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

Российская Академия Наук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ/ RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Том 105 № 8 Август

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

© Российская академия наук, 2026

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

Российская Академия Наук

ZOOLOGICHESKIY ZHURNAL / RUSSIAN JOURNAL OF ZOOLOGY

2026 Volume 105 No. 8 August

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

© Russian Academy of Sciences, 2026

СОДЕРЖАНИЕ

Том 105, Номер 8, 2026 **Август**

Паразиты хохлатой (*Aythya fuligula*) и морской (*A. marila*) чернетей (Anseriformes, Anatidae) в Карелии
Г.А. Яковлева 5

Новый вид *Schizopera* (Crustacea, Copepoda, Miraciidae) из межпоровых вод болгарского побережья Черного моря
А.М. Апостолов 21

О жуках-листоедах группы *binhanus* рода *Iphimoides* Jacoby, 1883 (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)
П.В. Романцов, А.Г. Мосейко 40

Фенодевиации позвоночника бурого угрехвостого сома (*Plotosus canius*, Plotosidae, Siluriformes) в дельте реки Меконг (Вьетнам): опыт классификации и перспективы использования в биомониторинге
Е.Е. Слынько, М. Ле Куанг, Ю.В. Чеботарева, В.Н. Федорова, А.Ю. Слынько, В.Б. Смирнова, Н.С. Мурина, Ч. Ба Хай, Д. Ку Нгуен, А.Н. Мироновский 53

Индивидуальная изменчивость брачных криков самцов перепела (*Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)) на территории Беларуси
Р.В. Вечёрко, М.Г. Дмитренок, П.А. Пакуль 65

Пространственная организация фауны и населения птиц северной части Большой Курильской гряды
П.А. Смирнов, Я.А. Редькин, Е.А. Коблик, А.А. Романов, Е.Н. Барканова, А.Н. Каландадзе 87

Структурно-функциональная характеристика малого подорлика (*Aquila pomarina*) и канюка (*Buteo buteo*) в системе хищник–жертва лесов Северной Беларуси
Д.И. Шамович, В.В. Ивановский, А.В. Зиновьев 103

Морфотипическая характеристика первого нижнего моляра (m1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae)
Д.О. Гимранов 111

Contents

Volume 105, № 8, 2026 **August**

Parasites of Tufted Duck (*Aythya fuligula*) and Greater Scaup (*A. marila*) (Anseriformes, Anatidae) in Karelia
G.A. Yakovleva 5

A New Species of Schizopera (Crustacea, Copepoda, Miraciidae) from Interstitial Waters of the Bulgarian Black Sea Coast
A.M. Apostolov 21

On Leaf Beetles of the *binhanus* Group of the Genus *Iphimoides* Jacoby, 1883 (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)
P.V. Romantsov, A.G. Moseyko 40

Vertebral Phenodeviations of the Gray Eel Catfish (*Plotosus canius*, Plotosidae, Siluriformes) in the Mekong Delta: a Classification Attempt and Prospects for Use in Biomonitoring
E.E. Slynko, Le Quang M., Yu.V. Chebotareva, V.N. Fedorova, A.Yu. Slynko, V.B. Smirnova, N.S. Murina, Truong Ba H., Cu Nguyen D., A.N. Mironovsky 53

Vocal Variability in Calls of Male Common Quail (*Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)) in Belarus
R.V. Viacorka, M.G. Dmitrenok, P.A. Pakul 65

Spatial Organization of Bird Fauna and Communities in the Northern Part of the Great Kuril Ridge
P.A. Smirnov, Ya.A. Red'kin, E.A. Koblik, A.A. Romanov, E.N. Barkanova, A.N. Kalandadze 87

Structural and Functional Characteristics of the Lesser Spotted Eagle (*Aquila pomarina*) and the Common Buzzard (*Buteo buteo*) in the Predator–Prey System of Northern Belarusian Forests
D.I. Shamovich, V.V. Ivanovsky, A.V. Zinoviev 103

Morphotypic Characteristics of the First Lower Molar (m1) of Brown (*Ursus arctos*) and Polar (*Ursus maritimus*) Bears (Carnivora, Ursidae)
D.O. Gimranov 111

