6. Buzun V.A. Colony structure, some behaviors and enemies of the Rosy Starling in Eastern Crimea. *Vestnik Zoologii*. 1987. No. 5. Pp. 61–63. (In Russ.)
7. Gavrillov E.I. Starling family – Sturnidae. *Birds of Kazakhstan*. Nauka KazSSR. Alma-Ata. 1974. Vol. 5. Pp. 15–40. (In Russ.)
8. Gainanova R.I., Menshakova M.Yu., Potorochin E.O. Record of the Rosy Starling *Sturnus roseus* on the coast of the Barents Sea. *Russian Journal of Ornithology*. 2022. Vol. 31. No. 2224. Pp. 3889–3890. (In Russ.)
9. Dinnik N.Ya. Ornithological observations in the Caucasus. *Trudy S.-Peterb. o-va estestvoispytatelei*. 1886. Vol. 17. No. 1. Pp. 260–378. (In Russ.)
10. Ilyukh M.P. Rosy Starling *Pastor roseus* in the Stavropol Territory. *Russian Journal of Ornithology*. 2024. Vol. 33. No. 2431. Pp. 2805–2830. (In Russ.)
11. Kazakov B.A., Lomadze N.Kh., Goncharov V.T., Petrenko V.F. Notes on some rare and little-studied bird species of the Veselovskoye Reservoir. *Rare, scarce and little-studied birds of the North Caucasus*. Materials of the scientific and practical conference. Stavropol. 1990. Pp. 45–48. (In Russ.)

12. Konovalova M.V. The first registration of the Rosy Starling *Sturnus roseus* in the Moscow Region. *Russian Journal of Ornithology*. 2004. Vol. 13. No. 260. Pp. 415–416. (In Russ.)
13. Koshlyakova L.A., Khokhlov A.N., Ilyukh M.P. On the breeding ecology of the Rosy Starling in the Stavropol Territory. *Birds of Southern Russia*. Rostov-on-Don. 2002. Pp. 134–139. (In Russ.)
14. Koshlyakova L.A., Khokhlov A.N., Ilyukh M.P. Breeding features of the Rosy Starling in the Stavropol Territory in 2002. *Kavkazskii Ornitologicheskii Vestnik*. 2003. Vol. 15. Pp. 60–63. (In Russ.)
15. *The Red Data Book of the Stavropol Territory. Rare and endangered species of animals*. Vol. 2. Stavropol. 2002. 216 p. (In Russ.)
16. Malovichko L.V. On a large colony of the Rosy Starling *Pastor roseus* in the south of Russia. *Russian Journal of Ornithology*. 2020. Vol. 29. No. 1883. Pp. 520–531. (In Russ.)
17. Novikov G.A. *Field studies on the ecology of terrestrial vertebrates*. Sovetskaya Nauka. M. 1953. 602 p. (In Russ.)
18. Petrov V.S., Minoransky V.A. Summer avifauna of Lake Manych-Gudilo and adjacent steppes. *Ornitologiya*. 1962. Vol. 5. Pp. 266–275. (In Russ.)
19. Rezanov A.A., Rezanov A.G. Synanthropization index for birds based on their anthropotolerance. *Vestnik MGPU. Series "Natural Sciences"*. 2014. No. 1(13). Pp. 16–22. (In Russ.)
20. Rezanov A.G. *Foraging behavior of birds: method of digital coding and database analysis*. Izdat-Shkola. M. 2000. 223 p. (In Russ.)
21. Rezanov A.G. Fledgling period and development of foraging behavior in young starlings *Sturnus vulgaris*. *Russian Journal of Ornithology*. 2008. Vol. 17. No. 454. Pp. 1794–1798. (In Russ.)
22. Rezanov A.G. Concept scheme of bird classification based on their foraging methods. *Russian Journal of Ornithology*. 2009. Vol. 18. No. 457. Pp. 31–53. (In Russ.)
23. Rezanov A.G. Pasture foraging associations of wagtails of the genus *Motacilla*. *Russian Journal of Ornithology*. 2019. Vol. 28. No. 1767. Pp. 2081–2099. (In Russ.)
24. Rodionov Z.S. Pests of grapes in the Turkmen SSR. *Uchenye Zapiski MGU*. 1945. Vol. 83. Pp. 132–144. (In Russ.)
25. Rubtsov I.A., Vinogradov B.S. Human influence on the animal world of the steppe zone. *Animal World of the USSR*. Vol. 3. M.–L. 1950. Pp. 539–566. (In Russ.)
26. Rustamov A.K. *Birds of Turkmenistan*. Vol. 2. AN TSSR. Ashgabat. 1958. 252 p. (In Russ.)
27. Spangenberg E.P. Birds of the lower Syr-Darya and adjacent areas. *Sbornik Trudov Zoologicheskogo Muzeya Moskovskogo Universiteta*. 1941. Vol. 6. Pp. 77–140. (In Russ.)
28. Spangenberg E.P. Starling family. *Birds of the Soviet Union*. Vol. 5. Sovetskaya Nauka. M. 1954. Pp. 108–141. (In Russ.)
29. Turchin V.G., Sobolev S.L. Mass influx of Rosy Starlings *Pastor roseus* into the Voronezh Region. *Russian Journal of Ornithology*. 2017. Vol. 26. No. 1423. Pp. 1258–1259. (In Russ.)
30. Fedorov N.S. Vagrancies of the Rosy Starling *Pastor roseus* into the Yenisei River valley. *Russian Journal of Ornithology*. 2018. Vol. 27. No. 1630. Pp. 3075–3077. (In Russ.)
31. Fedosov V.N., Malovichko L.V. Features of distribution of the Rosy Starling in the Stavropol Territory. *The role of PAs in conserving biodiversity*. Rostov-on-Don. 2006. Pp. 335–339. (In Russ.)
32. Fionina E.A., Vishnevsky V.A., Natal'skaya O.V., Boykova E.A. Vagrancies of the Rosy Starling *Pastor roseus* into the Ryazan Region. *Russian Journal of Ornithology*. 2023. Vol. 32. No. 2311. Pp. 2547–2549. (In Russ.)
33. Formozov A.N. Changes in natural conditions of the steppe south of the European part of the USSR over the last 100 years. *Studies of geography of natural resources*. M. 1962. Pp. 114–161. (In Russ.)
34. Kholin A.V. Records of the Rosy Starling *Pastor roseus* in Southwestern Tuva. *Russian Journal of Ornithology*. 2016. Vol. 25. No. 1287. Pp. 1800–1803. (In Russ.)
35. Khokhlov A.N., Kulikov V.T. Summer avifauna of the Northern Stavropol Territory. *Fauna, population and ecology of birds of the North Caucasus*. Stavropol. 1991. Pp. 107–122. (In Russ.)
36. Khokhlov A.N., Onoprienko L.G. On the incredibly early arrival of the Rosy Starling in the Primanych steppes. *Aktualnye voprosy ekologii i okhrany prirody ekosistem Kavkaza*. Stavropol. 1997. Pp. 146–147. (In Russ.)
37. Khokhlov A.N., Kharchenko L.P. On the distribution and ecology of the Rosy Starling in the anthropogenic landscapes of the Stavropol Territory. *Kavkazskii Ornitologicheskii Vestnik*. 1992. Vol. 3. Pp. 154–160. (In Russ.)
38. Shalnev V.A. *Landscapes of the North Caucasus: evolution and modernity*. Publishing House of SSU. Stavropol. 2004. 264 p. (In Russ.)
39. Shapoval A.P., Erokhina M. Record of the Rosy Starling *Sturnus roseus* on the Curonian Spit in 2021. *Russian Journal of Ornithology*. 2023. Vol. 32. No. 2261. Pp. 43–48. (In Russ.)
40. Sharleman M. New breeding bird of the Poltava region. *Zbornik Prats Zoologichnogo Muzeju AN URSS*. 1926. No. 1. P. 96. (In Russ.)
41. Eregden Dagva D. Rosy Starling *Pastor roseus* – a new bird species for Mongolia. *Russian Journal of Ornithology*. 2021. Vol. 30. No. 2067. P. 2197. (In Russ.)
42. Ali S., Ripley S.D. *Handbook of the birds of India and Pakistan*. Oxford Univ. Press. 1971. Vol. 6. 247 p.
43. Ali S., Ripley S.D. *Compact Edition of the Handbook of the Birds of India and Pakistan: Together with Those of Bangladesh, Nepal, Bhutan, and Sri Lanka*. Oxford University Press. New Delhi, India. 1987. 820 p.

44. Bibby C., Jones M., Marsden S. *Expedition Field Techniques: Bird Surveys*. Royal Geographical Society (with Institute of British Geographers). 1998. 134 p.
45. Cramp S., Perrins C.M., Brooks D.J. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Oxford Univ. Press. 1994. Vol. VIII. 899 p.
46. Nankinov D., Dalakchieva S., Popov S.K., Popov K., Popova N. Die invasion des Rosenstares in Bulgarien im Jahre 2000. *Orn. Mitt.* 2000. Pp. 240–244.
47. Nyagolov K., Profirov L., Michev T.M., Dimitrov M. Observations on breeding Rosy Starlings in Bulgaria. *British Birds*. 2003. Vol. 96. No. 5. Pp. 242–246.

Сведения об авторах

Маловичко Любовь Васильевна — доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии, институт зоотехнии и биологии, РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Российская Федерация
e-mail: l-malovichko@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1040-2890>

Коблик Евгений Александрович — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
e-mail: koblik@zmmu.msu.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3294-6578>

Резанов Александр Геннадиевич — доктор биологических наук, профессор департамента естествознания, Институт естествознания и спортивных технологий, Московский городской педагогический университет, Москва, Российская Федерация
e-mail: RezanovAG@mgpu.ru
<https://orcid.org/0009-0002-3433-7624>

Резанов Андрей Александрович — кандидат биологических наук, доцент, Институт естествознания и спортивных технологий, Московский городской педагогический университет, Москва, Российская Федерация
e-mail: RezanovAA@mgpu.ru
<https://orcid.org/0009-0002-8411-3450>

About the authors

Lyubov V. Malovichko — Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Zoology, Institute of Zootechnics and Biology, Russian State Agrarian University — Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation
e-mail: l-malovichko@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1040-2890>

Evgeniy A. Koblik — Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Zoological Museum of M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation
e-mail: koblik@zmmu.msu.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3294-6578>

Aleksandr G. Rezanov — Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Natural Sciences, Institute of Natural Sciences and Sports Technologies, Moscow City University, Moscow, Russian Federation
e-mail: RezanovAG@mgpu.ru
<https://orcid.org/0009-0002-3433-7624>

Andrey A. Rezanov — Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Institute of Natural Sciences and Sports Technologies, Moscow City University, Moscow, Russian Federation
e-mail: RezanovAA@mgpu.ru
<https://orcid.org/0009-0002-8411-3450>

Поступила в редакцию 02.05.2026
После доработки 15.05.2026
Принята к публикации 19.05.2026

Received May 02, 2026
Revised May 15, 2026
Accepted May 19, 2026

УДК 598.296:574.34

DOI: 10.7868/S3034545626060055

Оригинальная статья

Популяционный крах садовой овсянки (*Emberiza hortulana*) в Прибалтике и судьба этого вида в странах Европы

В.А. Паевский^{1,*}, А.П. Шаповал²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

²Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН, Рыбачий, Калининградская область, Российская Федерация

*e-mail: Vladimir.Payevsky@zin.ru; payevsky@yandex.ru

Аннотация. Садовую овсянку еще сравнительно недавно, в 1930-е–1950-е гг., относили к расселяющимся видам Евразии. В России ее расселение достоверно было зарегистрировано в бассейнах рек Камы и Оки, а также в Ленинградской области (Приладожье, Карельский перешеек, Колтушские высоты). Однако начиная с 1970-х–1980-х годов в разных европейских странах появились сообщения о снижении численности популяций этого вида, как местных, так и транзитных, мигрирующих из северных стран. По опубликованным данным уровень снижения численности популяций в разных местах достиг к настоящему времени от 84 до 99%. В Прибалтике, на Куршской косе, где проводится отлов мигрирующих птиц в целях кольцевания, наиболее многочисленны садовые овсянки были в период 1960–1980 годов. В последующее время ежегодное количество пойманных особей снизилось вплоть до полного отсутствия, начиная с 2013 г. до наших дней. В 2020 г. садовая овсянка была внесена в Красный Список Международного Союза охраны природы как вид, находящийся под угрозой исчезновения. Исследования взаимосвязи между его встречаемостью и различными характеристиками почвенно-растительного покрова показали, что высокие темпы роста популяций были связаны с большим разнообразием рассредоточенной растительности, сельскохозяйственных культур и большей долей открытой незасеянной земли. Наиболее широкий спектр мест для жизнедеятельности этого вида обеспечивает мозаика из различных культурных растений и голой почвы. Другой важный аспект трудностей жизни садовой овсянки — ее прямое уничтожение человеком издавна как пищевого объекта во Франции и Италии. Несмотря на принятые меры защиты, браконьерский отлов продолжается. Однако вымирание вида только из-за его увеличенного отлова в гастрономических целях вряд ли является действительной причиной. Возможными причинами могут быть пока еще неисследованные детали жизни этой овсянки на африканских зимовках в природной зоне Сахель.

Ключевые слова: садовая овсянка, динамика численности, миграции, вид под угрозой исчезновения, браконьерский отлов, африканские зимовки

Финансирование. Работа выполнена в рамках реализации тем Государственных заданий на 2025–2027 гг. “Филогения, морфология, экология и систематика наземных позвоночных мировой фауны (№ 122031100282-2) и “Миграции животных: физиология, ориентация и паразитарная нагрузка в период климатических изменений (№ 122031100261-7)”.

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием лабораторных животных в качестве объектов.

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

Вклад авторов. Формулировка целей и задач исследования и его осуществление по коллективному материалу проведено равноценно обоими авторами.

Благодарности. Мы глубоко признательны всем нашим коллегам, бывшим и настоящим сотрудникам Биологической станции “Рыбачий” Зоологического института РАН за дружескую помощь на всех этапах работы и за возможность использования коллективных материалов (результатов отлова и кольцевания птиц), в сборе которых мы принимали непосредственное участие в течение многих десятилетий.

Ссылка для цитирования: Паевский В.А., Шаповал А.П. Популяционный крах садовой овсянки (*Emberiza hortulana*) в Прибалтике и судьба этого вида в странах Европы // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 6. С. 65–77. <https://doi.org/>

DOI: 10.7868/S3034545626060055

Original Article

The Population Crash of the Ortolan Bunting (*Emberiza hortulana*) in the Baltic Area and its Fate throughout Europe

V.A. Payevsky^{1,*}, A.P. Shapoval²

¹*Zoological Institute of the RAS, Saint Petersburg, Russian Federation*

²*Rybachy Biological Station of the Zoological Institute RAS, Kaliningrad Region, Rybachy, Russian Federation*

*e-mail: Vladimir.Payevsky@zin.ru; payevsky@yandex.ru

Abstract. Until relatively recently, in the 1930s and 1950s, the Ortolan Bunting was considered a new spreading species in some parts of Eurasia. In Russia, its distribution was reliably recorded in the basins of the Kama and Oka rivers, as well as in the Leningrad region (near Lake Ladoga, Karelian Isthmus, Koltush Heights). However, since the 1970s and 1980s, various European countries have reported a decline in the populations of this species, both local and the transients migrating from northern countries. According to published data, the decline in population size in various locations has reached 84% to 99%. In the Baltic region, on the Curonian Spit, where migratory birds are captured for ringing, the most abundant Ortolan Bunting populations were observed between 1960s and 1980s. Subsequently, the annual number of captured individuals decreased to a complete absence, starting from 2013 until the present day. In 2020, the Ortolan Bunting was listed on the Red List of the International Union for Conservation of Nature as a species that is endangered. Research on the relationship between its occurrence and various characteristics of the soil and vegetation cover showed that high population growth rates were associated with a greater diversity of scattered vegetation, agricultural crops, and a higher proportion of open, unplanted land. The widest range of habitats for this species is provided by a mosaic of different cultivated plants and bare soil. Another important aspect of the Ortolan Bunting's difficulties is its direct destruction by humans, as it has long been considered a food source in France and Italy. Despite the measures taken to protect it, poaching continues. However, it is unlikely that the increased consumption of the species is the sole reason for its decline. Possible explanations may lie in the unexplored aspects of the ortolan bunting's life during its African wintering grounds.

Keywords: Ortolan Bunting, population dynamics, migrations, endangered species, poaching, wintering in Africa

Funding. The work was carried out as part of the implementation of the State Assignment topics for 2025–2027: “Phylogeny, Morphology, Ecology, and Systematics of Terrestrial Vertebrates of the World Fauna” (No. 122031100282-2) and “Animal Migrations: Physiology, Orientation, and Parasitic Load during Climate Change” (No. 122031100261-7).

Ethics declarations. This article does not contain any research involving laboratory animals as subjects.

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

Authors' contribution. The formulation of the goals and objectives of the research and its implementation based on the collective material were carried out equally by both authors.

Acknowledgements. We are deeply grateful to all our colleagues, former and current employees of the Rybachy Biological Station of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, for their friendly assistance at all stages of our work and for the opportunity to use collective materials (the results of bird capture and ringing), which we have been collecting for many decades.

For Citation: Payevsky V.A., Shapoval A.P. The Population Crash of the Ortolan Bunting (*Emberiza hortulana*) in the Baltic Area and its Fate throughout Europe. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 65–77. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060055>

Среди овсянок из семейства *Emberizidae* наиболее популярными в наше время не только у орнитологов, но и в широких общественных кругах стали два вида — дубровник (*Emberiza aureola*) и садовая овсянка, называемая “ортолан” на всех европейских языках. Причина популярности — в массовом вымирании этих двух видов в наше время из-за их, как пишут журналисты, трагической жизненной ситуации. Помимо предполагаемых естественных причин падения численности дубровника (Бурский, 2025, 2025a), наиболее волнующим обстоятельством для публики стал гастрономический аспект исчезновения обоих видов, а именно то, что эти певчие птицы стали жертвами необузданного человеческого стремления насладиться не просто едой, а изысканным деликатесом, приготовленным поварами «высокой кухни» из этих изящных овсянок (Chan, 2004; Li, 2013; Коленов, 2019). Как хорошо известно, дубровник практически и почти внезапно исчез из многих районов своего ареала (Kamp et al., 2015; Мищенко, 2018, Бурский, 2025, 2025a) и теперь этот вид состоит в Красном списке Международного Союза охраны природы в статусе особо угрожаемого вида. Весьма похожая ситуация с садовой овсянкой менее известна, несмотря на внешне похожие, а также и другие предполагаемые причины, приведшие к опасному снижению её численности.

Один из массовых пролётных путей птиц — Беломорско-Балтийская миграционная трасса. С давних пор известно, что по Восточной Прибалтике и, в частности, через Калининградскую область, проходит весенняя и осенняя миграция очень многих европейских видов птиц, в том числе и садовой овсянки. Сотрудники Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН отлавливают и кольцуют пролётных над этой территорией птиц в целях разностороннего изучения их миграций. Результатам этой работы в связи с полным упадком численности мигрирующих садовых овсянок в Прибалтике (на фоне подобных изменений в других европейских популяциях этого вида) и посвящена данная статья.

МЕСТО ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Беломорско-Балтийская миграционная трасса птиц проходит через Куршскую косу — заповедную

территорию, на которой расположен национальный парк «Куршская коса», включенный в список объектов Всемирного наследия ЮНЕСКО. На этой косе сотрудники Биологической станции Рыбачий Зоологического института РАН ловят и кольцуют мигрирующих птиц, начиная с 1956 г. Первые результаты этой работы были опубликованы 55 лет назад в виде карт разлёта птиц по Европе и Африке (Паевский, 1971). В дальнейшем накопилось большое количество новых результатов отлова и кольцевания мигрантов, в том числе и по садовой овсянке. Они были опубликованы в виде списков полученных данных (Bolshakov et al., 1999, 2001) и в серии аналогичных 17 статей в том же журнале за последующие годы, 2000–2014, а также в виде таких же дальнейших списков (Шаповал и др., 2017), и в серии аналогичных 6 статей в том же журнале за последующие годы, 2018–2026.

Отлов и кольцевание птиц проводится в двух местах Куршской косы: на полевом стационаре Фрингилла (55°05' с.ш., 20°44' в.д.) и на Росси-тенском мысу (55°09' с.ш., 20°51' в.д.). В первом из них птиц ловят в Рыбачинские ловушки (рис. 1, рис. 2), во втором — паутинными сетями. Устройство Рыбачинских ловушек и особенности работы с ними подробно описаны (Дольник, Паевский, 1976). Ловушки действуют круглосуточно с конца марта по начало ноября. Отлов и кольцевание птиц сопровождаются их прижизненным обследованием по методикам, описанным сотрудниками Биостанции в специальном справочнике (Виноградова и др., 1976): определением пола и возраста, стандартными измерениями длины крыла и массы тела, а также описанием стадии полового цикла и состояния линьки перьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонная динамика весенней и осенней миграции. Результативность отлова птиц Рыбачинскими ловушками заключается не только в массовом отлове перелетных птиц, но и в точном определении сроков весеннего прилета и осеннего отлета тех видов птиц, которых можно просто не заметить при визуальных наблюдениях, особенно ранней весной и поздней осенью. Анализ динамики сезонных перемещений садовой овсянки по срокам ее отлова показал, что самый ранний самец весной попался



Рис. 1. Рыбачинская ловушка для отлова птиц на Куршской косе. Стационар Фрингилла Биологической станции Рыбачий. Фото В. Паевского

Fig. 1. Rybachy-type trap on the Curonian Spit. Fringilla field-station of the Rybachy Biological Station. Photo by V. Payevsky



Рис. 2. Сбор попавшихся в Рыбачинские ловушки птиц. Фото В. Паевского

Fig. 2. Collecting of the birds that have fallen into Rybachy-type traps. Photo by V. Payevsky

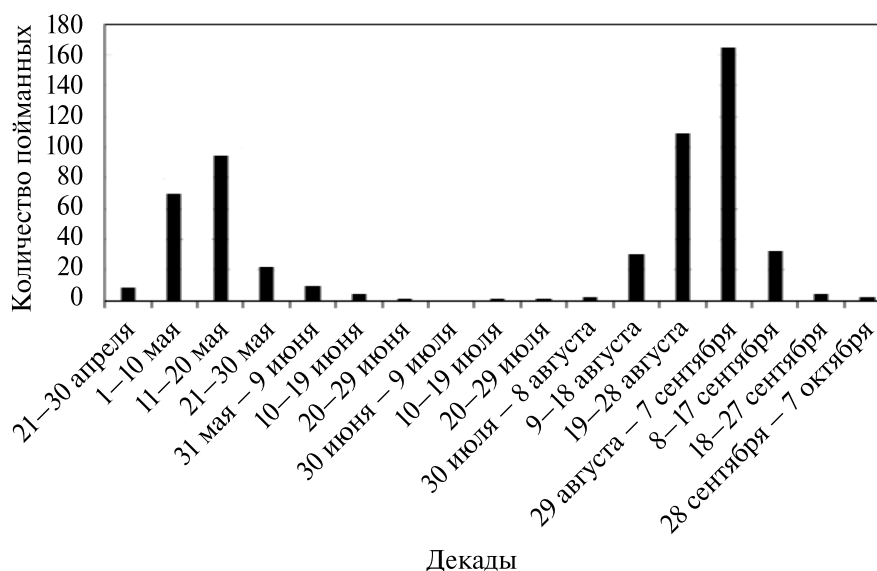


Рис. 3. Сезонное распределение отлова садовых овсянок на Куршской косе (за все годы исследований)

Fig. 3. Seasonal distribution of ortolan bunting captures on the Curonian Spit (over all years of research)

10 апреля 1967 г. Основной весенний пролет приходится на первую и вторую декаду мая (рис. 3). Эти даты почти совпадают с датами весеннего прилета этой овсянки и в Ленинградскую область (Мальчевский, Пукинский, 1983), и в Финляндию: медианная дата весеннего прибытия в южную Финляндию 15 мая, при этом у самцов 13 мая, у самок 17 мая (Valkama et al., 2014). Осенью наибольшее количество мигрантов этого вида пролетает через Куршскую косу в августе и начале сентября, с основным пиком с 28 августа по 7 сентября. Самые поздние одиночные осенние мигранты были пойманы 1 октября 1962 г. и 9 октября 1966 г. В Ленинградской области, в Тихвинском районе последняя осенняя стайка из 15 особей этого вида тоже была встречена 1 октября (Храбрый, 2011).

Динамика численности мигрантов. Садовая овсянка на Куршской косе, в отличие от сотен тысяч пойманных там особей некоторых многочисленных видов, относится к птицам незаметным и малочисленным. Ежегодное количество отловленных на Куршской косе садовых овсянок в течение всех лет колебалось от 70 до 0, максимально за одни сутки было поймано 42 особи. За все годы работы (1956–2025) отловлено 557 особей, из которых 516 было окольцовано. Наиболее многочисленны в отловах они были в период 1960–1982 годов. В последующее время ежегодное количество пойманных садовых овсянок значительно колебалось и постепенно сокращалось вплоть до полного отсутствия птиц с 2013 г. до наших дней. Величина коэффициента ранговой корреляции Спирмена ($r_s = -0.836$)

показывает явное снижение количества пойманных птиц с ходом времени (рис. 4).

Эффективность кольцевания и пути миграций. Всего лишь 2 дальних возврата колец от 516 окольцованных на Куршской косе садовых овсянок составляют $0.39 \pm 0.02\%$. Это вполне соответствует небольшой результативности кольцевания мелких певчих птиц подобного размера, у которых эффективность кольцевания чаще всего находится в пределах $0.06–0.4\%$ (Паевский, Шаповал, 2013; Payevsky, Shapoval, 2025). Одна из этих двух

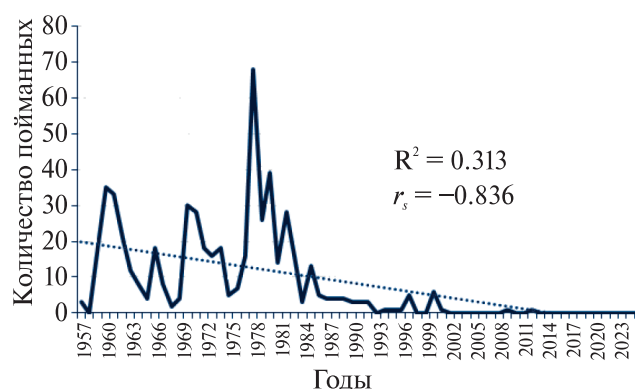


Рис. 4. Динамика численности пойманных садовых овсянок на Куршской косе в течение 1957–2025 гг. R^2 – коэффициент детерминации линейной регрессии, r_s – коэффициент корреляции Спирмена

Fig. 4. Dynamics of the number of ortolan buntings caught on the Curonian Spit during 1957–2025. R^2 is the determination coefficient of linear regression, and r_s is the Spearman correlation coefficient

овсянок, окольцованная в конце августа, была на 9-й день после кольцевания убита в северной Италии, в провинции Венето (Bolshakov et al., 2001), где в разные годы были зарегистрированы и другие, многочисленные окольцованные на Куршской косе виды птиц: дрозды, славки, коньки, юрки, чижи. Другая садовая овсянка, окольцованная на косе в начале сентября, обнаружена мертвой в июне следующего года в северо-западной Финляндии, гораздо севернее тех мест, в которых в основном гнездятся садовые овсянки в Финляндии (Valkama et al., 2014).

Миграционные пути садовых овсянок по данным индивидуального мечения из популяций всего Прибалтийского региона трёх стран (России, Финляндии, Швеции) отображены на рис. 5. В России, помимо результатов кольцевания на Куршской косе, есть возвраты колец этого вида, помеченного на Ладожской орнитологической станции (Рымкевич, Носков, 2020). Как и у многих других видов певчих птиц из всего этого региона, основное направление миграционных осенних передвижений садовых овсянок — юго-западное. В шведской орнитологической обсерватории Квисмаре для выяснения особенностей миграции этого вида 45 особей в 2012 и 2013 гг. были оснащены легкими геолокаторами, из которых 7 особей впоследствии пойманы, и записи их устройств расшифрованы. Птицы начали осеннюю миграцию 10–31 августа, останавливались на неделю севернее 50-й параллели, затем, двигаясь на юго-запад, пролетали над хорошо известными местами их отлова во французском департаменте Ланды к югу от города Бордо. При дальнейшей миграции они останавливались на Пиренейском полуострове и в Марокко на срок от 6 до 32 дней. После прибытия в Западную Африку к югу от Сахары птицы пересекали природную зону Сахель и распределялись по предпочитаемым биотопам, оставаясь в местах зимовки на протяжении 150–182 дней, в среднем 167 дней. Это были в основном лесистые местности и саванны в гористых районах Мали и севера Гвинеи. Среднее расстояние всего перелета составило 6020 км при средней скорости передвижения 114 км в день (Selstam et al., 2015).

В отличие от прибалтийских садовых овсянок, популяции этого вида из Владимирской, Белгородской и Волгоградской областей летят во время миграций по восточному пути через Египет и Судан на зимовки, находящиеся на Эритрейском и Эфиопском (Абиссинском) нагорьях. Это тоже было установлено на основании данных по логгерам, которыми было помечено некоторое количество садовых овсянок из этих областей. Этот восточный миграционный путь использовался тогда примерно 4 миллионами особей (Чайковский, Романов, 2018). В целом можно

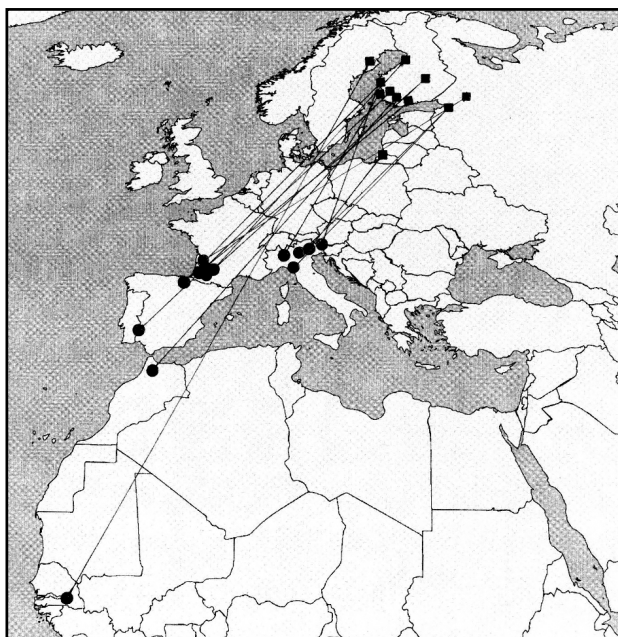


Рис. 5. Карта юго-западного направления миграционных передвижений на африканские зимовки садовых овсянок Прибалтийского региона по данным кольцевания на Куршской косе (Bolshakov et al., 2001), на Ладожской орнитологической станции (Рымкевич, Носков, 2020), в Финляндии (Velmala et al., 2014), а также по данным геолокаторов (логгеров) в Швеции (Selstam et al., 2015)

Fig. 5. Map of the southwestern direction of migration movements to the African wintering grounds of ortolan buntings from the Baltic region according to ringing data on the Curonian Spit (Bolshakov et al., 2001), at the Ladoga Ornithological Station (Rymkevich and Noskov, 2020), in Finland (Velmala et al., 2014), and according to geolocation data (loggers) in Sweden (Selstam et al., 2015)

заклучить, что садовая овсянка мигрирует осенью на большие расстояния и зимует в ограниченном количестве мест в странах Африки к югу от Сахары (Selstam et al., 2015). Миграционный раздел популяций проходит по линии от Финляндии до Италии: птицы к западу от него мигрируют через Францию по атлантическому пролетному пути на зимовку в Гвинею и соседние страны, а птицы к востоку от него используют восточный пролетный путь через Ближний Восток в направлении Эфиопии (Jiguet et al., 2016b).

Падение численности популяций садовой овсянки в разных местах Европы. В 2020 г. садовая овсянка была внесена в Красный Список Международного Союза охраны природы как вид, находящийся под угрозой исчезновения. Задолго перед этим во многих европейских странах орнитологи уже писали об упадке ее численности, предлагая различные меры изучения и охраны, а также организовали несколько специальных семинаров для обсуждения

проблем этого вида (Stolt, 1994; Lentner, 1997; Lang, 2002; Danzl, 2007). Снижение численности садовой овсянки в нескольких странах Европы привело к включению ее в несколько национальных списков видов, находящихся под угрозой исчезновения. Опубликованные фактические данные по уровням ее популяционного снижения в некоторых странах приведены в табл. 1.

Как следовало из специального отчета по этому виду Службы природного наследия Национального Музея Естественной истории в Париже в 2012 г., садовая овсянка находилась под угрозой резкого падения численности во Франции с 1983–1986 гг., как в отношении ее гнездящихся, так и транзитных популяций. Анализ распределения гнездящихся пар по всей стране показал их большую раздробленность. Популяции, мигрирующие через юго-запад Франции (в основном из Германии, Польши, скандинавских стран, Финляндии, стран Балтии) тоже находились в катастрофическом состоянии сохранности, чаще всего на грани исчезновения, что отражает общеевропейскую тенденцию, которая составила в те годы минус 84% за 30 лет, или по минус 6.21% в год (Comolet-Tirman et al., 2012). Снижение численности садовой овсянки в Европейской России, помимо популяционного краха ее мигрантов на Куршской косе, происходило и в других областях. В 2000–2014 гг. численность популяций из Владимирской и Белгородской областей сократилась на 10–20%, что впоследствии подтвердилось изотопным и генетическим анализом перьев (Чайковский, Романов, 2018).

Во всей Европе за 2012–2014 гг. садовых овсянок насчитывалось вдвое меньше по сравнению с 1999–2002 гг. (Jiguet et al., 2016a). Географические различия в уровне обычной ежегодной популяционной смертности птиц, т.е. различия этого

показателя у разных популяций одного вида, бывают весьма существенными (Паевский, 1985), что характерно по современным данным и для садовой овсянки. Ее сокращающиеся популяции в основном сосредоточены в Северной Европе, а поэтому они требуют особого внимания в плане сохранения вида. Резкое сокращение популяций свидетельствует о необходимости тщательного научного подхода при разработке каких-либо природоохранных мер (Menz, Arlettaz, 2011).

ОБСУЖДЕНИЕ

Из предполагаемых причин наблюдаемого вымирания популяций садовой овсянки следует подробно обсудить следующее.

Отсутствие необходимой структуры местообитаний в период размножения

В 1960-е годы садовая овсянка относилась орнитологами к расселяющимся видам, которые активно использовали для своего продвижения изменения в ландшафте. В результате деятельности человека возникали открытые местообитания с разреженной древесной и прежде всего кустарниковой растительностью, которые быстро занимали новые популяции этого вида. Расселение достоверно было зарегистрировано в бассейнах рек Камы, Оки и Днепра, и за 65 лет садовая овсянка расселилась на 130 км (Птушенко, 1964). Но в последующие годы изменение природных местообитаний приобрело новые аспекты, уже отрицательные для этой овсянки. Масштабный рост однообразных и огромных по площади сельскохозяйственных ландшафтов лишил садовых овсянок тех привычных разнообразных местообитаний с отдельными растительными присадами для поющих самцов, где они всегда обитали. Антропогенная деятельность

Таблица 1. Уровни снижения численности популяций садовой овсянки в странах Европы по опубликованным данным

Table 1. Levels of decline in the populations of the ortolan bunting in European countries, according to published data

Страна Country	Годы Years	Уровень снижения численности, % The level of population decline, %	Источник Origin
Франция France	1980–2009 2001–2011	–84 –42	Comolet-Tirman et al., 2012 —”—
Польша Poland	2001–2011	–20	Kosicki, Chylarecki, 2011
Швеция Sweden	1975–2008	–80	Ottval et al., 2008
Финляндия Finland	1984–2002 1984–2014 1994–2024	–72 –98 –99	Vepsäläinen et al., 2005 Valkama et al., 2014 Piirainen S. et al., 2024
Европа в среднем Europe in average	1980–2018	–88	Moussy et al., 2018

в плане интенсификации сельского хозяйства привела к значительному сокращению биоразнообразия, в том числе среди птиц, обитающих на сельскохозяйственных угодьях.

Расширение ареала садовой овсянки в северные районы России происходило сравнительно недавно. В Ленинградскую обл. она проникла лишь в 30–40-е годы XX столетия, но не с юга, а с северо-запада и с севера, из Финляндии, вначале на Карельский перешеек и в Приладожье (Носков и др., 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983; Ковалёв, 2008), а также на южное побережье Финского залива (Бубличенко, 2000). Наиболее подходящим биотопом для ее гнездования оказались Колтушские высоты близ восточной границы Санкт-Петербурга (Лукина, Носков, 1966; Рымкевич, 1977, 2004), где была впоследствии создана ООПТ. Этот ландшафт, представленный чередованием крупных открытых песчаных холмов с ложбинами, болотами и озерами, наиболее подходил для этого вида. Однако ныне садовая овсянка внесена в Красные книги и Ленинградской области, и Санкт-Петербурга (Храбрый, 2026), а также и соседней Вологодской области (Шабанов, 2010).

В Швеции провели подробное изучение взаимосвязи между обитанием садовой овсянки и различными характеристиками почвенно-растительного покрова. Встречаемость ее положительно коррелировала с долей карьеров, молодых смешанных лесов, сплошных вырубок и внутренних болот (Ottvall et al., 2008). Тщательные исследования жизни садовых овсянок в Польше (Kuzniak et al., 1997; Kosicki, Chylarecki, 2011) и Финляндии (Piirainen et al., 2024) также свидетельствовали, что более высокие темпы роста популяции были связаны с более разнообразными сельскохозяйственными культурами и большей долей открытой незасеянной земли. Согласно данным детального анализа, в Центральной Европе при выборе мест для гнездования, пения и кормежки наиболее важным фактором является наличие небольших полей, расположенных рядом с опушками и одиночными деревьями. Мозаика из различных культурных растений и голой почвы может обеспечить этому виду широкий спектр условий жизнедеятельности – мест для кормежки, укрытий и др. (Dale, Olsen, 2002). В Норвегии большинство территорий гнездования садовой овсянки было обнаружено на участках, которые пострадали от лесных пожаров и на которых отсутствовала густая растительность (Nævra, 2002). В России, на территории Владимирской области, этот вид был связан преимущественно с долинно-балочной и овражно-балочной сетью, занятой луговой и лугово-кустарниковой растительностью (Романов, 2015).

В целом садовая овсянка предпочитает в период размножения занимать разнообразные возделываемые сельскохозяйственные угодья, на которых преобладают неорошаемые пахотные земли, открытые участки с низким и редким травостоем. Обитает она также на пустырях с редкими кустарниками, на склонах речных долин, на обрывистых берегах рек, на виноградниках, в редких зарослях на опушках лесов. Эта птица покидает значительные по площади регионы при отсутствии таких местобитаний.

Помимо демографических последствий для птиц, антропогенная деятельность теоретически может привести к утрате генетического разнообразия, снижению потока генов и изменению генетической структуры. В связи с этим было изучено распределение генетической изменчивости среди популяций садовой овсянки по всему ареалу ее гнездования в Европе (Moussy et al., 2018). Оказалось, что наблюдаемое значительное сокращение численности популяций не привело к резкой утрате генетического разнообразия, которое остается на среднем или высоком уровне во всех изученных местах гнездования. По всему ареалу гнездования, даже через миграционный раздел, происходит обмен генами, но асимметрично: крупные восточные популяции служат источником для более мелких западных. Однако возможная будущая генетическая и демографическая изоляция северных популяций сделает их особенно уязвимыми к утрате генетического разнообразия и в результате может привести к вымиранию.

Изменения климатических факторов на зимовках в Африке

Динамика численности птиц-мигрантов может во многом определяться внешними погодными условиями на местах зимовок. Известно, что у ряда видов птиц – дальних мигрантов, зимующих в Африке, в некоторые периоды прошлого века и в начале нашего резко снижалась численность. Из всех причин сокращения численности популяций, обсуждаемых тогда в литературе, наиболее вероятной оказывались изменения климатических факторов, приводящие к катастрофическим засухам на африканском континенте в тех областях, где зимовали птицы (Паевский, 2006). Одна из важнейших зон, где мигрируют, останавливаются или зимуют птицы из Евразии, – природная зона Сахель, к югу от Сахары, которая периодически подвергается засухам. Именно там в последние десятилетия наблюдается сильная ветровая и водная эрозия почвы, увеличивается частота пожаров, что ведет к сокращению севооборота и площадей незасеянных паровых угодий (Walther, 2016). Однако по отношению к садовым овсянкам подобных высказанных причин сокращения численности

в соответствующей литературе нами не обнаружено. Возможно, что этот важный аспект их жизни там еще не исследовался.

Сравнение причин вымирания дубровника с вымиранием садовой овсянки

Такое сравнение в отношении естественных причин кажется неправомерным. Как показано Бурским (2025, 2025а), колебания численности дубровника определялись не летними, а зимними условиями. Браконьерский отлов дубровника играл весьма существенную роль, но по результатам анализа О.В. Бурского вряд ли мог быть основной причиной его вымирания. Избыток зимнего корма приводил к росту численности и расширению ареала, а сокращение площадей риса в 1980-е годы привело к обратному эффекту. При этом известно, что в последние годы в ряде регионов происходит восстановление популяций дубровника, особенно на Камчатке. Плотность его там в некоторых местообитаниях высока и достигает в настоящее время 50–57 пар/км (Герасимов и др., 2024; Ковалева и др., 2024). С садовой овсянкой ничего подобного не происходило, несмотря на такое же массовое уничтожение птиц в гастрономических целях. Тем не менее точные данные об условиях жизни садовой овсянки на зимовках в Африке пока неизвестны.

Использование “ортоланов” в пищу как изысканное блюдо для избранных

Зародилась эта традиция еще в XVIII веке, а возможно и ранее, во Франции и Италии. Поедание садовых овсянок (ортоланов) французскими гурманами вошло в культуру высокой европейской кухни. В августе и сентябре птиц-мигрантов массово ловят, откармливают для увеличения жирности, затем топят в коньяке и запекают. Считается, что и в прошлые века, и в недавнее время главным поставщиком ортоланов в рестораны была юго-западная Франция (департамент Ланды), а также остров Кипр (Mount, 2010). Популяция садовых овсянок начала сокращаться еще в 1970–1980-е годы, и в некоторых странах появился закон, запрещающий их отлов. Во Франции закон был принят только в 1999 г. Однако браконьерский отлов продолжается, поскольку стоимость этой изысканной пищи возросла, а руководство ряда известных французских ресторанов поддерживают возврат этого блюда в меню. Экологи Французской лиги защиты птиц заявили, что численность ортоланов сократилась на 30% в период с 1997 по 2007 год, когда

около полутора тысяч браконьеров ежегодно занимались этим ремеслом (Wallop, 2017; Коленов, 2019).

Поскольку промысел по отлову и использованию ортоланов в пищу существует издавна, а проблемы краха европейских популяций начались лишь в наше время, объяснение их вымирания увеличенным гастрономическим потреблением вряд ли является действительной или по крайней мере основной причиной. Возможны и другие причины, исходя из пока малоизвестных фактов современной жизни этого вида на африканских зимовках. Зимние наблюдения садовой овсянки редки. За пределами Мавритании известны только около 40 наблюдений из 11 стран, в основном с ноября по март. Данные о встречах с ней в Нигерии в открытых местообитаниях свидетельствуют, что ареал зимовки простирается далеко на восток (Thoma, Menz, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из вышеприведенных предполагаемых причин массового упадка численности европейских популяций садовой овсянки к наиболее вероятным, с точки зрения биологических особенностей этого вида, относятся, во-первых, повсеместное сокращение местообитаний с необходимой структурой растительности в период размножения и, во-вторых, – еще не изученные негативные последствия климатических изменений (засухи) на африканских зимовках этого вида. Что же касается прямого уничтожения птиц в гастрономических целях после массового браконьерского отлова, то насколько эта причина действенна, могут показать только дальнейшие исследования и расчеты, поскольку культура поедания овсянок и других певчих птиц существует в южных европейских странах многие века. Тем не менее некоторые авторы уже сейчас прогнозируют полное вымирание этого европейского вида певчих птиц, по крайней мере, в северных популяциях. Так, в статье по материалам исследований в Финляндии авторы ожидают, что “садовая овсянка исчезнет в Северной Европе в ближайшие 20 лет. Помочь этому виду при размножении могут только повышенное разнообразие видов сельскохозяйственных культур на полях и увеличение незасеянных площадей сельскохозяйственных угодий” (Piirainen et al., 2024). При этом необходимы и тщательные исследования экологических особенностей африканских территорий, на которых зимуют европейские популяции этого вида птиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бубличенко Ю.Н. К орнитофауне южного побережья Финского залива // Рус. орнит. журн. 2000. Т. 9. № 107. С. 6–20.
2. Бурский О.В. Хроника исчезновения дубровника (*Emberiza aureola*, Emberizidae, Passeriformes): пространственная структура и динамика популяции // Журн. общ. биол. 2025. Т. 86. № 6. С. 441–458.