УДК 576.895.1:598.252.1(470.22)

DOI: 10.7868/S3034545626080012 Оригинальная статья

Паразиты хохлатой (*Aythya fuligula*) и морской (*A. marila*) чернетей (Anseriformes, Anatidae) в Карелии

Г.А. Яковлева

Институт биологии КарНЦ РАН,

Петрозаводск, Российская Федерация

e-mail: galina_il87@mail.ru

Аннотация. Изучена фауна гельминтов двух видов нырковых уток (*Aythya fuligula* и *A. marila*), добытых в период осенней охоты в 2012–2014 гг. на побережье Ладожского озера. Обнаружено 30 видов паразитов различных групп: Cestoda (11 видов), Trematoda (9 видов), Nematoda (6 видов), Acanthocephala (4 вида). У хохлатой чернети отмечено 17 видов гельминтов, у морской чернети – 24 вида. Выявленные паразиты – типичные и широко распространенные гельминты гусеобразных птиц, встречающиеся в Палеарктике. Только вид *Diorchis ovofurcata* является специфичным гельминтом нырковых уток. Семь новых видов паразитов впервые отмечены у птиц в Карелии: *Cyathocotyle prussica*, *Aploparaksis filum*, *A. groenlandica*, *D. ovofurcata*, *D. spinata*, *Microsomacanthus microsoma*, *Polymorphus mathevossianae*. В фауне гельминтов морской чернети на территории Палеарктики зарегистрированы два новых вида цестод – *A. filum* и *D. spinata*.

Ключевые слова: фауна, гельминты, нырковые утки, *Aythya fuligula*, *A. marila*, Ладожское озеро

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0005, № г.р. 122032100130-3). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным исследованием получено не было.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов. Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором. Материал добыт в сезон охоты лицензированными охотниками.

Благодарности. Выражаю благодарность Е.П. Иешко за ценные замечания и предложения при подготовке рукописи статьи, Д.И. Лебедевой за помощь в определении некоторых видов гельминтов, а также А.В. Артемьеву за помощь в определении вида и возраста птиц. Автор признателен рецензентам за полезные комментарии к рукописи статьи.

Ссылка для цитирования: Яковлева Г.А. Паразиты хохлатой (*Aythya fuligula*) и морской (*A. marila*) чернетей (Anseriformes, Anatidae) в Карелии // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Т. 105. № 8. С. 5–20. https://doi.org/10.7868/S3034545626080012

© Яковлева Г.А., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626080012 Original Article

Parasites of Tufted Duck (*Aythya fuligula*) and Greater Scaup (*A. marila*) (Anseriformes, Anatidae) in Karelia

G.A. Yakovleva

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation

e-mail: galina_il87@mail.ru

Abstract. The parasite fauna of two diving duck species, the tufted duck (*Aythya fuligula*) and the greater scaup (*A. marila*), was studied. The birds were shot by licensed hunters during the autumn hunting season from 2012 to 2014 on Lake Ladoga. A total of 30 parasite species from various groups were identified, including Cestoda (11 species), Trematoda (9 species), Nematoda (6 species), and Acanthocephala (4 species). Seventeen parasite species were recorded in the tufted duck and 24 in the greater scaup. The identified parasites are typical and widespread helminths of Anseriformes in the Palaearctic region. Only *Diorchis ovofurcata* is a specific helminth of diving ducks. Seven parasite species were recorded for the first time in Karelia: *Cyathocotyle prussica*, *Aploparaksis filum*, *A. groenlandica*, *Diorchis ovofurcata*, *D. spinata*, *Microsomacanthus microsoma*, and *Polymorphus mathevossianae*. Two cestode species, *A. filum* and *D. spinata*, are new records of the helminth fauna of the greater scaup in the Palearctic.

Keywords: *Aythya fuligula*, *A. marila*, diving ducks, fauna, helminth, Lake Ladoga

Funding. This study was performed using federal funding within the State Assignment to the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (FMEN-2022-0005, no. 122032100130-3). No additional grants were received to conduct or supervise this study.

Conflict of interests. The author declares no conflict of interest.

Ethics declarations. This work does not contain any animal experiments performed by the author. The material was collected during the hunting season by licensed hunters.

Acknowledgements. The author wishes to thank Dr. Evgeny Ieshko for valuable comments and suggestions during the writing of the manuscript, Dr. Darya Lebedeva (IB KarRC RAS) for assistance in identifying some helminth species, and Dr. Alexander Artemyev (IB KarRC RAS) for assistance in identifying the bird species and ages. The author is grateful to anonymous reviewers of the manuscript for suggestions for improvement.

For Citation: Yakovleva G.A. Parasites of Tufted Duck (*Aythya fuligula*) and Greater Scaup (*A. marila*) (Anseriformes, Anatidae) in Karelia. *Zoologicheskij zhurnal / Russian Journal of Zoology.* 2026. Vol. 105, no 8, pp. 5–20. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080012

© Yakovleva G.A., 2026

Нырковые утки, как и большинство водоплавающих птиц, играют важную роль в формировании видового разнообразия паразитов водных экосистем и оказывают влияние на динамику их численности. Изучение паразитов птиц, их взаимоотношений с хозяевами, а также особенностей циркуляции в экосистемах, является актуальной задачей на современном этапе развития паразитологии. Как показали исследования различных авторов (Быховская-Павловская, 1953, 1962; Смогоржевская, 1954; Леонов, 1958; Искова, 1970; Куклин и др., 2024 и др.), пищевой рацион птиц определяется их зараженностью гельминтами. Большинство из потребляемых нырковыми птицами беспозвоночных (моллюски, ракообразные, насекомые и их личинки) и позвоночных (рыбы) животных являются промежуточными или окончательными хозяевами гельминтов.

Хохлатая чернеть (*A. fuligula* Linnaeus, 1758) – многочисленный пролетный и гнездящийся вид на территории северо-запада России, распространен по всему материку Евразия. Утки предпочитают гнездиться на побережье пресноводных озер с густой растительностью, часто встречаются в прибрежной зоне крупных озер (Ладожское озеро, Онежское озеро), а также на побережье Белого моря. Питается хохлатая чернеть преимущественно моллюсками, личинками ручейников, стрекоз и комаров, плавунцами и водяными клопами, в меньшей степени – мелкой рыбой. Растительные корма (фрагменты водорослей, побеги и корневища водных растений: рдест *Potamogeton* spp., ежеголовник *Sparganium* spp.) эти птицы потребляют лишь в незначительном количестве или при недостатке другой пищи (Зимин, Ивантер, 2002). Основные места зимовки хохлатых чернетей расположены в Западной Европе – во Франции, Швейцарии, Дании, а также в Великобритании (Носков и др., 2016).

Морская чернеть (*A. marila* Linnaeus, 1761) – повсеместно встречающаяся на территории северо-запада России нырковая утка, распространенная в тундрах и северных частях тайги по всей Северной Евразии от Исландии на восток до бассейна реки Лена в Сибири. Она предпочитает гнездиться на крупных, преимущественно проточных озерах, богатых водной растительностью. Питание морской чернети состоит в равной мере из животной и растительной пищи: моллюски, личинки поденок и стрекоз, плавунцы, водоросли, водные растения и их семена. Летом она предпочитает насекомых, ракообразных и моллюсков (Зимин, Ивантер, 2002). Основные места зимовок морских чернетей расположены на Балтике (Носков и др., 2016; Viksne et al., 2010).

Гельминтологические исследования нырковых уток Карелии были начаты в ходе 319-й Союзной гельминтологической экспедиции (319-й СГЭ) в летне-осенний период 1958–1962 гг. (Мозговой и др., 1966), а позже были дополнены различными авторами (Яковлева, 2013, 2024; Яковлева и др., 2012; Lebedeva et al., 2015). Всего на территории Карелии зарегистрировано 13 видов паразитов хохлатой и морской чернети.