3. Бурский О.В. Хроника исчезновения дубровника (*Emberiza aureola*, Emberizidae, Passeriformes): сезонная динамика популяции и выживаемость // Журн. общ. биол. 2025а. Т. 86. № 6. С. 459–478. <https://doi.org/10.7868/S3034568525060042>
4. Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука, 1976. 192 с.
5. Герасимов Ю.Н., Духова Э.Р., Ковалева В.М. Влияние линейных объектов на численность птиц камменно-березовых лесов Камчатки // Птицы трансформированных территорий: Сб. науч. ст. Всерос. науч. конф. Иваново: ИвГУ. 2024. С. 23–26.
6. Дольник В.Р., Паевский В.А. Рыбачинская ловушка // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М.: Наука, 1976. С. 73–81.
7. Ковалёв В.А. Редкие гнездящиеся птицы в юго-восточном Приладожье // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. М., 2008. С. 231–232.
8. Ковалёва В.М., Герасимов Ю.Н., Духова Э.Р. Гнездящиеся птицы заброшенных сельскохозяйственных полей Камчатки // Птицы трансформированных территорий: Сб. науч. ст. Всерос. науч. конф. Иваново: ИвГУ. 2024. С. 43–45.
9. Коленов С. Жертва высокой кухни // журнал Элементы 2019. (https://elementy.ru/kartinka_dnya/915/Zhertva_vysokoy_kukhni).
10. Лукина Е.В., Носков Г.А. К орнитофауне Колтушских высот (Ленинградская область) // Матер. VI Прибалт. орнит. конф., Вильнюс, 1966. С. 96–97.
11. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 2. Л.: Изд-во Ленингр. Унив., 1983. 504 с.
12. Мищенко А.Л. Дубровник в Европейской России: история побед и поражений // Первый Всерос. орнитол. конгресс, тезисы докл., Тверь, 2018. С. 226.
13. Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич и др. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Л., 1981. С. 3–86.
14. Паевский В.А. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологич. и физиологич. аспекты перелётов птиц. Л.: Наука, 1971. С. 3–110.
15. Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 285 с.
16. Паевский В.А. Механизмы динамики численности птиц — транссахарских мигрантов: обзор // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 368–381.
17. Паевский В.А., Шаповал А.П. Падение доли возвратов колец от окольцованных птиц на протяжении последних 50 лет: каковы причины этого явления? // Орнитология. 2013. Т. 38. С. 24–31.
18. Птушенко Е.С. К систематике и распространению садовой овсянки *Emberiza hortulana* // Сборник тр. Зоол. музея Моск. универс. 1964. № 9. С. 220–224.
19. Романов В.В. Особенности географического распространения садовой овсянки на территории Владимирской области в конце XX — начале XXI вв // 14-я Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии, тезисы. Алматы, 2015. С. 414–415.
20. Рымкевич Т.А. К биологии садовой овсянки в Ленинградской области // Орнитология. 1977. Т. 13. С. 67–73.
21. Рымкевич Т.А. Садовая овсянка // Красная книга природы Санкт-Петербурга. 2004. С. 154.
22. Рымкевич Т.А., Носков Г.А. Садовая овсянка *Emberiza hortulana* // Миграции птиц Северо-Запада России: Воробьиные. СПб., 2020. С. 465–466.
23. Храбрый В.М. Встреча пролётных садовых овсянок *Emberiza hortulana* в Ленинградской области в начале октября // Рус. орнитол. журн. 2011. Т. 20. № 712. С. 2457–2458.
24. Храбрый В.М. Птицы Ленинградской области (аннотированный список видов) // Рус. орнит. журн. 2026. Т. 35. № 2595. С. 733–865.
25. Чайковский А.М., Романов В.В. Миграционная стратегия садовых овсянок Европейской России // Первый Всерос. орнитол. конгресс, тезисы докл., Тверь. 2018. С. 341–342.
26. Шабанов А.А. Садовая овсянка *Emberiza hortulana* // Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные. Вологда. 2010. С. 178.
27. Шаповал А.П., Леоке Д.Ю., Зеленова Н.П. Результаты отлова и кольцевания птиц Биологической станцией «Рыбачий» на Куршской косе в 2014 году // Рус. орнитол. журн. 2017. Т. 26 (1549). С. 5605–5627.
28. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 1998 // Avian Ecol. Behav. 1999. V. 2. P. 102–150.
29. Bolshakov C.V., Shapoval A.P. and Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956–1997. Part 4. Corvidae, Ploceidae, Fringillidae, Emberizidae // Avian Ecol. Behav., 2001. Suppl. 4. P. 1–102.
30. Chan S. Yellow-breasted Bunting *Emberiza aureola* // Birding ASIA. 2004. V. 1. P. 16–17.
31. Comolet-Tirman J., Jiguet F., Sibley J.-P. Statuts et tendances du Bruant ortolan *Emberiza hortulana* en France // Rapport SPN 2012–25, Service du Patrimoine Naturel, Mus. National d’Histoire Naturelle. 2012. P. 1–48.

32. Dale S., Olsen B.F.G. Use of farmland by Ortolan buntings (*Emberiza hortulana*) nesting on a burned forest area // J. Ornithol. 2002. V. 143. P. 133–144.
33. Danzl A. Ortolan-Vorkommen Tirol. Ergebnisse und Schlussfolgerungen aus Untersuchungen in den Jahren 2005 und 2006 // Managementplan für das Natura 2000 Gebiet. 2007. S. 1–117.
34. Jiguet F., Arlettaz R., Bauer H., et al. An update of the European breeding population sizes and trends of the ortolan bunting (*Emberiza hortulana*) // Ornis Fennica. 2016. V. 93. P. 186–196.
35. Jiguet F., Arlettaz R., Belik V. et al. Migration strategy of the ortolan bunting: final report of the scientific committee // MNHN, Paris. Final report on ortolan. 2016.
36. Kamp J., Oppel S., Ananin A. et al. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // Conservation Biology. 2015. V. 29. № 6. P. 1684–1694.
37. Kosicki J.Z., Chylarecki P. Habitat selection of the Ortolan bunting *Emberiza hortulana* in Poland: predictions from large-scale habitat elements // Ecological Research. 2011. V. 27. P. 347–355.
38. Kuzniak S., Dombrowski A., Golawski A. et al. Stan i zagrożenie polskiej populacji ortolana *Emberiza hortulana* na tle sytuacji gatunku w Europie // Notatki Ornitologiczne. 1997. V. 38. № 2. P. 141–150.
39. Lang M. Der Ortolan (*Emberiza hortulana*) in Franken (Gewinner oder Verlierer im “Klimapoker”? // LBV-Berichte Unterfranken (Region 3). 2002. V. 12. S. 61–73.
40. Lentner R. Die aktuelle Verbreitung des Ortolans in Österreich // Bülow B. (Hrsg.): II. Ortolan-Symposium vom 17–18. Mai 1996 in Westfalen. 1997. S. 57–60.
41. Li J. Yellow-breasted bunting ‘endangered’ as Guangdong diners refuse to stop eating it // South China Morning Post, 2013. 25 November 2013.
42. Menz M., Arlettaz R. The precipitous decline of the ortolan bunting *Emberiza hortulana*: time to build on scientific evidence to inform conservation management // Oryx. 2011. V. 46. P. 122–129.
43. Mount H. The songbirds slaughtered for a Frenchman’s supper // Daily Mail. 2010., 7 September 2010.
44. Moussy C., Arlettaz R., Copete J.L. et al. The genetic structure of the European breeding populations of a declining farmland bird, the ortolan bunting (*Emberiza hortulana*), reveals conservation priorities // Conservation Genetics. 2018. V. 19. P. 909–922.
45. Nævra A. Hortulanens skjebnetime // Vår Fuglefauna. 2002. V. 25. № 2. P. 62–81.
46. Ottvall R., Green M., Lindström A. et al. Distribution and habitat choice of the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* in Sweden // Ornis Svecica. 2008. V. 18. P. 3–16.
47. Payevsky V.A., Shapoval A.P. Three million ringed birds on the Curonian Spit (Baltic area) and ten thousand results on their migration routes: a brief overview, statistics and examples // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2025. V. 329. № 2. P. 77–89. 10.31610/trudyzin/2025.329.2.77
48. Piirainen S., Seimola T., Linden A. et al. Habitat characteristics and the rate of decline in a threatened farmland bird, the ortolan bunting *Emberiza hortulana* // Journal of Avian Biology. 2024. V. 9–10. P. 1–11.
49. Selstam G., Sondell J., Olsson P. Wintering area and migration routes for Ortolan Buntings *Emberiza hortulana* from Sweden determined with light-geologgers // Ornis Svecica. 2015. V. 25. № 1–2. P. 3–14.
50. Stolt B.-O. Current changes in abundance, distribution and habitat of the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* in Sweden // Ortolan-Symposium. Wien, 1994. P. 41–53.
51. Thoma M., Menz M.H.M. The Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* wintering in West Africa, and its status as a passage migrant in Mauritania // Malimbus. 2014. V. 36. № 1. P. 13–31.
52. Valkama J., Saurola P., Lehtikoinen E. et al. The Finnish Bird Ringing Atlas. Vol. 2. Helsinki: Finnish Museum of Natural History. 2014. 784 p.
53. Vepsäläinen V., Pakkala T., Piha M. et al. Population crash of the ortolan bunting *Emberiza hortulana* in agricultural landscapes of southern Finland // Ann. Zool. Fennici. 2005. V. 42. P. 91–107.
54. Wallop H. Ortolans: could France’s cruellest food be back on the menu? // The Daily Telegraph newspaper, 2017. 3 May 2017.
55. Walther B.A. A review of recent ecological changes in the Sahel, with particular reference to land-use change, plants, birds and mammals // African Journal of Ecology. 2016. V. 54. № 3. P. 268–280.

REFERENCES

1. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 1998 // Avian Ecol. Behav. 1999. V. 2. P. 102–150.
2. Bolshakov C.V., Shapoval A.P. and Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956–1997. Part 4. Corvidae, Ploceidae, Fringillidae, Emberizidae // Avian Ecol. Behav., 2001. Suppl. 4. P. 1–102.
3. Boursky O.V. Chronicle of the Dubrovnik (*Emberiza aureola*, Emberizidae, Passeriformes) disappearance: spatial structure and population dynamics. Journ. Gen. Biology. 2025. Vol. 86. No. 6. Pp. 441–458. (In Russ.)

4. Boursky O.V. Chronicle of the Dubrovnik (*Emberiza aureola*, Emberizidae, Passeriformes) disappearance: seasonal population dynamics and survival rate. Journ. Gen. Biology. 2025a. Vol. 86. No. 6. Pp. 459–478. <https://doi.org/10.7868/S3034568525060042> (In Russ.)
5. Bublichenko Y.N. The ornithofauna of the southern coast of the Gulf of Finland. Russ. Ornith. Journ. 2000. Vol. 9. No. 107. Pp. 6–20. (In Russ.)
6. Chan S. Yellow-breasted Bunting *Emberiza aureola* // Birding ASIA. 2004. V. 1. P. 16–17.
7. Comolet-Tirman J., Jiguet F., Sibley J.-P. Statuts et tendances du Bruant ortolan *Emberiza hortulana* en France // Rapport SPN2012–25, Service du Patrimoine Naturel, Mus. National d'Histoire Naturelle. 2012. P. 1–48.
8. Dale S., Olsen B.F.G. Use of farmland by Ortolan buntings (*Emberiza hortulana*) nesting on a burned forest area // J. Ornithol. 2002. V. 143. P. 133–144.
9. Danzl A. Ortolan-Vorkommen Tirol. Ergebnisse und Schlussfolgerungen aus Untersuchungen in den Jahren 2005 und 2006 // Managementplan für das Natura 2000 Gebiet. 2007. S. 1–117.
10. Dolnik V.R., Payevsky V.A. Rybachy-type trap. In: The ringing in the study of bird migration of the birds of USSR. Moscow: Nauka. 1976. Pp. 73–81. (In Russ.)
11. Gerasimov Y.N., Dukhova A.R., Kovaleva V.M. The impact of linear objects on the number of birds in the birch forests of Kamchatka. In: The Birds of transformed territories. Ivanovo Univ. Conf. 2024. Pp. 23–26. (In Russ.)
12. Jiguet F., Arlettaz R., Bauer H., et al. An update of the European breeding population sizes and trends of the ortolan bunting (*Emberiza hortulana*) // Ornis Fennica. 2016. V. 93. P. 186–196.
13. Jiguet F., Arlettaz R., Belik V., et al. Migration strategy of the ortolan bunting: final report of the scientific committee // MNHN, Paris. Final report on ortolan. 2016.
14. Kamp J., Oppel S., Ananin A.A., et al. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // Conservation Biology. 2015. V. 29. № 6. P. 1684–1694.
15. Khrabry V.M., A meeting of *Emberiza hortulana* flying garden buntings in the Leningrad region in early October // Rus. ornith. journal. 2011. Vol. 20. No. 712. Pp. 2457–2458. (In Russ.)
16. Khrabry V.M. Birds of the Leningrad region (an annotated list of species) // Rus. ornith. journal. 2026. T. 35. No. 2595. Pp. 733–865. (In Russ.)
17. Kolenov S. A victim of high cuisine // Elements magazine, 2019. <https://elementy.ru>. (In Russ.)
18. Kosicki J.Z., Chylarecki P. Habitat selection of the Ortolan bunting *Emberiza hortulana* in Poland: predictions from large-scale habitat elements // Ecological Research. 2011. V. 27. P. 347–355.
19. Kovalev V.A. Rare nesting birds in the southeastern Ladoga region. In: Rare species of birds of The non-Chernozem center of Russia. Moscow, 2008. Pp. 231–232. (In Russ.)
20. Kovaleva B.M., Gerasimov Y.N., Dukhova A.R. Nesting birds of abandoned agricultural fields in Kamchatka // Birds of transformed territories. In: The Birds of transformed territories. Ivanovo Univ. Conf. 2024. Pp. 43–45. (In Russ.)
21. Kuzniak S., Dombrowski A., Golawski A. et al. Stan i zagrożenie polskiej populacji ortolana *Emberiza hortulana* na tle sytuacji gatunku w Europie // Notatki Ornitolologiczne. 1997. V. 38. № 2. P. 141–150.
22. Lang M. Der Ortolan (*Emberiza hortulana*) in Franken (Gewinner oder Verlierer im “Klimapoker”? // LBV-Berichte Unterfranken (Region 3). 2002. V. 12. S. 61–73.
23. Lentner R. Die aktuelle Verbreitung des Ortolans in Österreich // Bülow B. (Hrsg.): II. Ortolan-Symposium vom 17–18. Mai 1996 in Westfalen. 1997. S. 57–60.
24. Li J. Yellow-breasted bunting ‘endangered’ as Guangdong diners refuse to stop eating it // South China Morning Post, 2013. 25 November 2013.
25. Lukina E.V., Noskov G.A. Birdlife of the Koltush Heights (Leningrad Region). VI Baltic ornithological conference, Vilnius, 1966. Pp. 96–97. (In Russ.)
26. Malchevsky A.S., Pukinsky Y.B. Birds of the Leningrad region and adjacent territories. Vol. 2. Leningrad University edition. 1983. Pp. 504. (In Russ.)
27. Menz M., Arlettaz R. The precipitous decline of the ortolan bunting *Emberiza hortulana*: time to build on scientific evidence to inform conservation management // Oryx. 2011. V. 46. P. 122–129.
28. Mischenko A.L. Yellow-breasted Bunting in European Russia: the history of victories and defeats. The First All-Russian Ornithologist. Congress, abstracts of the report, Tver, 2018. P. 226. (In Russ.)
29. Mount H. The songbirds slaughtered for a Frenchman’s supper // Daily Mail. 2010., 7 September 2010.
30. Moussy C., Arlettaz R., Copete J.L., et al. The genetic structure of the European breeding populations of a declining farmland bird, the ortolan bunting (*Emberiza hortulana*), reveals conservation priorities // Conservation Genetics. 2018. V. 19. P. 909–922.
31. Nævrå A. Hortulanens skjebnetime // Vår Fuglefauna. 2002. V. 25. № 2. P. 62–81.
32. Noskov G.A., Zimin V.B., Rezyi S.P. Birds of the Ladoga Ornithological Station and its surroundings // Ecology of Birds in the Ladoga Region. Leningrad, 1981. Pp. 3–86. (In Russ.)
33. Ottvall R., Green M., Lindström A., et al. Distribution and habitat choice of the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* in Sweden // Ornis Svecica. 2008. V. 18. P. 3–16.
34. Payevsky V.A. Atlas of bird migrations according to ringing data on the Curonian Spit // Ecological and physiological. aspects of bird migration. Leningrad, Nauka, 1971. Pp. 3–110. (In Russ.)

35. Payevsky V.A. Avian demography. Leningrad, Naura ed. 1985. Pp. 285. (In Russ.)
36. Payevsky V.A. Mechanisms of the Dynamics of the Number of Trans-Saharan Migrant Birds: A Review // Zoological Journal. 2006. Vol. 85. No. 3. Pp. 368–381.
37. Payevsky V.A., Shapoval A.P. The decline in the proportion of ring returns from ringed birds over the past 50 years: what are the causes of this phenomenon? Ornithology. 2013. Vol. 38. Pp. 24–31. (In Russ.)
38. Payevsky V.A., Shapoval A.P. Three million ringed birds on the Curonian Spit (Baltic area) and ten thousand results on their migration routes: a brief overview, statistics and examples // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2025. V. 329. № 2. P. 77–89. 10.31610/trudyzin/2025.329.2.77
39. Piirainen S., Seimola T., Linden A., et al. Habitat characteristics and the rate of decline in a threatened farmland bird, the ortolan bunting *Emberiza hortulana* // Journal of Avian Biology. 2024. V. 9–10. P. 1–11.
40. Pushenko E.C. On the Systematics and Distribution of the Garden Bunting, *Emberiza hortulana*. Collection of Works of the Zoological Museum of Moscow University. 1964. No. 9. Pp. 220–224. (In Russ.)
41. Romanov V.V. Features of the geographical distribution of garden fescue in the territory of the Vladimir region in the late XX – early XXI centuries // 14th International. ornith. confer. Sev. Eurasia, theses. Almaty, 2015. Pp. 414–415. (In Russ.)
42. Rymkevich T.A. On the biology of the garden bunting in the Leningrad region // Ornithology. 1977. Vol. 13. Pp. 67–73. (In Russ.)
43. Rymkevich T.A. Ortolan bunting // Red Book of Nature of St. Petersburg. 2004. P. 154. (In Russ.)
44. Rymkevich T.A., Noskov G.A. Garden bunting *Emberiza hortulana* // Migration of birds of the North-West of Russia: Sparrows. St. Petersburg, 2020. Pp. 465–466. (In Russ.)
45. Selstam G., Sondell J., Olsson P. Wintering area and migration routes for Ortolan Buntings *Emberiza hortulana* from Sweden determined with light-geologgers // Ornith. Svecica. 2015. V. 25. № 1–2. P. 3–14.
46. Shabanov A.A. Garden fescue *Emberiza hortulana* // Red Book of the Vologda region. Vol. 3. Animals. Vologda. 2010. P. 178. (In Russ.)
47. Shapoval A.P., Leoke D. Yu., Zelenova N.P. Results of trapping and banding of birds by the Biological station “Rybachy” on the Curonian Spit in 2014 // Rus. ornithol. journal. 2017. Vol. 26 (1549). Pp. 5605–5627. (In Russ.)
48. Stolt B.-O. Current changes in abundance, distribution and habitat of the Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* in Sweden // Ortolan-Symposium. Wien, 1994. P. 41–53.
49. Tchaikovsky A.M., Romanov V.V. Migration strategy of garden buntings of European Russia // The first All-Russian. Ornithologist. Congress, abstracts of the conference, Tver. 2018. Pp. 341–342. (In Russ.)
50. Thoma M., Menz M.H.M. The Ortolan Bunting *Emberiza hortulana* wintering in West Africa, and its status as a passage migrant in Mauritania // Malimbus. 2014. V. 36. № 1. P. 13–31.
51. Valkama J., Saurola P., Lehtikoinen E., et al. The Finnish Bird Ringing Atlas. Vol. 2. Helsinki: Finnish Museum of Natural History. 2014. 784 p.
52. Vepsäläinen V., Pakkala T., Piha M., et al. Population crash of the ortolan bunting *Emberiza hortulana* in agricultural landscapes of southern Finland // Ann. Zool. Fennici. 2005. V. 42. P. 91–107.
53. Vinogradova N.V., Dolnik V.R., Yefremov V.D., Payevsky V.A. Determination of the sex and age of passerine birds in the USSR. Moscow: Nauka, 1976. 192 p. (In Russ.)
54. Wallop H. Ortolans: could France’s cruellest food be back on the menu? // The Daily Telegraph newspaper, 2017. 3 May 2017.
55. Walther B.A. A review of recent ecological changes in the Sahel, with particular reference to land-use change, plants, birds and mammals // African Journal of Ecology. 2016. V. 54. № 3. P. 268–280.

Сведения об авторах

About the authors

Владимир Александрович Паевский – доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: payevsky@yandex.ru

Vladimir A. Payevsky – Doctor of Science, Chief Researcher, Zoological Institute RAN, Saint Petersburg, Russian Federation
e-mail: payevsky@yandex.ru

Анатолий Петрович Шаповал – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Биологическая станция Рыбачий ЗИН РАН, Рыбачий, Калининградская обл., Российская Федерация
e-mail: apshap@mail.ru

Anatoly P. Shapoval – Candidat of Science, Senior Researcher, Biological Station Rybachy of Zoological Institute RAS, Rybachy, Kaliningrad reg., Russian Federation
e-mail: apshap@mail.ru

Поступила в редакцию 26.03.2026
После доработки 13.04.2026
Принята к публикации 28.04.2026

Received March 26, 2026
Revised April 13, 2026
Accepted April 28, 2026

УДК 574.3:575.2:599.32

DOI: 10.7868/S3034545626060063

Оригинальная статья

Соотношение хронографической и биотопической форм изменчивости в микропопуляциях обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Eulipotyphla, Soricidae) на Южном Урале

А.Г. Васильев*, И.А. Васильева, Т.П. Коурова, М.В. Чибиряк

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Российская Федерация

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

Аннотация. Методами геометрической морфометрии (ГМ) оценили соотношение биотопической и хронографической изменчивости размеров и формы нижней челюсти на примере аллохронных выборок из двух микропопуляций обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.), изученных синтопно в годы со сходными климатическими условиями (1977 и 2014 гг.) в пойменном лесу р. Сакмары и лесных колках на склонах холмов (Южный Урал). Наибольшие изменения формы мандибул произошли у бурозубок в пойменном лесу, а в колках они выражены меньше. Межгодовые (хронографические) различия превысили биотопические, размах которых с годами резко уменьшился. Биотопические различия по механическим потенциалам, оцененным по значениям мандибулярных индексов, в XXI в. стали менее выраженными, что косвенно свидетельствует о сближении диет землероек из разных популяций. Индекс внутригруппового разнообразия (*MNND*) в колках в 1977 г. был наибольшим и косвенно отражал нестабильность развития, но значительно снизился в 2014 г. Сравнимые годы климатически почти “идентичны”, поэтому существенная перестройка морфогенеза мандибул в популяции отражает микроэволюционный характер изменений от XX к XXI в., а не модификационные различия из-за несходства условий развития. Установлено, что скорость и направление морфогенетических перестроек у представителей микропопуляций разных биотопов могут резко различаться.

Ключевые слова: землеройки, микропопуляция, морфологическая изменчивость, микроэволюция, геометрическая морфометрия, контрастные биотопы

Сокращения: ГМ — геометрическая морфометрия.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

Соблюдение этических стандартов. Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами, что соответствует решению Комиссии по биоэтике ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН (протокол № 13 от 01.11.2022 г.).

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

Вклад авторов. Концепция статьи, анализ данных литературы — АГВ, ИАВ, МВЧ; геометрическая морфометрия — АГВ, ТПК; статистический анализ данных — АГВ, ИАВ; написание оригинального текста — АГВ; редактирование текста — ИАВ, МВЧ; подготовка рисунков — АГВ, ИАВ; обсуждение результатов — АГВ, ИАВ, МВЧ; оформление списка литературы — ИАВ.

Благодарности. Авторы благодарят Е.Ю. Захарову, А.О. Шкурихину и Т.С. Ослину — сотрудников лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН — за неоценимую помощь в сборе и первичной обработке материала в полевых условиях.

Ссылка для цитирования: Васильев А.Г., Васильева И.А., Коурова Т.П., Чибиряк М.В. Соотношение хронографической и биотопической форм изменчивости в микропопуляциях обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Eulipotyphla, Soricidae) на Южном Урале // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 6. С. 78–99. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060063>

The Ratio of Chronographic and Biotopic Forms of Variation in Micropopulations of the Common Shrew (*Sorex araneus* L., Eulipotyphla, Soricidae) in the Southern Urals

A.G. Vasil'ev*, I.A. Vasil'eva, T.P. Kourova, M.V. Chibiryak

Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch, RAS,

Yekaterinburg, Russian Federation

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

Abstract. Geometric morphometrics (GM) methods were used to evaluate the ratio of biotopic and chronographic variability in the size and shape of the Lower jaw using the example of allochronous samples from two micropopulations of the common shrew (*Sorex araneus* L.), studied syntopically in years with similar climatic conditions (1977 and 2014) in the floodplain forest of the Sakmara river and forest spikes on hillsides (Southern Urals). The largest changes in the shape of the mandibles occurred in brown-toothed birds in the floodplain forest, and they are less pronounced in spikes. The interannual (chronographic) differences have surpassed the biotopic ones, the extent of which has decreased dramatically over the years. Biotopic differences in mechanical potentials, estimated by the values of mandibular indices, have become less pronounced in the 21st century, which indirectly indicates a convergence in the diets of shrews from different populations. The index of within-group diversity (MNND) in the colonies was the highest in 1977 and indirectly reflected the instability of development, but decreased significantly in 2014. The compared years are almost “identical” climatically, since a significant restructuring of the morphogenesis of mandibles in the population reflects the microevolutionary nature of changes from the 20th to the 21st centuries, rather than modification differences due to dissimilar development conditions. It has been established that the rate and direction of morphogenetic rearrangements in representatives of micropopulations of different biotopes can vary dramatically.

Keywords: shrews, micropopulation, morphological variation, microevolution, geometric morphometrics, contrasting biotopes

Funding. The work was performed 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 (No. 122021000091-2).

Ethics declarations. The article does not contain studies involving animals in experiments performed by the authors, which corresponds to the decision of the Bioethics Commission of the Federal State Budgetary Scientific Institution IERIZ of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Protocol No. 13 dated 11/01/2022).

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

Authors' contribution. The concept of the article, analysis of literature data – AGV, IAV, MVC; geometric morphometrics – AGV, TPK; statistical data analysis – AGV, IAV; writing the original text – AGV; text editing – IAV, MVC; preparation of drawings – AGV, IAV; discussion of the results – AGV, IAV, MVC; design of the list of references – IAV.

Acknowledgements. The authors thank Ph.D. in Biol. Sci. E. Yu. Zakharova, Ph.D. in Biol. Sci., A.O. Shkurikhin and Ph.D. in Biol. Sci., T.S. Oslina, to the staff of the Laboratory of Evolutionary Ecology of the Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, for invaluable assistance in collecting and primary processing of material in the field.

For Citation: Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P., Chibiryak M.V. The Ratio of Chronographic and Biotopic Forms of Variation in Micropopulations of the Common Shrew (*Sorex araneus* L., Eulipotyphla, Soricidae) in the Southern Urals. Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 78–99. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060063>

Биотопическая изменчивость как проявление определенных характерных различий в морфогенезе особей локальных поселений одного вида, населяющих разные биотопы, хорошо известна (Яблоков, 1966; Badyaev et al., 2005; Большаков и др., 2015). Данная форма определенной (в трактовке Ч. Дарвина) изменчивости обычно рассматривается внутри популяции при морфологическом сравнении ее пространственно разобщенных поселений — микропопуляций, приуроченных к определенным локальным биотопам, т.е. по сути являющихся ценопопуляциями (Большаков и др., 2015; Васильев, 2021).

Подчеркнем, что изначально принятый ботаниками термин ценопопуляция (Любарский, 1976) означал территориальное видовое поселение (часто временное), приуроченное к определенному биоценозу и, соответственно, его биотопу. Термин актуален и в зоологии при сравнении населения локальных биотопов как ценологических единиц популяции с синэкологических позиций, например, при сравнении изменчивости синтопных поселений разных симпатрических видов (Большаков и др., 2015; Vasil'ev et al., 2015). При изучении биотопической изменчивости вида его поселения в территориально разделенных биотопах правомочно рассматривать не только как микропопуляции — единицы пространственной структуры популяции вслед за Шварцем (1969, 1980), но и в качестве ценопопуляций — внутривидовых единиц пространственной структуры сообществ, поскольку именно ценопопуляции функционально связывают популяцию и биоценоз. У сравнительно оседлых животных (например, наземных и водных моллюсков, многих насекомых, насекомоядных млекопитающих и большинства грызунов) синтопные поселения симпатрических видов в локальных биотопах представляют собой ценопопуляции (Большаков и др., 2015; Васильев и др., 2020).

Изучение биотопической изменчивости позволяет оценить потенциальную фенотипическую пластичность вида, дестабилизацию развития в пессимальных условиях, а также способность реализовать спектр адаптивных модификаций развития в ответ на погодно-климатические и антропогенные воздействия. Поскольку в ближайшие годы в русле эволюционной экологии необходимо разработать новые методы прогнозирования ранних признаков наступления локальных и региональных биотических кризисных явлений (Sutherland et al., 2013; Saul, Jeschke, 2015; Donelan et al., 2020; Васильев, 2021), изучение биотопической изменчивости должно стать одним из ведущих направлений. Биотопическая изменчивость должна учитываться также при оценке хронографической (межгодовой или сезонной) и географической форм изменчивости,

поскольку при этом наиболее корректны сравнения на основе выборок из одних и тех же биотопов — синтопных аллохронных микропопуляций/ценопопуляций (Васильев, 2021).

Феномен биотопической изменчивости, связанный с фенотипической пластичностью, многократно изучен разными авторами на разных объектах и системах признаков (Badyaev et al., 2005; West-Eberhard, 2003; Wójcik et al., 2007; Vasil'ev et al., 2015; Васильев и др., 2020). В то же время почти не изучена устойчивость биотопической изменчивости, поскольку неясно, сохраняются ли характерные проявления биотопической изменчивости во времени? Как выражена биотопическая изменчивость в климатически контрастные годы? Различается ли скорость и направление морфогенетических изменений во времени у особей микропопуляций разных биотопов? При этом необходимо разделить компоненты хронографической изменчивости: собственно климатогенную, вызванную развитием в определенных погодно-климатических условиях, и микроэволюционную, связанную с необратимым изменением морфогенеза в определенном биотическом окружении при его динамике во времени. Для решения последней задачи требуется специально заранее найти выборки модельного вида из контрастных биотопов, собранные в хронологически отдаленные, но сходные (“идентичные”) по погодно-климатическим профилям годы. Адекватной моделью для проведения такого сравнения могут послужить аллохронные синтопные микропопуляции обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus* L.) из Оренбургской области. Данные выборки получены при участии авторов в климатически сходные годы в конце XX и начале XXI в. и разобщены во времени на 37 лет. Этот материал хорошо подходит в качестве модели для решения поставленной задачи. Заметим также, что в недавнем исследовании Пузаченко и Куприяновой (2023) показана перспективность использования землероек в качестве модельных объектов для оценки влияния фазы численности и условий местообитаний на изменчивость пропорций и формы осевого черепа и мандибулы.

В последние десятилетия для сравнения изменчивости формы объектов все шире используются методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Klingenberg, 2011; Zelditch et al., 2026), позволяющие исключить компоненту изменчивости размеров и допускающие морфогенетическую интерпретацию различий (Zelditch et al., 2006; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018). Поэтому подходы и методы геометрической морфометрии (ГМ) в первую очередь могут быть использованы для оценки морфогенетических

изменений при анализе биотопической изменчивости в разные годы.

Цель работы — оценка устойчивости проявлений биотопической изменчивости во времени на примере сравнения вариации размеров и формы нижней челюсти аллохронных выборок синтопных микропопуляций обыкновенной бурозубки в климатически сходные годы (1977 и 2014 гг.) в двух контрастных биотопах (пойменном лесу р. Сакмары и лесных колках на склонах холмов) на Южном Урале.

Особый интерес представляет оценка соотношения биотопических и межгодовых (хронографических) различий, а также вероятных биотопических различий по морфофункциональным мандибулярным индексам, отражающим механические потенциалы (МР) и трофические предпочтения землероек. Предполагали также сравнить индексы внутригруппового морфоразнообразия (MNND), косвенно характеризующие морфогенетическую нестабильность в соответствующих биотопах на разных временных этапах. Совокупность предложенных оценок позволяет проверить гипотезу о возможности формирования необратимых морфогенетических изменений, отражающих начальные этапы микроэволюции, в течение нескольких десятилетий на фоне существующего климатического тренда повышения среднегодовой температуры в регионе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе изучены коллекционные краниологические материалы Музея Института экологии растений и животных УрО РАН, собранные авторами по модельному виду землероек — обыкновенной бурозубке в окр. г. Кувандык (пос. Кашук) Оренбургской области. Для выбора сходных по погодно-климатическим характеристикам лет использовали данные метеонаблюдений Оренбургского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ЦГМС). Методом главных компонент провели многомерную ординацию годовых значений рядов среднемесячных температур и отдельно величин месячных осадков для двух пятилетних интервалов XX в. (1975–1979) и XXI в. (2010–2014). В итоге установлено, что ординаты 1977 и 2014 гг. наиболее близки в пространстве компонент, т.е. эти годы в погодно-климатическом отношении почти “идентичны” (рис. 1а, 1б). При попарном сравнении данных 1977 и 2014 гг. значения ранговых коэффициентов корреляции Спирмена между годовыми рядами величин составили для месячных осадков $R_s = 0.956$ ($p < 0.0001$), а для среднемесячных температур $R_s = 0.977$ ($p < 0.0001$).

Выборки синхронно взяты из микропопуляций двух контрастных биотопов: “пойма” — пойменный лес р. Сакмары (51°28'50" с.ш., 57°28'25" в.д.) и “колк” — лесные колки (51°28' с.ш., 57°17' в.д.) на склонах холмов Губерлинского мелкосопочника, окруженные степной растительностью

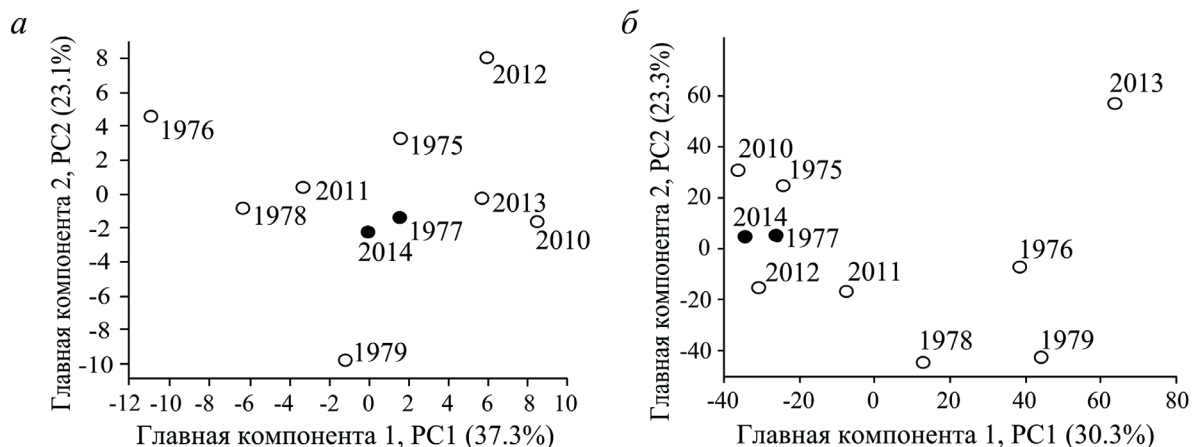


Рис. 1. Результаты многомерной ординации методом главных компонент величин среднемесячных значений температуры (а) и объемов месячных осадков (б) для аллохронных выборок из Самарской популяции обыкновенной бурозубки в окрестностях г. Кувандык (Оренбургская область) в конце XX и начале XXI века. Ординаты модельных аллохронных выборок *S. araneus*, добытых в 1977 и 2014 годы со сходными климатическими условиями, маркированы в пространстве главных компонент (PC1–PC2) черными кружками

Fig. 1. Results of multidimensional ordination by the method of principal components of monthly average temperature values (a) and monthly precipitation volumes (b) for allochronous samples from the Samara common shrew population in the vicinity of Kuvandyk (Orenburg region) in the late XX and early XXI centuries. The ordinates of *S. araneus* model allochronous samples obtained under climatically similar conditions in 1977 and 2014 are marked with black circles in the principal component space (PC1–PC2)

(Васильев и др., 2022). Отлов землероек провели в одних и тех же локалитетах в один и тот же летний сезон (во второй половине лета, июль–август) в 1977 и 2014 годы с помощью стандартных линий деревянных ловушек-плашек, выставленных через каждые 5 м, и сети ловчих канавок с конусами, врытыми в землю через каждые 5 м.

Краткая характеристика биотопов. Детальное описание биотопов приведено в предыдущих публикациях (Васильев и др., 2022; Vasil'ev et al. 2026a). Биотопы “пойма” и “колки” удалены друг от друга на 850–900 м и пространственно разделены безлесным открытым участком, покрытым степной растительностью, а также изолирующими барьерами – автомобильной дорогой и двумя путями железной дороги, которые тянутся вдоль пойменной террасы. Наличие многочисленных хищных птиц (канюк (*Buteo buteo* L.), черный коршун (*Milvus migrans* (Boddaert)), пустельга (*Falco tinnunculus* L.), ушастая и болотная совы (*Asio otus* L. и *A. flammeus* (Pontoppidan)) и хищных млекопитающих (корсак (*Vulpes corsac* L.), обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes* L.)) также способствует относительной изоляции микропопуляций, ограничивая взаимный обмен мигрантами.

Растительность колков на разных высотах холмов различается. В верхней части произрастают береза повислая (*Betula pendula* (Roth.)) и осина (*Populus tremula* L.), ниже по склону – дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа сердцелистная (*Tilia cordata* Mill.), клен американский (*Acer negundo* L.), а в нижней части склона преобладают липа, клен американский и вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.). Под пологом леса в колках произрастают ежевика (*Rubus caesius* L.), малина (*R. idaeus* L.) и степная вишня (*Cerasus fruticosa* (Pall.)). В колках хорошо развит слой лесной подстилки при тонком почвенном слое и плотном каменистом субстрате. По периферии колков на опушках тянутся полосы кустарников, представленных степной вишней, шиповником (*Rosa acicularis* Lindl.), карагаей (чилигой) (*Caragana frutex* (L.) и жимолостью татарской (*Lonicera tatarica* L.). Основная часть склонов холмов покрыта степным разнотравьем, а также большими пятнами ковыльной степи.

Пойменный лес р. Сакмары тянется по ее левобережью непрерывной полосой и достигает вблизи пос. Кашук в ширину 300–450 м. В лесу преобладают черный (*Populus nigra* L.) и серебристый тополя (*P. alba* L.), ива белая (*Salix alba* L.), вязы гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) и шершавый, а также клен американский. Последний вид за прошедшие полвека широко расселился и отчасти вытеснил липу и черемуху (*Padus avium* Mill.). Древостой поймы преимущественно перестойный. Упавшие деревья и расположенные рядом кустарники плотно

зарастают хмелем, что формирует труднопреодолимую стену. Вдоль нижней части пойменной террасы и иногда в центре пойменного леса сохраняются заросли черемухи. В центральных участках поймы распространены липняки мертвопокровные. Под покровом леса, а также на опушках и в понижениях распространены ежевичники. Лесные поляны по краям затянуты кленом американским, вязом шершавым, жимолостью татарской и из года в год уменьшаются по площади. За прошедшие годы в пойме резко снизилось антропогенное воздействие (прекращены организованное сенокошение, вырубка деревьев и расчистка лесных дорог).

Количественное сравнение в 2014 г. температуры и влажности в местах отловов землероек в колках и пойме с помощью термолоттеров не выявило значимых различий между ними (среднесуточная температура в пойме составила 15.0 ± 0.3 , в колках – 15.4 ± 0.3 ($t = 0.913$, $p = 0.362$); относительная влажность соответственно 70.99 ± 0.81 и 69.92 ± 1.04 ($t = 0.821$, $p = 0.412$).

В августе 2025 г. в пойме и в колках были параллельно проведены трехдневные учеты биомассы таксономических групп беспозвоночных с помощью линий из 25 почвенных ловушек (пластиковые стаканы объемом 0.5 л на 1/3 объема залитые фиксатором (3–4% уксус)). Ловушки вкапывали через 3 м. В обоих биотопах отработано по 125 лов.-сут. Пробы были разобраны непосредственно в день их сбора. Взвешивали сырую биомассу беспозвоночных (г). Беспозвоночных предварительно избавляли от избытка влаги, просушивая на фильтровальной бумаге. На основании этих данных установлено, что в пойме по биомассе преобладают дождевые черви (Oligochaeta), стафилины (Staphylinidae, Coleoptera) и многоножки (Chilopoda), а в колках доминируют муравьи (Formicidae, Hymenoptera), пауки (Aranei), сенокосцы (Opiliones), мелкие и средние по размеру виды жуков (Carabidae, Coleoptera), т.е. по составу и соотношению потенциальные кормовые объекты для обыкновенной бурозубки в сравниваемых биотопах существенно различаются.

Особенности динамики численности в сравниваемых биотопах. Летом 1974 г. численность обыкновенной бурозубки в пойме р. Сакмары составила 9.2 экз. в пересчете на 100 кон.-сут. В 1976 г. после сильной региональной засухи 1975 г. численность вида резко снизилась и составляла в пойме и колках 0.9 экз. и 0.5 экз. / 100 кон.-сут. соответственно. В исследуемом нами 1977 году численность бурозубки в пойме р. Сакмары составила 9.9 экз. / 100 кон.-сут., что сопоставимо с ее состоянием в 1974 г., предшествовавшем засухливому 1975 году. Однако в колках в 1977 г. численность еще сохранялась низкой – 1.4 экз. / 100 кон.-сут.

Таблица 1. Сравнение центроидных размеров (CS) нижней челюсти обыкновенной бурозубки в выборках самцов и самок из аллохронных синтопных микропопуляций двух биотопов «пойма» и «колки» в отдаленные годы (1977 и 2014) в сакмарской популяции

Table 1. Comparison of the centroid sizes (CS) of the mandible of the common shrew in samples of males and females from allochronous syntopic micropopulations of two biotopes “floodplain” and “spinney” in remote years (1977 and 2014) in the Sakmara population

Выборка: год, биотоп, пол	Число экз.	Центроидные размеры мандибул с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$)
1977, пойма р. Сакмары, самцы	25	793.70 $\pm$ 2.86
1977, пойма р. Сакмары, самки	26	798.77 $\pm$ 2.59
1977, пойма р. Сакмары*	51	796.29 $\pm$ 1.94
1977, лесные колки, самцы	7	780.30 $\pm$ 5.40
1977, лесные колки, самки	6	789.19 $\pm$ 9.39
1977, лесные колки*	13	784.40 $\pm$ 5.14
2014, пойма р. Сакмары, самцы	15	803.46 $\pm$ 5.15
2014, пойма р. Сакмары, самки	20	803.33 $\pm$ 3.13
2014, пойма р. Сакмары*	35	803.38 $\pm$ 2.79
2014, лесные колки, самцы	14	801.67 $\pm$ 5.58
2014, лесные колки, самки	22	799.82 $\pm$ 3.02
2014, лесные колки*	36	800.54 $\pm$ 2.80

Примечание. * — данные объединены по полу.

Note. * — The data is combined by sex.

В 1978 г. в пойме р. Сакмары численность достигла 19.8 экз. / 100 кон.-сут. (к сожалению, в колках учеты в этом году не проводили). В исследуемом 2014 г. в пойме р. Сакмары численность вида была выше, чем в 1977 г., но меньше, чем в 1978 г. и составила 14.5 экз. / 100 кон.-сут., а в колках — 6.7 экз. / 100 кон.-сут. Поэтому в XX в. в сравниваемых микропопуляциях динамика численности отличалась от таковой в XXI в., в частности, после засухи она в XX в. медленнее восстанавливалась в колках, а в XXI в. в колках была относительно высокой, но ниже, чем в пойме. Таким образом, в колках численность вида регулярно была ниже, чем в пойме. Примечательно, что у малой бурозубки (*S. minutus* L.) — вида-кодминанта — численность после засухи почти не изменилась.

В исследовании мы сравнили синтопные выборки самцов и самок сеголеток обыкновенной бурозубки (зимовавшие особи из анализа были исключены). Общий объем изученного материала составил 135 экз. (численное соотношение выборок, в том числе самцов и самок, указано в табл. 1).

В качестве объекта исследования использовали нижнюю челюсть как орган, связанный с кормодобывающей функцией и трофической ролью вида в биоценозе. Изменчивость центроидных размеров и формы полумандибул оценили с помощью ГМ (Rohlf, Slice, 1990; Klingenberg, 2011; Zelditch et al., 2026) на фотографиях наружной (буккальной) стороны, полученных при разрешении 1200

dpi на планшетном сканере Epson. Расстановку лантмарков выполнили с помощью программ tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2017, 2017a). Для характеристики изменчивости формы нижней челюсти использовали конфигурацию из 20 меток-лантмарков (landmarks) (рис. 2). Общие размеры нижней челюсти косвенно сравнили по величине центроидных размеров (CS — centroid size) (Rohlf, Slice, 1990). Суперимпозицию лантмарков выполнили с помощью генерализованного Прокрустова анализа (GPA) с использованием метода наименьших квадратов и расчетом прокрустовых координат (Procrustes coordinates), характеризующих изменчивость формы объектов.

Однородность выборочных дисперсий определили с помощью теста Левена (Levene's test), основанного на медианах. Соответствие распределения переменных нормальному закону оценили на основе W-теста Шапиро–Уилка (Shapiro–Wilk's W-test). При множественном сравнении выборок использовали однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA). Множественные парные сравнения выполнили на основе апостериорного Q-теста Тьюки (post-hoc Tukey's Q-test). Значимость межгрупповых различий по факторам «век» (C), «биотоп» (B) и «пол» (S) с учетом их взаимодействий вычислили на основе двухфакторного, а также многомерного трехфакторного дисперсионных анализов (Two-way ANOVA, Three-way MANOVA) и непараметрического многомерного

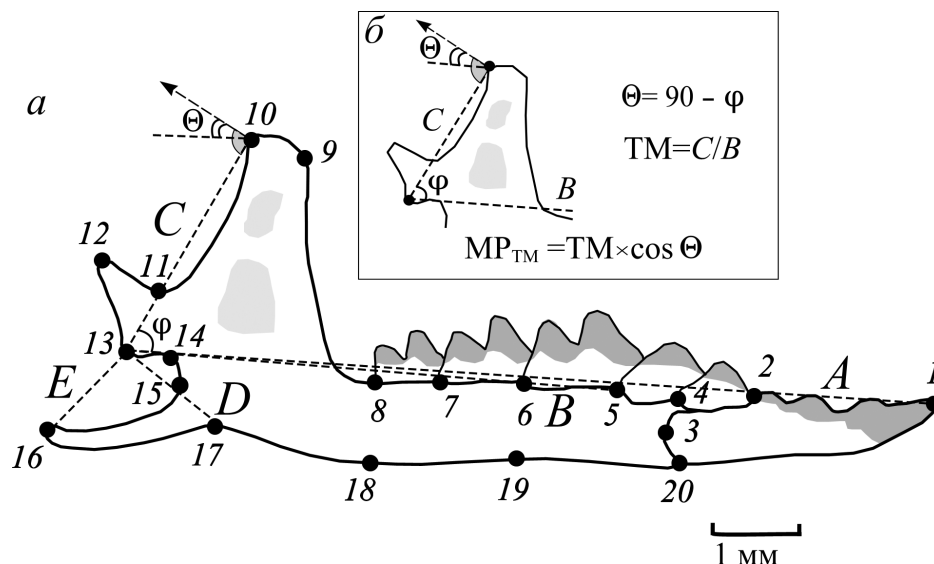


Рис. 2. Схема (а) размещения меток-ландмарок (1–20) на наружной (буккальной) стороне нижней челюсти и снятия промеров (А, В, С, D, Е) для расчета мандибулярных индексов (ТІ, ТМ, МІ, ММ и АМ), а также (б) способ измерения угла направления силы (2) для вычисления механического потенциала (MP_{ТМ}) на основе мандибулярного темпорально-молярного (ТМ) индекса

Fig. 2. Scheme (a) for placing landmarks (1–20) on the outer (buccal) side of the mandible and taking measurements (A, B, C, D, E) for calculating mandibular indices (TI, TM, MI, MM and AM), as well as (b) a method for measuring the angle of force direction (2) for calculations of mechanical potential (MP_{TM}) based on the mandibular temporal molar (TM) index

дисперсионного анализа (Two-way PERMANOVA). В соответствии с существующими рекомендациями (Zelditch et al., 2026) проявление вероятной аллометрии оценили на основе вычисления линейной регрессии значений первой главной компоненты (PC1), характеризующей изменчивость формы относительно величин центроидных размеров. Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценили с помощью канонического анализа прокрустовых координат и по матрице обобщенных расстояний Махаланобиса (D) с учетом уровней их значимости по критерию T^2 -Хотеллинга.

Индекс полового диморфизма по центроидным размерам (CS) рассчитали по формуле: $SSD = |(Xf / Xm) - 1| \times 100$, где SSD – size sexual dimorphism, Xf – среднее значение показателя у самок, а Xm – у самцов (Lovich, Gibbons, 1992). Обобщенные расстояния Махаланобиса (D), вычисленные между самцами и самками, также были использованы для оценки меры полового диморфизма по форме (ShSD – shape sexual dimorphism).

Ранее в ряде работ (Young et al., 2010; Anderson et al., 2014; Cornette et al., 2015) были предложены методы оценки функциональных изменений формы нижней челюсти млекопитающих, связанных с разной диетой, на основе мандибулярных индексов, отражающих величины отношений длины ближнего плеча рычага к длине дальнего.

Расчеты значений мандибулярных индексов для обыкновенной бурозубки выполнили с использованием промеров нижней челюсти (см. рис. 2а: А, В, С, D, Е) по формулам: $TI = C/A$ (темпорально-резцовый); $TM = C/B$ (темпорально-молярный); $MI = D/A$ (массетерно-резцовый); $MM = D/B$ (массетерно-молярный); $AM = E/D$ (ангулярно-массетерный). Затем с учетом рекомендаций Корнетти с соавторами (Cornette et al., 2015) каждый индекс умножили на соответствующее значение косинуса угла направления силы 2, выраженного в радианах (см. схему расчета на рис. 2б). В итоге по каждому мандибулярному индексу получены значения соответствующих механических потенциалов (MP), косвенно характеризующих усилия костно-мышечного аппарата мандибул в процессе обработки кормовых объектов (MP_{TI}, MP_{TM}, MP_{MI}, MP_{MM}, MP_{AM}). С помощью непараметрического двухфакторного анализа сходств (ANOSIM – Analysis Of Similarities), являющегося аналогом дисперсионного анализа, выполнили тест (Clarke, 1993) с учетом факторов «век» и «биотоп» (без учета их взаимодействия), оценивающий значимость R-отношения ранжированных межгрупповых дистанций к внутригрупповым по совокупности индивидуальных механических потенциалов (MP), для всех морфофункциональных мандибулярных индексов. По матрице средних значений индексов

МР провели ординацию центроидов аллохронных синтопных микропопуляций методом главных координат (РСоА) для косвенной оценки различий в предпочитаемой диете *S. araneus* в разных биотопах в конце XX и начале XXI в.

Оценку внутригруппового морфоразнообразия (morphological disparity) провели с помощью метода анализа паттерна ближайших соседних ординат (nearest neighbour point pattern analysis) для полигонов изменчивости (Дэвис, 1990; Hammer, 2009), построенных по значениям первых двух канонических переменных (CV1, CV2). Величина средней дистанции между ближайшими соседними ординатами *MNND* (mean nearest neighbour distance) характеризует уровень внутригруппового морфоразнообразия. Для выборок вычислили также показатель ожидаемого морфоразнообразия *ExtNND* в соответствии со случайным распределением Пуассона, индекс рассеивания *R* как отношение *MNND/ExtNND*, *Z* – критерий “ближайшего соседа” и уровень его значимости (*p*). При использовании методов ГМ увеличение значения показателя *MNND* трактовали как расширение веера траекторий морфогенеза в морфопространстве, косвенно отражающее нестабильность развития (Васильев и др., 2018; Васильев, 2021).

Основные расчеты и статистический анализ материала выполнили с помощью программ TPS (Rohlf, 2017, 2017a), PAST 4.16 (Hammer et al., 2001) и MorphoJ 1.7a (Klingenberg, 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение изменчивости центроидных размеров мандибул

Средние значения *CS* мандибул в синтопных и синхронных выборках самцов и самок представлены в табл. 1. Множественное сравнение выборок самцов обыкновенной бурозубки из аллохронных микропопуляций поймы р. Сакмары и лесных колков с помощью однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA) выявило между ними значимые различия по величине *CS*: $F = 5.2$; $d.f. = 3, 70$; $p < 0.0027$; тест Левена ($p = 0.5670$); *W*-тест Шапиро–Уилка = 0.981; $p = 0.3345$. При таком же сравнении самок из тех же аллохронных микропопуляций также обнаружены значимые различия: $F = 3.43$; $d.f. = 3, 57$; $p < 0.0230$; тест Левена ($p = 0.8124$); *W*-тест Шапиро–Уилка = 0.9527, $p = 0.1385$.

Половой диморфизм по величине *CS* во всех сравниваемых выборках бурозубки (см. табл. 1) оказался статистически незначимым. Величины индекса *SSD* при этом были крайне малы и варьировали от 0.02 до 0.63%. Значения апостериорного *Q*-теста Тьюки во всех случаях сравнения были невелики (от 0.031 до 1.163) и статистически незначимы ($p > 0.992$). Предварительный трехфакторный дисперсионный анализ значений *CS*, включающий факторы “век”, “биотоп” и “пол”, не выявил значимых различий по фактору “пол” ($F = 0.001$; $d.f. = 1, 127$; $p = 0.9823$) и его взаимодействиям с другими факторами. Поэтому “пол” исключили из дальнейшего анализа межгрупповой изменчивости *CS*.

Таблица 2. Двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way ANOVA) центроидных размеров (*CS*) мандибул в аллохронных синтопных микропопуляциях обыкновенной бурозубки из двух контрастных биотопов («пойма» и «колки») сакмарской популяции в климатически сходные годы (1977, 2014) XX и XXI веков с учетом факторов “век” (*C*), “биотоп” (*B*), и их взаимодействия “век × биотоп” ($C \times B$)

Table 2. Two-factor analysis of variance (Two-way ANOVA) of centroid sizes (*CS*) of mandibles in allochronous syntopic micropopulations of the common shrew from two contrasting biotopes (“floodplain” and “spinney”) of the Sakmara population in climatically similar years (1977, 2014) of the XX and XXI centuries, taking into account the “century” factors (*C*), “biotope” (*B*), and their interactions “century × biotope” ($C \times B$)

Изменчивость (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (<i>p</i>)	Размер эффекта (η^2)
Век (<i>C</i>)	5285	1	5285	22.0	<0.0001	0.144
Биотоп (<i>B</i>)	2596	1	2596	10.8	0.0013	0.076
$C \times B$	1326	1	1326	5.5	0.0202	0.041
Внутригрупповая	31408	131	240			
Общая	40615	134				

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые показатели.

Note. Significant indicators are highlighted in bold.

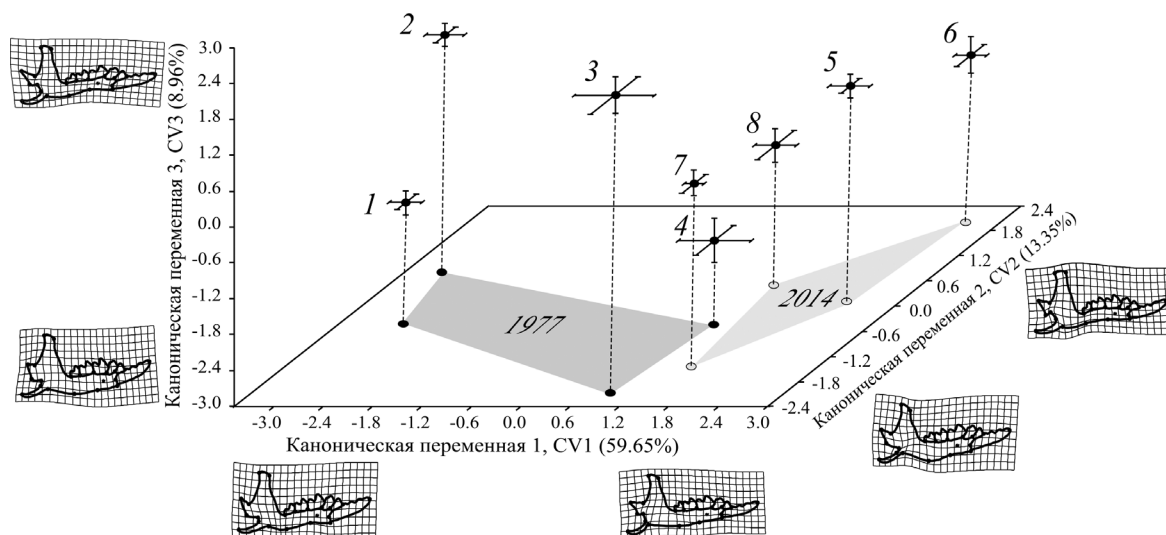


Рис. 3. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов (нечетные номера) и самок (четные номера) из аллохронных (1977 г.: 1–4 и 2014 г.: 5–8) синтопных микропопуляций обыкновенной бурозубки в биотопах “пойма” р. Сакмары (1, 2, 5, 6) и “колки” на холмах Губерлинского мелкосопочника (3, 4, 7, 8). Ординаты центроидов выборок представлены с учетом стандартных ошибок. Вдоль канонических осей размещены соответствующие минимальным и максимальным значениям контурные изображения (outlines) мандибул, встроенные в виде сплайнов в деформационные решетки. Коэффициент утрирования (exaggeration coefficient) соответствует 5.0

Fig. 3. Results of the canonical analysis of Procrustean coordinates characterizing the variability of the mandible shape of males (odd numbers) and females (even numbers) from the allochronous (1977: 1–4 and 2014: 5–8) syntopic micropopulations of the common shrew in the biotopes of the Sakmara River “floodplain” (1, 2, 5, 6) and “spinney” on Guberlya low hills (3, 4, 7, 8). The ordinates of the sample centroids are presented taking into account standard errors. Contour images (outlines) of mandibles are placed along the canonical axes corresponding to the minimum and maximum values, embedded in the form of splines in the deformation lattices. Exaggeration coefficient is according to 5.0

Поскольку половые различия ни в одной выборке сегментов не проявились, мы объединили все выборки по полу и провели множественное сравнение (One-way ANOVA) величин CS между микропопуляциями разных биотопов и временных этапов сравнения. В результате установлено, что различия между выборками высоко значимы ($F = 8.29$; d.f. = 3, 131; $p < 0.0001$). В соответствии с апостериорным тестом Тьюки, различия по CS между выборками из аллохронных микропопуляций “поймы” были малы и незначимы ($Q = 2.34$; $p = 0.3466$), а между аллохронными микропопуляциями «колков», напротив, были велики и статистически значимы ($Q = 7.05$; $p < 0.0001$). В то же время, если в 1977 г. синхронные выборки разных биотопов существенно различались, причем мандибулы у землероек из поймы были значимо крупнее, чем в колках ($Q = 5.64$; $p = 0.0004$), то в 2014 г. они по размерам стали сходными ($Q = 0.94$; $p = 0.9188$). Последнее произошло за счет увеличения в 2014 г. CS мандибул в колках до размеров аналогичных мандибулу особей из поймы.

Применение двухфакторного дисперсионного анализа CS по факторам “век”, “биотоп” и их

взаимодействию “век $\times$ биотоп” позволило выявить значимые факториальные различия (табл. 2). Таким образом, наибольший вклад в межгрупповую изменчивость CS обусловлен фактором “век” (C), тогда как фактор “биотоп” (B) влияет в меньшей степени. Значимый размер эффекта (effect size) фактора “век” близок к принятому Коэном (Cohen, 1992) уровню средних по величине различий ($\eta^2 = 0.144 \sim 0.15$), а по фактору «биотоп» размер эффекта лишь немного выше наименьшего уровня (соответственно $\eta^2 = 0.076 > 0.05$). К минимальному уровню различий по Коэну близко и влияние значимого взаимодействия факторов C $\times$ B ($\eta^2 = 0.041 \sim 0.05$), т.е. проявление различий по величине CS у особей разных биотопов в разные годы XX и XXI вв. не является артефактом и в целом заслуживает внимания.

Установлено, что во всех четырех выборках аллометрическая зависимость — изменение формы (PC1) от изменения центроидных размеров — статистически не подтвердилась (вероятность значимости регрессионной зависимости колебалась от 0.0686 до 0.7774, а доля объясненной дисперсии варьировала от 0.17 до 8.12%).

Сравнение изменчивости формы мандибул

Результаты канонического анализа формы мандибул самцов и самок из аллохронных синтопных микропопуляций обыкновенной бурозубки из двух контрастных биотопов (пойма реки Сакмары и колки на холмах) представлены на рис. 3. Четыре первые канонические переменные статистически значимы (от $p < 0.0001$ до $p = 0.0150$). На долю первых трех осей (CV1–CV3) приходится 82% от общей межгрупповой дисперсии, что позволяет достаточно полно характеризовать основные направления изменчивости формы мандибул. Из рис. 3 следует, что вдоль первой канонической оси (CV1) проявились главным образом различия между аллохронными выборками XX и XXI веков (на данную ось пришлось 56.65% межгрупповой дисперсии): вдоль оси на графике слева расположены выборки 1977, а справа – 2014 годов. Выборки обыкновенной бурозубки XX века отличались от таковых в XXI веке относительно более высоким телом мандибул, более широким венечным отростком, а также смещенным в дорсальном направлении верхним краем сочленовного мышцелка. Если в 1977 г. выборки разных биотопов существенно различались по форме нижней челюсти, то в 2014 г. биотопические различия между самцами и самками поймы и колков проявились в меньшей степени. Биотопические различия выражены вдоль первой и второй канонических осей (на CV2 пришлось 13.35% дисперсии). Наибольшие межгодовые (хронографические)

различия проявились между аллохронными выборками из микропопуляции поймы р. Сакмары.

Соотношение межгрупповой изменчивости по факторам «век», «биотоп», «пол» и их взаимодействиям оценили по четырем значимым первым каноническим переменным на основе многомерного трехфакторного дисперсионного анализа, результаты которого представлены в табл. 3. Наибольший вклад в межгрупповую изменчивость внес фактор «век», на долю которого приходится 17.56%, тогда как доли факторов «биотоп» и «пол» вдвое меньше (соответственно 8.14 и 7.48%). Вклады всех факторов статистически значимы (см. табл. 3). При этом размеры эффектов для различий, обусловленных влиянием факторов «век» и «биотоп», соответствуют принятым по Коэну (Cohen, 1992) высоким уровням ($\eta^2 > 0.50$), а для фактора «пол» этот показатель находится в интервале от среднего до высокого ($\eta^2 = 0.47 > 0.15$, но < 0.50). Все варианты взаимодействий факторов, включая их тройное взаимодействие, также значимы. Среди них наиболее велик вклад в изменчивость у взаимодействия факторов «век $\times$ биотоп» ($C \times B$), доля дисперсии которого составила 13.27%, а размер эффекта соответствовал принятому Коэном высокому уровню. У всех остальных вкладов в других вариантах взаимодействий факторов размеры эффекта были выше среднего уровня.

Взаимное удаление центроидов выборок в морфопространстве оценили по матрице обобщенных расстояний Махаланобиса (D). Незначимыми

Таблица 3. Результаты многомерного трехфакторного дисперсионного анализа (Three-way MANOVA) статистически значимых канонических переменных (CV1–CV4), вычисленных на основе прокрустовых координат мандибул обыкновенной бурозубки в двух аллохронных синтопных микропопуляциях, с учетом факторов «век» (C), «биотоп» (B), «пол» (S) и всех вариантов их взаимодействий

Table 3. Results of a multidimensional Three-way MANOVA of statistically significant canonical variables (CV1–CV4) calculated on the basis of Procrustean coordinates of the mandibles of the common shrew in two allochronous syntopic micropopulations, taking into account the factors “century” (C), “biotope” (B), “sex” (S) and all variants of their interactions

Изменчивость (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)	Размер эффекта (η^2)	Доля дисперсии, %
Век (C)	258.685	1	258.685	36.95	< 0.0001	0.671	17.56
Биотоп (B)	133.887	1	133.887	19.13	< 0.0001	0.513	8.14
Пол (S)	112.514	1	112.514	16.07	< 0.0001	0.470	7.48
C $\times$ B	206.218	1	206.218	29.46	< 0.0001	0.619	13.27
C $\times$ S	63.713	1	63.713	9.10	< 0.0001	0.334	4.23
B $\times$ S	83.860	1	83.860	11.98	< 0.0001	0.398	5.78
C $\times$ B $\times$ S	66.392	1	66.392	9.48	< 0.0001	0.343	4.16
Внутригрупповая	889.000	127	7.000				39.37
Общая	1814.269	134					100.00

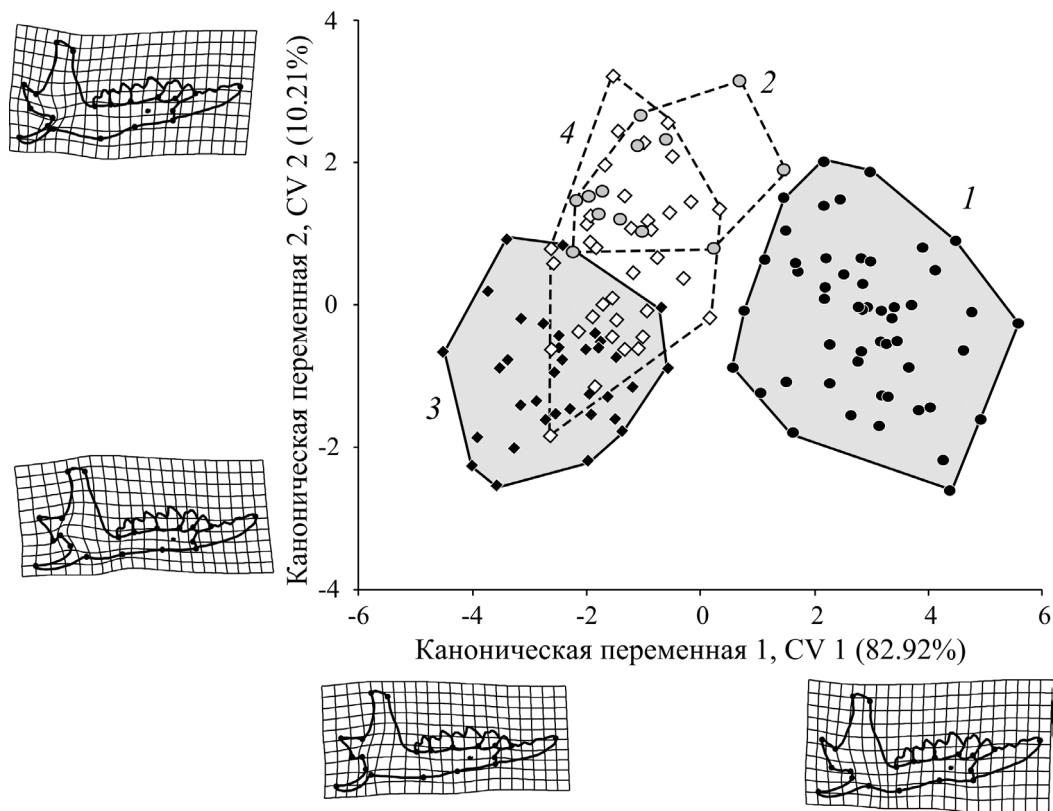


Рис. 4. Итоги канонического анализа прокрустовых координат мандибул обыкновенной бурозубки при сравнении объединенных по полу выборок из аллохронных (XX в.: 1, 2; XXI в.: 3, 4) синтопных микропопуляций из экологически контрастных биотопов – поймы р. Сакмары (1, 3) и лесных колков на холмах (2, 4). Контурные изображения мандибул (outlines) вдоль канонических осей соответствуют их минимальным и максимальным значениям. Коэффициент утрирования соответствует 5.0

Fig. 4. Results of the canonical analysis of the Procrustean coordinates of the mandibles of the common shrew when comparing sex-combined samples from allochronous (XX century: 1, 2; XXI century: 3, 4) syntopic cenopopulations from ecologically contrasting biotopes – the floodplain of the Sakmara River (1, 3) and forest spinney on hills (2, 4). Contour images of mandibles (outlines) along the canonical axes correspond to their minimum and maximum values. Exaggeration coefficient is according to 5.0

Таблица 4. Результаты непараметрического многомерного двухфакторного дисперсионного анализа (Two-way PERMANOVA) канонических переменных (CV1–CV3), вычисленных на основе прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы мандибул обыкновенной бурозубки в двух аллохронных синтопных микропопуляциях, с учетом факторов “век” (C) и “биотоп” (B) и их взаимодействия (C × B)

Table 4. Results of nonparametric multidimensional Two-way PERMANOVA of canonical variables (CV1-CV3) calculated on the basis of Procrustean coordinates characterizing the variability of the shape of the mandibles of the common shrew in two allochronous syntopic micropopulations, taking into account the factors “century” (C) and “biotope” (B) and their interaction (C × B)

Изменчивость (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)	Размер эффекта (η^2)	Доля дисперсии, %
Век (C)	554.90	1	554.90	151.35	< 0.0001	0.657	44.12
Биотоп (B)	188.53	1	188.53	51.42	< 0.0001	0.499	14.99
C × B	34.01	1	34.01	9.28	< 0.0001	0.616	2.70
Внутригрупповая	480.29	131	3.67				38.19
Общая	1257.73	134					100.00

оказались лишь различия между выборками самок из колков в XX и XXI вв. ($D = 3.257$; $p = 0.0577$). Установлено, что все половые различия между выборками разных биотопов значимы, но уровень полового диморфизма (ПД) по форме мандибул в разных биотопах и на разных этапах сравнения различен. В выборке из колков в 1977 г. ПД выражен почти в 2 раза больше ($D = 5.177$), чем в том же году в пойме р. Сакмары ($D = 2.767$), а в 2014 г. этот показатель лишь немного выше в пойменном биотопе ($D = 3.111$), чем был здесь в XX веке. В то же время в колках в 2014 г. ПД такой же ($D = 2.569$), как в пойме в 1977 г. Тем не менее центроиды выборок самцов и самок, взятых из конкретных биотопов и в одно и то же время, размещены в морфопространстве достаточно близко друг от друга (см. рис. 3).

В дальнейшем мы оценили общие тенденции вековых и биотопических различий, объединив выборки самцов и самок соответствующих аллохронных микропопуляций. Допустимость такого объединения материала оправдана по аналогии с известным в палеоэкологии подходом “taxon-free” — объединением выборок заведомо различающихся видов, что позволяет оценить общие уровни морфоразнообразия. Результаты нового варианта канонического анализа по четырем выборкам, взятым на двух временных этапах и в пространственном отношении в тех же контрастных биотопах, представлены на рис. 4.

Выявлены существенные различия по форме мандибул между пойменными выборками 1977 и 2014 годов, полигоны изменчивости которых разобщены в морфопространстве и образуют между собой хиатус. Однако выборки из колков XX и XXI веков мало различаются, а их полигоны изменчивости в значительной степени

накладываются друг на друга в плоскости первых двух канонических переменных.

Многомерный непараметрический двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way PERMANOVA) трех первых канонических переменных (CV1–CV3) по факторам “век” и “биотоп” и их взаимодействию (табл. 4) выявил во всех случаях значимые межгрупповые различия ($p < 0.0001$) с высоким размером эффекта ($\eta^2 > 0.50$). Доля вклада фактора “век” в изменчивость составила 44.1% общей дисперсии, фактора “биотоп” — 15.0, а для их взаимодействия “век $\times$ биотоп” — 2.7% (при $\eta^2 = 0.62 > 0.50$). Следовательно, влияние фактора “век” на изменчивость формы мандибулы было выражено почти в 3 раза сильнее, чем фактора “биотоп”. Взаимодействия факторов С $\times$ В, несмотря на невысокую долю дисперсии, не вызывает сомнения благодаря высокому значению размера эффекта и указывает на реальность изменения характера проявления биотопической изменчивости в XXI в.

Механические потенциалы морфофункциональных мандибулярных индексов

Результаты сравнения механических потенциалов, вычисленных по мандибулярным индексам в аллохронных синтопных микропопуляциях обыкновенной бурозубки из двух контрастных биотопов в климатически сходные годы XX и XXI веков, представлены в табл. 5. Показатели MP_{TI} и MP_{TM} отражают механику продольных пилящих и режущих усилий со стороны костно-мышечного аппарата нижней челюсти, приходящихся соответственно на резец и на первый нижний моляр, и значимо различаются в разных биотопах.

В 1977 г. в выборках из колков величины этих механических потенциалов оказались значимо меньше,

Таблица 5. Сравнение средних значений механических потенциалов, полученных на основе морфофункциональных мандибулярных индексов (TI, TM, MI, MM, AM) с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) в аллохронных синтопных микропопуляциях обыкновенной бурозубки из двух контрастных биотопов (пойма, колки) в годы со сходными климатическими условиями XX и XXI веков (окр. г. Кувандык, Оренбургская область)

Table 5. Comparison of the average values of mechanical potentials obtained on the basis of morphofunctional mandibular indices (TI, TM, MI, MM, AM), taking into account standard errors ($\pm SE$) in allochronous syntopic micropopulations of the common shrew from two contrasting biotopes (floodplain, spinney) in climatically similar years of the XX and XXI centuries (approx. Kuvandyk, Orenburg region)

Механические потенциалы (MP)	Сравниваемые выборки: биотоп, год (число экз.)			
	Пойма, 1977 (51)	Колки, 1977 (13)	Пойма, 2014 (35)	Колки, 2014 (36)
$MP_{TI} \pm SE$	0.303 ± 0.001	0.296 ± 0.003	0.300 ± 0.002	0.302 ± 0.002
$MP_{TM} \pm SE$	0.496 ± 0.002	0.487 ± 0.003	0.490 ± 0.003	0.492 ± 0.003
$MP_{MI} \pm SE$	0.099 ± 0.001	0.101 ± 0.002	0.098 ± 0.001	0.097 ± 0.001
$MP_{MM} \pm SE$	0.158 ± 0.001	0.161 ± 0.002	0.156 ± 0.001	0.155 ± 0.001
$MP_{AM} \pm SE$	0.850 ± 0.008	0.914 ± 0.013	0.924 ± 0.008	0.909 ± 0.007

чем в выборках из поймы ($p < 0.05$), а в 2014 г. — выборки из обоих биотопов по этим показателями оказались близки. Показатели MP_{MI} и MP_{MM} характеризуют механические усилия, связанные с грызением и раздавливанием кормовых объектов, эти показатели значимо больше в выборке из микропопуляции колков 1977 г. по сравнению с выборкой из 2014 г. ($p < 0.05$). Показатель MP_{AM} связан с усилиями по боковому режущему, перетирающему или разрывающему движению, а в некоторых случаях покачиванию мандибулы при перехвате добычи (“swinging”, цит. по; Zazhigin, Voyta, 2019), отражает существенные биотопические различия между микропопуляциями разных биотопов в 1977 году ($p < 0.001$) и межгодовые хронографические различия ($p < 0.001$) в микропопуляции колков.

В результате непараметрического двухфакторного анализа сходств (ANOSIM) по совокупности значений механических потенциалов (MP), вычисленных по всем мандибулярным индексам, установлено, что по фактору «век» R-отношение ранжированных межгрупповых дистанций к внутригрупповым (с учетом хордовой метрики дистанций при 10000 повторных перестановок) высоко значимо и составило 0.176 ($p = 0.0004$). Соответственно, по фактору «биотоп» отношение $R = 0.112$ ($p = 0.0085$) также было статистически значимо, но величина вклада фактора в межгрупповую изменчивость значений MP оказалась почти вдвое меньше (39%).

Сравнение показателей внутригруппового разнообразия (MNND) микропопуляций

Результаты оценки показателей *MNND* представлены в табл. 6. Уровень внутригруппового морфоразнообразия во всех выборках высок и, судя по величинам показателя R и их высокой значимости, в них проявился эффект свёрхрасеивания

(overdispersion) ординат, указывающий на проявление неустойчивости их развития.

Однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA) наименьших дистанций между ближайшими ординатами выявил значимые межгрупповые различия ($F = 9.65$; d.f. = 3. 131; $p < 0.0001$; тест Левена по медианам — $p = 0.7304$). Размер эффекта, согласно рекомендациям Коэна (Cohen, 1992), в данном случае был несколько выше принятого среднего уровня различий ($\eta^2 = 0.19 > 0.15$).

Наибольшая величина *MNND* проявилась в выборке из колков в 1977 г., что косвенно отражает самый высокий уровень дестабилизации развития. При этом в том же году в пойме р. Сакмары показатель *MNND* был почти в 2 раза меньше по величине и достоверно отличался от такового в колках ($Q = 7.706$; $p < 0.0001$). В 2014 г., напротив, биотопические различия между этими микропопуляциями по величинам *MNND* не проявились ($Q = 0.346$; $p = 0.9948$). В этом году показатели *MNND* в среднем проявили тенденцию к уменьшению значений в обеих микропопуляциях. Статистически значимое уменьшение показателя установлено только относительно выборки из колков 1977 г. (соответственно, для поймы $Q = 8.154$ ($p < 0.0001$), для колков $Q = 7.806$ ($p < 0.0001$)).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее мы установили, что в данном регионе за три десятилетия, начиная с 1980 г., среднегодовая температура возросла почти на 2.5°C, что сопровождалось усилением ксерофитности биотопов (Васильев и др., 2020). В недавнем дендрохронологическом исследовании в горах Южного Урала также был продемонстрирован тренд небольшого повышения среднегодовой температуры начиная с конца XIX века (Grigoriev et al., 2026). Несмотря на общую тенденцию к потеплению климата,

Таблица 6. Сравнение показателей внутригруппового разнообразия (*MNND*), ожидаемого случайного разнообразия (*ExtNND*), R-отношения (*MNND/ExtNND*), Z-критерия ближайшего соседа и уровня его значимости в аллохронных синтопных микропопуляциях обыкновенной бурозубки из контрастных биотопов поймы р. Сакмары и колков в климатические сходные годы XX и XXI веков (окр. г. Кувандык, Оренбургская область)

Table 6. Comparison of indicators of within-group diversity (*MNND*), expected random diversity (*ExtNND*), R-ratio (*MNND/ExtNND*), Z-nearest neighbor criterion and the level of its significance in allochronous syntopic micropopulations of the common shrew from contrasting biotopes of the floodplain of the Sakmara river and spinney's in similar climatic years of the XX and XXI centuries (vicinity of Kuvandyk, Orenburg region)

Выборка: биотоп, год (число экз.)	<i>MNND</i> ± <i>SE</i>	<i>ExtNND</i> ± <i>SE</i>	R	Z	Уровень значимости, <i>p</i>
Пойма, 1977 (51)	0.331 ± 0.026	0.276 ± 0.003	1.19	2.73	0.0063
Колки, 1977 (13)	0.661 ± 0.095	0.368 ± 0.015	1.58	4.00	< 0.0001
Пойма, 2014 (35)	0.312 ± 0.031	0.242 ± 0.003	1.29	3.77	0.0002
Колки, 2014 (36)	0.327 ± 0.040	0.221 ± 0.004	1.48	4.69	< 0.0001

отдельные годы (как в данном исследовании) могут оказываться сходными или почти идентичными по параметрам температуры и влажности. Модель нашего исследования позволяет в расчетах избежать влияния различий в погодных условиях, поскольку мы сравнивали материал в годы (1977 и 2014) с почти идентичными климатическими условиями. Это позволяет оценить морфогенетические перестройки, произошедшие почти за четыре десятилетия с XX до XXI века, при исключении прямого влияния погодных условий года на развитие. Соответственно, можно полагать, что выявленные морфологические различия являются продуктом накопленных за исторический отрезок времени селективных изменений морфогенеза, а не отражением разных погодных условий. В аналогичном исследовании *S. araneus*, проведенном в Беловежской пуше в течение 50 лет наблюдений (Taylor et al., 2022), при возросшей на 2°C среднегодовой температуре, авторы показали, что эффект Денеля, связанный с зимним уменьшением размеров черепа и мозга, с годами проявляется все ярче, а размеры тела и черепа уменьшаются. При этом размеры нижней челюсти почти не меняются, и это связывается со сходством кормовых условий. Согласно данным Бобрецова с соавторами (Bobretsov et al., 2020), в выборках обыкновенной бурозубки, взятых последовательно в ряду локалитетов на северо-востоке европейской части России, выражена тенденция уменьшения ряда черепных промеров в более северных выборках. Мы ранее, однако, выявили параллельное увеличение в северном направлении центроидных размеров мандибул у трех симпатрических видов бурозубок в популяциях Северного Урала по сравнению с популяциями Южного Урала (Vasil'ev et al., 2015). Кроме того, мы недавно провели сравнение изменчивости формы мандибул в форпостной северной популяции инвазионного вида — малой белозубки в окрестностях г. Озерска на Южном Урале (Vasil'ev et al., 2026). При этом нижние челюсти резко различались по форме в смежные годы (сырой и засушливый — т.е. с контрастными экологическими условиями). Последнее отражает прямое влияние разных метеоусловий на морфогенез. Это и потребовало при сравнении аллохронных микропопуляций *S. araneus* на Южном Урале подобрать для анализа выборки, добытые в сходные по погодно-климатическим условиям годы.

Итоги проведенного исследования представлены на обобщающем схематичном рис. 5. На первом этапе сравнения в 1977 г. в обеих микропопуляциях особи имели несколько меньшие центроидные размеры, по сравнению с особями в 2014 г., причем значимо меньшие CS наблюдались в микропопуляции колков в 1977 г. (см. рис. 5А).

Последнее косвенно указывает на некоторое угнетение роста землероек в более пессимальных условиях в микропопуляции колков в XX в. В то же время тенденцию возрастания центроидных размеров мандибул при более высокой численности микропопуляций в XXI в. можно рассматривать как проявление известного эффекта Читти (Oli, 1999). Тем не менее эффект Читти, связанный с большими размерами особей на пике численности, по мнению Оли (Oli, 1999), скорее является следствием, чем причиной популяционных колебаний. Исходная идея Д. Читти о том, что эффект связан с генетическим полиморфизмом, оспаривается рядом авторов (Lidicker, Ostfeld, 1991), но является, по их мнению, эпифеноменом зависимой от плотности регуляции численности. Другие авторы считают, что эффект Читти может проявиться при независимых эндогенных колебаниях численности, а при зависимых определяется только внешними условиями (Yakushov, Sheftel, 2020). Наконец, внешние проявления эффекта (синдрома) Читти связывают с прямым эколого-физиологическим ответом на определенные условия (Kshnyasev, Davydova, 2021). Хотя синдром Читти проявился в обеих микропопуляциях обыкновенной бурозубки в XXI в., мы в качестве объяснения предпочитали принять, что это не итог отбора генотипов, формирующих фенотипы особей большего размера. Скорее, это эффект стресс-индуцированного эпигенетического переключения морфогенеза и запуска определенной модификации развития, которая “адекватна” для благоприятных условий среды. Такая интерпретация эффекта Читти представляется нам более реалистичной.

В 1977 г. в колках проявились наибольшие половые различия по форме мандибулы. В более благоприятных условиях поймы степень полового диморфизма по форме (ShSD) в этом году была выражена почти в 2 раза меньше. В 2014 г. и в пойме, и в колках обилие бурозубки было высоким, что косвенно указывает на экологически более благоприятные условия по сравнению с 1977 г. В этом году половой диморфизм по форме мандибулы снизился и в пойме, и в колках. Поэтому можно с осторожностью предположить, что в пессимальных условиях половой диморфизм по форме мандибулы (ShSD) у бурозубок может быть выражен в большей степени, чем в благоприятных условиях. Данные результаты хорошо согласуются с полученными нами ранее у грызунов (Vasil'ev et al., 2026a). При сравнении проявлений полового диморфизма формы мандибул у географически удаленных синтопных пар популяций двух симпатрических видов — рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) и малой лесной мыши (*Sylvaeus uralensis*) — в пойменных лесах рек Сакмара, Самара и Урал было установлено, что в пессимальных условиях у обоих

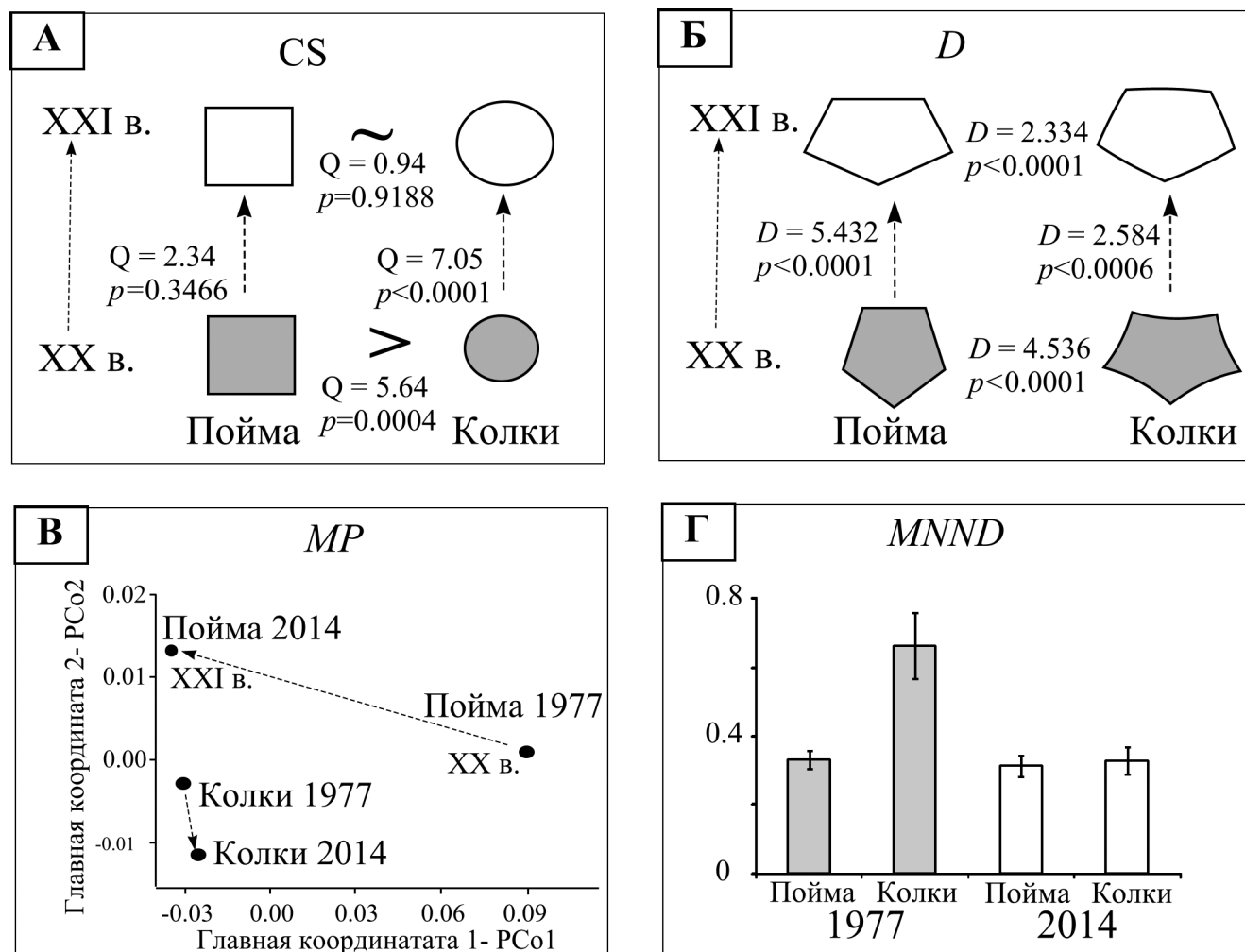


Рис. 5. Итоги соотношения хронографической и биотопической изменчивости аллохронных синтопных микропопуляций обыкновенной бурозубки из биотопов “пойма” и “колки” в климатически сходные 1977 и 2014 годы на Южном Урале: **А** – сравнение центроидных размеров (CS) мандибул, **Б** – сравнение формы мандибул по обобщенным расстояниям Махаланобиса (D), **В** – ординация матрицы средних значений механических потенциалов (MP) методом PCoA, **Г** – сравнение индексов внутригруппового морфоразнообразия ($MNND$) с учетом стандартных ошибок

Fig. 5. Results of the rate chronographic and biotopic variation of allochronous syntopic micropopulations of the common shrew from the “floodplain” and “spinney” biotopes in climatically similar 1977 and 2014 years on the South Urals: **A** – comparison of mandible centroid size (CS), **B** – comparison of mandibles shape by generalized Mahalanobis distances (D), **V** – ordination of mechanical potentials (MP) mean values matrix by PCoA method, **Г** – comparison of the withingroup morphological disparity indexes ($MNND$) with regard to standard errors

видов возрастает половой диморфизм по форме нижней челюсти. Последнее проявилось и в рассмотренных нами микропопуляциях обыкновенной бурозубки. Таким образом, показано, что данный феномен может наблюдаться не только у грызунов, но и у землероек.