В работе приведены современные данные по фауне гельминтов двух видов нырковых уток (хохлатая и морская чернеть) на территории Карелии (восточное побережье Ладожского озера).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Добыча птиц производилась в сентябре–октябре 2012–2014 гг. в сезон охоты на восточном побережье Ладожского озера (Олонецкий район, 61°06′ с.ш., 32°58′ в.д.). Всего обследовано 4 экз. (1 утенок, 1 самка, 2 самца, один из них молодой) хохлатой чернети (*A. fuligula*) и 7 экз. (2 молодые самки и 5 молодых самцов) морской чернети (*A. marila*). После отстрела тушки птиц были заморожены и доставлены в лабораторию (лаборатория паразитологии животных и растений Института биологии Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», г. Петрозаводск, Карелия). Сбор, фиксация и камеральная обработка паразитологического материала проводились общепринятыми методами (Дубинина, 1971). На наличие гельминтов исследовали весь желудочно-кишечный тракт, сердце, печень, желчный пузырь, почки, легкие и трахею. Вскрытие головного и спинного мозга, а также изготовление мазков крови на выявление простейших не проводились. Из обнаруженных плоских червей изготовляли тотальные препараты, окрашенные ацетокармином. Нематод перед определением просветляли 10% раствором глицерина и идентифицировали на временных препаратах. Для акантоцефалид использовали смесь глицерина, молочной кислоты и воды в равных пропорциях и заключали в просветляющую среду Фора–Берлезе.

Видовую идентификацию гельминтов проводили с использованием определителей и многочисленных оригинальных описаний (Спасская, 1966; Смогоржевская, 1976; Определитель трематод ..., 1985; Определитель трематод ..., 1986; Хохлова, 1986; Шигин, 1993; Сонин, Баруш, 1996; Barus et al., 1978 и др.). Морфология и таксономия гельминтов была изучена на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (микроскоп Olympus BX-53).

Для всех видов гельминтов определены количественные параметры заражения (согласно Bush

et al., 1997) – экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и индекс обилия (ИО, экз.). При статистической обработке результатов исследования использовали методы сравнения рассчитанных доверительных интервалов экстенсивности инвазии и индекса обилия на 5% уровне значимости. Анализ выполнен в программе Quantitative Parasitology (Qpweb, version 1.0.15) (Reiczigel et al., 2019). Был также проведен кластерный анализ (индекс Жаккара, алгоритм UPGMA), PAST версии 4.03 (Hammer et al., 2001). В соответствии с устоявшимися подходами к описанию сообществ паразитов мы использовали термины «инфрасообщество» (все паразиты конкретного экземпляра хозяина) и «компонентное сообщество» (все паразиты в популяции хозяина) (Bush, Holmes, 1986; Holmes, Price, 1986).

При обработке материала дополнительно изучали питание уток путем анализа содержимого желудков и кишечника. Объекты питания идентифицировали по фрагментам, характерным для каждого пищевого объекта. Приведены расчеты встречаемости различных групп пищевых объектов у исследованных видов птиц (доля,%, от общего числа вскрытых желудочно-кишечных трактов).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенного исследования у двух нырковых уток (хохлатая и морская чернеть) восточного побережья Ладожского озера зарегистрировано 30 видов паразитов различных групп (табл. 1): Cestoda (11 видов), Trematoda (9 видов), Nematoda (6 видов) и Acantocephala (4 вида). Гельминты локализовались в желудочно-кишечном тракте. Общими паразитами для двух видов чернетей были 10 видов (*Cyathocotyle prussica* Mühling, 1896, *Echinoparyphium recurvatum* (von Linstow, 1873) Lühe, 1909, *Echinostoma revolutum* (Fröhlich, 1802) Looss, 1899, *Notocotylus attenuatus* (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911, *Fimbriaria fasciolaris* (Pallas, 1781) Froelich, 1802, *Amidostomum acutum* (Lundahl, 1848) Seurat, 1918, *Capillaria anatis* (Schrank, 1790) Travassos, 1915, *Tetrameres fissispina* Diesing, 1861, *Polymorphus magnus* Skrjabin, 1913, *Filicollis anatis* (Schrank, 1788) Lühe, 1911). Из всех обнаруженных гельминтов 7 видов (*C. prussica*, *Aploparaksis filum* Goeze, 1782, *A. groenlandica* (Krabbe, 1869) Baer, 1956, *Diorchis ovofurcata* Czaplinski, 1972, *D. spinata* Mayhew, 1929, *Microsomacanthus microsoma* Creplin, 1829, *Polymorphus mathevossianae* Petrotschenko, 1949) впервые отмечаются на территории Карелии у птиц, в частности и у хохлатой, и морской чернетей. Среди них общим видом у двух исследованных видов уток является только трематода *C. prussica*, показатели зараженности которой были низкими: у хохлатой чернети ЭИ = 25%, ИО = 3 экз.; у морской чернети – ЭИ = 14.3%, ИО = 0.1 экз.