Наибольшие морфогенетические изменения нижней челюсти от XX к XXI веку проявились в микропопуляции поймы р. Сакмары, а в колках эти явления были выражены в меньшей степени (см. рис. 5Б). Поэтому можно предполагать,

что существенное климатогенное преобразование растительности и, вероятно, связанное с этим изменение видового состава и обилия почвенных беспозвоночных в пойменном биотопе, явилось основной причиной этих перестроек морфогенеза. Составы предпочитаемой диеты различаются в разных биотопах и на разных временных этапах сравнения. Такие оценки получены при сопоставлении показателей механических потенциалов (MP), вычисленных по мандибулярным индексам (см. рис. 5В): наиболее существенные изменения

по МР проявились в пойме р. Сакмары. Между микропопуляциями поймы и колков в 1977 г. наблюдались значимые биотопические различия по ряду механических потенциалов. В пойме р. Сакмары были значимо выше величины индексов MP_{TI} и MP_{TM} , отражающих усиление продольных режущих воздействий на кормовой объект, а в колках достоверно преобладал механический потенциал индекса MP_{AM} , характеризующий поперечные и покачивающие движения мандибулы. Оценка биомассы и состава почвенных беспозвоночных, выполненная нами в 2025 г., также выявила различия между биотопами (см. раздел Материал и методы), что хорошо согласуется с различиями микропопуляций по морфофункциональным мандибулярным индексам. Продольные режущие движения зубного аппарата нижней челюсти в пойменной микропопуляции (оцененные по MP_{TI} и MP_{TM}), возможно, обеспечивают предварительное разрезание дождевых червей, доминирующих в этом биотопе по биомассе. Поперечные движения зубов нижней челюсти в микропопуляции колков (оцененные по MP_{AM}), возможно, необходимы для перетирания хитиновых покровов муравьев и пауков, доминирующих по биомассе в данном биотопе. В 2014 г. MP_{AM} в пойме значимо возрос, а в колках достоверно снизились величины MP_{MI} и MP_{MM} , связанные с грызением. В 2014 г., судя по сближению значений МР, составы предпочитаемой диеты землероек в обоих биотопах сблизились (вероятно, произошла смена пищевых предпочтений). По матрице средних значений индексов МР (см. табл. 5) методом РСoA выполнили ординацию аллохронных синтопных микропопуляций (рис. 5B). Из рисунка следует, что совокупные различия по индексам механических потенциалов наиболее ярко проявились в аллохронных выборках поймы, а наименьшие различия обнаружены между удаленными во времени выборками колков. Тем не менее наибольшие различия в величине МР обусловлены фактором “век” (61%), а фактор “биотоп” внес в межгрупповую изменчивость этих показателей почти в два раза меньший вклад (39%). Поэтому основным движущим фактором изменений морфогенеза в микропопуляциях обыкновенной бурозубки является общая региональная климатогенная перестройка условий обитания, а специфика биотопов и их изменения повлияли в несколько меньшей степени. Поскольку погодноклиматические условия выборок разных лет почти идентичны, выявленные морфологические различия отражают накопленные в микропопуляциях необратимые адаптивные морфогенетические изменения, а не модификации развития, вызванные условиями конкретного года. В целом уровень биотопической изменчивости в XXI в. существенно уменьшился, а морфологические различия

микропопуляций во многом нивелировались, хотя сами микропопуляции морфологически существенно изменились по сравнению с их исходным фенотипическим обликом в конце XX в.

Примечательно, что Вуйчек с соавторами (Wójcik et al., 2007) также выявили биотопическую изменчивость у обыкновенной бурозубки в локальных лесных биотопах на территории Польши, но использовали при этом проявления частот дискретных неметрических признаков скелета, косвенно отражающие проявления эпигенетической изменчивости пороговых морфоструктур, и оценили по ним нестабильность развития. В нашем случае высокое значение показателя внутригруппового морфоразнообразия ($MNND$) в колках в 1977 г. косвенно также указывает на дестабилизацию развития землероек и согласуется с тем, что условия обитания в этот момент были здесь пессимальными (см. рис. 5Г). Аналогичную дестабилизацию развития в неблагоприятных для землероек условиях после пожара отмечал Бадяев с соавторами (Badyaev et al., 2005). По мнению Бадяева (Badyaev, 2014), в основе быстрых адаптивных морфологических изменений и проявления модификаций могут лежать стресс-индуцированные эпигенетические процессы и феномен эпигенетической изменчивости. При этом в последние десятилетия были обнаружены проявления трансгенерационного наследования измененных эпигенетических профилей ДНК, коррелирующих с морфологическими изменениями (Jablonka, Raz, 2009; Burggren, 2016; Bošković, Rando, 2018; Donelan et al., 2020). Недавним доказательством действия эпигенетических механизмов быстрой внутривидовой дифференциации следует рассматривать случай микроэволюционного расхождения смежных ценопопуляций игlistой мыши (*Acomys cahirinus*), обитающих на противоположных северном (“европейском”) и южном (“африканском”) склонах “Эволюционного каньона-1” горы Кармель в Израиле в контрастных биотопических условиях (Wang et al., 2022). В данном случае северный склон каньона постоянно затенен, а южный — длительно освещается (солнечная радиация в 3–9 раз больше) и в целом сильнее нагревается. Было показано, что особи смежных ценопопуляций игlistой мыши при длительном существовании в биотопически контрастных условиях избегали контакта друг с другом из-за особенностей поведения. При этом они оказались дифференцированы по эпигенетическим, генетическим, морфологическим и физиологическим характеристикам, включая также признаки поведения. Поэтому, в результате резких изменений абиотических и биотических условий на основе стресс-индуцированных изменений эпигенетических профилей ДНК и их трансгенерационного наследования произошло массовое накопление и фиксирование у особей смежных ценопопуляций разных адаптивных модификаций. Таким образом, естественный отбор может привести

к постепенной фиксации эпигенетических перестроек морфогенеза в пуле фенотипических модификаций у особей смежных ценопопуляций, которые длительно обитают в контрастных биотопах (Wang et al., 2022). Следовательно, можно предполагать, что именно эпигенетические перестройки, связанные с морфологическими изменениями, а также трансгенерационное наследование стресс-индуцированных эпигенетических изменений при их дальнейшей селективной фиксации могли лежать в основе выявленных нами морфогенетических перестроек сравнимых аллохронных микропопуляций обыкновенной бурозубки в период от 1977 до 2014 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования установлено, что у сравниваемых микропопуляций обыкновенной бурозубки проявилась разная степень морфогенетических изменений нижней челюсти. Почти за четыре прошедших десятилетия существенно изменились форма и функциональные особенности мандибул в микропопуляции поймы р. Сакмары, причем за эти годы произошло некоторое сближение ее морфологических характеристик с таковыми у бурозубок в колках. Поскольку величина показателя внутригруппового разнообразия (*MNND*) в колках от высокого значения в 1977 г., указывающего на нестабильность развития, уменьшилась в 2014 г. до относительно низкой величины, можно полагать, что перестройка морфогенеза привела к адаптивным изменениям и завершилась стабилизацией развития. В пойме р. Сакмары в 2014 г. существенная перестройка морфогенеза тоже сопровождается его стабилизацией. Основной причиной функциональных изменений мандибул, судя по изменению величин механических потенциалов мандибулярных индексов, было некоторое изменение состава предпочитаемой диеты землероек. Сравнение биомассы и состава беспозвоночных животных в пойме и колках с помощью почвенных ловушек, выполненное в 2025 г., подтверждает различия в диете. Вероятно, существенные морфогенетические изменения, произошедшие в микропопуляции поймы р. Сакмары, соответствуют первым этапам микроэволюционных трансформаций. С этим согласуется проявление hiatus между полигонами изменчивости аллохронных выборок из микропопуляции поймы реки в общем морфопространстве. Изменения морфогенеза мандибул связаны с их адаптивной морфофункциональной перестройкой и последующей стабилизацией развития. В колках изменения выражены меньше. В микропопуляции колков, вероятно, благодаря ее длительному обитанию в более ксерофитном биотопе, исторически выработались адекватные модификации морфогенеза. Данная серия модификаций может рассматриваться как

преадаптация к дальнейшему многолетнему усилению ксерофитности обоих биотопов. Усилилось проникновение степной растительности и степных видов животных в пойму р. Сакмары, а также выпадение в пойменном лесу основного древостоя. При этом условия обитания для обыкновенной бурозубки в колках в сравниваемые годы мало изменились. Модификации из микропопуляции колков могли распространиться и селективно усилиться в популяции, поскольку в XXI в. наблюдается резкое уменьшение размаха биотопической изменчивости и нивелирование значений морфофункциональных мандибулярных индексов (МР) в обеих микропопуляциях. Все это хорошо согласуется с выдвинутой нами гипотезой о быстрых микроэволюционных изменениях, связанных с последствиями длительных климатогенных перестроек локальной биоты, поскольку от 1977 к 2014 г. было выявлено морфогенетическое изменение нижних челюстей на уровне всей популяции. В то же время можно сделать вывод о том, что в микропопуляциях (“ценопопуляциях”) разных биотопов проявились разные масштабы и направления морфогенетических изменений.

Роль биотопической изменчивости поэтому заключается в постоянной апробации модификаций развития в условиях разных лет, что дает возможность популяции использовать определенные варианты развития в качестве преадаптаций к меняющимся климатическим, антропогенным и/или биотическим условиям. При этом эффект трансгенерационного сохранения стресс-индуцированных изменений эпигенетических профилей ДНК, связанных с определенными морфогенетическими перестройками, позволяет селективно ускорить микроэволюционные процессы. Выявленные нами существенные морфогенетические перестройки в популяции вполне можно рассматривать как случай микроэволюционного явления, связанного с ее адаптацией к изменившейся среде биотопов за относительно короткий исторический отрезок времени от конца XX до второй декады XXI века.

Таким образом, климатогенные изменения не только могут привести к быстрым морфогенетическим перестройкам популяций микроэволюционного характера, но также обеспечить в разных биотопах у смежных микропопуляций разные темпы их эволюционно-экологических преобразований. Реальность выявленных быстрых адаптивных изменений морфогенеза в популяциях модельного вида мелких млекопитающих указывает на возможность практического применения методов геометрической морфометрии для поиска первых признаков проявления биотических кризисных явлений климатогенной и/или антропогенной природы при сравнении аллохронных синтопных популяций и микропопуляций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А. и др.* Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов на Южном Урале. *Экология*. 2015. № 4. С. 265–271. <https://doi.org/10.7868/S0367059715040034>
2. *Васильев А.Г.* Концепция морфониши в эволюционной экологии // *Экология*. 2021. № 3. С. 163–178. <https://doi.org/10.31857/S0367059721030094>
3. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В. и др.* Сопряженная хронографическая изменчивость морфофункциональных признаков в ценопопуляциях двух симпатрических видов грызунов // *Экология*. 2020. № 4. С. 1–14. <https://doi.org/10.31857/S0367059720040125>
4. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Коурова Т.П. и др.* Форпостная популяция белобрюхой белозубки на северной границе ареала в Оренбургской области // *Фауна Урала и Сибири*. 2022. № 2. С. 87–108. https://doi.org/10.56268/24110051_2022_2_87
5. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О.* Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 471 с.
6. *Дэвис Д.С.* Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.
7. *Любарский Е.Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан.ун-та, 1976. 157 с.
8. *Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // *Журн. общей биологии*. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
9. *Пузаченко А.Ю., Куприянова И.Ф.* Морфологическое разнообразие черепа и нижней челюсти трех видов землероек (*Eulipotyphla*, *Sorex*) во время депрессии и пика численности // *Известия Академии наук. Серия биологическая*. 2023. № 8. С. S52–S68.
10. *Шварц С.С.* Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск. 1969. 198с.
11. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
12. *Яблоков А.В.* Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
13. *Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J.* Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evol. Biol.* 2014. Vol. 14. No. 85. P. 2–9. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/85>
14. *Badyaev A.V.* Epigenetic resolution of the ‘curse of complexity’ in adaptive evolution of complex traits // *J. Physiol.* 2014. Vol. 592. No. 11. P. 2251–2260. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2014.272625>.
15. *Badyaev A.V., Foresman K.R., Yang R.L.* Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation // *Amer. Nat.* 2005. Vol. 166. P. 382–395.
16. *Bobretsov A.V., Petrov A.N., Bykhovets N.M., Shchipanov N.A.* Craniometric variability of the common shrew (*Sorex araneus*, *Eulipotyphla*) in the Northeastern part of European Russia: effects of various factors // *Biology Bulletin*. 2020. Vol. 47. No. 9. P. 1201–1213. <https://doi.org/10.1134/S1062359020090046>
17. *Bošković A., Rando O.J.* Transgenerational epigenetic inheritance // *Ann. Rev. Genet.* 2018. Vol. 52. P. 21–41. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-120417-031404>
18. *Burggren W.* Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // *Biology*. 2016. Vol. 5. No. 24. P. 2–22. <https://doi.org/10.3390/biology5020024>
19. *Clarke K.R.* Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure // *Australian J. Ecol.* 1993. Vol. 18. P. 117–143.
20. *Cohen J.* A power primer // *Psychol. Bull.* 1992. Vol. 112. No. 1. P. 155–159.
21. *Cornette R., Tresselt A., Herrel A.* The shrew tamed by Wolff’s Law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? // *J. Morphol.* 2015. Vol. 276. P. 301–309. <https://doi.org/10.1002/jmor.20339>
22. *Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M., et al.* Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends Ecol. Evol.* 2020. Vol. 35. No. 2. P. 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.09.003>
23. *Grigoriev A.A., Mikhailov Yu.E., Shalaumova Y.V., V'yukhin S.O. et al.* Upward expansion of trees and shrubs leads to alpine tundra contraction and local extinction of species in Southern Urals // *Ecosystems*. 2026. Vol. 28. P. 28. <http://doi.org/10.1007/s10021-025-00973-w>
24. *Hammer Q.* New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers and Geosciences*. 2009. Vol. 35. P. 659–666.
25. *Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia. Electronica*. 2001. Vol. 4. No. 1. P. 1–9. (program). http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html
26. *Jablonka E., Raz G.* Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Qvar. Rev. Biol.* 2009. Vol. 84. P. 131–176.
27. *Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. Vol. 11. P. 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
28. *Kshnyasev I.A., Davydova Yu.A.* Population Cycles and the Chitty Syndrome // *Russ. J. Ecol.* 2021. Vol. 52. No. 1. P. 70–75. <https://doi.org/10.1134/S1067413621010082>

29. *Lidicker W.Z. Jr., Ostfeld R.S.* Extra-large body size in California voles: causes and fitness consequences // *Oikos*. 1991. Vol. 61. P. 108–121.
30. *Lovich J.E., Gibbons J.W.* A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // *Growth, Development & Aging*. 1992. Vol. 56. P. 269–281.
31. *Oli M.K.* The Chitty Effect: A consequence of dynamic energy allocation in a fluctuating environment // *Theoretical Popul. Biol.* 1999. Vol. 56. P. 293–300. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1999.1427>
32. *Rohlf F.J., Slice D.* Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. Vol. 39. No. 1. P. 40–59.
33. *Rohlf F.J.* TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2017a. (program).
34. *Rohlf F.J.* TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook 2017. (program).
35. *Saul W.-C., Jeschke J.M.* Eco-evolutionary experience in Novel species interactions // *Ecol. Letters*. 2015. Vol. 18. P. 236–245. <https://doi.org/10.1111/ele.12408>
36. *Sheets H.D., Zelditch M.L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian J. Mammal.* 2013. Vol. 24. No. 1. P. 67–73. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6332>
37. *Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.C.J.* et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // *J. Ecol.* 2013. Vol. 101. P. 58–67. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12025>
38. *Taylor J.R.E., Muturi M., Lázaro J.* et al. Fifty years of data show the effects of climate on overall skull size and the extent of seasonal reversible skull size changes (Dehnel's phenomenon) in the common shrew // *Ecology and Evolution*. 2022. V. 12. P. 1–13. e9447. <https://doi.org/10.1002/ece3.9447>
39. *Vasil'ev A.G., Chernousova N.F., Chibiryak M.V., Didkovsky I.P.* Variability of northern isolated outpost population of lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) (Eulipotyphla: Soricidae) in the Southern Urals as an invasive synanthropic species // *Russ. J. Biol. Invasions*. 2026. Vol. 17. No. 1. P. 1–16. <https://doi.org/10.1134/S2075111725600600>
40. *Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V.* The phenomenon of unstable sexual dimorphism in rodent populations: does sexual dimorphism increase in pessimal environmental conditions? // *Biol. Bulletin Reviews*. 2026a. Vol. 16. No. 3. P. 394–412. <https://doi.org/10.1134/S2079086426700039>
41. *Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P.* Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from Southern and Northern Ural taxocenes // *Russ. J. Ecol.* 2015. Vol. 46. No. 6. P. 552–558. <https://doi.org/10.1134/S1067413615060223>
42. *Wang Y., Qiao Z., Mao L., Lib F.* et al. Sympatric speciation of the spiny mouse from Evolution Canyon in Israel substantiated genomically and methylomically // *PNAS*. 2022. Vol. 119. No. 13. Art. e2121822119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121822119>
43. *West-Eberhard M.J.* Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press, 2003. 816 p.
44. *Wójcik J.M., Polly P.D., Wójcik A.M.* et al. Epigenetic variation of the common shrew, *Sorex araneus*, in different habitats // *Russ. J. Theriol.* 2007. Vol. 6. No. 1. P. 43–49.
45. *Yakushov V.D., Sheftel B.I.* Is there a relationship between the Chitty Effect and the types of population dynamics? // *Doklady Biological Sciences*. 2020. V. 492, № 1. P. 89–92. <https://doi.org/10.1134/S0012496620030084>
46. *Young R.L., Sweeney M.J., Badyaev A.V.* Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews // *Functional Ecol.* 2010. Vol. 24. P. 556–565. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01664.x>
47. *Zazhigin V.S., Voyta L.L.* Northern Asian Pliocene–Pleistocene beremendiin shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of Beremendia // *J. Paleontol.* 2019. Vol. 93. No. 6. P. 1234–1257.
48. *Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D.* et al. Developmental regulation of skull morphology II: Ontogenetic dynamics of covariance // *Evol. Develop.* 2006. Vol. 8. No. 1. P. 46–60. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.05074.x>
49. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D.* Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Third edition. London, Cambridge: Elsevier. Acad. Press, 2026. 500 p.

REFERENCES

1. Bol'shakov V.N., Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A. et al. Coupled biotopic variation in populations of sympatric rodent species in the Southern Urals. *Ekologia*. 2015. No. 4. P. 265–271. <https://doi.org/10.7868/S0367059715040034>
2. Vasil'ev A.G. The concept of morphoniche in evolutionary ecology. *Ekologiya*. No. 3. 2021. P. 163–178. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0367059721030094>
3. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V. Coupled chronographic variation of morphofunctional traits in cenopopulations of two sympatric rodent species. *Ekologiya*. 2020. No. 4. P. 1–14. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0367059720040125>

4. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. et al. An isolated population of bicolored white-toothed shrew on the northern border of its distribution range in Orenburg Region. *Fauna Urala Sib.* 2022. Vol. 2. P. 87–108. (In Russ.) https://doi.org/10.56268/24110051_2022_2_87
5. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Shkurikhin A.O. *Geometricheskaya morfometriya: ot teorii k praktike* (Geometric Morphometrics: From Theory to Practice). Moscow. KMK. 2018. 471 p. (In Russ.)
6. Davis J.C. *Statisticheskii analiz dannyh v geologii. Kniga 2* (Statistics and Data Analysis in Geology. Book 2). Moscow. Nedra. 1990. 427 p. (In Russ.)
7. Lubarskii E.L. *Tsenopopulatsiya i fitotsenoz (Cenopopulation and Phytocenosis)*. Kazan: Publishing house of Kasan University. 1976. 157 p. (In Russ.)
8. Pavlinov I.V., Mikesheina N.G. Principles and Methods of Geometric Morphometrics. *Zhurnal obschei biologii.* 2002. Vol. 63. No. 6. P. 473–493. (In Russ.)
9. Puzachenko A.Yu., Kupriyanova I.F. Morphological Diversity of the Skull and Lower Jaw of Three Shrew Species (*Eulipotyphla*, *Sorex*) during Depressions and Abundance Peaks. *Izvestiya akademii nauk. Seriya biologicheskaya.* 2023. No. 8. P. S52–S68. (In Russ.)
10. Shvarts S.S. *Evolucionnaya ekologiya zhivotnykh. Ekologicheskie mekhanizmy evolucionnogo processa* (Evolutionary ecology of wild animals. Ecological mechanisms of evolutionary process). Sverdlovsk. 1969. 198 p. (In Russ.)
11. Shvarts S.S. *Ekologicheskie zakonomernosti evolyutsii* (Ecological Patterns of Evolution), Moscow. Nauka. 1980. 277 p. (In Russ.)
12. Yablokov A.V. *Izmenchivost' mlekopitayushchikh* (Variability of Mammals). Moscow. Nauka. 1966. 364 p. (In Russ.)
13. Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible. *BMC Evol. Biol.* 2014. Vol. 14, No. 85. P. 2–9. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/85>
14. Badyaev A.V. Epigenetic resolution of the 'curse of complexity' in adaptive evolution of complex traits. *J. Physiol.* 2014. Vol. 592, No. 11. P. 2251–2260. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2014.272625>
15. Badyaev A.V., Foresman K.R., Yang R.L. Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation. *Amer. Nat.* 2005. Vol. 166. P. 382–395.
16. Bobretsov A.V., Petrov A.N., Bykhovets N.M., Shchipanov N.A. Craniometric variability of the common shrew (*Sorex araneus*, *Eulipotyphla*) in the Northeastern part of European Russia: effects of various factors // *Biology Bulletin.* 2020. Vol. 47. No. 9. P. 1201–1213. <https://doi.org/10.1134/S1062359020090046>
17. Bošković A., Rando O.J. Transgenerational epigenetic inheritance. *Ann. Rev. Genet.* 2018. Vol. 52. P. 21–41. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-120417-031404>
18. Burggren W. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives. *Biology.* 2016. Vol. 5. No. 24. P. 2–22. <https://doi.org/10.3390/biology5020024>
19. Clarke K.R. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian J. Ecol.* 1993. Vol. 18. P. 117–143.
20. Cohen J. A power primer. *Psychol. Bull.* 1992. Vol. 112. No. 1. P. 155–159.
21. Cornette R., Tresset A., Herrel A. The shrew tamed by Wolff's Law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? *J. Morphol.* 2015. Vol. 276. P. 301–309. <https://doi.org/10.1002/jmor.20339>
22. Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. et al. Transgenerational plasticity in human-altered environments. *Trends Ecol. Evol.* 2020. Vol. 35. No. 2. P. 115–124. <https://doi.org/doi:10.1016/j.tree.2019.09.003>
23. Grigoriev A.A., Mikhailov Yu.E., Shalaumova Y.V. et al. Upward expansion of trees and shrubs leads to alpine tundra contraction and local extinction of species in Southern Urals. *Ecosystems.* 2026. Vol. 28. P. 28. <http://doi.org/10.1007/s10021-025-00973-w>
24. Hammer Q. New methods for the statistical analysis of point alignments. *Computers and Geosciences.* 2009. Vol. 35. P. 659–666.
25. Hammer Q., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia. Electronica.* 2001. Vol. 4. No. 1. P. 1–9. (program). http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html
26. Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Qvart. Rev. Biol.* 2009. Vol. 84. P. 131–176.
27. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 2011. Vol. 11. P. 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
28. Kshnyasev I.A., Davydova Yu.A. Population Cycles and the Chitty Syndrome // *Russian Journal of Ecology.* 2021. Vol. 52. No.1. P. 70–75. <https://doi.org/10.1134/S1067413621010082>
29. Lidicker W.Z. Jr, Ostfeld R.S. Extra-large body size in California voles: causes and fitness consequences // *Oikos.* 1991. Vol. 61. P. 108–121.
30. Lovich J.E., Gibbons J.W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development & Aging.* 1992. Vol. 56. P. 269–281.
31. Oli M.K. The Chitty Effect: A consequence of dynamic energy allocation in a fluctuating environment // *Theoretical Popul. Biol.* 1999. Vol. 56, No. 3. P. 293–300. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1999.1427>

32. Rohlf F.J., Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Biol.* 1990. Vol. 39. No. 1. P. 40–59.
33. Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2017a. (program).
34. Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook 2017. (program).
35. Saul W.-C., Jeschke J.M. Eco-evolutionary experience in novel species interactions. *Ecol. Letters*. 2015. Vol. 18. P. 236–245. <https://doi.org/10.1111/ele.12408>
36. Sheets H.D., Zelditch M.L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data. *Hystrix, the Italian J. Mammal.* 2013. Vol. 24. No. 1. P. 67–73. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6332>
37. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.C.J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. *J. Ecol.* 2013. Vol. 101. P. 58–67. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12025>
38. Taylor J.R.E., Muturi M., Lázaro J. et al. Fifty years of data show the effects of climate on overall skull size and the extent of seasonal reversible skull size changes (Dehnel's phenomenon) in the common shrew // *Ecology and Evolution*. 2022. V. 12. P. 1–13. e9447. <https://doi.org/10.1002/ece3.9447>
39. Vasil'ev A.G., Chernousova N.F., Chibiryak M.V., Didkovsky I.P. Variability of northern isolated outpost population of lesser white-toothed shrew *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) (Eulipotyphla: Soricidae) in the Southern Urals as an invasive synanthropic species // *Russ. J. Biol. Invasions*. 2026. Vol. 17. No. 1. P. 1–16. <https://doi.org/10.1134/S2075111725600600>
40. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V. The phenomenon of unstable sexual dimorphism in rodent populations: does sexual dimorphism increase in pessimal environmental conditions? // *Biol. Bulletin Reviews*. 2026a. Vol. 16. No. 3. P. 394–412. <https://doi.org/10.1134/S2079086426700039>
41. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from Southern and Northern Ural taxocenes. *Russian J. of Ecology*. 2015. Vol. 46. No. 6. P. 552–558. <https://doi.org/10.1134/S1067413615060223>
42. Wang Y., Qiao Z., Mao L., Lib F. et al. Sympatric speciation of the spiny mouse from Evolution Canyon in Israel substantiated genomically and methylomically. *PNAS*. 2022. Vol. 119. No. 13. Art. e2121822119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2121822119>
43. West-Eberhard M.J. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003. 816 p.
44. Wójcik J.M., Polly P.D., Wójcik A.M., Sikorski M.D. Epigenetic variation of the common shrew, *Sorex araneus*, in different habitats. *Russian J. Theriol.* 2007. Vol. 6. No. 1. P. 43–49.
45. Yakushov V.D., Sheftel B.I. Is there a relationship between the Chitty Effect and the types of population dynamics? // *Doklady Biological Sciences*. 2020. V. 492, № 1. P. 89–92. <https://doi.org/10.1134/S0012496620030084>
46. Young R.L., Sweeney M.J., Badyaev A.V. Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews. *Functional Ecol.* 2010. Vol. 24. P. 556–565. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01664.x>
47. Zazhigin V.S., Voyta L.L. Northern Asian Pliocene–Pleistocene beremendiin shrews (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae): a description of material from Russia (Siberia), Kazakhstan, and Mongolia and the paleobiology of Beremendia. *J. Paleontol.* 2019. Vol. 93. No. 6. P. 1234–1257. <https://www.jstor.org/stable/48572822>
48. Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D. et al. Developmental regulation of skull morphology II: Ontogenetic dynamics of covariance. *Evol. Develop.* 2006. Vol. 8. No. 1. P. 46–60. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.05074.x>
49. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Third edition. London, Cambridge: Elsevier. Acad. Press, 2026. 500 p.

Сведения об авторах

About the authors

Алексей Геннадьевич Васильев — д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: vag@ipae.uran.ru
<https://orcid.org/0000-0002-5062-7288>

Aleksei G. Vasil'ev — Dr. of Sci. in Biology, professor, Head of Laboratory Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation
e-mail: vag@ipae.uran.ru
<https://orcid.org/0000-0002-5062-7288>

Ирина Антоновна Васильева — д-р биол. наук. Ведущий научный сотрудник. Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: via@ipae.uran.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4903-3212>

Irina A. Vasil'eva — Dr. of Sci. in Biology, Leading Researcher, Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation,
e-mail: via@ipae.uran.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4903-3212>

Сведения об авторах

Татьяна Петровна Коурова — старший инженер. Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: kourova@ipae.uran.ru

Михаил Владимирович Чибирик — канд. биол. наук. Старший научный сотрудник. Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: chibiryak@ipae.uran.ru.
<https://orcid.org/0000-0003-1262-9343>

Поступила в редакцию 20.03.2026

После доработки 08.06.2026

Принята к публикации 12.06.2026

About the authors

Tatyana P. Kourova — Senior Engineer, Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation
e-mail: kourova@ipae.uran.ru

Mikhail V. Chibiryak — PgD. 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: chibiryak@ipae.uran.ru.
<https://orcid.org/0000-0003-1262-9343>

Received March 20, 2026

Revised June 8, 2026

Accepted June 12, 2026

УДК 599.742.21

DOI: 10.7868/S3034545626060071

Original Article

The Relative Abundance and Population Dynamics of the Brown Bear (*Ursus arctos*) in the Southeastern Sikhote-Alin Mountains (Russian Far East)

G.P. Salkina^{1, *}, S.A. Kolchin^{2,3}, N.Ya. Poddubnaya⁴

¹Joint Directorat of L. G. Kaplanov Lazovsky State Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Lazo, Russian Federation

²Institute of Water and Ecology Problems, Far East Branch, RAS, Khabarovsk, Russian Federation

³Udege Legend National Park, Roschino, Russian Federation

⁴Cherapovets State University, Cherepovets, Russian Federation

*e-mail: tpsrus@yandex.ru

Abstract. Long-term monitoring programs conducted across Russian protected areas under standardized methodological protocols enable reliable assessments of population status – even for elusive and rarely encountered species. In the southeastern Sikhote-Alin Mountains, the brown bear (*Ursus arctos*) occupies the southeastern periphery of its current range and serves as a key focal species for monitoring. Two adjacent protected areas – the Lazovsky State Nature Reserve (LSNR; 1210 km²) and Zov Tigra National Park (ZTNP; 833 km²) – provide a unique opportunity to examine temporal trends in occurrence and population dynamics of brown bear across contrasting landscapes. We analyzed long-term temporal dynamics of brown bear encounters in the LSNR (1960–2023) and ZTNP (2015–2023), complemented by Relative Abundance Index (RAI) estimates derived from camera-trap data (2012/2015–2023). RAI was defined as the number of independent bear records per 100 camera-days, a widely accepted metric for non-invasive population monitoring.

During the overlapping monitoring period (2015–2023), the mean annual number of bear encounters was significantly higher in the ZTNP (2.0 ± 0.69 encounters/year) than in the LSNR (1.0 ± 0.70 encounters/year; $t = 2.63$, $df = 16$, $p = 0.018$). Similarly, the RAI in the ZTNP (1.23 ± 0.65) was an order of magnitude greater than that in the LSNR (0.12 ± 0.06 ; $t = -3.77$, $df = 18$, $p < 0.001$). These disparities are likely attributable to differences in habitat quality: ZTNP encompasses a substantially larger area of optimal brown bear habitat, characterized by high-elevation terrain dominated by dark coniferous forests and extensive, productive berry-producing shrublands, which support higher food availability and foraging opportunities, as well as typical hibernation sites.

The recolonization of the tiger (*Panthera tigris*) in the LSNR following its mid-20th century population collapse (1940s–1960s) did not result in detectable changes in brown bear encounter rates. No evidence of active predation or direct competition between brown bears and tigers was observed in either study area. Instead, interspecific interactions appear to be primarily commensal, with brown bears frequently scavenging from tiger preys – a behavior documented across the Russian Far East.

Human–brown bear conflicts in the southeastern Sikhote-Alin region are exceptionally rare. This is likely due to the combination of naturally low bear densities, low human population density, and the strict protection status of both sites, which prohibit all forms of hunting and minimize anthropogenic disturbance. The effectiveness of this protected area network underscores its critical role in sustaining viable populations of brown bear.

Keywords: Brown bear, Lazovsky State Nature Reserve, population dynamics, Sikhote-Alin Mountains, relative abundance, *Ursus arctos*, Zov Tigra National Park

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

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

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

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

Acknowledgements. The authors are grateful to the Russian Geographical Society for supporting our research. For assisting with our work, we are also grateful to the staff of the Lazovsky State Nature Reserve and Zov Tigra National Park, members of the Tiger Protection Society. The authors also thank Dmitri Pavlov for help with English proofreading.

For Citation: Salkina G.P., Kolchin S.A., Poddubnaya N.Ya. The Relative Abundance and Population Dynamics of the Brown Bear (*Ursus arctos*) in the Southeastern Sikhote-Alin Mountains (Russian Far East). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 100–110. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060071>

DOI: 10.7868/S3034545626060071

Оригинальная статья

Относительное обилие и динамика популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) на юго-востоке Сихотэ-Алиня (Дальний Восток России)

Г.П. Салькина^{1,*}, С.А. Колчин^{2,3}, Н.Я. Поддубная⁴

¹Объединённая дирекция Лазовского государственного природного заповедника им. Л.Г. Капанова и национального парка “Зов тигра”, с. Лазо, Российская Федерация

²Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, Российская Федерация

³Национальный парк “Удэгейская легенда”, с. Рощино, Российская Федерация

⁴Череповецкий государственный университет, Череповец, Российская Федерация

*e-mail: tpsrus@yandex.ru

Аннотация. Долгосрочные программы мониторинга, осуществляемые на особо охраняемых природных территориях России по единообразным методическим протоколам, позволяют оценивать состояние популяций даже скрытных и редко встречающихся видов млекопитающих. В юго-восточной части гор Сихотэ-Алиня к таким видам относится бурый медведь (*Ursus arctos*), занимающий здесь юго-восточную окраину своего современного ареала. Исследования в двух соседних резерватах — Лазовском государственном природном заповеднике (ЛГПЗ; 1210 км²) и национальном парке “Зов Тигра” (НПЗТ; 833 км²) — позволили оценить временные тенденции в частоте встречаемости и динамике численности этого вида на участках с различным ландшафтом. Мы проанализировали многолетнюю динамику встреч бурого медведя в ЛГПЗ (1960–2023 гг.) и НПЗТ (2015–2023 гг.), а также индексы его относительного обилия (RAI), полученные с помощью фотоловушек (2012/2015–2023 гг.). Показатель RAI широко используется для неинвазивного мониторинга популяций диких животных и определяется как число независимых регистраций на 100 фотоловушко/суток. В течение смежного периода мониторинга (2015–2023 гг.) среднегодовое количество встреч с бурым медведем было выше в НПЗТ (2.0 ± 0.69 встреч/год), в то время как в ЛГПЗ оно составило 1.0 ± 0.70 встреч/год ($t = 2.63$, $df = 16$, $p = 0.018$). Показатель RAI в НПЗТ (1.23 ± 0.65) на порядок превышает таковой в ЛГПЗ (0.12 ± 0.06 ; $t = -3.77$, $df = 18$, $p < 0.001$). Выявленные различия можно объяснить неоднородностью ландшафта: НПЗТ включает в себя гораздо большие площади оптимальных местообитаний бурого медведя, характеризующихся высокими горами с обширными массивами темнохвойных лесов и ягодников, что обеспечивает обилие пищевых ресурсов и наличие стадий для устройства берлог.

Повторное заселение тигром (*Panthera tigris*) территории ЛГПЗ и дальнейший рост его численности после кризиса популяции в 1940–1960-х гг. не отразились на динамике встречаемости бурого медведя. Активное взаимное хищничество и конкуренция между этими видами в районе исследований не выявлены. В спектре их отношений, вероятно, преобладает комменсализм со стороны бурого медведя — поведение, типичное для этих животных на Дальнем Востоке России. Конфликты бурого медведя и человека на юго-востоке Сихотэ-Алиня крайне редки, что, по-видимому, связано с естественно низким обилием бурого медведя, сравнительно низкой плотностью местного населения, а также относительно строгим режимом охраны ЛГПЗ и НПЗТ, минимизирующим охоту и иное антропогенное воздействие.

Ключевые слова: бурый медведь, динамика популяции, Лазовский государственный природный заповедник, национальный парк “Зов тигра”, относительное обилие, Сихотэ-Алинь, *Ursus arctos*

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

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

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

Вклад авторов. Концепция статьи – СГП, КСА, ПНЯ; анализ данных литературы – СГП, КСА, ПНЯ; анализ экспериментальных данных – СГП, КСА, ПНЯ; статистический анализ и работа с рисунками – СГП; написание, рецензирование и редактирование – СГП, КСА, ПНЯ.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Русскому географическому обществу за поддержку нашего исследования. Мы также благодарны сотрудникам Лазовского государственного природного заповедника и национального парка “Зов тигра”, членам Общества защиты тигра за помощь в работе. Авторы выражают признательность Дмитрию Павлову за вычитку текста рукописи на английском языке.

Ссылка для цитирования: Салькина Г.П., Колчин С.А., Поддубная Н.Я. Относительное обилие и динамика популяции бурого медведя (*Ursus arctos*) на юго-востоке Сихотэ-Алиня (Дальний Восток России) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 6. С. 100–110 (in Eng.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060071>

The brown bear (*Ursus arctos*) is widely distributed across Russia and is classified as a game species throughout most of its range (Bears..., 1993). In southern Primorye, at the southeastern limit of its current distribution, the brown bear persists in the Sikhote-Alin and Manchurian-Korean mountain systems (Bromlei, 1965; Yudin, 1993). Habitat conditions in this region are exceptionally heterogeneous, shaped by a complex interplay of natural factors – including altitudinal gradients, proximity to the sea coast, and extensive lowland plains – and anthropogenic influences such as land-use change and infrastructure development. The mosaic of forest types, characterized by the ecotonal overlap of boreal and nemoral biota, supports a rich diversity of plant and animal communities.

Despite this ecological complexity, objective, long-term data on brown bear population size and demographic trends in the region remain critically scarce. For the southeastern Sikhote-Alin region – where the Lazovsky State Nature Reserve (LSNR) and Zov Tigra National Park (ZTNP) are located – available population estimates are limited to sporadic, localized surveys conducted primarily within LSNR (Khrantsov, 1993; Laptev et al., 1995). The paucity of reliable data is partly attributable to the bear’s hibernation biology: traditional winter track surveys, widely used for other terrestrial mammals, are ineffective during the extended period of inactivity.

The advent of camera trapping has substantially enhanced the capacity for non-invasive, quantitative

monitoring of mammalian populations. Concurrently, many Russian protected areas maintain long-term observational records under the Letopis’ Prirody (Chronicles of Nature) program, which document visual encounters and indirect signs of presence (e.g., scat, tracks, feeding remains). Although these data are subject to observer bias and imperfect detection, they have been shown to capture meaningful long-term population trends when analyzed with appropriate statistical methods (Harris, 1986; Filonov, 1989; Smirnov, Miquelle, 1999; Salkina, Eremin, 2017).

In this study, we assess the relative abundance and population dynamics of the brown bear in the southeastern Sikhote-Alin Mountains, using LSNR and ZTNP as focal study sites. By integrating historical “Letopis’ Prirody” records with contemporary camera-trap data, we aim to provide a more comprehensive and empirically grounded understanding of brown bear population trends in this ecologically and conservationally significant region.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The research was conducted in the southeast of the Sikhote-Alin Mountains in the LSNR and ZTNP, which are located in the basins of neighboring rivers (Fig. 1). The LSNR was organized in 1935 (initially called the Sudzukhinsky branch of the Sikhote-Alin

Reserve), but was temporarily dissolved from 1951 to 1957. Its present area is 1210 km². The ZTNP was created in 2007 on an area of 833 km². In 2014, the LSNR and ZTNP were merged administratively. Hunting, logging, mining, and any other activities that transform the wildlife habitat are prohibited on their territories. Tourism activities are carried out in the ZTNP, mainly in the form of hiking and driving routes in the recreational zone, where campsites are also equipped. In LSNR, tourism is developing mainly around the sea bays.

The study area belongs to the mixed conifer-broadleaf and broadleaf forest zone (Kolesnikov, 1955). The LSNR is situated in the interfluvium of the Kievka and Chernaya rivers (43°23' N – 42°49' N, 133°42' E – 134°12' E) and borders the Sea of Japan to the southeast (Fig. 1). The Zapovedny ridge runs across its territory, informally dividing it into a coastal (marine) part and a sub-continental part. These topographic features shape the abiotic conditions, especially because of the differing influence of the sea. Most notably, they cause variations in precipitation amounts and in the structure of plant associations (Poddubnaya, Kolomiitsev, 2016).

The average elevation of the mountains in the LSNR is 500–700 m above sea level, with isolated peaks reaching 1200–1400 m. Slopes have an average steepness of 20°–25°. Near the seashore, oak forests (*Quercus mongolica*) dominate the mountain slopes, whereas in the central part of the LSNR the forests are primarily composed of Korean pine (*Pinus koraiensis*) with a substantial admixture of broadleaf species. At higher elevations the fir-spruce forests (*Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *P. koraiensis*) and the alpine tundra zone occur. Mixed conifer-broadleaf formations exhibit the highest biodiversity, despite the fact that portions of this zone have been affected by fires and logging. River valleys are dominated by elm (*Ulmus japonica*) and ash (*Fraxinus mandshurica*) forests. The reserve's periphery is mainly covered by secondary young stands of birch (*Betula platyphylla*), aspen (*Populus tremula*), and oak.

The ZTNP is located to the northeast of the LSNR (43°44' N – 43°21' N, 133°58' E – 134°26' E) (Fig. 1). Its territory includes both the eastern (coastal) and western (continental) macro-slopes of the Sikhote-Alin ridge. The eastern macro-slope site mainly covers the basin of the middle and upper reaches of the Milogradovka River, while the western macro-slope encompasses the upper-reach basin of the Ussuri River.

The eastern part of ZTNP is removed from the sea and, in terms of natural conditions, is similar to the sub-continental portion of the LSNR. Here, rocky canyons and slopes with steepness up to 20°–35° are common. The western macro-slope site is characterized by more gently undulating topography, with average slope steepness of 15°–20° in the mountains and 5°–10° in the Ussuri valley. Moving away from the main Sikhote-Alin ridge, mountains of 300–500 m above sea level

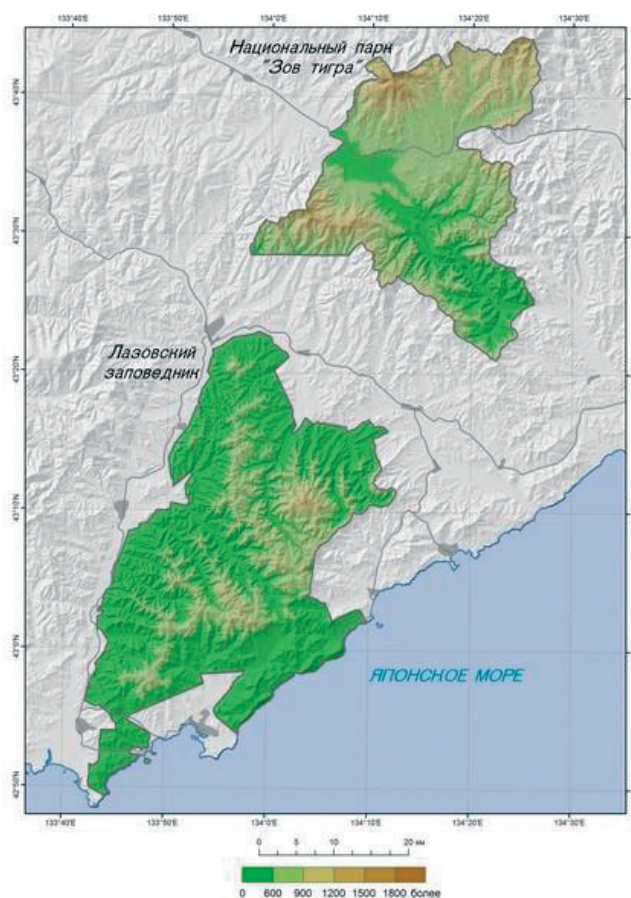


Fig. 1. Study area

Рис. 1. Район исследования

predominate, whereas near the principal watershed the mountains reach elevations of 1470–1855 m (Bersenev, 2014). Consequently, the LSNR has a smoother relief (Fig. 1). Only seven peaks in the LSNR exceed 1000 m above sea level, whereas the ZTNP contains 56 such peaks (Bersenev, 2011).

The ZTNP is dominated by dark coniferous forests of fir and spruce, dwarf pine (*Pinus pumila*) alpine tundra, and areas of berry thickets (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. microcarpum* and *Lonicera edulis*). These habitats are among the most preferred by the brown bear in the region, primarily providing the necessary food resources and sites for hibernation (Bromley, 1965; Yudin, 1993). The areas of mixed conifer-broadleaf and broadleaf forests in the ZTNP are considerably smaller.

Recordings of visual encounters and signs of activity

In accordance with the standard Letopis' Prirody, brown bear observations in the study area were documented by completing "Animal Encounter and Track Records" and "Animal Death Records". Such records for brown bears have been compiled in the LSNR since

1960, and in the ZTNP since 2015. “Tracks” included not only paw prints on the ground but also other signs of bear activity (scat, feeding signs, marks on trees). In addition to brown bears, the Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*) inhabits the study area. Both species differ clearly in external characteristics, including the configuration and size of the plantar calluses on the fore and hind feet (Bromlei, 1965), which helps minimize errors in species identification during visual encounters, photo recordings, and track detections. The LSNR archive for the period from 1960 to 2023 contains 99 brown bear records cards, 48 of which describe visual encounters and 51 describe signs of bear activity. The ZTNP archive for the period 2015–2023 contains 18 brown bear encounter cards and one record of bear tracks.

Camera trap recordings

Camera trap monitoring of large carnivores, which collected data on brown bears, was conducted in the LSNR from 2012 to 2023 and in the ZTNP from 2015 to 2023. Bushnell automatic digital cameras were installed in areas where animals were most likely to appear: opposite their markings, which were primarily trees and rock outcrops. Camera traps were deployed at a density of one to two cameras per 50 km². We used the Relative Abundance Index (RAI) as the primary indicator of relative abundance: the number of photo recordings per 100 camera-days (Rovero et al., 2014). One independent records was defined as the passage of one animal or family group in front of the camera trap with a minimum interval of 30 minutes between successive detections of the same individuals (Salkina et al., 2022; Kolchin et al., 2025).

In the study area, the first brown bears begin to leave their dens in March and primarily throughout November gradually cease activity, entering hibernation.

Consequently, we analyzed camera trap data collected from March through November inclusive. During this period, 39414 camera-days were recorded in the LSNR and 13456 camera-days in the ZTNP.

Data analysis

Using MS Excel 2010, we calculated the mean values of visual encounters, track encounters, RAI, and their confidence intervals. The same program was used to fit regression equations. To examine linear trends in the number of encounters, we also analyzed their natural logarithms. In this case, the coefficients of the arguments in the regression equations reflect the rate of increase/decrease in population size. The reliability of determination/approximation (R^2) indicates the magnitude of the linear trend (0 = weak correlation, 1 = strong correlation).

In Statistica 64 (Statsoft, 2010, USA) we used the Nonparametric Statistics module to compute Spearman’s correlation coefficient (R). The same software was employed to compare mean RAI values among different study sites using Student’s t -test for independent samples. In all cases the significance level (p) was set at ≤ 0.05 .

RESULTS

In the LSNR, an average of 2 ± 0.65 brown bear encounters were recorded per year between 1960 and 2023 (Fig. 2). The linear trend for this indicator remained unchanged over the study period. During this same period, four brown bear litters with cubs (0+) were encountered in the LSNR and adjacent territory (Table 1). Bear deaths were recorded twice. In one case, the cause remained unknown; in the other, poachers killed the bear.

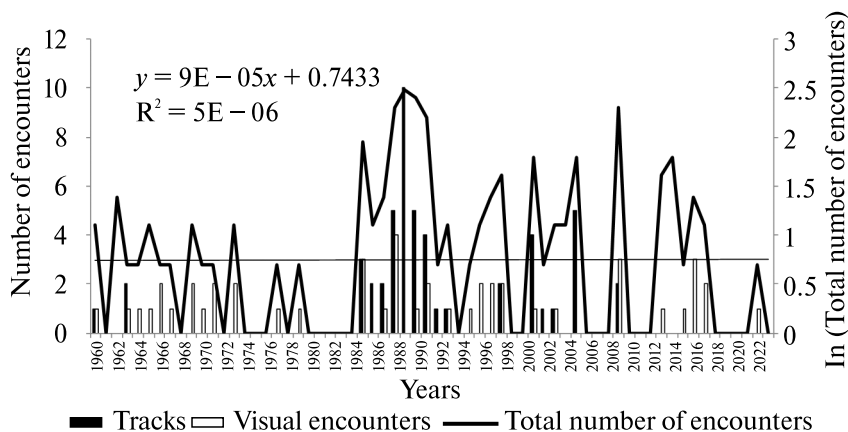


Fig. 2. Dynamics of brown bear encounters and their tracks, and the total number of encounters and its linear trend in the LSNR and in the adjacent area in 1960–2023

Рис. 2. Динамика встреч бурых медведей и их следов, а также общее количество встреч и их линейный тренд в ЛГПЗ и на прилегающей территории в 1960–2023 годах

Table 1. Brown bear litter encounters in the LSNR and ZTNP according to encounter records cards in 1960–2023**Таблица 1.** Встречи с выводками бурого медведя в ЛГПЗ и НПЗТ по данным карточек учета встреч за 1960–2023 годы

Study site	Year	Number of cubs
LSNR	1963	1
	1990	3
	2013	1
	2022	2
	Mean	1.75 ± 0.94
ZTNP	2014	2
	2014	2
	Mean	2

Twelve times, brown bear tracks were recorded in winter (12% of the total number of track detections): in 1984–1985 ($n = 3$), 1989–1990 ($n = 3$), 1987–1988 ($n = 2$), 2004–2005 ($n = 2$), 1988–1989 ($n = 1$), and 1994–1995 ($n = 1$). In early December 2005, an adult male brown bear followed the tracks of a female tiger for at least 7 km.

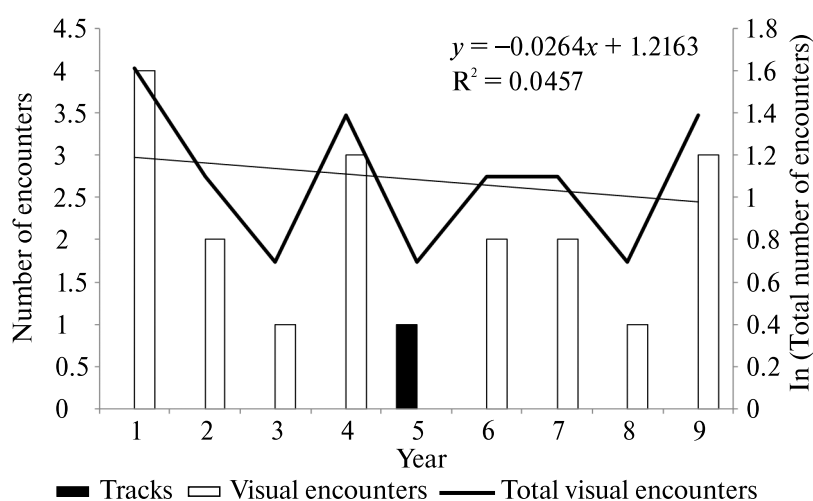
During the study period, only one human fatality in an encounter with a brown bear was recorded in the LSNR. In August 2015, an adult male attacked a group of two people who had illegally entered the protected area. The bear killed and ate one of them and wounded the other. An investigation into the incident revealed that the attack was most likely provoked by the victims, who were carrying firearms.

In the ZTNP, an average of 2 ± 0.69 brown bear encounters were recorded per year during the period 2015–2023. There was a slight decrease in the number of encounters during the study period, but no statistically significant trend was observed (Fig. 3). Litters were recorded twice in this area (Table 1). The number of brown bear encounters for the same period in the LSNR averaged 1 ± 0.70 . The correlation between encounters in the ZTNP and the LSNR for this period was insignificant. The number of encounters in the ZTNP was higher at a statistically significant level ($t = 2.63$, $df = 16$, $p < 0.018$). The average litter size was also higher here, but this was not statistically confirmed.

In the LSNR from 2013 to 2023, brown bears were recorded by camera traps 40 times with an average RAI of 0.12 ± 0.06 records per 100 camera-days. No change in the linear trend of this indicator was noted over this period (Fig. 4). Camera traps recorded family groups with cubs (0+) twice and a 2.5-year-old independent bear once (Table 2). On average, the interannual RAI for cubs and young independent individuals in the LSNR was 0.01 ± 0.02 .

In the western (sub-continental) part of the LSNR, RAI was on average twice as high as in the eastern (coastal) part (0.16 ± 0.09 and 0.08 ± 0.13 ; Fig. 5), but this difference was not statistically confirmed.

In the ZTNP, bears were recorded by camera traps 154 times between 2015 and 2023, with an average RAI of 1.23 ± 0.65 . This indicator showed an annual upward trend of approximately 19% (Fig. 4). Family groups of cubs (0+) and yearlings (1+) were recorded twice each, as were three independent young 2.5-year-olds (Table 2). The average annual RAI for female-associated young and independent young bears was 0.09 ± 0.16 .

**Fig. 3.** Dynamics of brown bear encounters and their tracks, and the total number of encounters and its linear trend in the ZTNP in 2015–2023**Рис. 3.** Динамика встреч бурых медведей и их следов, а также общее количество встреч и их линейный тренд в НПЗТ в 2015–2023 годах

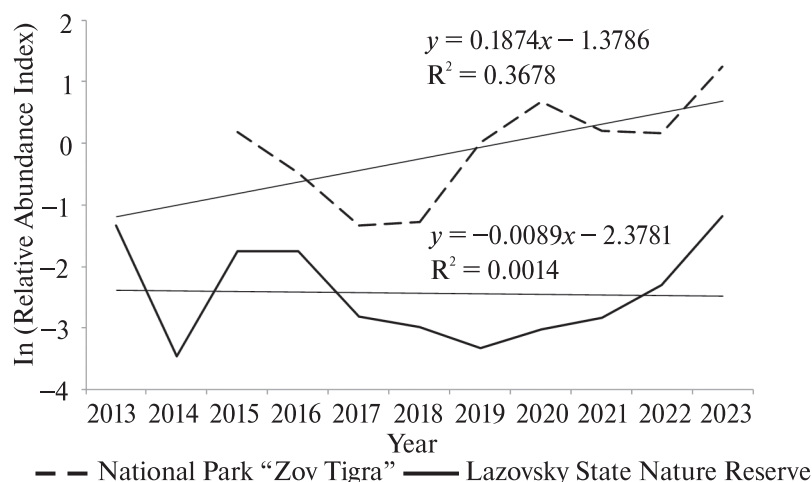


Fig. 4. Dynamics of the relative abundance index (RAI) of brown bears and its linear trend in the LSNR and ZTNP in 2013–2023 according to camera trap data

Рис. 4. Динамика индекса относительного обилия (RAI) бурого медведя и ее линейный тренд в ЛГПЗ и НПЗТ в 2013–2023 годах по данным фотоловушек

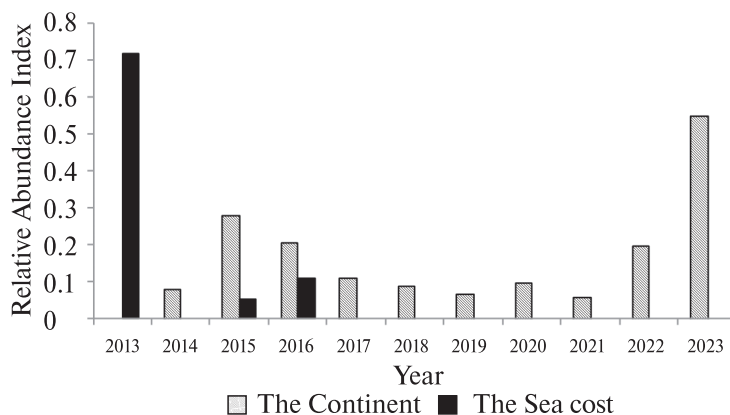


Fig. 5. Dynamics of the relative abundance index (RAI) of brown bears in the sub-continental part and on the seacoast of the LSNR in 2013–2023

Рис. 5. Динамика индекса относительного обилия (RAI) бурого медведя в субконтинентальной части и на побережье ЛГПЗ в 2013–2023 годах

For the western part of the ZTNP (western macro-slope of the Sikhote-Alin), the average RAI was 2.45 ± 2.51 , while for the eastern part (eastern macro-slope of the Sikhote-Alin), this indicator was 0.84 ± 0.50 (Fig. 6). Despite the significant differences, they were not confirmed statistically.

The interannual RAI values in the ZTNP were significantly higher than in the LSNR ($t = -3.77$, $df = 18$, $p < 0.001$; Fig. 4). A positive correlation was found between these parameters ($R = 0.67$, $p = 0.048$). Although the average RAI value for female-associated young and independent young bears in the ZTNP was 9 times

higher than in the LSNR, this difference was not statistically confirmed due to the numerous zero values. Overall, the number of photographed young in the ZTNP was almost twice as high as in the LSNR, despite the longer period of using camera traps in the LSNR. According to camera trap data, the average litter size with cubs (0+) in the LSNR was slightly higher than in the ZTNP, although no family groups with yearlings (1+) were observed in the LSNR. Meanwhile, in the ZTNP, the average litter size with yearlings exceeded that of families with cubs (Table 2).

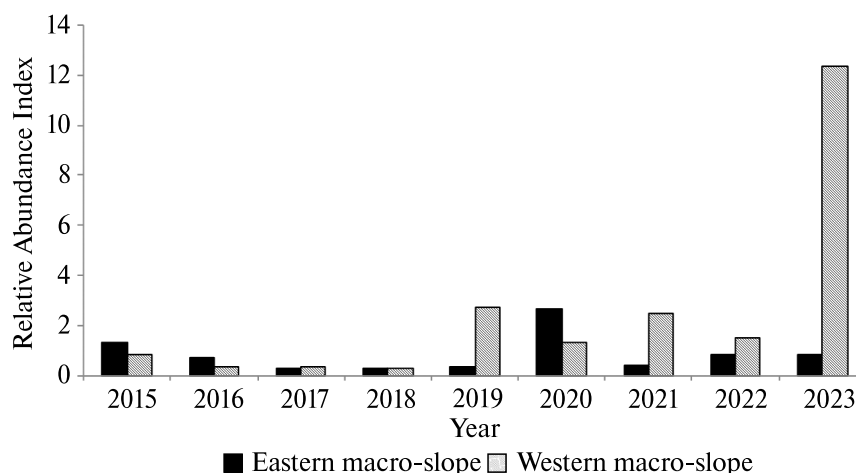


Fig. 6. Relative abundance index (RAI) of brown bear on the eastern (Milogradovka and Pasechnaya Rivers) and western (Ussuri River) macro-slopes of Sikhote-Alin within the territory of the ZTNP in 2015–2023

Рис. 6. Индекс относительного обилия (RAI) бурого медведя на восточном (реки Милоградовка и Пасечная) и западном (река Уссури) макросклонах Сихотэ-Алиня на территории НПЗТ в 2015–2023 годах

Table 2. Encounters of cubs and young independent individuals (up to 3 years) of brown bears in the LSNR and ZTNP according to camera trap data in 2013–2023.

Таблица 2. Встречи медвежат и молодых самостоятельных особей (до 3 лет) бурого медведя в ЛГПЗ и НПЗТ по данным фотоловушек в 2013–2023 годах.

Study site	Year	Number and age of young		
		0+	1+	2+
LSNR	2013	2	0	0
	2016	1	0	0
	2018	0	0	1
	Mean	1.75 ± 0.99	0	1
ZTNP	2019	3	0	0
	2020	0	3	0
	2020	0	0	2
	2020	1	0	0
	2020	0	2	0
	2021	1	0	0
	2021	0	0	1
	Mean	1.67 ± 1.31	2.5 ± 0.99	1.5 ± 0.99

DISCUSSION

The frequency of annual encounters with brown bears in the LSNR and its surroundings is inconsistent. In some years, encounters are relatively numerous, while in others they are not recorded at all. However, camera traps have recorded brown bears every year from 2013 to 2023. Recordings of family groups of brown bears are extremely rare in the LSNR.

The increase in brown bear records in the LSNR since 1985 is partly explained by the growing proportion of qualified observers among the Reserve staff, who began recording not only visual encounters but also signs of bear activity. Furthermore, since same period, brown bear activity has increased in winter, driven by abundant crops of oak acorns and Korean pine nuts, and low snow cover that delays the onset of hibernation (Salkina, 2011).

Overall, no significant trend in the number of brown bear encounters in the LSNR was observed from 1960 to 2023. The lack of substantial changes in brown bear numbers is also supported by the RAI dynamics from 2013 to 2023. However, during the same period from 1960 to 2023, changes in the frequency of encounters with some other carnivorous species in the LSNR have occurred (Salkina, Eremin, 2017). For example, as the tiger population gradually re-established itself in the LSNR following a prolonged depression in the 1940s–1960s, the number of wolves (*Canis lupus*) decreased and, since 2012, wolves have not been recorded in the LSNR. This, in turn, has led to an increase in the numbers of lynx (*Lynx lynx*), the Far Eastern leopard cat (*Prionailurus euptilura*), the Asian badger (*Meles leucurus*), and the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). In contrast, the population of the red fox (*Vulpes vulpes*) decreased and then stabilized. All these shifts in the abundance of carnivores within the studied area appear not to have had a noticeable impact on the brown bear population dynamics. During the study period, no cases of brown bear mortality due to tiger attacks were recorded here, whereas the more numerous and smaller Asiatic black bear was a common prey item for tiger (Khramtsov, 1993; our data).

However, it is known that even in areas with a higher abundance of brown bears, their proportion among tiger prey is relatively low (Tkachenko, 2012; Seryodkin et al., 2018). Along with the physical attributes that enable adult brown bears to successfully confront tigers, adaptation to hibernation in hard-to-reach mountainous areas within the dark coniferous forest zone also reduces the availability of brown bears to tigers during the inactive winter period (Seryodkin et al., 2018).

In the ZTNP from 2015 to 2023, brown bear encounters occurred every year with a slight downward trend. In contrast, the RAI showed an increase, which most likely reflects the actual dynamics of the bear's abundance, as the use of camera traps eliminates the influence of subjective factors. The tiger group in the ZTNP also appears not to have had a significant impact on brown bear numbers. The rise in the relative abundance can be explained in part by the positive effects of the enhanced protection regime established after the creation of the ZTNP. In the future, stabilization of the brown bear population in this area can be expected, with natural factors likely becoming the dominant influence on its dynamics.

Records of litters and young independent brown bears in the ZTNP did not occur every year. The low population density and, consequently, the infrequent records of young individuals may also explain the fact that, contrary to the population's reproductive characteristics, camera trap data showed that the average number of yearlings (1+) in litters was higher than that of cubs (0+).

Thus, our data confirm that the brown bear population density in the study area, located near the southeastern edge of the species' range, is relatively low. For the LSNR, an average population density of 0,01–0,08 individuals per 1000 ha was previously reported for this species (Laptev et al., 1995). The low abundance of brown bears in the southeastern Sikhote-Alin Mountains was also noted by Bromlei (1965), who studied the biotopic distribution of two bear species in the region under study. For the coastal part of the LSNR (the mouths of the Kievka and Chernaya rivers), he reports a records ratio of brown bear to Asiatic black bear of 1:5/3, and for the entire LSNR area — 1:20. At the same time, for a section of the Sikhote-Alin Nature Reserve located much farther north on the eastern macro-slope of the ridge, this ratio was 1:5 (Bromlei, 1965). For the same area, Nesterov (2005) reports brown bear population densities of 1.8–5.1 individuals per 1000 ha.

The significant predominance of the Asiatic black bear in the LSNR — a southern-origin species and a typical for the fauna of Korean pine–broadleaf forests — compared to the brown bear, is also confirmed by our data. Over the entire study period, the records ratio of these species in the LSNR was 16:1, and according to camera trap data, 21:1. Meanwhile, in the ZTNP area,

the frequency of camera trap detections of Asiatic black and brown bears was nearly equal — 0,8:1, while the ratio of visual records was 3:1 (our unpublished data). Thus, these data also confirm an increase in brown bear population density as one moves from the LSNR to the ZTNP and further north.

Despite the proximity of our study sites, records of brown bears in the ZTNP occurred twice as frequently as in the LSNR. The RAI for this species in the ZTNP (1,23) was an order of magnitude higher than in the LSNR (0,12). This is undoubtedly related to the heterogeneity of the landscape in the LSNR and the ZTNP. In the LSNR, the area of the best brown bear habitats for the Sikhote-Alin region — mountainous areas with boreal dark coniferous forests — is significantly smaller than in the ZTNP. In the LSNR, such habitats are concentrated primarily in its subcontinental part, where the RAI for brown bears was higher than near the sea-coast. In the ZTNP, the most typical habitats of the brown bear are more widespread on the western macro-slope and near the axial watershed of the Sikhote-Alin ridge, where the RAI was also higher than on the eastern macro-slope. However, these differences did not achieve statistical significance due to small sample sizes and considerable data variability. The higher quality of brown bear habitats in the ZTNP compared to the LSNR is also supported by the described ratio of records of the two bear species in these areas.

For the southwestern edge of Primorsky Krai (the Land of the Leopard National Park), where coniferous-broadleaf and oak forests predominate, the RAI value obtained for the brown bear in 2018–2019 (0.296) (Sedash, Darman, 2020) was slightly higher than in the LSNR, but significantly lower than that for the ZTNP. This further confirms that brown bears strongly prefer higher altitude mountain areas with boreal forests.

The identified positive correlation between the RAI in the LSNR and ZTNP suggests the presence of a factor that similarly affects the population dynamics of the brown bear in the two study areas. This factor is most likely the productivity of Mongolian oak and Korean pine (Salkina, 2011), whose acorns and nuts are the brown bear's primary autumn food source, contributing to fat accumulation, successful hibernation, and offspring survival.

Although the brown bear is present in the tiger's diet (Bromlei, 1965; Tkachenko, 2012; Seryodkin et al., 2018), the latter's predation does not have a significant impact on the brown bear population (Yudin, 1993), which is also supported by our data. Furthermore, adult male brown bears often follow tigers' tracks, feeding on the remains of their prey (Kostoglod, 1981; Seryodkin et al., 2018; our data). In the LSNR, direct confrontations between these species are rarely recorded (Khramtsov, 1993; our data), which may be a consequence of the low brown bear abundance in this area.

The human impact on the studied brown bear populations is likely insignificant, which is due to the special protection regime in the LSNR and ZTNP, the relative inaccessibility of its habitats, and the naturally low population density near the southeastern boundary of its range.

CONCLUSION

The number of recordings by camera traps per 100 camera-days has long proven to be one of the most objective indicators of relative species abundance. The interannual dynamics of the number of visual records and signs of activity can also reflect the processes occurring in the brown bear population. This is supported by similar patterns in its dynamics, which we identified using two different methods.

In the LSNR, no significant trends in changes in brown bear abundance were observed, both when analyzing the frequency of encounters and signs of activity over a 64-year period and when analyzing camera trap data over an 11-year period. In the ZTNP, according

to RAI analysis, a slight increase in abundance was observed over a seven-year period.

The brown bear inhabiting the southeastern Sikhote-Alin Mountains, where it has a naturally low population density, does not exhibit clear antagonistic relationships with another major predator — the tiger. This is supported by the fact that the tiger's recolonization of the southeastern Sikhote-Alin and the subsequent positive population dynamics did not have a noticeable impact on the brown bear's abundance. Most likely, the main form of interaction between these species is commensalism by the brown bear, manifested in the use of tiger's prey remains.

In the ZTNP, due to natural conditions, a wider range of optimal brown bear habitats is represented compared to the LSNR. After the establishment of a special protection regime, the abundance of this species increased. This fact confirms the relevance of timely designation of this territory as a specially protected area: in the context of rapidly changing global landscapes, threats to wildlife populations have significantly increased. Populations of species inhabiting marginal parts of their range are particularly vulnerable.

REFERENCES

1. Bersenev Yu.I. General information about the territory of the Zov Tigra National Park. Fauna of the Zov Tigra National Park. Vladivostok. 2011. P. 4–8. [in Russ.]
2. Bersenev Yu.I. Relief. Zov Tigra National Park. Vladivostok: Dalnauka. 2014. P. 27–30 [in Russ.]
3. Bromlei G.F. Bears of the south Far East of the USSR. M.: Nauka. 1965. [in Russ.].
4. Brown bear. Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Distribution, ecology, use and protection. M.: Nauka. 1993. P. 21–419.
5. Filonov K.P. Ungulates and large carnivores in protected areas. Moscow: Nauka. 1989. 256 p. [in Russ.]
6. Harris R.B. Reliability of trend lines obtained by variable counts. Journal of Wildlife Management. 1986. V. 50(1). P. 165–171.
7. Khramtsov V.S. On the bear-tiger relations in the spurs of Zapovedniy Ridge. Bears of Russia and adjacent countries — state of populations. Proceedings of the 6th Conference of Specialists, studying bears, Central Forest Reserve, Tver oblast, Russia, 6–11 Sept. 1993. V. 2. Moscow. 1993. P. 70–72. [in Russ.]
8. Kolesnikov B.P. Essay on the Vegetation of the Far East. Khabarovsk: Khabarovskoye knizhnoye izdatel'stvo. 1955. 106 p. [in Russ.]
9. Kolchin S.A., Oleynikov A.Y., Volkova E.V., Salkina G.P. Activity patterns of the Asiatic black bear in the Russian Far East based on camera-trap data. Ursus 2025(36e6). P. 1–16. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-23-00024R1>
10. Kostoglod V.E. Experience of a long-term tracking of insomniac brown bear in the Sikhote-Alin. Byull. Mosk. O-va Ispytat. Prir., Otd. Biol. 1981. V. 86(1). P. 3–12. [in Russ.]
11. Laptev A.A., Makovkin L.I., Medvedev V.N., Salkina G.P., Sundukov Yu.N. Cadastre of terrestrial vertebrates of the Lazovsky State Nature Reserve. Vladivostok: Dalnauka. 1995. 52 p. [in Russ.]
12. Nesterov D.A. Bears. Structural organization and dynamics of natural complexes of the Sikhote-Alin Biosphere Reserve. Vladivostok: Primpoligrafkombinat. 2005. P. 206–213. [in Russ.]
13. Poddubnaya N.Ya., Kolomiitsev N.P. The role of mammals in forest ecosystems of the South-Eastern Sikhote-Alin. Cherepovets: ChSU. 2016. 253 p. [in Russ.]
14. Rovero F., Martin E., Rosa M., Ahumada J.A., Spitale D. Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data. PLoS ONE. 2014. 9: e103300. doi: 10.1371/journal.pone.0103300.
15. Salkina G. The Tiger and its relations with other species in South Sikhote-Alin. Germany: Lambert Academic Publishing. 2011. 161 p.
16. Salkina G.P., Eremin D.Yu. Influence of tiger and wolf population on some carnivores in south-east Sikhote-Alin. Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya Estestvennye i tekhnicheskie nauki. 2017. V. 22(5). P. 984–988. [in Russ.]

17. Salkina G.P., Poddubnaya N.Y., Kolchin S.A., Kolesnikov V.S. The survivability of individuals within a tiger (*Panthera tigris*) subpopulation in the Lazovsky State Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Russian Far East. *Zoologicheskii zhurnal*. 2022. V. 101(12). P. 1429–1438. <https://doi.org/10.31857/S0044513422120108>
18. Sedash G.A., Darman Yu.A. The use of photo traps to study biology of brown bear (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) and black bear (*Ursus thibetanus* G. Cuvier, 1823) in the Southwestern Primorsky Krai, Russia. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve*. 2020. V. 24. P. 203–212. [in Russ.]
19. Seryodkin I.V., Miquelle D.G., Goodrich J.M., Kostyria A.V., Petrunenko Y.K. Interspecific relationships between the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) and brown (*Ursus arctos*) and Asiatic black (*Ursus thibetanus*) bears. *Biology Bulletin*. 2018. V. 45(8). P. 853–864.
20. Smirnov E.N., Miquelle D.G. Population dynamics of the Amur tiger in the Sikhote-Alin Zapovednik, Russia. *Riding the Tiger; Meeting the Needs of People and Wildlife in Asia*. Cambridge: Cambridge University Press. 1999. P. 61–70.
21. Statsoft.Statistica, 2010 edition. Kernel release 5.5 A. <https://www.statistica.com>
22. Tkachenko K.N. Specific features of feeding of the Amur tiger *Panthera tigris altaica* (Carnivora, Felidae) in a densely populated locality (with reference to Bol'shekhkhtsirskii Reserve and its environs). *Biology Bulletin*. 2012. V. 39(3). P. 279–287.
23. Yudin V.G. Brown bear. The south of the Far East. Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Distribution, ecology, use and protection. M.: Nauka. 1993. P. 348–380.

*Сведения об авторах**About the authors*

Салькина Галина Петровна — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Объединенная дирекция Лазовского государственного природного заповедника им. Л.Г. Капланова и национального парка “Зов тигра”, с. Лазо, Приморский край, Российская Федерация
e-mail: tpsrus@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4847-4147>

Salkina Galina Petrovna — Ph D., Senior Researcher, Joint Directorat of L.G. Kaplanov Lazovsky State Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Lazo village, Primorsky Krai, Russian Federation
e-mail: tpsrus@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4847-4147>

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

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

Поддубная Надежда Яковлевна — канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник, Череповецкий государственный университет, Череповец, Российская Федерация
e-mail: poddoubnaia@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-9109-1363>

Poddubnaya Nadezhda Yakovlevna — Ph D. Biol. Sciences, Associate Professor, Leading Researcher, Cherepovets State University, Cherepovets, Russian Federation
e-mail: poddoubnaia@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-9109-1363>

Поступила в редакцию 16.03.2026
После доработки 13.06.2026
Принята к публикации 17.06.2026

Received March 16, 2026
Revised June 13, 2026
Accepted June 17, 2026

УДК 599.323.5

DOI: 10.7868/S3034545626060089

Оригинальная статья

Социальные отношения желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) в период формирования моногамных пар

В.В. Стрельцов^{1,2,*}, Е.В. Котенкова¹

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

²Государственное автономное учреждение культуры «Московский зоопарк»,
Москва, Российская Федерация

*e-mail: v.streltsov.95@gmail.com

Аннотация. Исследовано социальное поведение желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) в парах и группах, состоящих из двух пар сибсов-однопометников. Пары сибсов были не родственными между собой и различались по возрасту. Наблюдения за животными с регистрацией всех социальных контактов между ними проведены на НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН в июне–июле 2022 г. По две пары и группы особей были выпущены соответственно в два малых (5.8 м²) и два больших (33.7 и 34.25 м²) закрытых вольера. Составлена этограмма вида, включающая 21 элемент поведения. Эти элементы относятся к следующим мотивационно-функциональным группам: миролюбивое, агрессивное, ритуализованное агонистическое поведение, избегание контакта. Вычислены индексы доминирования особей. Усредненный индекс доминирования – показатель социального ранга животного. Отношения между сибсами в группах после запуска в вольеры оставались мирными. На поведенческом уровне было выражено инцест-табу. Старшие самцы активно, в том числе агрессивно, взаимодействовали с не родственными им самками, со временем между ними устанавливались моногамные отношения. Агрессия пеструшек была в основном направлена на неродственных особей одного с ними пола. Особенно сильный антагонизм проявляли старшие самцы к младшим (последние позже пали). Самки были в целом более толерантны друг к другу, в начале наблюдений имели равный социальный ранг (условные субдоминанты). В дальнейшем наблюдалось усиление конкуренции между самками в большом вольере 1, одна из них (сестра доминанта) пала. Напротив, самки из большого вольера 2 сохраняли толерантные отношения в течение 1.5 месяца. На данном этапе группа была представлена тремя взрослыми особями. Мирные отношения особей поддерживались до появления потомства у неродственной самки. Сразу после этого произошло резкое усиление ее агрессии по отношению ко второй самке (сестре самца), что привело к гибели последней. Тесная связь между партнерами продолжала поддерживаться: самец активно ухаживал за кормящей самкой и детенышами. В парах из малых вольеров, как и в оставшейся паре из большого вольера 1, миролюбивые контакты партнеров составляли лишь 40–63%. Самцы доминировали в агонистическом поведении, самки часто избегали их. Таким образом, подтверждена склонность желтых пеструшек к моногамии. Прочные парные связи между самцами и самками, не состоящими в близком родстве, возникали во всех экспериментальных условиях. Ключевую роль при установлении моногамных отношений играют агонистическое поведение партнеров (особенно его «альтернативные» формы – ритуализованная агрессия и избегание взаимодействий) и доминирование самцов в данном поведении. Отношения между однополыми конкурентами, особенно самцами, строятся по принципу территориального доминирования.

Ключевые слова: желтая пеструшка, *Eolagurus luteus*, социальное поведение, моногамия, парная связь, территориальное доминирование

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке гос. задания ИПЭЭ РАН, тема «Поведение позвоночных животных и биокommunikация» (тема № 1022040700480-0-1.6.15).

Соблюдение этических стандартов. Дизайн экспериментов и содержание животных в группах одобрены на заседании Комиссии по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол № 54 от 22.11.2021). Позже Комиссией одобрено продление действия протокола (протокол № 54а от 15.04.2026).

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них отсутствует конфликт интересов.

Вклад авторов. Анализ экспериментальных данных — ВВС; написание рукописи — ВВС, ЕВК; редактирование — ВВС, ЕВК; составление списка литературы — ВВС; оформление таблиц и рисунков — ВВС.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам экспериментального отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка О.Г. Ильченко, С.Р. Сапожниковой и Л.В. Кондратьевой за предоставление животных для научного исследования. Особая благодарность — ведущему научному сотруднику ИПЭЭ РАН, д.б.н. В.С. Громову. Используемая методика анализа социальных отношений желтых пеструшек в значительной мере основана на методике, приведенной в его работах, посвященных поведению различных видов грызунов. Также авторы в значительной степени ориентировались на его теоретические рассуждения об эволюции социальности грызунов, в частности о формировании у них моногамных отношений.

Ссылка для цитирования: Стрельцов В.В., Котенкова Е.В. Социальные отношения желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) в период формирования моногамных пар // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 6. С. 111–135. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060089>

DOI: 10.7868/S3034545626060089

Original Article

Social Relationships in Yellow Steppe Lemmings (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) during the Formation of Monogamous Pairs

V.V. Streltsov^{1,2,*}, E.V. Kotenkova¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS,
Moscow, Russian Federation

²Moscow Zoo, Moscow, Russian Federation

*e-mail: v.streltsov.95@gmail.com

Abstract. We investigated social behavior of yellow steppe lemmings (*Eolagurus luteus*) in pairs and experimental groups that comprised of two pairs of siblings originated from the same litter. Different sibling pairs in each group were not closely related to one another and differed in age. Animal observations with registration of all social contacts between them were conducted at the biological station “Tchernogolovka” in June–July 2022. Two pairs and groups of lemmings were placed, respectively, in two small (5.8 m²) and two large (33.7 and 34.25 m²) enclosures. An ethogram of the species has been compiled. It includes 21 elements of behavior related to four functional groups: peaceful, aggressive, ritualized agonistic and avoidance of contact. The indices of dominance of individuals were calculated. The average dominance index is an indicator of the social rank of an animal. The relations between the siblings in the groups remained peaceful after placing them in the enclosures. In sibling pairs, incest taboo was expressed on a behavioral level. Older males actively, including aggressively, interacted with unrelated females, and over time monogamous relationships were established between them. The animal aggression was mainly directed at unrelated individuals of the same sex. The older males expressed particularly strong antagonism towards the younger males (the latter subsequently died). The females were generally more tolerant to one another, and at the beginning of the observation they had an equal social rank (subdominants). After a short time, the competition between the females in the 1-st large enclosure increased, and one of them (the dominant male’s sister) died. On the contrary, the females from the 2-nd large enclosure maintained a tolerant relationship for 1.5 months. At this stage, the group was comprised of three adult animals. Peaceful relations of individuals in this group were maintained until the unrelated female delivered the first litter. Then there was a sharp increase in the aggression of the reproduced female to another female (the male’s sister) that

resulted in the death of the latter. At the same time, the close bond between the partners continued to be maintained: the male actively cared for the nursing female and pups. In pairs from small enclosures, as well as in the remaining pair from the 1-st large enclosure, peaceful partner contacts accounted for only 40–63%. Males dominated in agonistic behavior, females often avoided them. Thus, the tendency of yellow steppe lemmings to monogamy has been confirmed. Strong pair bonds between not closely related males and females were established in all experimental conditions. The agonistic behavior of partners (especially its “alternative” forms — ritualized aggression and avoidance of interactions) and the dominance of males in this behavior play a key role in establishing monogamous relationships. Relations between same-sex competitors, especially males, are based on the principle of territorial dominance.

Keywords: yellow steppe lemming, *Eolagurus luteus*, social behavior, monogamy, pair bond, territorial dominance

Funding. The research was carried out within the framework of the theme of a State Assignment of the Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, “Behavior of Vertebrates and Biocommunication”. Project № 1022040700480-0-1.6.15.

Ethics declarations. The experimental protocol and maintenance of animals in groups were approved by the Bioethical Committee of the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (protocol № 54, 2021-22-11), and later the Committee approved the prolongation of the protocol (protocol № 54a, 2026-15-04).

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

Authors' contribution. Analysis of experimental data — VVS; writing the manuscript — VVS, EVK; editing the manuscript — VVS, EVK; compiling the list of references — VVS; designing tables and figures — VVS.

Acknowledgements. The authors would like to express their gratitude to the staff of the Experimental Department of Small Mammals of the Moscow Zoo (O.G. Ilchenko, S.R. Sapozhnikova, and L.V. Kondratyeva) for providing animals for the scientific research. The authors express special gratitude to V.S. Gromov — Dr. of Sci. in Biology, Leading Researcher of the IEE RAS. The methodology used in this research is largely based on the methods given in his works on the behavior of various rodent species. The authors also largely relied on his theoretical arguments on the evolution of rodent sociality, in particular, on the formation of monogamous relationships among them.

For Citation: Streltsov V.V., Kotenkova E.V. Social Relationships in Yellow Steppe Lemmings (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) during the Formation of Monogamous Pairs. *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 111–135. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060089>

ВВЕДЕНИЕ

Под моногамией понимают тип социальных и репродуктивных отношений, при котором формируется прочная связь между двумя особями противоположного пола. Иными словами, имеет место предпочтение одного полового партнера. В случае млекопитающих моногамными обычно называют виды, у которых сформированная пара существует в течение нескольких сезонов размножения [39, 49]. Предпочтение животным одного партнера может быть выявлено в ходе длительных поведенческих исследований [48]. Моногамия представлена у млекопитающих крайне редко — примерно у 3–9% видов [49–51]. По-видимому, это объясняется асимметрией родительского вклада самцов и самок в потомство [19]. Тем не менее моногамия отмечена у представителей широкого перечня отрядов млекопитающих. Экологические ниши,

занимаемые моногамными видами млекопитающих, также отличаются разнообразием [49].

Следует разграничивать термины «социальная» и «генетическая» моногамия. Социальная моногамия — система пространственных и социальных отношений самца и самки (совместное использование пространства, территориальная близость, выраженность социального поведения), тогда как предпочтение одного полового партнера, определяемое в ходе анализа ДНК родителей и потомства, — это генетическая моногамия [53]. В случае грызунов под моногамией чаще всего понимают именно прочную социальную связь между партнерами, а не систему спаривания. То есть рассматривают именно социальную, а не генетическую моногамию [14, 46–47]. У многих социально-моногамных видов, например прерийной полевки (*Microtus ochrogaster*) [60] и патагонской мары (*Dolichotis patagonum*) [63], генетическая моногамия не обнаруживается.

Теоретические представления об эволюции социальной моногамии млекопитающих справедливы и для грызунов. Развитие у них моногамных отношений напрямую связано с эволюцией социальности и переходом от условно одиночного образа жизни к сложному семейно-групповому [12, 14]. В настоящее время возникновение моногамии у млекопитающих, включая грызунов, связывают в первую очередь с повышением территориальности и взаимной агрессии самок. Самки моногамных видов обычно занимают небольшие по площади участки, вмещающие какие-либо ценные ресурсы. Самцы, в свою очередь, переходят к активной защите рецептивных самок и их участков [36, 39, 50, 53]. Формирование моногамных отношений, по-видимому, зависит от способности самцов «монополизировать» самок [41, 50].

На эволюцию социальности грызунов накладываются ограничения их преимущественно оседлый образ жизни. Мобильность грызунов выражена в гораздо меньшей степени, чем у многих других млекопитающих. Большинство грызунов ведет одиночный образ жизни, при этом взрослые особи занимают относительно постоянные участки, на которых роют норы либо сооружают другие надежные убежища. У видов, склонных к моногамии, объединение взрослых особей в пары обычно сопровождается занятием самцом и самкой общего участка обитания. В дальнейшем оба партнера осуществляют его активную охрану и маркировку. Их взаимоотношения с особями-соседями характеризуют как территориальное доминирование — партнеры атакуют всех чужаков, оказавшихся на их территории. Отношения территориального доминирования чаще всего проявляются во взаимодействии взрослых особей одного пола [12, 14].

Одна из основных черт социально-моногамных видов — высокая длительность существования пары [38]. Особи в стабильной паре взаимодействуют регулярно, а не только в период спаривания. Взаимодействия партнеров — чаще всего миролюбивые или ритуализованные агонистические [14]. Миролюбивые взаимодействия способствуют укреплению социальных связей, предотвращают конфликтные ситуации и подавляют агрессивную мотивацию партнера [4]. Ритуализованные агонистические контакты также позволяют сдерживать открытые проявления агрессии в конфликтных ситуациях. Подобное поведение относят к «альтернативным» формам агрессии [11]. Согласно распространенному подходу к оценке прочности парных связей, эта характеристика является скорее количественной, чем качественной, и определяется частотой и длительностью миролюбивых контактов, таких как груминг и скучивание, и ритуализованных взаимодействий, например, угрожающих поз и принудительных чисток. Эти

поведенческие акты входят в репертуар взаимодействий самцов и самок как высоко социальных, так и условно одиночных видов, однако частота их проявления у последних гораздо ниже, либо они отмечаются только в период спаривания [14, 15].