У хохлатой чернети (*A. fuligula*) найдено 17 видов паразитов четырех групп: Trematoda – 7 (41.2%), Cestoda – 4 (23.5%), Nematoda – 3 (17.6%), Acanthocephala – 3 (17.6%) (табл. 1). Наибольшие показатели зараженности (ЭИ и ИО) отмечены для трематод *E. recurvatum* (100%, 416.8 экз.) и *E. revolutum* (100%, 8.5 экз.). К единичным находкам можно отнести виды *Bilharziella polonica* (Kowalewski, 1895) Looss, 1899 (ЭИ = 25%, ИО = 0.3 экз.) и *P. mathevossianae* (ЭИ = 25%, ИО = 0.5 экз.). Подавляющее большинство гельминтов было обнаружено в кишечнике (тонкий и толстый отделы). Вид *N. attenuatus* обнаружен в типичной для него локализации (слепой отдел кишечника), а трематода *B. polonica* – в кровеносных сосудах печени. Нематоды *A. acutum* и *T. fissispina* найдены под кутикулой, выстилающей железистый и мускулистый отделы кишечника.

В ходе проведенного исследования среди вскрытых хохлатых чернетей не обнаружено птиц, свободных от инвазии паразитами. Моноинвазия также не была отмечена. Заражение семью видами гельминтов характерно для одной самой молодой особи (птенец), по 8 видов отмечено у двух самцов (молодой и взрослый) и 10 видов паразитов зарегистрировано у взрослой самки.

Согласно данным анализа содержимого желудочно-кишечного тракта птиц, в питании хохлатой чернети преобладали растения и семена, которые отмечены у всех исследованных особей (табл. 2). В спектре питания молодого утенка хохлатой чернети зарегистрирована наиболее разнообразная фауна, встречались все группы пищевых объектов. У трех из четырех особей (взрослые самка и самец, утенок) в желудках были фрагменты двустворчатых моллюсков и фрагменты неидентифицируемых водных насекомых. Брюхоногие моллюски отмечены в питании у двух птиц (взрослая самка и утенок), насекомые и их личинки – у взрослого самца, взрослой самки и утенка, пиявки – у утенка и молодого самца.

У исследованной морской чернети восточного побережья Ладожского озера отмечено 24 вида паразитов четырех групп: Cestoda – 8 (33.3%), Trematoda – 7 (29.2%), Nematoda – 6 (25%), Acanthocephala – 3 (25%) (табл. 1). Все добытые особи птиц были заражены различными видами цестод. Фауна их цестод была представлена четырьмя родами: *Aploparaksis*, *Diorchis*, *Microsomacanthus*, *Fimbriaria*.

Наибольшие величины ЭИ и ИО отмечены для цестоды *F. fasciolaris* и нематоды *T. fisispina* (табл. 1). Находки трематоды *C. prussica*, цестоды *A. filum* и нематоды *Echinuria uncinata* были единичными.

Таблица 1. Состав гельминтофауны и показатели зараженности хохлатой (*Aythya fuligula*) и морской (*A. marila*) чернетей

Table 1. Species composition of helminths and indices of infection in tufted duck and greater scaup

Виды паразитов	Хохлатая чернеть ($n = 4$)			Морская чернеть ($n = 7$)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Тип Platyhelminthes						
Trematoda						
Bilharziella polonica	25.0 [1.3–75.1]	1	0.3 [0.0–0.5]	–	–	–
Cotylurus cornutus	50.0 [9.8–90.2]	2–3	1.3 [0.0–2.3]	28.6 [5.3–65.9]	7–22	4.1 [0.0–11.4]
Cyathocotyle prussica	25.0 [1.3–75.1]	12	3.0 [0.0–6.0]	14.3 [0.7–55.4]	1	0.1 [0.0–0.4]
Echinoparyphium recurvatum	100.0 [47.3–100.0]	95–174	416.8 [131.0–666.0]	14.3 [0.7–55.4]	4	0.6 [0.0–1.7]
Echinostoma revolutum	100.0 [47.3–100.0]	1–19	8.5 [3.0–15.5]	14.3 [0.7–55.4]	82	11.7 [0.0–23.4]
Notocotylus attenuatus	25.0 [1.3–75.1]	112	28.0 [0.0–56.0]	28.6 [5.3–65.9]	17–18	5.0 [0.0–10.1]
Paracoenogonimus ovatus	25.0 [1.3–75.1]	108	27.0 [0.0–54.0]	–	–	–
Plagiorchis elegans	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	2	0.3 [0.0–0.9]
Prosthogonimus ovatus	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	3	0.4 [0.0–1.3]
Cestoda						
Aploparaksis filum	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	1	0.1 [0.0–0.4]
A. groenlandica	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	6	0.9 [0.0–2.6]
Aploparaksis sp.	50.0 [9.8–90.2]	11–51	15.5 [0.0–38.2]	–	–	–
Cloacotaenia megalops	25.0 [1.3–75.1]	4	1.0 [0.0–2.0]	–	–	–
Diorchis elisae	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	284	40.6 [0.0–122.0]
D. ovofurcata	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	12	1.7 [0.0–5.1]
D. spinata	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	9	1.3 [0.0–2.6]
Fimbriaria fasciolaris	50.0 [9.8–90.2]	4–37	10.2 [0.0–27.8]	57.1 [22.5–87.1]	6–129	32.0 [8.9–84.7]
Microsomacanthus compressa	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	32	4.6 [0.0–13.7]
M. microsoma	–	–	–	28.6 [5.3–65.9]	30–52	11.7 [0.0–26.6]
Microsomacanthus sp.	75.0 [24.9–98.7]	1–517	254.8 [0.3–509.0]	–	–	–
Тип Nematoda						
Amidostomum acutum	50.0 [9.8–90.2]	1	0.5 [0.0–0.8]	28.6 [5.3–65.9]	1–2	0.4 [0.0–1.0]

Таблица 1. Окончание / **Table 1.** End

Виды паразитов	Хохлатая чернеть (n = 4)			Морская чернеть (n = 7)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Capillaria anatis	100.0 [47.3–100.0]	2–10	6.0 [2.0–8.0]	57.1 [22.5–87.1]	5–23	5.9 [1.7–14.9]
Echinuria uncinata	–	–	–	14.3 [0.7–55.4]	1	0.1 [0.0–0.4]
Eucoleus contortus	–	–	–	28.6 [5.3–65.9]	1–4	0.7 [0.0–2.1]
Streptocara crassicauda	–	–	–	42.9 [12.9–77.5]	3–7	2.0 [0.4–4.1]
Tetrameres fisispina	100.0 [47.3–100.0]	2–9	4.8 [2.5–8.0]	71.4 [34.1–94.7]	1–33	7.7 [1.1–21.4]
Тип Acanthocephala						
Polymorphus magnus	50.0 [9.8–90.2]	25–29	13.5 [0.0–21.8]	57.1 [22.5–87.1]	1–6	2.0 [0.4–4.0]
P. mathevossianae	25.0 [1.3–75.1]	2	0.5 [0.0–1.0]	–	–	–
P. minutus	–	–	–	28.6 [5.3–65.9]	1–2	0.4 [0.0–1.0]
Filicollis anatis	25.0 [1.3–75.1]	66	16.5 [0.0–33.0]	14.3 [0.7–55.4]	4	0.6 [0.0–1.7]
Всего видов	17			24		

Примечания. Для экстенсивности инвазии и индекса обилия в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95% доверительного интервала, n – число исследованных птиц, прочерк – паразит не обнаружен.

Notes. For the prevalence of invasion and the abundance index, the values of the lower and upper limits of the exact 95% confidence interval are given in brackets; n – number of examined birds, individuals; dash – parasite not detected.