Перспективными объектами исследования моногамных отношений у грызунов являются представители ряда видов подсемейства Arvicolinae семейства Cricetidae. К преимущественно моногамным относятся такие виды Полевочных, как китайская (*Lasiopodomys mandarinus*) [28, 58], общественная (*Microtus socialis*) [23, 32], прерийная [43–45] и сосновая (*M. pinetorum*) [42, 55, 65] полевки, обыкновенная (*Ellobius talpinus*) [18] и восточная (*E. tancrei*) [59] слепушонки, ондатра (*Ondatra zibethicus*) [1, 27, 37] и другие. Склонность к моногамии также демонстрируют представители трибы Lagurini подсемейства Arvicolinae [2] — степная (*Lagurus lagurus*) [13, 19, 24–25, 31, 33] и желтая (*Eolagurus luteus*) [22, 34] пеструшки. Достаточно подробно описана моногамия степных пеструшек. Известно, что семейная пара является основной структурной единицей колоний этих грызунов [26]. Взаимоотношения партнеров носят преимущественно миролюбивый характер [13]. Неоднократное обнаружение родительской пары в одном убежище в период лактации подтвердило лояльность кормящих самок к самцам [33]. Согласно лабораторным данным, оба родителя проявляют заботу о потомстве [13, 24]. Что касается желтых пеструшек, полевые данные, собранные в основном в 1960–1970-х гг., указывают на формирование самцами и самками устойчивых парных связей в период размножения и образование семейных групп, включающих родительскую пару и молодняк. Имеются сведения и о высокой агрессии партнеров, занимающих семейный участок, к чужакам [34]. Длительное исследование социального поведения желтых пеструшек, в том числе в условиях неволи, не было проведено до настоящего времени. Большой интерес представляет изучение социальных отношений партнеров в моногамных парах и их взаимодействий с особями-соседями.

Материал, изложенный в работе, является частью комплексного исследования семейных групп желтых пеструшек, проведенного с июня 2022 по октябрь 2023 г. Цель данного исследования — установление характера отношений желтых пеструшек в парах и группах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальные группы животных и условия их содержания

Грызуны, использованные в работе, содержались в двух больших и двух малых закрытых

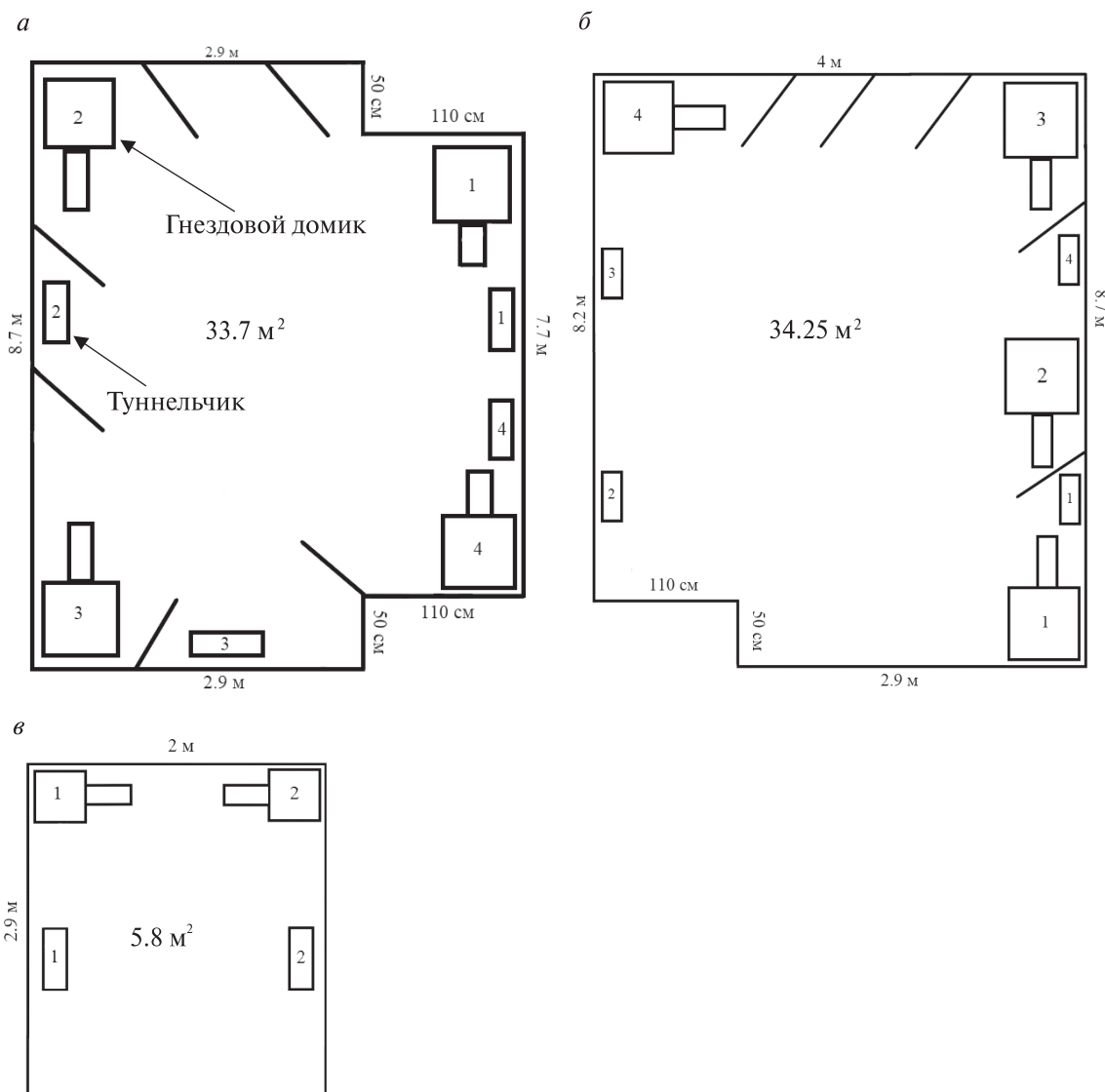


Рис. 1. Схемы закрытых вольеров для содержания желтых пеструшек: *а* – 1-го большого, *б* – 2-го большого, *в* – малого; 1–4 – номера домиков и туннельчиков

Fig. 1. Schemes of enclosures for yellow steppe lemming maintenance: *a* – 1-st large, *б* – 2-nd large, *в* – small; 1–4 – numbers of nest houses and tunnels

вольерах на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ РАН. Площадь первого большого вольера 33.7 м^2 , второго – 34.25 м^2 . Площадь каждого из малых вольеров 5.8 м^2 . В каждый большой вольер помещали 4 прозрачных домика и 4 туннельчика ($30 \times 12 \times 12 \text{ см}$) из плексигласа, в каждый малый вольер – 2 домика и 2 туннельчика. Все домики и туннельчики были пронумерованы (рис. 1). Каждый домик состоял из гнездовой камеры (размер $30 \times 25 \times 25 \text{ см}$) и узкого туннеля ($30 \times 12 \times 12 \text{ см}$), ведущего ко входу в камеру (рис. 2). По периметру больших вольеров помещали деревянные перегородки. Они были расположены под

углом и отгораживали небольшие участки вольеров, служившие дополнительными укрытиями для животных. Кроме того, для обогащения среды обитания в большие и малые вольеры помещали коряги. Подстилкой и гнездовым материалом служили древесные опилки и сено. Их количество в вольерах было достаточным для поддержания роющей активности грызунов. В рацион пеструшек входили овес, морковь, свекла и капуста, сезонно – одуванчики, белый клевер и ветви ивы.

В каждый малый вольер (далее – М.В. 1 и М.В. 2) была выпущена пара особей. Первую пару

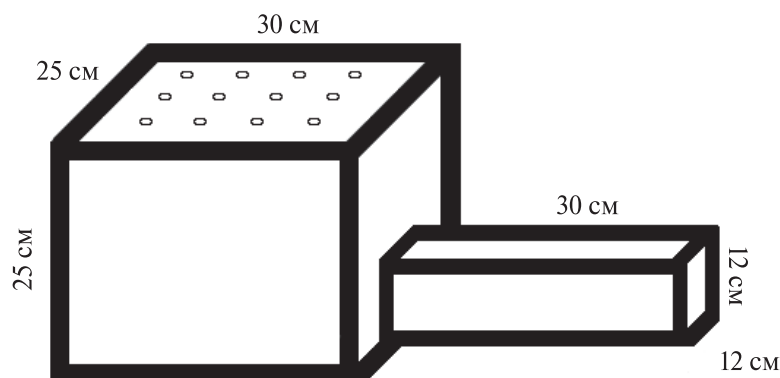


Рис. 2. Гнездовой домик из плексигласа, служащий убежищем для пеструшек

Fig. 2. Nest house made of plexiglass, used as a shelter for lemmings

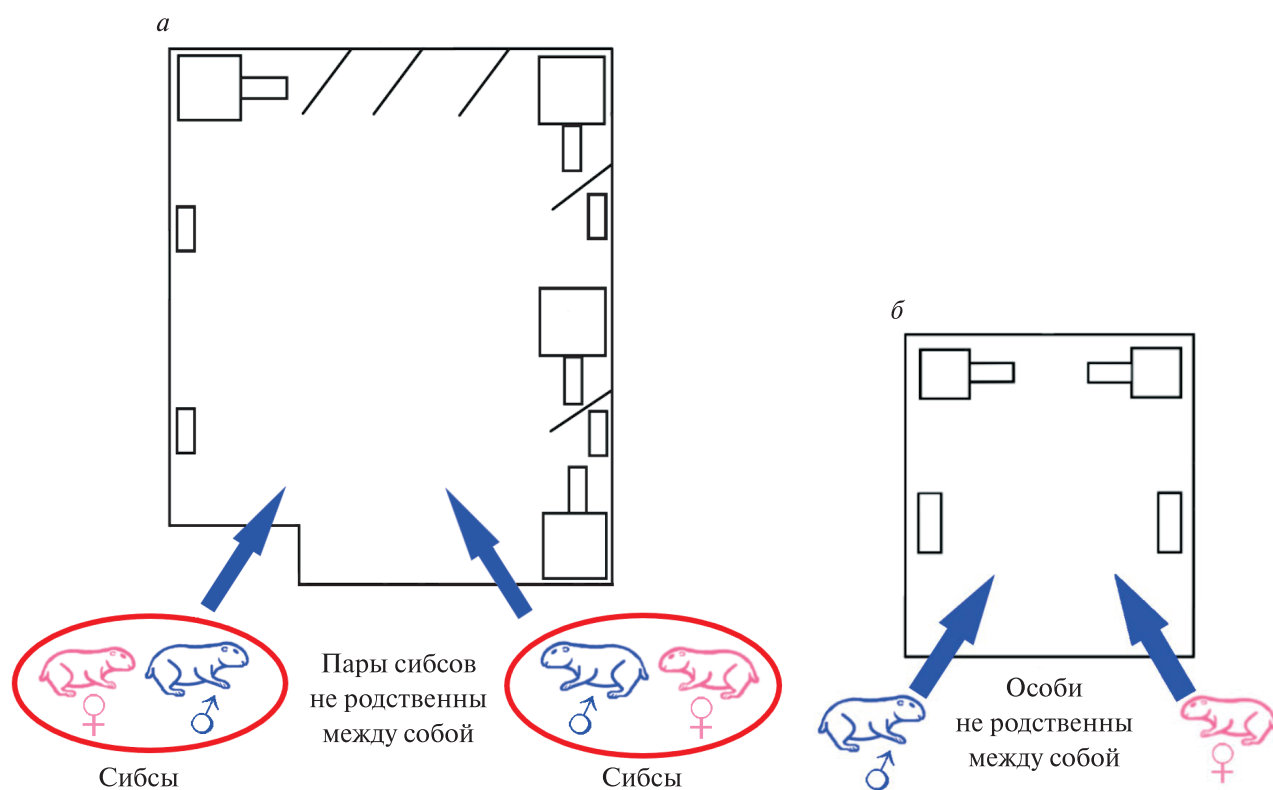


Рис. 3. Схема формирования: *а* – экспериментальных группировок пеструшек из больших вольеров, *б* – пар особей из малых вольеров

Fig. 3. Scheme of pair and group formation: *a* – experimental groups of lemmings kept in large enclosures, *b* – pairs of individuals kept in small enclosures

выпустили в июне, вторую пару – в августе 2022 г. Самец и самка в обеих парах не состояли в близком родстве (происходили из разных семейных групп) и ранее не контактировали между собой. В каждый большой вольер (далее – Б.В. 1 и Б.В. 2) в июне 2022 г. была помещена экспериментальная

группировка особей. Каждая группировка состояла из двух пар сибсов-однопометников (самец и самка). Как и особи в парах из малых вольеров, пары сибсов в группировках из больших вольеров происходили из разных семей и не были близкородственными (рис. 3). Возраст экспериментальных

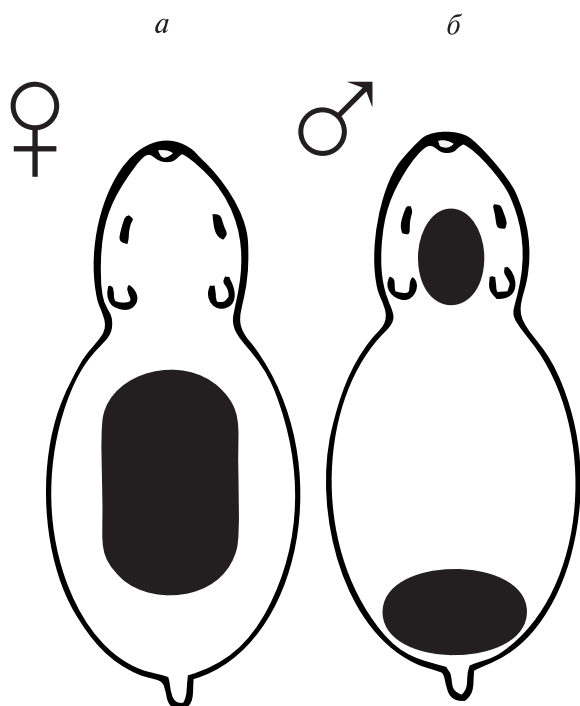


Рис. 4. Примеры индивидуальных меток взрослых особей желтых пеструшек: *а* – самка, *б* – самец

Fig. 4. Examples of individual marks of adult yellow steppe lemmings: *a* – female, *b* – male

животных из М.В. 1 на момент начала наблюдений: самец – 62 дня, самка – 71 день. М.В. 2: самец – 174 дня, самка – 125 дней. Б.В. 1: первая пара сибсов (самец 1 и самка 1) – 49 дней, вторая (самец 2 и самка 2) – 68 дней. Б.В. 2: первая пара сибсов (самец 1 и самка 1) – 371 день, вторая (самец 2 и самка 2) – 98 дней.

Предстояло изучить характер взаимоотношений пеструшек одного и разного пола в вышеуказанных экспериментальных условиях. Мы не исключали, что в отношениях однополых особей, особенно самцов, будет присутствовать агрессия. Периодические агрессивные взаимодействия предполагались также для разнополых партнеров. Учитывая количество укрытий, расположенных по периметру вольеров, мы предполагали, что потенциально агрессивные особи и реципиенты агрессии будут рассредоточены в пространстве, и это позволит свести к минимуму стресс животных и риск для их здоровья.

Все экспериментальные особи – потомки пеструшек из колонии, которая содержится в Московском зоопарке с 2017 г. Колония происходит от семи неродственных особей (3 самки и 4 самца), отловленных в Зайсанской котловине (Восточно-Казахстанская область, Казахстан). Пеструшки, использованные в работе, относились к 9–11-му

поколениям разведения. Их коэффициенты инбридинга варьировали от 0.2 до 0.33 (в среднем 0.28 ± 0.01). Таким образом, определенная, хотя и не слишком высокая, степень генетического родства между особями все же присутствовала. Оценка степени инбридинга пеструшек из упомянутой колонии приведена в одной из наших предыдущих статей [61]. Перед запуском в вольеры животных индивидуально метили путем выстригания участков шерсти. Подшерсток желтых пеструшек имеет более темный окрас, благодаря чему метки хорошо различимы (рис. 4).

Анализ данных

Принцип регистрации и классификация элементов социального поведения. Для изучения социального поведения пеструшек использовали методику длительных наблюдений с регистрацией всех социальных контактов между животными. Под социальным контактом в данном случае понимается элементарный, дискретный поведенческий акт, инициированный особью. Все поведенческие акты в виде условных обозначений заносили в журнал наблюдений. Затем проводили количественный учет элементов социального поведения за единицу времени (сеанс наблюдения). Также вычисляли относительные частоты (%) отдельных форм поведения. Продолжительность одного сеанса наблюдения составляла 1–3 ч.

Этограмма вида, составленная в ходе наблюдений, включает 21 наиболее характерный элемент социального поведения. Социальные акты были разделены на 4 типа (мотивационно-функциональные группы): миролюбивые (аффилиативные), в том числе опознавательные; прямые агрессивные; ритуализованные агонистические; избегание контакта.

Принципиально важной для социальных видов грызунов формой поведения [4] является груминг (социальная чистка), при котором одна особь аккуратно вылизывает и вычесывает передними лапами другую, чаще всего начиная с головы. Иногда два зверька одновременно вылизывают друг друга. Другой характерный элемент миролюбивого поведения – скучивание, при котором две и более пеструшки сидят или лежат, тесно прижавшись друг к другу, обычно во время отдыха и сна. К поведению, связанному с обследованием партнера, относятся нозо-назальный (обнюхивание двумя особями нозовой области и головы друг друга), нозо-анальный контакт (тщательное обнюхивание аногенитальной области партнера) и обнюхивание других частей тела (туловища и конечностей). Другие формы аффилиативного поведения включают спокойное приближение к партнеру, следование за ним (2 особи также могут двигаться параллельно

друг другу), налезание (опирание), при котором зверек ставит передние лапы на спину партнера, а также перелезание и перепрыгивание (обычно сбоку) через другую особь (рис. 5).

Элементы прямой агрессии включают активное преследование противника, стремительную атаку, обычно сопровождаемую укусом (иногда атака также сопровождается удержанием противника зубами или передними лапами), и схватку («борьбу»), когда соперники, сцепленные в клинче, катаются «клубком» и наносят друг другу укусы и удары передними и задними лапами. К ритуализованным агонистическим взаимодействиям относятся угрожающий бросок (выпад) на противника с вытягиванием передних лап (может сопровождаться агрессивной вокализацией), отталкивание другой особи передними лапами, вертикальная угрожающая стойка с разворотом фронтально к противнику (иногда 2 особи встают друг напротив друга), «боксирование» (2 зверька, стоящие в вертикальной стойке, наносят друг другу удары передними лапами), налезание с переворачиванием противника на спину и удержанием передними лапами (может сопровождаться принудительной чисткой) и пассивная защита в позе лежа на спине (особь, перевернутая на спину, сопротивляется удержанию, вытягивая лапы вверх с упором их в живот и бока противника). Избегание контакта с противником проявляется в активном отступлении (убегании) и резком отпрыгивании на безопасное расстояние (рис. 6). Данные формы поведения часто рассматриваются в составе единого комплекса поведенческих взаимодействий, называемого агонистическим поведением [30].

Анализ поведенческих взаимодействий между особями в парах и группах. Анализ социальных отношений пеструшек заключается в сравнении количественных характеристик поведения особей. Упорядоченность отношений оценивали через асимметричность парных (диадных) связей [40, 56]. Вычисляли индексы доминирования (*ID*) особей, определяемые как отношение числа инициированных животным контактов (в случае избегания — число адресованных ему актов) к общему числу актов данной функциональной группы во взаимодействии особей в данной паре. При таком методе подсчета *ID* варьируют от 0 (данная особь — только реципиент определенной формы поведения) до 1 (данная особь — только инициатор поведения). Если *ID* обеих особей равны 0.5, связь в паре признается симметричной, или эквипотенциальной. Напротив, если *ID* одной из особей в паре равен 1, а второй, соответственно, 0, связь — абсолютно асимметрична. Во избежание ошибки, в расчет принимались лишь те диады, сумма актов конкретного типа в которых составляла не менее 5.

Усредненные индексы доминирования, вычисленные по совокупности социальных контактов всех функциональных групп со всеми особями, служат показателем социального ранга животных [4, 16, 52]. Для наглядного отображения структуры социальных отношений использованы социограммы.

Периоды наблюдения за парами и экспериментальными группами желтых пеструшек. Общее время наблюдения за экспериментальными группами из больших вольеров подразделялось на два периода (далее — периоды I и II), в соответствии с количеством особей, находящихся под наблюдением. Данные нескольких сеансов наблюдений, относящихся к одному периоду, суммировали. Вычисляли усредненные индексы доминирования особей, соответствующие каждому периоду.

Принципиальное значение имел I период — изменение состава группировок, выпущенных в вольеры. В I период провели по 8 часов наблюдений за животными из Б.В. 1 и Б.В. 2. Особей разных категорий («Сибсы» и «Не-сибсы», «Не-сибсы одного пола» и «Не-сибсы противоположного пола», «Не-сибсы-самки» и «Не-сибсы-самцы») сравнивали по соотношению миролюбивых и агонистических взаимодействий (при сравнении особей разных категорий использовали данные по каждому вольеру в отдельности). Во II период группа из Б.В. 2 была представлена тремя взрослыми особями. Этот период, в свою очередь, можно подразделить на два этапа (далее — период II (1) и период II (2)). На первом этапе (36 дней, 8 часов наблюдений) пеструшки взаимодействовали мирно, на втором (менее 2 суток, 5 часов наблюдений) — сразу после появления потомства у неродственной самки резко повысилась ее агрессия. Этапы II периода сравнивали по соотношению миролюбивых и агонистических взаимодействий между животными (данные выборки «2 самки» и «Самец—самки» использовали отдельно). По данному соотношению также сравнивали упомянутые выборки («категории отношений») — «2 самки» и «Самец—самки», — при этом рассматривали данные по каждому этапу в отдельности.

Семья пеструшек из Б.В. 1 во II период была представлена парой особей. В каждом малом вольере в течение всего времени наблюдений (соответственно, выделялся только один период) также находилась пара животных. Были исследованы отношения самца и самки в парах до появления у них потомства. Пара из М.В. 1 находилась под наблюдением 2 часа, пара из М.В. 2—7 часов (за животными наблюдали продолжительное время лишь в первые дни после их запуска в вольеры, затем проводились периодические проверки). Пара животных из Б.В. 1 во II период находилась под наблюдением 11.5 ч. Предстояло выяснить, кто обычно занимает

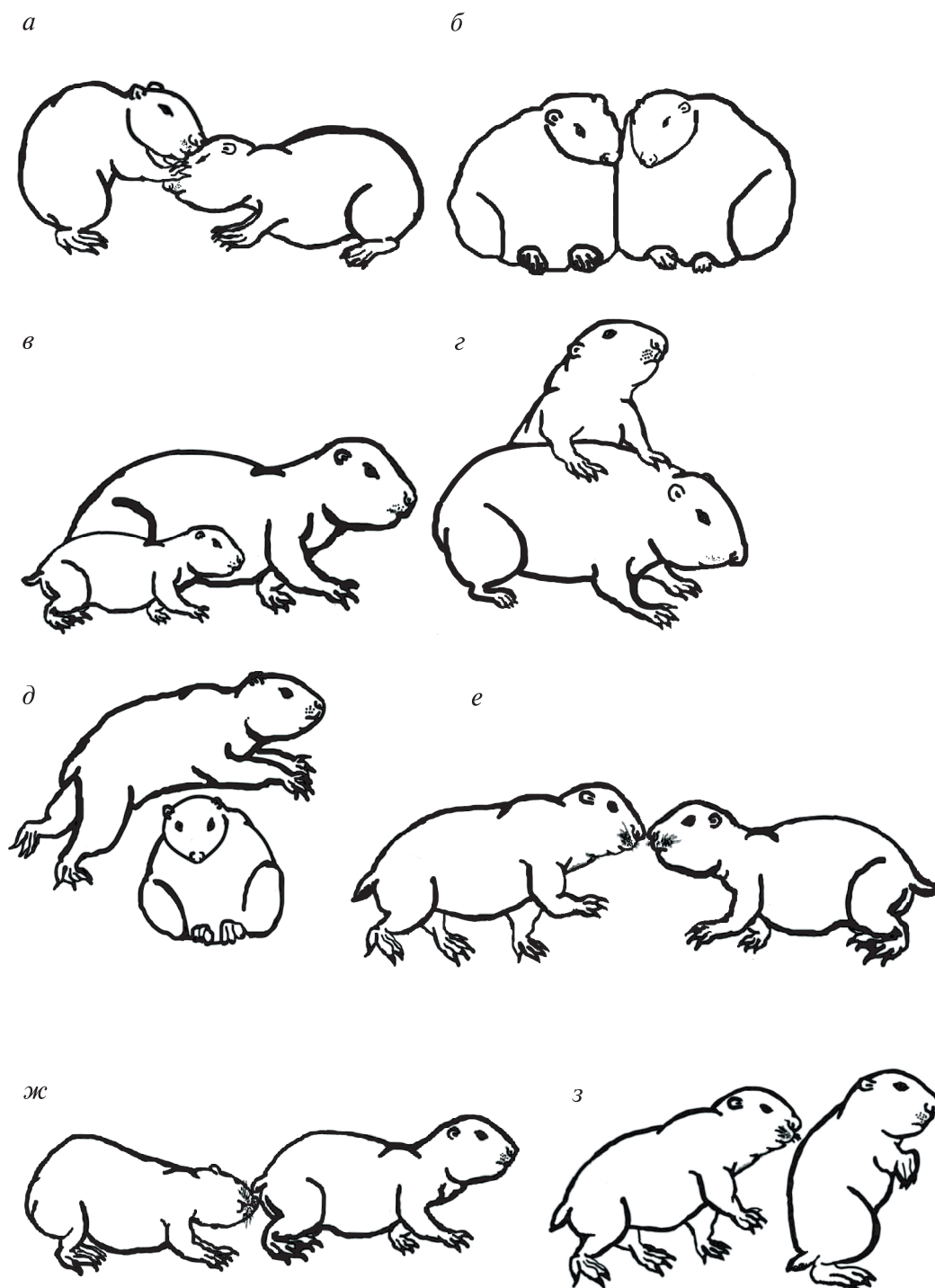


Рис. 5. Элементы миролюбивого (аффилиативного) поведения желтых пеструшек: *а* — особь слева — груминг (социальная чистка); *б* — скучивание; *в* — следование (молодая особь следует за матерью); *г* — особь сверху — налезание (опирание); *д* — особь сверху — перепрыгивание; *е* — назо-назальный контакт; *ж* — особь слева — назо-анальный контакт; *з* — особь слева — обнюхивание туловища партнера

Fig. 5. Peaceful social interactions of yellow steppe lemmings: *a* — individual on the left — grooming; *б* — crowding; *в* — following (young lemming follows the mother); *г* — individual on top — climbing and leaning; *д* — individual on top — jumping over the partner; *е* — nasal–nasal contact; *ж* — individual on the left — nasal–anal contact; *з* — individual on the left — sniffing the partner's body

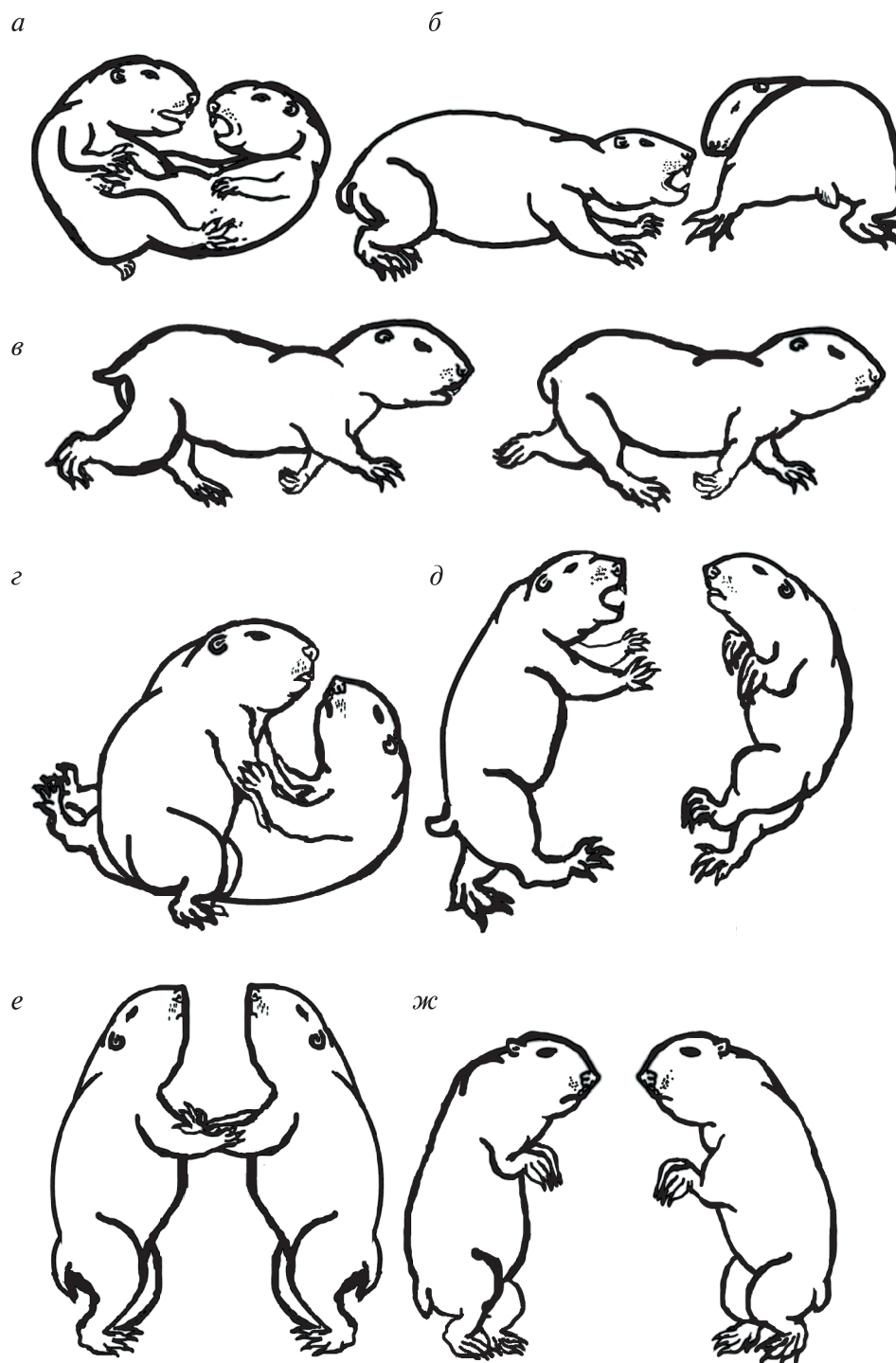


Рис. 6. Элементы агонистического поведения желтых пеструшек: *а* – схватка («борьба», «клубок»); *б* – особь слева – атака, сопровождаемая укусом; *в* – особь слева – преследование, справа – убегание; *г* – особь сверху – налезание с переворачиванием на спину, снизу – пассивная защита в позе лежа на спине; *д* – особь слева – выпад, справа – отпрыгивание; *е* – боксирование; *ж* – вертикальная угрожающая стойка

Fig. 6. Agonistic interactions of yellow steppe lemmings: *a* – fighting; *б* – individual on the left – attack followed by a bite; *в* – individual on the left – chasing, on the right – running away; *г* – individual on top – climbing and turning the opponent over on the back, from below – passive defensive posture; *д* – individual on the left – tilt, on the right – jumping to the side; *е* – boxing; *ж* – vertical offensive posture

доминантное положение в паре пеструшек — самец или самка? Для этого, во-первых, сравнивали соотношение миролюбивых и агонистических актов, адресованных, соответственно, самцу и самке в каждой из пар. Во-вторых, помимо усредненных *ID* самцов и самок, вычисляли индексы их доминирования в агонистическом поведении в целом — отношение суммы инициированных особью актов прямой и ритуализованной агрессии и адресованных ей актов избегания взаимодействия к общему числу агонистических контактов в отношениях партнеров в данной паре.

Для всех вышеуказанных сравнений соотношения миролюбивых и агонистических взаимодействий применяли непараметрический критерий χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Большие вольеры: I период — изменение состава группировок, выпущенных в вольеры

Отношения между сибсами после запуска их в вольеры оставались преимущественно мирными: миролюбивое поведение преобладало над агонистическим (табл. 1). Доля агонистического поведения в отношениях сибсов была довольно высока (достигала 44%) лишь в Б.В. 2. В трех из четырех пар сибсов самцы и самки инициировали миролюбивые контакты с примерно равной вероятностью (эквипотенциальная связь). Лишь в паре «Самец 1 — Самка 1» из Б.В. 2 брат заметно чаще инициировал аффилиативное поведение. Одновременно

с этим отмечена и прямая агрессия его по отношению к сестре — активное ее преследование (соответственно, сестра часто избегала брата). Всего 51% взаимодействий в данной паре сибсов — агонистические. Во взаимодействии братьев и сестер отсутствовали элементы полового поведения, что позволяет говорить об инцест-табу, проявляющемся на поведенческом уровне.

Старшие самцы активно взаимодействовали с не родственными им самками (диады «Самец 2 — Самка 1» в Б.В. 1 и «Самец 1 — Самка 2» в Б.В. 2). На начальном этапе партнеры часто проявляли по отношению друг к другу агонистическое поведение. Б.В. 1: 40.5% взаимодействий самки 1 и самца 2 — агонистические, присутствовала прямая агрессия (15.9%) в виде схваток и преследования. В целом связь между партнерами была эквипотенциальной. Б.В. 2: 41% контактов самца 1 и самки 2 — агонистические, прямая агрессия практически отсутствовала. Самка 2 была основным инициатором ритуализованной агрессии, в то же время она нередко избегала партнера (рис. 7). Самец 1 принял одну попытку к садке на самку 2. Со временем между партнерами устанавливалась положительная социальная связь: самец и самка в парах занимали общий домик, вместе сооружали гнездо (в Б.В. 2 партнеры приступили к совместному строительству гнезда уже в первый день наблюдений, в Б.В. 1 — во второй), в отношениях партнеров все чаще присутствовали элементы интегративного поведения, например груминг и скучивания.

Таблица 1. Соотношение миролюбивых и агонистических взаимодействий между особями разных категорий в группировках из больших вольеров 1 и 2

Table 1. Ratio of peaceful and agonistic interactions between individuals of different categories in groups kept in the 1-st and 2-nd large enclosure

Сравниваемые категории особей	Большой вольер 1		Большой вольер 2	
	Соотношение миролюбивых и агонистических контактов	Достоверность различий	Соотношение миролюбивых и агонистических контактов	Достоверность различий
«Сибсы»	50 (91%) / 5 (9%)	* ($\chi^2 = 23.85$, $p < 0.001$)	97 (56%) / 75 (44%)	* ($\chi^2 = 15.08$, $p = 0.0001$)
«Не-сибсы»	107 (55%) / 88 (45%)		108 (38%) / 178 (62%)	
«Не-сибсы одного пола»	40 (45%) / 48 (55%)	* ($\chi^2 = 5.74$, $p = 0.02$)	41 (28%) / 108 (72%)	* ($\chi^2 = 13.89$, $p = 0.0002$)
«Не-сибсы противоположного пола»	67 (63%) / 40 (37%)		67 (49%) / 70 (51%)	
«Не-сибсы-самки»	18 (55%) / 15 (45%)	NS ($\chi^2 = 1.76$, $p = 0.18$)	14 (45%) / 17 (55%)	* ($\chi^2 = 6.11$, $p = 0.01$)
«Не-сибсы-самцы»	22 (40%) / 33 (60%)		27 (23%) / 91 (77%)	

Примечания. * различия достоверны, NS — недостоверно.

Notes. * differences are significant, NS — insignificant.

Агрессия пеструшек в основном была направлена на неродственных особей одного с ними пола. Доля агонистических контактов между «не-сибсами» одного пола превышала долю миролюбивых (табл. 1). Повышенной агрессией отличались самцы старшего возраста. Чаще всего она выражалась в преследовании младших самцов. Соответственно, младшие самцы старались избегать агрессивных соперников. В Б.В. 1 старший самец 2 активно преследовал самца 1 лишь в первый день наблюдений. Также самец 2 был более активен в обследовании вольера, чем самец 1, чаще заходил в разные домики. Во второй день взаимодействия самцов не были зарегистрированы. Самец 1 держался на расстоянии от самца 2, использовал в качестве укрытий свободные домики и туннельчики или прятался в одном из углов за перегородкой. На его шкуре были заметны покусывания. Конфликт между самцами в Б.В. 2 был более жестким, чем в Б.В. 1. Он начался сразу после запуска животных в вольеры. Самец 1 часто преследовал более мелкого самца 2, причем погони иногда длились более минуты. Отмечены также схватки

между самцами («клубки») и атаки самца 1, сопровождаемые укусами. Ритуализованная агрессия самцов выражалась в виде выпадов и толчков передними лапами. Самец 2 пытался прятаться в домиках (особенно в домике под номером 3) и куче сена, помещенной в вольер, однако самец 1 более активно перемещался по вольеру, быстро находил соперника и возобновлял преследование. К концу первого дня наблюдений самец 1 вместе с обеими самками занимал гнездо, построенное в домике 4, а самец 2 находился в домике 1, расположенном в противоположном углу вольера. В первый день в Б.В. 2 также отмечено прямое доминирование самки 1 над самцом 2: самка чаще инициировала агрессивные и ритуализованные агонистические акты, при этом самец обычно избегал ее и скрывался в укрытиях. Примечательно, что во второй день самец 1 и самка 1 проявляли лояльность к самцу 2. Некоторое время все 4 особи из Б.В. 2 даже занимали общий гнездовой домик (самец 1 и самка 2 к тому времени уже сформировали моногамную пару). Находясь в одном гнезде с сестрой, неродственной партнершей

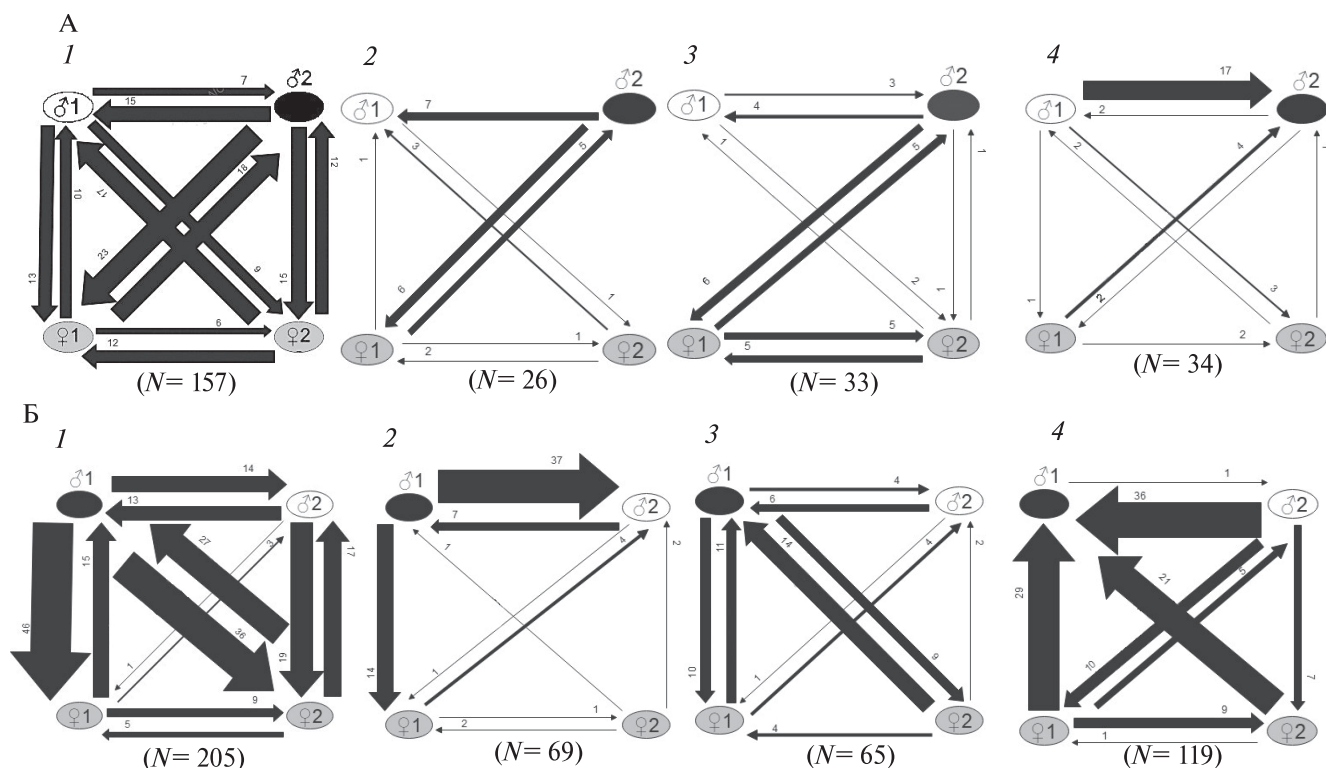


Рис. 7. Социограммы поведенческих взаимодействий между особями в первом (А) и втором (Б) больших вольерах: 1 – миролюбивые (аффилиативные), 2 – агрессивные, 3 – ритуализованные агонистические, 4 – избегания контакта. N – число зарегистрированных актов. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов. Над каждой стрелкой – число актов, адресованных особи. Черным цветом обозначены доминантные особи, серым – субдоминанты, белым – субординанты

Fig. 7. Sociograms of interactions between individuals in the 1-st (A) and 2-nd (Б) large enclosures: 1 – peaceful, 2 – aggressive, 3 – ritualized agonistic, 4 – avoidance of contact. N – number of registered acts. The thickness of the arrows is proportional to the number of initiated acts. The number of acts addressed to a certain individual is above each arrow. Dominants are marked in black, subdominants in gray, and subordinates in white

Таблица 2. Индексы доминирования (*ID*) в разных типах поведения, усредненный социальный ранг пеструшек, содержащихся в больших вольерах в I период**Table 2.** Indices of dominance (*ID*) in different types of behavior, averaged *ID* and conditional social rank of lemmings kept in large enclosures in the period I

Особь	Большой вольер 1					Большой вольер 2		
	Тип социальных актов	Индекс доминирования (<i>ID</i>)	Усредненный <i>ID</i>	Ранг (условно)	Тип социальных актов	Индекс доминирования (<i>ID</i>)	Усредненный <i>ID</i>	Ранг (условно)
Самец 1	Миролюбивые	0.41	0.27	3 (позже погиб)	Миролюбивые	0.61	0.74	1
	Агрессивные	0			Агрессивные	0.92		
	Ритуализованные agonистические	0.43			Ритуализованные agonистические	0.42		
Самка 1	Избегание контакта	0.25	0.41	2	Избегание контакта	0.99	0.44	2
	Миролюбивые	0.4			Миролюбивые	0.44		
	Агрессивные	0.45			Агрессивные	0.4		
Самец 2	Ритуализованные agonистические	0.48	0.68	1	Ритуализованные agonистические	0.66	0.3	3 (позже погиб)
	Избегание контакта	0.33			Избегание контакта	0.26		
	Миролюбивые	0.6			Миролюбивые	0.5		
Самка 2	Агрессивные	0.77	0.56	2 (позже погибла)	Агрессивные	0.18	0.55	2
	Ритуализованные agonистические	0.56			Ритуализованные agonистические	0.4		
	Избегание контакта	0.78			Избегание контакта	0.12		
Самка 2	Миролюбивые	0.59	0.6		Миролюбивые	0.42		
	Ритуализованные agonистические	0.5			Ритуализованные agonистические	0.61		
	Избегание контакта	0.6			Избегание контакта	0.63		

и вторым самцом, крупный самец *1* периодически наваливался на них всем телом. Судя по всему, такое поведение самца *1* доставляло неудобство его «сожителям» — они часто издавали резкие звуки.

По сравнению с самцами, самки проявляли большую лояльность друг к другу (по крайней мере, на момент наблюдений). Б.В. 1: эквипотенциальность по миролюбивым (обычно — обследование другой самки) и ритуализованным агонистическим контактам между самками. Б.В. 2: в целом редкие взаимодействия самок, самка *1* чаще, чем самка *2*, инициировала аффилиативные контакты, также самка *1* периодически убегала от самки *2*, причем та обычно не развивала активное преследование. К концу первого дня самки из Б.В. 2 уже проявляли лояльность друг к другу и занимали общее гнездо с самцом *1*. В дальнейшем самки проводили все больше времени, скучившись в одном гнезде, что свидетельствует об укреплении положительной связи между ними.

Таким образом, в обеих группировках из больших вольеров сложилась следующая иерархия: доминант — старший самец, условные субдоминанты — обе самки, субординант — младший самец (табл. 2). В Б.В. 1 самец *2* и самка *1*, сформировавшие пару, были основными инициаторами прямой агрессии (рис. 7А). При этом самка *2* имела более высокие *ID* в миролюбивом и ритуализованном агонистическом поведении, чем самка *1*, ее усредненный *ID* также был выше. Из этого следует предположение об условно одинаковом ранге самок в первый день наблюдений. Вероятно, в дальнейшем конкуренция между самками ожесточилась. В начале второго дня самка *2* была найдена мертвой. Однако повышение агрессии самки *1* к самке *2* наблюдать не удалось. Низкоранговый самец *1* пал на третий день, в результате прямой агрессии со стороны самца *2*. Новый порядковый номер оставшегося доминантного самца — *1*. В Б.В. 2 примерно равный статус самок (инициатор прямой агрессии — самка *1*, однако усредненный *ID* выше у самки *2*) предположительно обусловил их толерантность друг к другу и в итоге формирование группы из трех взрослых особей. Несомненно, повлияло и то, что самка *1* была старше и крупнее самки *2*. Высокая (рис. 7Б) агрессия самца *1* по отношению к самцу *2* (хотя и несколько снизившаяся во второй день) неизбежно привела к гибели последнего. Как и в Б.В. 1, субординант пал на третий день наблюдений.

Большой вольер 2: период II — существование самца и двух самок

На первом этапе (период II (1)) — до появления детенышей у самки *2* — отношения между тремя особями были стабильно мирными: преобладали

скучивания и взаимные обследования. Животные проводили значительную часть времени в одном гнезде. На данном этапе различие между выборками («категориями отношений») «2 самки» и «Самец — самки» по соотношению аффилиативных и агонистических контактов было недостоверным (табл. 3). В отношениях самок на данном этапе отсутствовала открытая агрессия. Степень асимметрии по другим формам поведения была низкой, связь между самками — практически эквипотенциальной. Отношения сибсов (диада «Самец *1* — Самка *1*»): небольшая асимметрия миролюбивых взаимодействий (брат чаще инициировал контакты), симметричность по ритуализованной агрессии (в основном боксирование и налезание-пассивная защита), преимущественное избегание контактов — самка *1*. Отношения самца и неродственной партнерши (диада «Самец *1* — Самка *2*»): симметричность по мирным взаимодействиям и ритуализованной агрессии (боксирование и угрожающие стойки) и периодическое убегание самки от самца (рис. 8А). Отмечено половое поведение самца — садки на партнершу. Доминантное положение в группе в период II (1) занимал самец *1*. Условный субдоминант — самка *1*. Ее *ID* в агрессивном и ритуализованном агонистическом поведении, как и усредненный *ID*, были выше, чем у самки *2*. Соответственно, самка *2* была условным субординантом (табл. 4).

Иная картина наблюдалась на втором этапе (период II (2)), продлившемся недолго — менее двух суток. В этот момент агрессия самки *2* к самке *1* резко усилилась. 97% поведенческих актов в диаде «Самка *1* — Самка *2*» — агонистические (73% актов — прямая агрессия). Уровень антагонизма между самками на данном этапе значительно превышал таковой между разнополыми особями (табл. 3). В это время самка *2* принесла первый выводок и, судя по всему, стала воспринимать самку *1*, как конкурента. Характерным поведением самки *2* было нанесение сопернице мощных укусов в живот, заднюю часть тела и область влагалища. Помимо укусов, атаки сопровождалась удержанием зубами и передними лапами. При этом самка *1* редко избегала самку *2*, вступала с ней в схватки, наносила ответные укусы. Самка *2* также была ранена, но менее серьезно. Акты ритуализованной агрессии во взаимодействии самок были редкими, связь — эквипотенциальной.

Самка *1*, очевидно, пребывала в стрессе, что отразилось и на ее отношениях с братом. Доля агонистических контактов во взаимодействии сибсов увеличилась до 47%. В основном они выражались в виде ритуализованной агрессии (она составила 31% от суммарного числа актов) и избегания контактов (преимущественно самцом *1*). Характерная форма ритуализованного агонистического

Таблица 3. Соотношение миролюбивых и агонистических контактов между пеструшками из большого вольера 2 во II период в зависимости от «категории отношений» и этапа данного периода

Table 3. Ratio of peaceful and agonistic interactions between lemmings kept in the 2-nd large enclosure during the period II depending on the “relationship category” and stage of the period

«Категории отношений» в группе	Этап II периода		Достоверность различий
	1 этап	2 этап	
«2 самки»	104 (70%) / 45 (30%)	2 (3%) / 69 (97%)	«2 самки» / «Самец–самки» (1 этап): NS $(\chi^2 = 0.8, p = 0.37)$ «2 самки» / «Самец–самки» (2 этап): * $(\chi^2 = 48.91, p < 0.001)$ 1 этап / 2 этап («2 самки»): * $(\chi^2 = 86.41, p < 0.001)$ 1 этап / 2 этап («Самец–самки»): * $(\chi^2 = 86.41, p < 0.001)$
«Самец–самки»	179 (74%) / 63 (26%)	41 (56%) / 32 (44%)	

Примечания. * различия достоверны, NS – недостоверно.

Notes. * differences are significant, NS – insignificant.

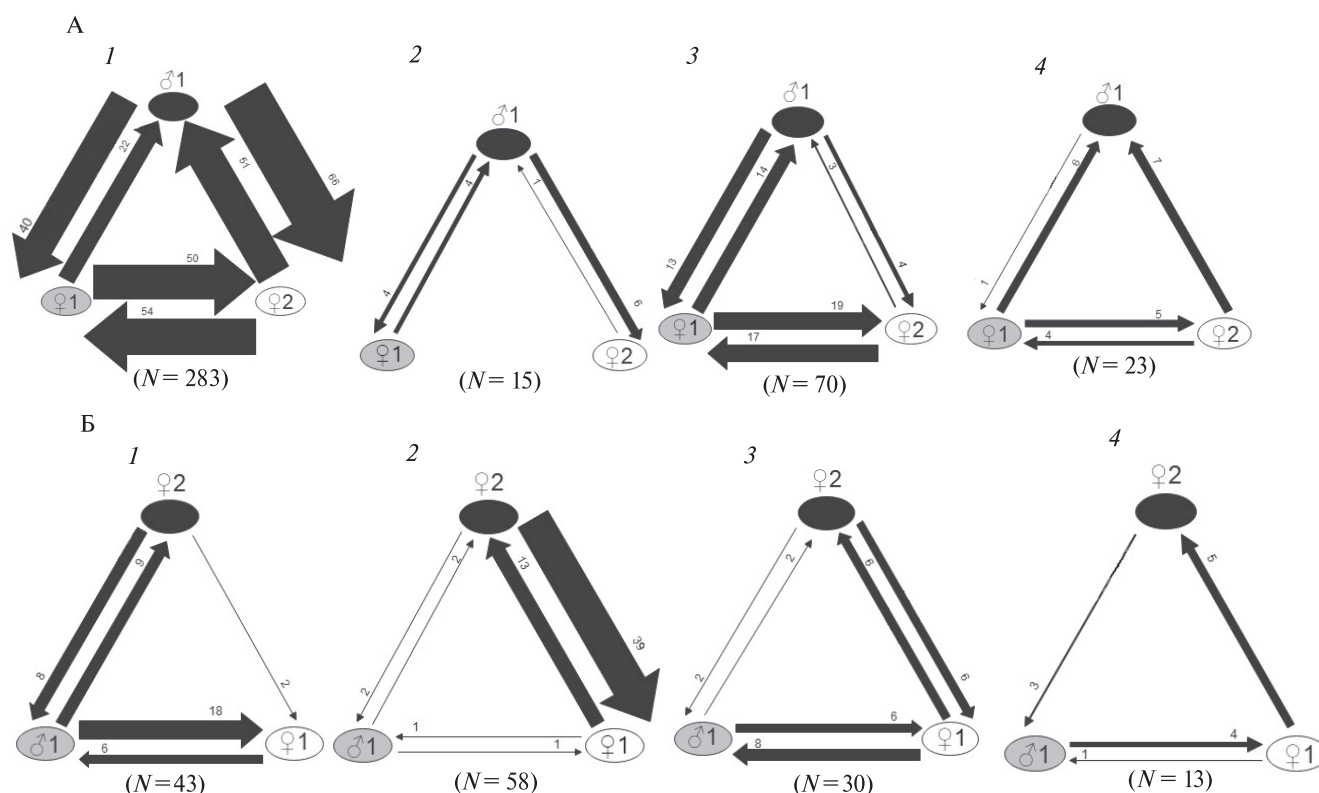


Рис. 8. Социограммы поведенческих взаимодействий между особями в большом вольере 2 на первом (А) и втором (Б) этапах II периода: 1 – миролюбивые (аффилиативные), 2 – агрессивные, 3 – ритуализованные агонистические, 4 – избегания контакта. N – число зарегистрированных актов. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов. Над каждой стрелкой – число актов, адресованных особи. Черным цветом обозначены доминантные особи, серым – субдоминанты, белым – субординанты

Fig. 8. Sociograms of interactions between individuals in the 2-nd large enclosure in the 1-st (A) and 2-nd (B) stages of period II: 1 – peaceful, 2 – aggressive, 3 – ritualized agonistic, 4 – avoidance of contact. N – number of registered acts. The thickness of the arrows is proportional to the number of initiated acts. The number of acts addressed to a certain individual is above each arrow. Dominants are marked in black, subdominants in gray, and subordinates in white

Таблица 4. Индексы доминирования (*ID*) в разных типах поведения, усредненные *ID* и условный социальный ранг пеструшек, содержащихся в большом вольере 2 во II период

Table 4. Indices of dominance (*ID*) in different types of behavior, averaged *ID* and conditional social rank of lemmings kept in the 2-nd large enclosure in the period II

Особь	1 этап			
	Тип социальных актов	Индекс доминирования (<i>ID</i>)	Усредненный <i>ID</i>	Ранг (условно)
Самец 1	Миролюбивые	0.6	0.68	1
	Ритуализованные агонистические	0.53		
	Избегание контакта	0.93		
Самка 1	Миролюбивые	0.42	0.43	2
	Агрессивные	0.5		
	Ритуализованные агонистические	0.52		
	Избегание контакта	0.29		
Самка 2	Миролюбивые	0.48	0.34	3
	Агрессивные	0.14		
	Ритуализованные агонистические	0.45		
	Избегание контакта	0.28		
Особь	2 этап			
	Тип социальных актов	Индекс доминирования (<i>ID</i>)	Усредненный <i>ID</i>	Ранг (условно)
Самец 1	Миролюбивые	0.64	0.42	2
	Ритуализованные агонистические	0.43		
	Избегание контакта	0.2		
Самка 1	Миролюбивые	0.25	0.36	3 (позже погибла)
	Агрессивные	0.25		
	Ритуализованные агонистические	0.54		
	Избегание контакта	0.4		
Самка 2	Миролюбивые	0.47	0.68	1
	Агрессивные	0.75		
	Ритуализованные агонистические	0.50		
	Избегание контакта	1		

поведения — налезание самца 1 на сестру с переворачиванием ее на спину. Соответственно, самка 1 — пассивная защита в позе лежания на спине. Самец практически не проявлял прямую агрессию по отношению к обеим самкам. Также он тщательно вылизывал уже раненую сестру. Отмечена единичная попытка самца защитить сестру (боксирование с самкой 2, затем ее преследование). В целом отношения самца с неродственной партнершей на данном этапе оставались мирными (рис. 8Б).

Во II период (2) резко повысился социальный ранг самки 2 — она стала доминантной особью. Статус самца на данном этапе был ниже. И, наконец, самка 1 стала очевидным субординантом (табл. 4).

Самка 1 пала на второй день после появления потомства у ее соперницы. При этом между самцом 1 и его партнершей продолжала поддерживаться тесная социальная связь. Самец участвовал в строительстве гнезда для детенышей, затем проводил в нем много времени, обогревая самку и потомство. В дальнейшем эта самка принесла еще несколько выводков.

**Большой вольер 1, малые вольеры:
отношения самцов и самок в парах
до появления у них потомства**

Миролюбивые контакты составляли лишь 40–63% взаимодействий между самцами и самками в парах. Обычно они проявлялись в виде скупиваний

и взаимных обследований. Частые агонистические взаимодействия особей могут указывать на важную роль данного поведения в формировании моногамных отношений. В двух из трех пар (кроме особей из М.В. 2) доля агонистических актов в поведении самки по отношению к самцу была достоверно выше таковой в поведении самца, адресованном самке. В случае пары из М.В. 1 число агонистических актов, адресованных самцу, значительно превышало число миролюбивых (табл. 5). Однако антагонизм самок к самцам в 41–57% случаев выражался в форме избегания взаимодействий. Таким образом, самцы доминировали в агонистическом поведении. Прямая агрессия в виде схваток и преследований составляла лишь 1–37% от общего числа агонистических контактов. Наивысший уровень прямой агрессии — в паре из Б.В. 1.

Индексы доминирования самцов в агонистическом поведении (рассчитанные с использованием суммарных данных), как и их усредненные *ID*, более чем в 1.5 раза превышали таковые у самок. Особенно высокой была асимметрия в избегании контактов — подобное поведение почти всегда демонстрировали самки. Миролюбивые и ритуализованные агонистические взаимодействия были в целом симметричными (табл. 6). Доминирование самца в прямой агрессии было в первую очередь характерно для пары из М.В. 2, но он в основном демонстрировал ее в первый день наблюдений. На третий день зафиксировано спаривание: самец совершил 4 садки с интродукцией на самку, соответственно, у самки — лордоз. Самец и самка из Б.В. 1 относительно редко взаимодействовали вне гнездового домика, совершали частые хаотичные перемещения. Возможно, агонистические контакты данных особей чаще всего имели случайный характер. Этим можно объяснить симметрию в прямых и ритуализованных агрессивных взаимодействиях. В дальнейшем самцы и самки взаимодействовали мирно, совместно строили гнездо (как и партнеры из Б.В. 1, самцы и самки из малых

вольеров приступали к совместному строительству гнезд на второй день наблюдений). Позже во всех вышеупомянутых парах, как и в паре из Б.В. 2, неоднократно появлялось потомство.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования подтверждают склонность желтых пеструшек к моногамии. Прочная социальная связь между самцами и самками, не состоящими в близком родстве, формировалась во всех экспериментальных условиях, независимо от площади закрытых вольеров (большие либо малые), числа и взаимного расположения гнездовых домиков, туннельчиков и деревянных перегородок в вольерах, а также от числа животных, изначально выпущенных в вольеры (пара особей либо две пары сибсов-однопометников, происходившие из разных семей). Во взаимодействии партнеров в период установления моногамных отношений присутствовали и миролюбивые, и агонистические социальные контакты. Среди аффилиативных контактов преобладали скучивания, приближения, назо-назальные, назо-анальные контакты и обнюхивания туловища. Таким образом, присутствовали все формы поведения, связанного с обследованием партнера. Несколько большую активность при установлении положительной социальной связи проявляли самцы (в М.В. 1 — самка). Одновременно с этим отношения партнеров характеризовались довольно высоким антагонизмом. Доля агонистического поведения 37–60% (наивысшая — в М.В. 1). Присутствовала и прямая агрессия, хотя она и не превышала 39% (в Б.В. 1 в I период) от общего числа агонистических взаимодействий. Обычно она выражалась в виде схваток и преследования самок самцами. Присутствовали все формы ритуализованной агрессии, чаще всего — боксирование. В Б.В. 1 и М.В. 2 ритуализованные агонистические взаимодействия несколько чаще инициировали самцы, в Б.В. 2 и М.В. 1 — самки.

Таблица 5. Соотношение миролюбивых и агонистических актов, адресованных, соответственно, самцу и самке, в парах, находившихся в большом вольере 1 во II период и в малых вольерах

Table 5. Ratio of peaceful and agonistic interactions addressed, respectively, to the male and female, in lemming pairs kept in the 1-st large enclosure during the period II and in small enclosures

Вольер	Соотношение миролюбивых и агонистических контактов, адресованных		Достоверность различий
	самцу	самке	
Большой вольер 1	63 (53%) / 56 (47%)	89 (68%) / 41 (32%)	* ($\chi^2 = 6.29, p = 0.01$)
Малый вольер 1	44 (24%) / 142 (76%)	91 (60%) / 60 (40%)	* ($\chi^2 = 46.52, p < 0.001$)
Малый вольер 2	103 (62%) / 64 (38%)	95 (64%) / 53 (36%)	NS ($\chi^2 = 0.21, p = 0.65$)

Примечания. * различия достоверны, NS — недостоверно.

Notes. * differences are significant, NS — insignificant.

Таблица 6. Индексы доминирования (*ID*) в разных типах поведения, *ID* в агонистическом поведении в целом, усредненные *ID* и условный социальный ранг самцов и самок пеструшек в парах

Table 6. Indices of dominance (*ID*) in different types of behavior, *ID* in agonistic behavior (in general), averaged *ID* and conditional social rank of male and female lemmings in pairs

Вольер	Особь	Тип социальных актов	Индекс доминирования (<i>ID</i>)	<i>ID</i> в агонистическом поведении в целом	Усредненный <i>ID</i>	Ранг (условно)
Большой вольер 1	Самец I	Миролюбивые	0.59	0.64	0.65	1
		Агрессивные	0.58			
		Ритуализованные агонистические	0.5			
		Избегание контакта	0.92			
	Самка I	Миролюбивые	0.41	0.36	0.35	2
		Агрессивные	0.42			
		Ритуализованные агонистические	0.5			
		Избегание контакта	0.08			
Малый вольер 1	Самец I	Миролюбивые	0.67	0.69	0.71	1
		Ритуализованные агонистические	0.48			
		Избегание контакта	0.96			
	Самка I	Миролюбивые	0.33	0.32	0.29	2
		Ритуализованные агонистические	0.52			
		Избегание контакта	0.04			
Малый вольер 2	Самец I	Миролюбивые	0.48	0.71	0.7	1
		Агрессивные	0.74			
		Ритуализованные агонистические	0.56			
		Избегание контакта	1			
	Самка I	Миролюбивые	0.52	0.29	0.3	2
		Агрессивные	0.26			
		Ритуализованные агонистические	0.44			
		Избегание контакта	0			

В целом в агонистическом поведении доминировали самцы. Мы предполагаем, что агонистическое поведение партнеров, особенно его «альтернативные» формы, играет ключевую роль при установлении моногамных отношений в парах желтых пеструшек. Немаловажно и доминирование самцов в агонистическом поведении на данном этапе.

Дальнейшие отношения особей в стабильных парах были преимущественно мирными: доля агонистических взаимодействий не превышала 37% (в Б.В. 1 во II период). Партнеры занимали общий гнездовой домик, совместно строили гнездо, а затем проводили в нем значительную часть времени. Миролюбивые взаимодействия партнеров

были в целом симметричными. Такие формы аффилиативного поведения, как груминг, скучивания и взаимные обнюхивания, позволяли поддерживать тесную социальную связь. По результатам наблюдения за группой из Б.В. 2, подобная связь между партнерами продолжала поддерживаться и после рождения детенышей. Самец проявлял заботу о кормящей самке и потомстве. В то же время в парах сохранялось доминирование самцов в агонистическом поведении. Возможно, это тоже играло определенную роль в укреплении парных связей. Взаимоотношения самцов и самок *E. luteus* в семейных парах в целом сходны с таковыми у других преимущественно моногамных видов

полевков, в частности у общественной полевки [6, 9, 12] и степной пеструшки [13].

Социальная структура, в том числе иерархическая, в парах и семейных группах грызунов формируется на основе миролюбивых и ритуализованных агонистических взаимодействий [11, 14]. Отдельно следует рассмотреть ритуализованное агонистическое поведение. Сравнительный анализ поведения, относящегося к данной функциональной группе, у ряда видов песчанок и полевков (в частности, у краснохвостой (*Meriones libycus*) и монгольской (*M. unguiculatus*), песчанок, общественной полевки и полевки Брандта, (*Lasiopodomys brandtii*)), проведенный В.С. Громовым [11], показал, что ритуализованная агрессия представляет собой крайне важный механизм регуляции отношений между взрослыми особями разного пола в период размножения. В среднем доля ритуализованных агонистических контактов в разнополых диадах в 5–7 раз превышала долю тех же элементов поведения в однополых диадах. Основные инициаторы ритуализованной агрессии в разнополых диадах — самцы. Главная функция такого поведения заключается в подавлении агрессивной реакции самки в ответ на вторжение самца на ее территорию. Ритуализованное поведение, демонстрируемое самцами, предшествовало успешным спариваниям. У видов с более прочными парными связями и консолидированными семейными группами доля элементов ритуализованного поведения во взаимодействии партнеров выше (например, у полевков Брандта 25–30%), чем у видов с неустойчивыми, слабо консолидированными группами [11]. Стоит заметить, что, в отличие от желтых пеструшек, у таких высоко социальных видов, как монгольская песчанка [3, 17] и полевка Брандта [57, 66–67], могут присутствовать как моногамные, так и полигинные отношения.

По нашим наблюдениям, желтые пеструшки из больших вольеров, впоследствии сформировавшие пары, отличались агрессией к неродственным особям одного с ними пола. Особенно выраженным был антагонизм самцов старшего возраста к младшим (присутствовали все формы прямой агрессии). Оба младших, низкоранговых самца пали на третий день после запуска в вольеры. Самки изначально проявляли большую лояльность друг к другу, социальный ранг самок-соперниц в I период (на момент наблюдений) был обозначен как «условно одинаковый». Примерно равный статус самок из Б.В. 2, предположительно, обусловил установление толерантных отношений между ними, которые сохранялись в течение почти 1.5 месяцев (усредненный *ID* самки 1 (сестры доминантного самца) в это время был выше, чем у самки 2 — его неродственной партнерши)). Напротив,

«эгалитарные» отношения самок из Б.В. 1 сохранялись недолго. Вскоре конкуренция между ними ужесточилась, самка 1 стала проявлять агрессию, что привело к гибели самки 2 на второй день их совместного содержания в вольере. Отношения между однополыми конкурентами, особенно самцами, очевидно, строились по принципу территориального доминирования. Помимо уровня агрессии, доминантные самцы превосходили субординантов по уровню активности при обследовании вольеров (т.е. активнее «заявляли свои права» на территорию). Данные о выраженной территориальности и агрессии желтых пеструшек, изложенные в работе, соответствуют данным полевых наблюдений, согласно которым партнеры, занимающие семейный участок, активно вытесняют с него особей не только своего вида, но и степных пеструшек, узкочерепных полевков (*Microtus gregalis*) и других мелких грызунов. Они могут нападать даже на крупных грызунов, например тамарисковых песчанок (*Meriones tamariscinus*) и тушканчиков. Площадь участка, занимаемого парой пеструшек, обычно составляет 80–90 м² [34].

Отношения особей по принципу территориального доминирования чрезвычайно характерны для социальных видов грызунов. Подобное поведение хорошо изучено, например, у монгольских песчанок. Особи *M. unguiculatus*, занимающие семейно-групповой участок, изгоняют с него всех особей-чужаков своего вида. Агонистическое поведение монгольских песчанок при территориальных конфликтах разнообразно — от чисто ритуализованного (так называемые пограничные противостояния), не приводящего к реальным схваткам, до прямых столкновений, порой заканчивающихся гибелью одного из соперников [3]. Самые жесткие территориальные конфликты происходят в небольших вольерах, например, площадью 200 м². В вольере большей площади (400 м²) могут «ужиться», по крайней мере, две пары песчанок, при этом каждая занимает отдельный охраняемый участок [5]. Отношения территориального доминирования, выражающиеся в пространственном обособлении взрослых особей и преобладании агонистических взаимодействий (чаще всего — прямая агрессия либо взаимное избегание контактов) между животными одного пола, характерны также для общественных полевков [6, 9, 12] и полевков Брандта [6–8, 10]. У данных видов однополые конкуренты, в первую очередь — самцы, также могут вступать в ожесточенные схватки, иногда приводящие к летальному исходу. Отношения территориального доминирования позволяют поддерживать пространственную изоляцию парных и семейно-групповых участков.

Мы также установили, что разнополые сибсы желтых пеструшек могут поддерживать толерантные отношения даже после выселения их из родительских (натальных) групп и помещения в незнакомые условия. Взаимодействия братьев и сестер в экспериментальных группировках, выпущенных в большие вольеры, оставались преимущественно мирными: доля агонистических контактов не превышала 51% (диада «Самец 1 — Самка 1», Б.В. 2). Однако тесная социальная связь сохранялась и в этой паре сибсов, на что указывают довольно частые аффилиативные контакты (основной инициатор — брат) и периодические ритуализованные агонистические взаимодействия. Вероятно, именно эта связь между доминантным самцом и его сестрой была одной из причин, по которой в Б.В. 2 изначально сформировалась группа, включающая пару сибсов и неродственную самку. Лишь после того как самка 2 принесла первый выводок, резко возросла ее агрессия к самке 1, что неизбежно привело к гибели последней. Усиление агрессии и беспокойства самок во время лактации в целом характерно для грызунов. Оно связано с повышением секреции окситоцина и аргинин-вазопрессина. Это происходит параллельно с формированием привязанности матери к потомству. Агрессия к потенциальному источнику опасности для детенышей — неотъемлемый компонент материнского поведения [35].

Поддержание положительной социальной связи между разнополыми сибсами не препятствовало проявлению полового поведения по отношению к неродственным партнерам. В то же время взаимоотношения братьев и сестер характеризовались отсутствием элементов полового поведения, что указывает на наличие у желтых пеструшек инцест-табу, проявляющегося на поведенческом уровне. И действительно, избегание инбридинга чрезвычайно характерно для данного вида. По данным, полученным в Московском зоопарке в 2021–2022 гг., полностью отсутствовало размножение желтых пеструшек в парах, представленных близкородственными и знакомыми партнерами — сибсами либо родителями и потомством (наши неопубликованные данные). Сходные результаты получены для степных пеструшек. В их случае размножение отсутствовало в 86% пар, состоящих из близких родственников [62]. Мы предполагаем, что избегание инбридинга у данных видов обусловлено, в первую очередь, не генетическим родством,

а принадлежностью особей к одной натальной группе. Формированию пар *L. lagurus* и *E. luteus*, как и экспериментальных группировок *E. luteus*, описанных в данной работе, не предшествовал период нахождения родственников особей в изоляции. Животные продолжали идентифицировать членов семейных групп как родственников. Фактор знакомства особей друг с другом снижает вероятность инбридинга и у других грызунов, таких как общественная полевка [20] и полевка Брандта [21]. Помимо поведенческого, для грызунов подсемейства Arvicolinae предполагается наличие физиологического механизма инцест-табу. По одной из гипотез самцы оказываются не способны к индукции эструса родственников самок [29, 54, 64]. По нашему мнению, инцест-табу служит одним из основных механизмов поддержания репродуктивного неравенства и моногамии в группах *L. lagurus* и *E. luteus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данное исследование подтверждает склонность желтых пеструшек к образованию моногамных пар. Прочная социальная связь между самцами и самками, не состоящими в близком родстве, возникала во всех типах экспериментальных условий. Можно утверждать, что моногамия является оптимальной для пеструшек, в том числе при их искусственном разведении. Присутствие во взаимоотношениях партнеров агонистического поведения (особенно его «альтернативных» форм — ритуализованной агрессии и избегания взаимодействий) и доминирование самцов в данном поведении, судя по всему, играет ключевую роль при формировании пар *E. luteus*. Отношения разнополых сибсов после выселения из натальных групп и помещения в незнакомые условия оставались толерантными. На поведенческом уровне присутствовало инцест-табу. Агрессия пеструшек была преимущественно направлена на неродственных особей одного с ними пола. Антагонизм самцов был более выраженным, чем у самок. Отношения между однополыми конкурентами строились по принципу территориального доминирования. Доминантное положение занимали особи, сформировавшие моногамные пары. Полученные данные о выраженной территориальности и агрессии особей *E. luteus*, объединяющихся в пары, по отношению к конспецификам соответствуют полевым наблюдениям за этими грызунами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абашкин С.А. Агрессивность и возрастная структура семей ондатры // Групповое поведение животных. Материалы II Всесоюзной конференции по поведению животных. 1976. С. 5–6.
2. Абрамсон Н.И., Лебедев В.С., Тесаков А.С., Банникова А.А. Надвидовые родственные связи в подсемействе Полевочьих (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) // Молек. биол. 2009. Т. 43. № 5. С. 1–14.

3. Громов В.С. Семейно-групповой образ жизни и территориализм у монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) // В кн. Поведение и коммуникация млекопитающих. Сборник научных трудов / Под ред. В.Е. Соколова и др. М.: Наука. 1992. С. 76–114.
4. Громов В.С. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (Mammalia, Rodentia). М.: ИПЭЭ РАН. 2000. 380 с.
5. Громов В.С. Сравнительный анализ поведения монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) в неволе и природных популяциях // Зоол. журн. 2000. Т. 79. №11. С. 1344–1354.
6. Громов В.С. Сравнительный анализ социального поведения двух видов полевков (*Lasiopodomys brandti* и *Microtus socialis*) с семейно-групповым образом жизни // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Материалы конференции, Москва, 13–15 дек. 2001. С. 62–64.
7. Громов В.С. Поведение полевков Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) в экспериментальных группах. 1. Социальная структура семейных групп в условиях лабораторного содержания // Зоол. журн. 2001. Т. 80. Вып. 12. С. 1–8.
8. Громов В.С. Поведение полевков Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) в экспериментальных группах. 2. Использование пространства и социальная организация в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. 2002. Т. 81. Вып. 1. С. 1–6.
9. Громов В.С. Социальная структура семейных групп общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) в условиях лабораторного и вольерного содержания // Зоол. журн. 2003. Т. 82. Вып. 1. С. 1–10.
10. Громов В.С. Территориальная структура и социальная организация у полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. 2003. Т. 82. Вып. 7. С. 852–861.
11. Громов В.С. Ритуализованное агонистическое поведение грызунов // Усп. совр. биол. 2005. Т. 125. № 5. С. 522–533.
12. Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2008. 582 с.
13. Громов В.С. Взаимодействия партнеров в семейных парах и забота о потомстве у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в лабораторных условиях // Сиб. экол. журн. 2010. № 1. С. 181–189.
14. Громов В.С. Эволюция социальности у млекопитающих. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2017. 364 с.
15. Громов В.С. Эпигенетическое программирование фенотипических различий в поведении и эволюция социальности у грызунов // Усп. совр. биол. 2020. Т. 140. № 1. С. 58–72.
16. Громов В.С., Воробьева Т.В. Поведение полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) в условиях полувольного содержания. 1. Социальная организация и использование пространства // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 11. С. 94–110.
17. Громов В.С., Попов С.В. Некоторые особенности пространственно-этологической структуры поселений монгольской песчанки и попытки воздействия на нее фармакологическими средствами // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 10. С. 1528–1535.
18. Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: УрО РАН. 2001. 142 с.
19. Евсиков В.И., Кокенова Г.Т., Задубровский П.А. и др. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки, *Lagurus lagurus* Pallas) // Докл. АН. 2006. Т. 411. № 5. С. 708–710.
20. Зоренко Т.А. Общественные полевки подрода *Sumeriomys*: систематика, биология и поведение. Saarbrücken: Palmarium Academic Publ. 2013. 541 с.
21. Зоренко Т.А., Капрале Л. Избегание инбридинга и репродуктивная стратегия у некоторых видов полевков Arvicolinae // Териол. иссл. СПб. 2003. Вып. 3. С. 124–137.
22. Исмаилов М.И., Бекенов А.А. Условия пребывания и биология желтой пеструшки (*Lagurus luteus*) в Зайсанской котловине // Зоол. журн. 1969. Т. 48. № 12. С. 1869–1877.
23. Касаткин М.В. Особенности биологии и популяционная структура общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) // В кн. Сборник научных трудов Государственного Биологического музея им. К.А. Тимирязева / Под ред. Чусовой Е.А. М.: Гос. Биол. музей им. К. А. Тимирязева. 2002. С. 103–142.
24. Кокенова Г.Т. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773). Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН. 2007. 120 с.
25. Крыльцов А.И. Степные пеструшки и стадные полевки на севере Казахстана. Труды ВИЗР. Алма-Ата: Изд-во Казахстанского с.-х. ин-та. 1964.
26. Рutowская М.В. Социальное поведение степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas) в экспериментальных группах // Бюлл. Моск. общества испыт. природы. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 3. С. 24–29.
27. Слудский А.А. Ондатра и акклиматизация ее в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 1948. С. 134–139.
28. Сморгачева А.В. Биология китайской полевки Виноградова, *Lasiopodomys mandarinus vinogradovi*. Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ. 1998. 167 с.
29. Сморгачева А.В. Половое созревание и размножение молодых самок китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus*, при содержании в группах разного состава // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 8. С. 991–998.

30. Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 1975. 855 с.
31. Шевченко В.Л. Основные черты экологии степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Западном Казахстане // Зоол. журн. 1962. Т. 61. Вып. 4. С. 616–624.
32. Шилова С.А., Касаткин М.В. Сравнительный анализ популяционной структуры общественной полевки (*Microtus socialis* Pall., 1773, Cricetidae, Rodentia) в различных частях ареала // Экология. 2000. № 4. С. 287–294.
33. Шубин И.Г. Степная пеструшка – *Lagurus (Lagurus) lagurus* Pallas, 1773 // В кн. Млекопитающие Казахстана. Т. I. Ч. 3 (песчанки, полевки, алтайский цокор) / Под ред. А.А. Слудского. Алма-Ата: «Наука» КазССР. 1978. С. 270–290.
34. Шубин И.Г. Желтая пеструшка – *Lagurus (Eolagurus) luteus* Eversmann, 1840 // В кн. Млекопитающие Казахстана. Т. I. Ч. 3 (песчанки, полевки, алтайский цокор) / Под ред. А.А. Слудского. Алма-Ата: «Наука» КазССР. 1978. С. 291–312.
35. Bosch O.J. Maternal aggression in rodents: brain oxytocin and vasopressin mediate pup defense // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2013. V. 368. P. 1–11. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0085>
36. Brotherton P.N., Komers P.E. Mate guarding and the evolution of social monogamy in mammals // In: Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals / Reichard U.H., Boesch C. (Eds). Cambridge: Cambridge University Press. 2003. P. 42–58.
37. Caley M.J. Dispersal and inbreeding avoidance in muskrats // Anim. Behav. 1987. V. 35. P. 1225–1233. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80180-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80180-X)
38. Carter C.S., Perkeybile A.M. The monogamy paradox: what do love and sex have to do with it? // Front. Ecol. Evol. 2018. V. 6. P. 1–20. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00202>
39. Clutton-Brock T.H. Mammalian mating systems // Proc. R. Soc. Lond. B. 1989. V. 236. P. 339–372. <https://doi.org/10.1098/rspb.1989.0027>
40. de Waal F.M.B. The organization of agonistic relations within two captive groups of Java-monkeys (*Macaca fuscicularis*) // Z. Tierpsychol. 1977. V. 44. P. 225–285. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1977.tb00995.x>
41. Emlen S.T., Oring L.W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. 1977. V. 197. P. 215–223. <https://doi.org/10.1126/science.327542>
42. FitzGerald R.W., Madison D.M. Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1983. V. 13. P. 183–187. <https://doi.org/10.1007/BF00299921>
43. Getz L.L., Carter C.S. Social organization in *Microtus ochrogaster* populations // Biologist. 1980. V. 62. P. 56–69.
44. Getz L.L., Carter C.S. Prairie-vole partnerships // Am. Sci. 1996. V. 84. P. 56–62. <https://www.jstor.org/stable/29775598>
45. Getz L.L., Carter C.S., Gavish L. The mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: field and laboratory evidence for pair bonding // Behav. Ecol. Sociobiol. 1981. V. 8. P. 189–194. <http://www.jstor.org/stable/4599380>
46. Gromov V.S. The evolution of sociality in rodents: Environments and selective forces promoting grouping. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publ. 2018. 163 p.
47. Gromov V.S. Paternal care in rodents: Ultimate causation and proximate mechanisms // Russian J. Theriol. 2020. V. 19. № 1. P. 1–20. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.19.1.01>
48. Hendrichs H. Changes in a population of Dikdik, *Madoqua (Rhynchotragus) kirki* (Günther 1880) // Z. Tierpsychol. 1975. V. 38. Issue 1. P. 55–69. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1975.tb01992.x>
49. Kleiman D.G. Monogamy in mammals // Q. Rev. Biol. 1977. V. 52. P. 39–69. <https://doi.org/10.1086/409721>
50. Komers P.E., Brotherton P.N.M. Female space use is the best predictor of monogamy in mammals // Proc. R. Soc. Lond. B. 1997. V. 264. P. 1261–1270. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0174>
51. Lukas D., Clutton-Brock T.H. The evolution of social monogamy in mammals // Science. 2013. V. 341. P. 526–529. <https://doi.org/10.1126/science.1238677>
52. Payman B.C., Swanson H.H. Scent marking and dominance in enclosure colonies of gerbils // Behav. Brain Res. 1981. V. 2. P. 271–272.
53. Reichard U.H. Monogamy // In: The International Encyclopedia of Primatology / Fuentes A., Bezanson M., Campbell C.J. et al. (Eds). N.Y.: John Wiley & Sons, Inc. 2017. V. II (H–O).
54. Sawrey D.K., Dewsbury D.A. Control of Ovulation, Vaginal Estrus and Behavioral Receptivity in Voles (*Microtus*) // Neurosci. Biobehav. Rev. 1985. V. 9. P. 563–571. [https://doi.org/10.1016/0149-7634\(85\)90003-X](https://doi.org/10.1016/0149-7634(85)90003-X)
55. Schadler M.H. Male siblings inhibit reproductive activity in female pine voles, *Microtus pinetorum* // Biol. Reprod. 1983. V. 28. P. 1137–1139. <https://doi.org/10.1095/biolreprod28.5.1137>
56. Schilder M.B.H. Dominance relationships between adult plains zebra stallions in semi-captivity // Behaviour. 1988. V. 104. P. 300–319. <http://www.jstor.org/stable/4534672>
57. Shi D., Hai S., Zheng S., Zhang Z. Studies of social behaviour in colonies of Brandt's vole (*Microtus brandti*) // In: International Conference on Rodent Biology & Management. Oct. 5–9, 1998. Beijing, China. P. 71.
58. Smorkatcheva A.V. The social organization of the Mandarin vole, *Microtus mandarinus*, during the reproductive period // Z. Säugetierkunde. 1999. V. 64. P. 344–355.
59. Smorkatcheva A.V. Weakened inbreeding avoidance in a monogamous subterranean vole, *Ellobius tancrei* // Mamm. Biol. 2021. V. 101. P. 601–607. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00131-4>

60. Solomon N.G., Keane B., Knoch L.R., Hogan P.J. Multiple paternity in socially monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Can. J. Zool. 2004. V. 82. P. 1667–1671. <https://doi.org/10.1139/z04-142>
61. Streltsov V.V., Ilchenko O.G., Kotenkova E.V. Long-term effect of inbreeding in the yellow steppe lemming, *Eolagurus luteus*, captive colony // Curr. Zool. 2025. V. 71. P. 329–337. <https://doi.org/10.1093/cz/zoae051>
62. Streltsov V.V., Smorkatcheva A.V. Social regulation of female reproduction in the steppe lemming, *Lagurus lagurus* // Mamm. Res. 2021. V. 66. Issue 3. P. 457–465. <https://doi.org/10.1007/s13364-021-00573-8>
63. Taber A.B., Macdonald D.W. Communal breeding in the mara *Dolichotis patagonum* // J. Zool. Lond. 1992. V. 227. P. 439–452. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04404.x>
64. Taylor S.A., Salo A.L., Dewsbury D.A. Estrus Induction in Four Species of Voles (*Microtus*) // J. Compar. Psychol. 1992. V. 106. No. 4. P. 366–373. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.106.4.366>
65. Wolff J.O. Behavior // In: Biology of New World *Microtus* / Tamarin R.H. (Ed.). Shippensburg, PA: American Society of Mammalogists. 1985. P. 340–372.
66. Zhang J., Zhang Z. Influence of operational sex ratio and density on the copulatory behaviour and mating system of Brandt's vole *Microtus brandti* // Acta Theriol. 2003. V. 48. Issue 3. P. 335–346. <https://doi.org/10.1007/BF03194173>
67. Zöphel U. Social organization of the vole *Microtus brandti* inhabiting steppes of Central Asia // Proceedings of the 3-rd European Congress of Mammology, Finland, May 29–June 2, 1999. P. 242.

REFERENCES

1. Abashkin S.A. *Aggressiveness and age structure of muskrat families*. Group behavior of animals. Proceedings of the II All-Union Conference on Animal Behavior. 1976. P. 5–6. (In Russ.)
2. Abramson N.I., Lebedev V.S., Tesakov A.S., Bannikova A.A. Supraspecific kinship relations in the subfamily of Voles (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae). *Molecular Biology*. 2009. V. 43. No. 5. P. 1–14. (In Russ.)
3. Gromov V.S. *Family-group lifestyle and territorialism in Mongolian gerbils (Meriones unguiculatus)*. In: Behavior and communication of mammals. Collection of scientific works. Sokolov V.E. et al. (Eds.). M.: Nauka. 1992. P. 76–114. (In Russ.)
4. Gromov V.S. Ethological mechanisms of population homeostasis in gerbils (Mammalia, Rodentia). M.: IEE RAS. 2000. 380 p. (In Russ.)
5. Gromov V.S. Comparative analysis of the behavior of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) in captivity and natural populations. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2000. V. 79. No. 11. P. 1344–1354. (In Russ.)
6. Gromov V.S. *Comparative analysis of the social behavior of two species of voles (Lasiopodomys brandti and Microtus socialis) with a family-group lifestyle*. Role of biological stations in the conservation of Russian biodiversity. Proceedings of the Conference. Dec. 13–15, 2001. Moscow. P. 62–64. (In Russ.)
7. Gromov V.S. Behavior of Brandt's voles (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) in the experimental groups. 1. Social structure of family groups under laboratory conditions. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2001. V. 80. Issue 12. P. 1–8. (In Russ.)
8. Gromov V.S. Behavior of Brandt's voles (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) in the experimental groups. 2. Use of space and social organization under semi-voluntary conditions. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2002. V. 81. Issue 1. P. 1–6. (In Russ.)
9. Gromov V.S. Social structure of the family groups of social vole (*Microtus socialis* Pall.) under laboratory and enclosure conditions. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2003. V. 82. Issue 1. P. 1–10. (In Russ.)
10. Gromov V.S. Territorial structure and social organization of Brandt's vole (*Lasiopodomys brandti*) under semi-voluntary conditions. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2003. V. 82. Issue 7. P. 852–861. (In Russ.)
11. Gromov V.S. Ritualized agonistic behavior of rodents. *Advances in Current Biology*. 2005. V. 125. No. 5. P. 522–533. (In Russ.)
12. Gromov V.S. *Spatial and ethological structure of rodent populations*. M.: Publishing house "KMK". 2008. 582 p. (In Russ.)
13. Gromov V.S. Interactions in family pairs and parental care in captive steppe lemming (*Lagurus lagurus*). *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal*. 2010. No. 1. P. 181–189. (In Russ.)
14. Gromov V.S. *Evolution of sociality in mammals*. M.: Publishing house "KMK". 2017. 364 p. (In Russ.)
15. Gromov V.S. Epigenetic programming of phenotypic differences in behavior and evolution of sociality in rodents. *Advances in Current Biology*. 2020. V. 140. No. 1, P. 58–72. (In Russ.)
16. Gromov V.S., Vorobyova T.V. Behavior of midday gerbils (*Meriones meridianus*) under semi-natural conditions. 1. Social organization and use of space. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1995. V. 74. Issue 11. P. 94–110. (In Russ.)
17. Gromov V.S., Popov S.V. Some features of the spatial and ethological structure of the settlements of Mongolian gerbil and attempts to influence it with pharmacological means. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1979. V. 58. Issue 10. P. 1528–1535. (In Russ.)
18. Evdokimov N.G. *Population ecology of northern mole vole*. Yekaterinburg: Ural Branch of the RAS. 2001. 142 p. (In Russ.)
19. Evsikov V.I., Kokenova G.T., Zadubrovskii P.A. et al. Monogamy as one of the ways of realization of the adaptive potential in mammals as exemplified by the steppe lemming *Lagurus lagurus* Pallas. *Doklady Biological Sciences*. 2006. V. 411. No. 5. P. 708–710. (In Russ.)

20. Zorenko T.A. *Social voles of the subgenus Sumeriomys: systematics, biology, and behavior*. Saarbrücken: Palmarium Academic Publ. 2013. 541 p. (In Russ.)
21. Zorenko T.A., Kaprale L. Inbreeding avoidance and reproductive strategy in some species of voles Arvicolinae. *Teoriologicheskie issledovaniya. St. Petersburg*. 2003. Issue 3. P. 124–137. (In Russ.)
22. Ismagilov M.I., Bekenov A.A. Conditions of residence and biology of yellow steppe lemming (*Lagurus luteus*) in the Zaisan basin. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 1969. V. 48. No. 12. P. 1869–1877. (In Russ.)
23. Kasatkin M.V. Features of biology and population structure of social vole (*Microtus socialis* Pall.). In: Collection of scientific works of the Timiryazev State Biological Museum. Chusova E.A. (Ed.). M.: Timiryazev State Biological Museum. 2002. P. 103–142. (In Russ.)
24. Kokenova G.T. *Effect of mating choice and long-lasting inbred breeding on reproductive characteristics of steppe lemming (Lagurus lagurus Pallas, 1773)*. Diss. ... Cand. Biol. Sci. Novosibirsk: ISEA SB RAS. 2007. 120 p. (In Russ.)
25. Kryltsov A.I. *Steppe lemmings and narrow-headed voles in northern Kazakhstan*. In: Works of Kazakhstan Scientific Research Institute of Plant Protection. Alma-Ata: Kazakhstan Agricultural Institute. 1964. (In Russ.)
26. Rutovskaya M.V. Social behavior of yellow steppe lemming (*Lagurus lagurus* Pallas) in the experimental groups. *Bull. Soc. Nat. Moscou*. 2006. V. 111. Issue 3. P. 24–29. (In Russ.)
27. Sludskii A.A. *Muskrat and its acclimatization in Kazakhstan*. Alma-Ata: AN KazSSR. 1948. P. 134–139. (In Russ.)
28. Smorkatcheva A.V. Biology of Vinogradov's mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus vinogradovi*. Diss. ... Cand. Biol. Sci. St. Petersburg: SPbU. 1998. 167 p. (In Russ.)
29. Smorkatcheva A.V. Maturation and reproduction of mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus*, young females maintained in groups of different composition. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2002. V. 81. No. 8. P. 991–998. (In Russ.)
30. Hinde R. *Animal behaviour. A synthesis of ethology and comparative psychology*. M.: Mir. 1975. 855 p. (In Russ.)
31. Shevchenko V.L. Main features of the ecology of steppe lemming (*Lagurus lagurus* Pall.) in Western Kazakhstan. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 1962. V. 61. Issue 4. P. 616–624. (In Russ.)
32. Shilova S.A., Kasatkin M.V. Comparative analysis of the population structure of social vole (*Microtus socialis* Pall., 1773, Cricetidae, Rodentia) in different areas of its range. *Russian J. Ecology*. 2000. No. 4. P. 287–294. (In Russ.)
33. Shubin I.G. *Steppe lemming – Lagurus (Lagurus) lagurus Pallas, 1773*. In: Mammals of Kazakhstan. V. I. Pt. 3 (gerbils, voles, Altai mole rat). Sludskii A.A. (Ed.). Alma-Ata: Nauka KazSSR. 1978. P. 270–290. (In Russ.)
34. Shubin I.G. *Yellow steppe lemming – Lagurus (Eolagurus) luteus Eversmann, 1840*. In: Mammals of Kazakhstan. V. I. Pt. 3 (gerbils, voles, Altai mole rat). Sludskii A.A. (Ed.). Alma-Ata: Nauka KazSSR. 1978. P. 291–312. (In Russ.)
35. Bosch O.J. Maternal aggression in rodents: brain oxytocin and vasopressin mediate pup defense. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 2013. V. 368. P. 1–11. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0085>
36. Brotherton P.N., Komers P.E. Mate guarding and the evolution of social monogamy in mammals. In: *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals*. Reichard U.H., Boesch C. (Eds). Cambridge: Cambridge University Press. 2003. P. 42–58.
37. Caley M.J. Dispersal and inbreeding avoidance in muskrats. *Anim. Behav.* 1987. V. 35. P. 1225–1233. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80180-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80180-X)
38. Carter C.S., Perkeybile A.M. The monogamy paradox: what do love and sex have to do with it? *Front. Ecol. Evol.* 2018. V. 6. P. 1–20. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00202>
39. Clutton-Brock T.H. Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 1989. V. 236. P. 339–372. <https://doi.org/10.1098/rspb.1989.0027>
40. de Waal F.M.B. The organization of agonistic relations within two captive groups of Java-monkeys (*Macaca fuscicularis*). *Z. Tierpsychol.* 1977. V. 44. P. 225–285. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1977.tb00995.x>
41. Emlen S.T., Oring L.W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*. 1977. V. 197. P. 215–223. <https://doi.org/10.1126/science.327542>
42. FitzGerald R.W., Madison D.M. Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1983. V. 13. P. 183–187. <https://doi.org/10.1007/BF00299921>
43. Getz L.L., Carter C.S. Social organization in *Microtus ochrogaster* populations. *Biologist*. 1980. V. 62. P. 56–69.
44. Getz L.L., Carter C.S. Prairie-vole partnerships. *Am. Sci.* 1996. V. 84. P. 56–62. <https://www.jstor.org/stable/29775598>
45. Getz L.L., Carter C.S., Gavish L. The mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: field and laboratory evidence for pair bonding. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1981. V. 8. P. 189–194. <http://www.jstor.org/stable/4599380>
46. Gromov V.S. The evolution of sociality in rodents: Environments and selective forces promoting grouping. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publ. 2018. 163 p.
47. Gromov V.S. Paternal care in rodents: Ultimate causation and proximate mechanisms. *Russian J. Theriol.* 2020. V. 19. No. 1. P. 1–20. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.19.1.01>
48. Hendrichs H. Changes in a population of Dikdik, *Madoqua (Rhynchotragus) kirki* (Günther 1880). *Z. Tierpsychol.* 1975. V. 38. Issue 1. P. 55–69. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1975.tb01992.x>
49. Kleiman D.G. Monogamy in mammals. *Q. Rev. Biol.* 1977. V. 52. P. 39–69. <https://doi.org/10.1086/409721>
50. Komers P.E., Brotherton P.N.M. Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 1997. V. 264. P. 1261–1270. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0174>

51. Lukas D., Clutton-Brock T.H. The evolution of social monogamy in mammals. *Science*. 2013. V. 341. P. 526–529. <https://doi.org/10.1126/science.1238677>
52. Payman B.C., Swanson H.H. Scent marking and dominance in enclosure colonies of gerbils. *Behav. Brain Res.* 1981. V. 2. P. 271–272.
53. Reichard U.H. Monogamy. In: The International Encyclopedia of Primatology. Fuentes A., Bezanson M., Campbell C.J. et al. (Eds). N.Y.: John Wiley & Sons, Inc. 2017. V. II (H–O).
54. Sawrey D.K., Dewsbury D.A. Control of Ovulation, Vaginal Estrus and Behavioral Receptivity in Voles (*Microtus*). *Neurosci. Biobehav. Rev.* 1985. V. 9. P. 563–571. [https://doi.org/10.1016/0149-7634\(85\)90003-X](https://doi.org/10.1016/0149-7634(85)90003-X)
55. Schädler M.H. Male siblings inhibit reproductive activity in female pine voles, *Microtus pinetorum*. *Biol. Reprod.* 1983. V. 28. P. 1137–1139. <https://doi.org/10.1095/biolreprod28.5.1137>
56. Schilder M.B.H. Dominance relationships between adult plains zebra stallions in semi-captivity. *Behaviour*. 1988. V. 104. P. 300–319. <http://www.jstor.org/stable/4534672>
57. Shi D., Hai S., Zheng S., Zhang Z. Studies of social behaviour in colonies of Brandt's vole (*Microtus brandti*). International Conference on Rodent Biology & Management. Oct. 5–9, 1998. Beijing, China. P. 71.
58. Smorkatcheva A.V. The social organization of the Mandarin vole, *Microtus mandarinus*, during the reproductive period. *Z. Säugetierkunde*. 1999. V. 64. P. 344–355.
59. Smorkatcheva A.V. Weakened inbreeding avoidance in a monogamous subterranean vole, *Ellobius tancrei*. *Mamm. Biol.* 2021. V. 101. P. 601–607. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00131-4>
60. Solomon N.G., Keane B., Knoch L.R., Hogan P.J. Multiple paternity in socially monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Can. J. Zool.* 2004. V. 82. P. 1667–1671. <https://doi.org/10.1139/z04-142>
61. Streltsov V.V., Ilchenko O.G., Kotenkova E.V. Long-term effect of inbreeding in the yellow steppe lemming, *Eolagurus luteus*, captive colony. *Curr. Zool.* 2025. V. 71. P. 329–337. <https://doi.org/10.1093/cz/zoae051>
62. Streltsov V.V., Smorkatcheva A.V. Social regulation of female reproduction in the steppe lemming, *Lagurus lagurus*. *Mamm. Res.* 2021. V. 66. Issue 3. P. 457–465. <https://doi.org/10.1007/s13364-021-00573-8>
63. Taber A.B., Macdonald D.W. Communal breeding in the mara *Dolichotis patagonum*. *J. Zool. Lond.* 1992. V. 227. P. 439–452. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04404.x>
64. Taylor S.A., Salo A.L., Dewsbury D.A. Estrus Induction in Four Species of Voles (*Microtus*). *J. Compar. Psychol.* 1992. V. 106. No. 4. P. 366–373. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.106.4.366>
65. Wolff J.O. Behavior. In: Biology of New World *Microtus*. Tamarin R.H. (Ed.). Shippensburg, PA: American Society of Mammalogists. 1985. P. 340–372.
66. Zhang J., Zhang Z. Influence of operational sex ratio and density on the copulatory behaviour and mating system of Brandt's vole *Microtus brandti*. *Acta Theriol.* 2003. V. 48. Issue 3. P. 335–346. <https://doi.org/10.1007/BF03194173>
67. Zöphel U. Social organization of the vole *Microtus brandti* inhabiting steppes of Central Asia. Proceedings of the 3-rd European Congress of Mammology, Finland, May 29–June 2, 1999. P. 242.

Сведения об авторах

About the authors

Владимир Владимирович Стрельцов – младший научный сотрудник, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация; Экскурсовод, Государственное автономное учреждение культуры «Московский зоопарк», Москва, Российская Федерация
e-mail: v.streltsov.95@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-0092-3131>

Vladimir V. Streltsov – Junior Researcher, Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow, Russian Federation;
Guide, Moscow Zoo, Moscow, Russian Federation
e-mail: v.streltsov.95@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-0092-3131>

Елена Владимировна Котенкова – д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
e-mail: evkotenkova@yandex.ru

Elena V. Kotenkova – Dr. of Sci. in Biology, Leading Researcher, Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow, Russian Federation
e-mail: evkotenkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.03.2026
После доработки 28.05.2026
Принята к публикации 02.06.2026

Received March 12, 2026
Revised May 28, 2026
Accepted June 02, 2026

УДК 599.323.5:591.3

DOI: 10.7868/S3034545626060097

Оригинальная статья

Влияние величины помета на формирование экстерьерных признаков у водяной полевки (*Arvicola amphibius* L., Cricetidae, Rodentia)

Г.Г. Назарова*, Л.П. Проскурняк

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Российская Федерация

*e-mail: galinanazarova@mail.ru

Аннотация. В лабораторных условиях изучено формирование экстерьерных признаков у водяной полевки. Выяснено, что более чем у 50% детенышей обособление ушных раковин происходит на 2-й день постнатального развития, появление шерсти на спине — на 3-й день, шерсти на животе — на 7-й день, прорезывание нижних резцов — на 6-й день, прорезывание верхних резцов — на 7-й день, расхождение пальцев на передних конечностях — на 6-й день, на задних конечностях — на 8-й день, прозревание — на 10-й день. Впервые обнаружено, что возрастная динамика появления экстерьерных признаков зависит от числа детенышей в помете. С увеличением величины помета обособление ушных раковин, появление шерсти на спине, прорезывание резцов нижней челюсти, расхождение пальцев на передних конечностях замедляется.

Ключевые слова: *Arvicola amphibius*, онтогенез, экстерьерные признаки, величина помета

Финансирование. Работа выполнена в рамках проекта Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2026–2030 гг. FWGS-2026-0009 № 1024032600090-9. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Соблюдение этических стандартов. Исследования выполнены с соблюдением правил, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

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

Вклад авторов. Обзор литературы, сбор, анализ и интерпретация данных, написание рукописи — НГГ; получение данных, редактирование рукописи — ПЛП.

Благодарности. Авторы благодарят рецензентов за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания.

Ссылка для цитирования: Назарова Г.Г., Проскурняк Л.П. Влияние величины помета на формирование экстерьерных признаков у водяной полевки (*Arvicola amphibius* L., Cricetidae, Rodentia) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 6. С. 136–143. <https://doi.org/10.7868/S3034545626060097>

The Influence of Litter Size on the Formation of Exterior Traits in the Water Vole, *Arvicola amphibius* L. (Cricetidae, Rodentia)

G.G. Nazarova, L.P. Proskurnyak*

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russian Federation*

**e-mail: galinanazarova@mail.ru*

Abstract. The development of exterior traits in water voles was studied in laboratory conditions. It was found that in more than 50% of pups, the ears become distinct on the second day of postnatal development, fur appears on the back on the third day, fur appears on the abdomen on the seventh day, lower incisors erupt on the sixth day, upper incisors erupt on the seventh day, divergence in the forelimb fingers on the sixth day, divergence in the hindlimb fingers on the eighth day, and opening of eyes appears on the tenth day. It was discovered for the first time that the age-related dynamics of the appearance of exterior traits depends on the number of pups in the litter. As the litter size increases, pinna detachment, back hair growth, lower incisor eruption, and toe divergence on the forelimb's slowdown.

Keywords: *Arvicola amphibius*, ontogenesis, exterior characteristics, litter size

Funding. The work was carried out within the framework of the Federal Program for Fundamental Scientific Research for 2026–2030 project FWGS-2026-0009 No. 1024032600090-9. No additional grants were received for the conduct or management of this specific study.

Ethics declarations. The research was carried out in compliance with the rules approved by the order of the Presidium of the USSR Academy of Sciences dated April 2, 1980 N 12000-496 and the order of the USSR Ministry of Higher Education dated September 13, 1984 N22.

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

Authors contribution. Literature review, data collection, statistical data analysis, manuscript writing – NGG; data acquisition, manuscript editing – PLP.

Acknowledgements. The authors thank the reviewers for their careful reading of the manuscript and valuable comments.

For Citation: Nazarova G.G., Proskurnyak L.P. The Influence of Litter Size on the Formation of Exterior Traits in the Water Vole, *Arvicola amphibius* L. (Cricetidae, Rodentia). *Zoologicheskii zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 6, pp. 136–143. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034545626060097>

ВВЕДЕНИЕ

Водяная полевка (*Arvicola amphibius* L.) распространена на обширной территории Европы и Азии и характеризуется чрезвычайно высокой фенотипической пластичностью морфофизиологических признаков. Многие географические формы различаются по одонтологическим, скелетным признакам, окраске шерстного покрова и имеют подвидовой статус (Водяная полевка ..., 2001). Масса и размеры тела, величина помета, скорость роста и полового созревания закономерно изменяются на разных фазах динамики численности (Евсиков и др., 2001).

Водяная полевка относится к альтрициальным млекопитающим: детеныши рождаются беспомощными, слепыми, голыми, неспособными к самостоятельному передвижению и поддержанию температуры тела. Известно, что у многих грызунов скорость формирования экстерьерных признаков видоспецифична, зависит от экологических условий существования и интенсивности размножения (Саблина, Тихонова, 2012; Саблина и др., 2015; Lackey, 1978; Nadeau, 1985). Показано, что физическое развитие потомства полевок близких размеров, но обитающих на разных высотах, замедляется по мере возрастания высоты (Дзюев и др., 2013; Саблина и др., 2024). Сведения об онтогенезе экстерьерных признаков важны для уточнения таксономического статуса подвидов водяной полевки и понимания роли внутривидовой вариативности сроков развития признаков, связанных с реализацией жизненного цикла, в адаптации к динамичным условиям среды.

В большинстве работ, посвященных онтогенезу экстерьерных признаков у грызунов, в том числе у водяной полевки (Водяная полевка... 2001), установлены только возрастные пределы формирования этих признаков. Возрастная динамика их развития анализируется редко, а эти сведения очень важны для проведения сравнительных исследований. Мы предполагаем, что у водяной полевки онтогенез экстерьерных признаков, необходимых для перехода к самостоятельной жизни, таких как появление шерсти, прорезывание резцов, созревание, зависит от величины помета, поскольку энергетические затраты на лактацию у многоплодных грызунов чрезвычайно велики и между однопометниками высока конкуренция за молоко матери (Назарова, Князев, 2024).

Цель работы — на основании данных, полученных при разведении водяных полевок в виварии, установить возрастную последовательность и динамику появления экстерьерных признаков, а также выяснить, зависит ли их развитие от величины помета.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на водяных полевках, содержащихся в лабораторном виварии Института систематики и экологии животных РАН. Колония основана в 1984 г. зверьками, отловленными в Новосибирской области, месте проведения многолетних популяционных исследований (Водяная полевка..., 2001). С тех пор она регулярно пополняется водяными полевками из природных популяций, обитающих на территории Новосибирской области.

Полёвок содержали одиночно в клетках 48 × 25 × 25 см, снабженных сеном, при температуре 18–25°C, естественном фотопериоде, свободном доступе к воде и корму (распаренная зерновая смесь, зелень, корнеплоды). В условиях вивария, как и в природе, экспериментальные животные способны к размножению только с апреля по сентябрь. В этот период формировали репродуктивные пары, учитывая, чтобы коэффициент родства между самцом и самкой не превышал 12.5%. Возраст полевок при ссаживании составлял 1–2 года. Факт спаривания устанавливали по наличию сперматозоидов в вагинальном мазке. Самца отсаживали от самки на 10–14-й день после спаривания. На 18–20-й день беременности два раза в день проверяли гнездо самки для определения даты рождения детенышей. Детенышей отсаживали от матери в возрасте 21–23 дней.

Через каждые 2–5 дней после родов и до наступления прозревания проводили осмотр приплода. У каждого детеныша отмечали: обособление ушных раковин, появление шерсти на спине и животе, разделение пальцев на передних и задних конечностях, прорезывание резцов на верхней и нижней челюстях, созревание. В возрасте 21 дня потомство отсаживали от матери.

Всего обследовано 1205 детенышей из 302 пометов, проживших не менее 15 дней. Материал собран в 1984–2024 гг.

Статистический анализ данных выполнен с использованием программного пакета IBM SPSS Statistics 21 (IBM Corp., США). Возрастную динамику развития экстерьерных признаков анализировали, рассчитывая среднюю долю детенышей в помете, имеющих сформированные признаки к конкретному возрасту. Затем полученные данные усредняли для каждого возраста и рассчитывали стандартную ошибку. Для анализа влияния величины помета на показатели развития использовали обобщенную смешанную линейную модель (GLMM) для бинарной зависимой переменной (наличие признака). В качестве предикторов использовали возраст детенышей и величину помета. Ранее было выяснено, что от возраста матери (1 или 2 года) репродуктивные показатели

не зависят (Назарова, Проскурняк, 2017), поэтому эту переменную в модель не включали. Для каждого признака анализ проводился на возрастном интервале от минимального возраста обнаружения признака до возраста, при котором признак обнаруживается у 100% особей. Единица анализа — особь. В качестве случайных факторов использовали индивидуальный номер животного и номер помета.

Средние в таблицах представлены со своими стандартными ошибками. Уровень статистической значимости принят 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Формирование экстерьерных признаков

Детеныши рождаются голыми, слепыми, без зубов, с плотно прижатыми к голове ушными раковинами (рис. 1). Пальцы на передних и задних конечностях сросшиеся. Кожа живота розовая, а головы и спины — темная. У накормленных детенышей через кожу живота просвечивает молоко.

Гистограмма распределения числа детенышей в помете представлена на рис. 2.

Средняя величина помета 4.60 ± 0.07 , мода и медиана равны 5. Средняя масса тела детенышей при рождении 5.90 ± 0.04 г.

В табл. 1 показано, какая доля детенышей имеет экстерьерные признаки в первые 13 дней жизни. Было установлено, что более чем у половины особей обособление ушных раковин происходит на 2-й день; спина покрывается шерстью на 3-й день; нижние резцы прорезываются, а передние пальцы разделяются на 6-й день; появление шерсти на животе и прорезывание верхних резцов происходят



Рис. 1. Детеныши водяной полевки, возраст 1 день
Fig. 1. Water vole pups, 1 day old

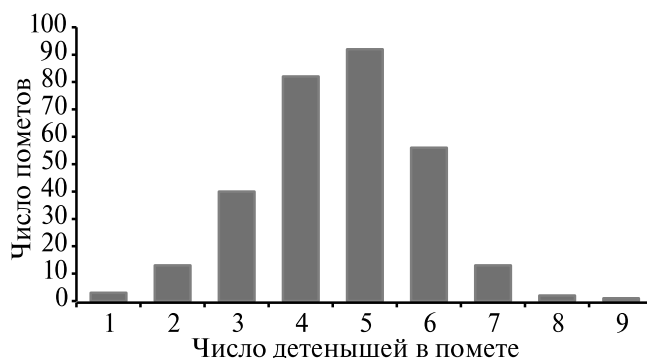


Рис. 2. Распределение величины помета

Fig. 2. Litter size distribution

на 7-й день; пальцы на задних конечностях разделяются на 8-й день; прозревание — на 10-й день.

Влияние величины помета

Установлено статистически значимое влияние величины помета на формирование экстерьерных признаков: обособление ушных раковин ($F_{1,867} = 7.737, p = 0.006$), появление шерсти на спине ($F_{1,744} = 4.861, p = 0.028$), прорезывание нижних резцов ($F_{1,1583} = 4.123, p = 0.042$), разделение пальцев на передних конечностях ($F_{1,1261} = 6.799, p = 0.009$). С увеличением числа детенышей в помете развитие этих признаков замедляется (табл. 2). Развитие других признаков не зависит от числа детенышей в помете: появление шерсти на животе — $F_{1,989} = 0.784, p = 0.376$; прорезывание верхних резцов — $F_{1,1485} = 1.933, p = 0.165$; разделение пальцев на задних конечностях — $F_{1,984} = 3.290, p = 0.07$; прозревание — $F_{1,837} = 2.213, p = 0.137$.

С величиной помета отрицательно связана масса тела при рождении ($r = -0.17, p < 0.01$) и масса тела при отъеме от матери в возрасте трех недель ($r = -0.25, p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

В постнатальном онтогенезе водяной полевки, как и у других представителей подсемейства полеvoчьих (Мейер и др., 1996; Саблина и др., 2015), прорезывание нижних резцов происходит раньше, чем верхних, расхождение пальцев на передних конечностях раньше, чем на задних. В целом возрастная последовательность и сроки формирования экстерьерных признаков у водяной полевки близки к таковым у исследованных в этом отношении видов *Microtus* (Мейер и др., 1996; Дзюев и др., 2013). В отличие от других представителей полеvoчьих (Зоренко и др., 1994; Чепракова и др., 2016;

Таблица 1. Доля особей (% ± SE) разного возраста со сформировавшимися экстерьерными признаками
Table 1. The proportion of individuals (% ± SE) of different ages with formed exterior characteristics

День	Обособление ушных раковин	Обрастание шерстью		Появление резцов		Разделение пальцев		Прозревание
		спина	живот	нижние	верхние	передние	задние	
1	32.1 ± 3.4 (171/680)							
2	95.7 ± 2.6 (47/190)	28.6 ± 18.4 (7/27)						
3	100 (40/162)	85.9 ± 5.5 (39/156)						
4		93.6 ± 3.6 (47/188)	5.1 ± 3.5 (39/151)	2.8 ± 2.8 (36/141)		11.9 ± 6.8 (21/87)		
5		95.5 ± 2.6 (60/277)	30.3 ± 5.5 (67/279)	23.5 ± 5.2 (64/269)	4.8 ± 2.8 (63/265)	47.2 ± 7.5 (45/182)		
6		100 (47/190)	47.8 ± 6.3 (60/234)	54.0 ± 5.0 (78/318)	16.9 ± 4.2 (77/314)	57.4 ± 6.8 (53/213)		
7			83.3 ± 7.8 (24/92)	98.0 ± 2.0 (51/189)	70.0 ± 6.3 (51/190)	95.2 ± 3.3 (42/162)	25.6 ± 6.7 (43/122)	
8			100 (51/213)	99.9 ± 1.0 (130/538)	94.1 ± 2.0 (129/538)	88.7 ± 2.9 (119/495)	76.6 ± 3.7 (122/507)	2.2 ± 1.7 (60/234)
9				96.6 ± 3.4 (29/133)	96.4 ± 3.6 (28/130)	96.6 ± 3.4 (29/132)	90.3 ± 5.4 (31/133)	41.4 ± 7.8 (37/158)
10				100 (34/142)	100 (39/159)	100 (32/135)	91.2 ± 6.2 (19/74)	75.4 ± 5.0 (54/218)
11							100 (20/98)	97.6 ± 1.6 (34/141)
12								93.4 ± 4.8 (23/7)
13								100 (19/72)

Примечание. В скобках указаны число пометов/ число детенышей.
Note. The number of litters/ number of pups is given in parentheses.

Таблица 2. Результаты анализа влияния величины помета на экстерьерные признаки с использованием обобщенной смешанной линейной модели (GLMM)

Table 2. Results of the analysis of the influence of litter size on exterior traits using a generalized linear mixed model (GLMM)

Признак		$\beta \pm SE$	t	P	95% доверительный интервал для β , границы	
					нижняя	верхняя
Обособление ушных раковин		-0.515 ± 0.185	2.782	0.006	-0.152	-0.878
Появление шерсти	спина	-0.926 ± 0.420	2.524	0.028	-1.107	-5.758
	живот	-0.245 ± 0.277	0.885	0.376	-0.742	-2.198
Прорезывание резцов	нижние	-0.525 ± 0.259	2.124	0.042	-1.018	-2.808
	верхние	-0.368 ± 0.264	1.390	0.165	-0.860	-2.426
Разделение пальцев на конечностях	передние	-0.176 ± 0.068	2.608	0.009	-1.045	-1.361
	задние	-0.135 ± 0.074	1.814	0.07	-0.989	-1.324
Прозревание		-0.318 ± 0.214	1.488	0.137	-0.904	-2.089

Саблина, Тихонова, 2024; Nadeau, 1985), у новорожденных водяной полевки спина пигментирована.

Влияние размера помета на экстерьер многоплодных млекопитающих изучено слабо, а имеющиеся данные противоречивы. Известно, что характеристики жизненного цикла зависят от сезона размножения, климата и уровня смертности — именно они определяют оптимальную стратегию размножения. Например, у белогорного хомячка (*Peromyscus leucopus*) из северных популяций темпы морфологического развития замедляются с увеличением помета, тогда как у южных — ускоряются (Lackey, 1978).

У водяной полевки величина помета отрицательно влияет на скорость пренатального и постнатального роста потомства (Nazarova, Proskurnyak, 2024; Назарова, Князев, 2024). Связано это с тем, что от величины помета зависит распределение ресурсов между потомками и качество материнского ухода. Это напрямую влияет не только на морфофизиологическое развитие потомства, но и на поведение (Назарова, Князев, 2024; Mendi, 1988; Chahoud, Paumgarten, 2009). В данном исследовании впервые установлено, что в пометах малой величины формирование признаков, необходимых для самостоятельной жизни — обособление ушных раковин, появление шерсти на спине, прорезывание резцов нижней челюсти, расхождение пальцев на передних конечностях, — происходит быстрее, чем в больших. Ускорение сроков появления шерсти у потомства матерей со сниженной плодовитостью может повышать жизнеспособность потомства, компенсируя, например, более слабые возможности социальной терморегуляции в пометах малой величины. Скучивание способствует сохранению тепла каждого детеныша благодаря уменьшению отношения площади поверхности «кучи» к ее объему, по сравнению с этим показателем у изолированных детенышей (Blumberg, Sokoloff, 1998). Эффективность социальной терморегуляции снижается

с уменьшением величины помета (Bautista et al., 2003; Gilbert et al., 2007, 2010).

Различия в скорости формирования экстерьерных признаков могут быть обусловлены различиями в скорости роста эмбрионов и новорожденных, связанными с плодовитостью матерей. В пометах малой величины прирост массы тела в эмбриональный период и во время молочного вскармливания выше (Nazarova, Proskurnyak, 2024; Назарова, Князев, 2024). В исследовании на кроликах показано, что масса тела при рождении положительно коррелирует со сроками появления шерсти (Fernández et al., 2025). При сравнении постнатального развития двух видов крыс, различающихся по размерам тела, обнаружено, что обособление ушных раковин, расхождение пальцев на передних и задних конечностях, прозревание происходит раньше у потомства более крупного вида (Саблина, Тихонова, 2012). У крыс, как и у водяной полевки, масса тела при рождении, постнатальный рост и сроки формирования экстерьерных признаков зависят от величины помета: появление шерсти, прорезывание резцов и прозревание у крыс из пометов малой величины наступают раньше, чем у крыс из больших пометов (Chahoud, Paumgarten, 2009).

Таким образом, в результате выполненного исследования установлены возрастные пределы, последовательность и динамика формирования экстерьерных признаков у водяной полевки. Обнаружено отрицательное влияние величины помета на формирование ряда признаков, важных для перехода к самостоятельной жизни. При малой плодовитости появление теплоизолирующего шерстного покрова, прорезывание резцов нижней челюсти, разделение пальцев на передних конечностях ускоряется. От этих признаков зависит поддержание температуры тела и переход к самостоятельному питанию, следовательно, жизнеспособность потомства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Водяная полевка: Образ вида / под. ред. П.А. Пантелеева // Виды фауны России и сопредельных стран. Москва: Наука, 2001. 527 с.
2. Дзюев Р.И., Чепракова А.А., Ахриева Л.А. Сравнительное изучение некоторых эколого-биологических особенностей полевок *Microtus arvalis macrocranius* Ognev, *Microtus arvalis gudaureus* Ognev и их помесей // Юг России: экология, развитие. 2013. № 4. С. 46–53.
3. Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка / под ред. П.А. Пантелеева. М.: Наука, 2001. С. 386–412.
4. Зоренко Т.А., Сморгачева А.В., Аксенова Т.Г. Размножение и постнатальный онтогенез китайской полевки *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 6. С. 120–129.
5. Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И. и др. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. 1996. СПб.: Зоологический институт РАН. 320 с.
6. Назарова Г.Г., Проскурняк Л.П. Возрастная изменчивость репродуктивных показателей у водяной полевки (*Arvicola amphibius* L., 1758) // Вестник ИРГСХА. 2017. № 83. С. 141–145.
7. Назарова Г.Г., Князев С.П. Онтогенез социального поведения многоплодных млекопитающих: лабораторная модель. Новосибирск: ИЦ НГАУ «Золотой колос», 2024. 177 с.
8. Саблина С.А., Тихонова Е.П. Постнатальное развитие и некоторые особенности размножения двух видов крыс (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758 и *Rattus tanezumi* Temminck, 1844) // Труды Зоологического института РАН. 2012. Т. 316. № 1. С. 71–82.
9. Саблина С.А., Тихонова Е.П. Особенности размножения и постэмбрионального онтогенеза полевок *Microtus kermanensis* и *M. mystacinus* подрода *Microtus* (Rodentia, Arvicolinae) // Труды Зоологического института РАН. 2024. Т. 328. № 3. С. 486–499.
10. Саблина С.А., Тихонова Е.П., Голенищев Ф.Н. Особенности размножения и постнатального онтогенеза полевки Громова (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988) // Труды Зоологического института РАН. 2015. Т. 319. № 3. С. 418–427.
11. Саблина С.А., Тихонова Е.П., Голенищев Ф.Н. Некоторые особенности биологии полевок рода *Blanfordimys* (Rodentia, Arvicolinae) // Труды Зоологического института РАН. 2024. Т. 328. № 1. С. 120–138.
12. Чепракова А.А., Хуламханова М.М., Дзюев Р.И., и др. Сравнительное изучение биологии некоторых видов полевок Кавказа // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 2. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=24338>
13. Bautista A., Drummond H., Martínez-Gomez M., et al. Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit // Developmental Psychobiology. 2003. V. 43. P. 208–215.
14. Blumberg M., Sokoloff G. Thermoregulatory competence and behavioral expression in the young of altricial species – revisited // Developmental Psychobiology. 1998. V. 33. P. 107–123
15. Fernández Y., Rödel H.G., Féron C. et al. Individual differences in the development of thermoregulation among littermates of the domestic rabbit // Journal of Thermal Biology. 2025. V. 131. 104189.
16. Gilbert C., Blanc S., Giroud S., et al. Role of huddling on the energetic of growth in a newborn altricial mammal // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. 2007. V. 293. P. 867–876.
17. Gilbert C., McCafferty D., Le Maho Y. et al. One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms // Biological Reviews. 2010. V. 85. P. 545–569.
18. Chahoud I., Paumgartten F.J. Influence of litter size on the postnatal growth of rat pups: is there a rationale for litter-size standardization in toxicity studies? // Environmental Research. 2009. V. 109. № 8. P. 1021–1027.
19. Lackey J.A. Reproduction, growth, and development in high-latitude and low-latitude populations of *Peromyscus leucopus* (Rodentia) // Journal of Mammalogy. 1978. 59. № 1. P. 69–83.
20. Mendi M. The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents) // Journal of Zoology. 1988. V. 215. P. 15–34.
21. Nadeau J.H. Ontogeny. In Biology of New World Microtus. Edited by R.H. Tamarin. Special Publications of the American Society of Mammalogists. 1985. № 8. P. 254–285.
22. Nazarova G.G., Proskurnyak L.P. Prenatal growth and development of the water vole *Arvicola amphibius* (Rodentia, Arvicolinae) // Biology Bulletin. 2024. V. 51. № 9. P. 2941–2947.

REFERENCE

1. The water vole: species image. Panteleev P.A., editor. Fauna of Russia and neighboring countries. Moscow: Nauka. 2001. 527 p. (In Russ.)
2. Dzuev R.I., Cheprakova A.A., Akhrieva L.A. A comparative study of certain ecological and biological features of voles *Microtus arvalis macrocranius* Ognev, *Microtus arvalis gudaureus* Ognev and their hybrids. *South of Russia: ecology, development*. 2013. No. 4. P. 46–53. (In Russ.)

3. Evsikov V.I., Gerlinskaya L.A., Moshkin M.P., et al. Genetic and physiological bases of population homeostasis. In: *The water vole: species image*. Panteleev P.A., editor. Fauna of Russia and neighboring countries. Moscow: Nauka. 2001. P. 386–412. (In Russ.)
4. Zorenko T.A., Smorkacheva A.V., Aksenova T.G. Reproduction and postnatal ontogenesis of the Chinese vole *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae). *Zoological journal*. 1994. Vol. 73. No. 6. P. 120–129. (In Russ.)
5. Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radzhabli S.I. et al. *Gray voles (subgenus Microtus) of the fauna of Russia and adjacent territories*. 1996. St. Petersburg: Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. 320 p. (In Russ.)
6. Nazarova G.G., Proskurnyak L.P. Age-related variability of reproductive parameters in the water vole (*Arvicola amphibius* L., 1758). *Vestnik irkutskogo universiteta*. 2017. No. 83. P. 141–145. (In Russ.)
7. Nazarova G.G., Knyazev S.P. *Ontogenesis of social behavior of polytocous mammals: a laboratory model*. Novosibirsk. IC NGAU “Golden Ear”. 2024. 177 p. (In Russ.)
8. Sablina S.A., Tikhonova E.P. Postnatal development and some reproductive features of two rat species (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758 and *Rattus tanezumi* Temminck, 1844). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2012. Vol. 316. No. 1. P. 71–82. (In Russ.)
9. Sablina S.A., Tikhonova E.P. Features of reproduction and postembryonic ontogenesis of voles *Microtus kermanensis* and *M. mystacinus* of the subgenus *Microtus* (Rodentia, Arvicolinae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2024. Vol. 328. No. 3. P. 486–499. (In Russ.)
10. Sablina S.A., Tikhonova E.P., Golenishchev F.N. Features of reproduction and postnatal ontogenesis of the Gromov’s vole (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2015. Vol. 319. No. 3. P. 418–427 (In Russ.) <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2015.319.3.418>
11. Sablina S.A., Tikhonova E.P., Golenishchev F.N. Some features of biology of voles of the genus *Blanfordimys* (Rodentia, Arvicolinae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2024. Vol. 328. No. 1. P. 120–138. (In Russ.)
12. Cheprakova A.A., Khulamkhanova M.M., Dzuev R.I., et al. Comparative study of the biology of some species of voles in the Caucasus. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2016. No. 2. (In Russ.) <https://doi.org/science-education.ru/ru/article/view?id=24338>
13. Bautista A., Drummond H., Martínez-Gómez M., et al. Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Developmental Psychobiology*. 2003. Vol. 43. No. 3. P. 208–215. <https://doi.org/10.1002/dev.10134>
14. Blumberg M.S., Sokoloff G. Thermoregulatory competence and behavioral expression in the young of altricial species – revisited. *Developmental Psychobiology*. 1998. Vol. 33. No. 2. P. 107–23.
15. Fernández Y., Rödel H.G., Féron C. et al. Individual differences in the development of thermoregulation among littermates of the domestic rabbit. *Journal of Thermal Biology*. 2025. Vol. 131. P. 104189.
16. Gilbert C., Blanc S., Giroud S. et al. Role of huddling on the energetics of growth in a newborn altricial mammal. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 2007. Vol. 293. No. 2. P. R867–R876.
17. Gilbert C., McCafferty D., Le Maho Y. et al. One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2010. Vol. 85. No. 3. P. 545–69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00115>
18. Chahoud I., Paumgartten F.J. Influence of litter size on the postnatal growth of rat pups: is there a rationale for litter-size standardization in toxicity studies? *Environmental Research*. 2009. Vol. 109. No. 8. P. 1021–1027.
19. Lackey J.A. Reproduction, growth, and development in high-latitude and low-latitude populations of *Peromyscus leucopus* (Rodentia). *Journal of Mammalogy*. 1978. Vol. 59. No. 1. P. 69–83.
20. Mendi M. The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents). *Journal of Zoology*. 1988. Vol. 215. P. 15–34.
21. Nadeau J.H. Ontogeny. In: Tamarin R.H., editor. *Biology of New World Microtus*. *Special Publications of the American Society of Mammalogists*. 1985. No. 8. P. 254–285.
22. Nazarova G.G., Proskurnyak L.P. Prenatal growth and development of the water vole *Arvicola amphibius* (Rodentia, Arvicolinae). *Biology Bulletin*. 2024. Vol. 51. No. 9. P. 2941–2947.

Сведения об авторах

About the authors

Назарова Галина Григорьевна — д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник. ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, Российская Федерация e-mail: galinanazarova@mail.ru https://orcid.org/0000-0001-8067-7596 Проскурняк Людмила Петровна — научный сотрудник ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, Российская Федерация e-mail: luda_proskurnjak@mail.ru https://orcid.org/0000-0001-6138-2696	Nazarova Galina Grigorievna — Dr. of Sci. in Biology, Leading Researcher, ISEA SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation e-mail: galinanazarova@mail.ru https://orcid.org/0000-0001-8067-7596 Proskurnyak Lyudmila Petrovna — Research Fellow, ISEA SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation e-mail: luda_proskurnjak@mail.ru https://orcid.org/0000-0001-6138-2696
--	--

Поступила в редакцию 25.04.2026
После доработки 17.06.2026
Принята к публикации 24.06.2026

Received April 25, 2026
Revised June 17, 2026
Accepted June 24, 2026

Юбилей / Anniversary

90 лет А.Ф. Емельянову!

В.М. Гнездилов^{1*}, Д.Ю. Тишечкин², Д.Е. Щербаков³

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

²Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация

³Палеонтологический институт РАН, Москва, Российская Федерация

* e-mail: VGnezdilov@zin.ru

A.F. Emeljanov turned 90!

V.M. Gnezdilov^{1*}, D.Yu. Tishechkin², D.E. Shcherbakov³

¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

²M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

³Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

* e-mail: VGnezdilov@zin.ru



Рис. 1. А.Ф. Емельянов в своем рабочем кабинете над картой Средней Азии вспоминает маршруты ЗИНовских экспедиций, март 2026 г. (фото Д.Е. Щербакова)

Fig. 1. A.F. Emeljanov in his working room over the map of Middle Asia recalls the routes of ZIN's expeditions, March 2026 (photo by D.E. Shcherbakov)



Рис. 2. А.Ф. Емельянов под сенью хлебного дерева в Национальном парке Кат Тьен, Вьетнам, май 2012 г. (фото Д.Е. Щербакова)

Fig. 2. A.F. Emeljanov under the shade of the breadfruit tree in Cat Tien National Park, Vietnam, May 2012 (photo by D.E. Shcherbakov)

15 июня 2026 года исполнилось 90 лет главному научному сотруднику Зоологического института РАН, профессору, доктору биологических наук, почётному работнику науки и высоких технологий Российской Федерации, Александру Фёдоровичу Емельянову.

А.Ф. Емельянов родился в Ленинграде в семье школьных учителей. Во время Великой Отечественной войны он вместе с родителями пережил оккупацию на земле своих предков, в деревне Удосало в районе Котлы-Копорье — исконных местах поселения народа воль. В лабораторию систематики насекомых ЗИН РАН Александр Фёдорович пришёл после окончания биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета в 1958 г. С тех пор он стал корифеем цикадистики и опубликовал более 240 работ по различным аспектам изучения *Auchenorrhyncha*, включая капитальную работу по филогении этой группы насекомых, три определителя по фауне России и широко известную статью по классификации и номенклатуре ареалов живых организмов.

Начало научной деятельности Александра Фёдоровича пришлось на период интенсивного исследования энтомофауны СССР. Ему посчастливилось участвовать в многочисленных экспедициях 1960–1980-х по Казахстану, Средней Азии и Монголии (рис. 1), и именно им была описана значительная часть видов цикадовых из этих регионов. Не будет преувеличением сказать, что своими знаниями о фауне цикадовых Средней и Центральной Азии мы во многом обязаны работам Емельянова. За свою 67-летнюю карьеру ученого-систематика Александр Фёдорович опубликовал описания сотен новых видов, многих родов и триб, а также нескольких подсемейств и семейств цикадовых, в том числе ископаемых, внося свой вклад в познание фауны всех континентов.

Сведения об авторах

Гнездилов Владимир Михайлович — докт. биол. наук, вед. науч. сотр., Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: vmgnezdilov@mail.ru, VGnezdilov@zin.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7331-8744>

Тишечкин Дмитрий Юрьевич — докт. биол. наук, ст. науч. сотр., биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
e-mail: macropsis@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5451-3838>

Щербakov Дмитрий Евгеньевич — канд. биол. наук, вед. науч. сотр., Палеонтологический институт РАН, Москва, Российская Федерация
e-mail: dshh@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4508-9259>

Будучи сотрудником ЗИН — ведущего зоологического учреждения России — Александр Фёдорович быстро стал лидером систематиков-цикадистов нашей страны. Все без исключения отечественные специалисты по этой группе, включая авторов настоящего очерка, были его учениками или регулярно обращались к нему за консультациями, никогда не получая отказа. Не только советы Александра Фёдоровича, данные в ходе научного обсуждения, но даже случайно оброненные им во время разговоров за чаем замечания нередко привлекали внимание молодых специалистов к важным проблемам систематики цикадовых, помогали усовершенствовать подходы к исследованиям или скорректировать планируемые экспедиционные маршруты. Обладая широчайшей эрудицией в вопросах энтомологии и биогеографии, Александр Фёдорович много лет является активным членом диссертационного совета при ЗИН РАН, относится неформально к представляемым работам. Помимо профессиональной деятельности, Александр Фёдорович не чужд интересу к живописи и музыке, будучи внимательным зрителем и равнодушным слушателем. Он знаток архитектуры, в особенности петербургской, его занимают вопросы языкознания и истории судостроения.

Александр Фёдорович пользуется большим уважением коллег в нашей стране и за рубежом, принимает участие в российских, европейских и мировых конгрессах. Он поистине кладёз разнообразнейших историй из славного прошлого Зоологического института, рассказов о легендарных ЗИНовских экспедициях, а также подробных сведений о природе нашей Родины и дальних стран, где он побывал или мечтал побывать со своим верным сачком в поисках столь милых его сердцу насекомых (рис. 2). Он полон сил и творческих надежд, оставаясь, как и прежде, одной из знаковых фигур российской энтомологии.

About the authors

Gnezdilov Vladimir M. — PhD, DSc (habilitation), Leading Researcher, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: vmgnezdilov@mail.ru, VGnezdilov@zin.ru
<https://orcid.org/0000-0002-7331-8744>

Tishechkin Dmitry Yu. — PhD, DSc (habilitation), Senior Researcher, Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation
e-mail: macropsis@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0001-5451-3838>

Shcherbakov Dmitry E. — PhD, Leading Researcher, Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
e-mail: dshh@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4508-9259>