Таблица 2. Состав пищи хохлатой и морской чернети Ладожского озера

Table 2. Composition of food items of tufted duck and greater scaup of Lake Ladoga

Группа корма	Относительная встречаемость корма, %	
	хохлатая чернеть (n = 4)	морская чернеть (n = 7)
Растения и семена	100.0	100.0
Брюхоногие моллюски	50.0	14.3
Двустворчатые моллюски	75.0	28.6
Водные насекомые и личинки	75.0	57.1
Пиявки	25.0	14.3
Ракообразные	–	14.3

Примечание. Встречаемость кормов (%) от общего числа исследованных желудочно-кишечных трактов.

Note. Frequency of occurence (%) of the total number studied of gastrointestinal tract.

Большинство зарегистрированных гельминтов были обнаружены в кишечнике (тонкий, толстый и слепой отделы). Виды трематод *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) Braun, 1902 и *Prosthogonimus ovatus* (Rudolphi, 1803) Braun, 1901 отмечены у молодых особей в фабрициевой сумке. Все обнаруженные нематоды локализовались в стенке пищевода и под кутикулой, выстилающей железистый и мускулистый отделы кишечника.

Птиц, свободных от инвазии гельминтами, и с моноинвазией в ходе исследования не обнаружено. Заражение двумя и тремя видами паразитов было характерно для молодых самки и самца соответственно. Для остальных исследованных особей морской чернети характерна микстинвазия. Максимальное число (11) видов отмечено у молодого самца.

По результатам анализа содержимого желудочно-кишечного тракта в питании морской чернети преобладали растения и семена, которые отмечены у всех исследованных особей (табл. 2). В желудках трех особей (двух молодых самок и молодого самца) из семи обнаружены только фрагменты растений и семена, в желудках других трех особей (молодых самцов) – наиболее разнообразные пищевые объекты (растения, насекомые и личинки,

моллюски) и только у одной седьмой особи (молодого самца) – брюхоногие моллюски.

ОБСУЖДЕНИЕ

Фауна паразитов чернетей, обитающих на восточном побережье Ладожского озера, была разнообразной и представлена 30 видами. Жизненный цикл обнаруженных гельминтов проходит в пресноводных биоценозах (Судариков, 1974; Определитель трематод ..., 1985; Определитель трематод ..., 1986; Хохлова, 1986; Шигин, 1993; Сонин, Баруш, 1996; Barus et al., 1978 и др.). Общими паразитами для двух видов уток были 10 видов (33.3%): 4 вида трематод, 1 вид цестод, 3 вида нематод и 2 вида скребней (табл. 1). Сходство видового состава гельминтов и показатели зараженности определяются, по-видимому, общей спецификой околоводной среды обитания и спектра питания хозяев. Полученные результаты свидетельствуют о значительном сходстве рациона хохлатой и морской чернетей восточного побережья Ладожского озера (Зимин и др., 1993, Зимин, Ивантер, 2002). Показано относительно высокое разнообразие рациона птиц (табл. 2), включающего насекомых и их личинки, двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Ракообразные отмечались реже, возможно, из-за высокой скорости переваривания в желудке. Пиявки чаще регистрировались в ротовой и носовой полостях у птиц, в качестве корма редко встречались в желудочно-кишечном тракте.

Проанализировано сходство видового разнообразия инфрасообществ гельминтов у отдельных особей хохлатой и морской чернети между собой с помощью кластерного анализа (рис. 1). В результате проведенного анализа инфрасообщества этих птиц были близки, что еще раз подтверждает сходство рациона и мест обитания исследованных видов птиц. Можно отметить высокую близость инфрасообществ трех особей 1, 2, 3 (самка, утенок и молодой самец) хохлатой чернети, которые были добыты одновременно в октябре 2013 г., тогда как особь 4 (взрослый самец) немного отличался от первых трех, так как был добыт на следующий год в конце августа, а также, возможно, из-за различия в питании взрослых самцов и самок с утятами.

Инфрасообщества морской чернети имели свои особенности: показано сходство особей 3, 4 и 7 (молодые самцы, добытые в сентябре и октябре 2012 и 2013 гг.), Вероятно, это определяется общей спецификой питания птиц в местах обитания. Особи 5 (молодой самец) и 6 (молодая самка), добытые одновременно, имели также высокое сходство в инфрасообществе.

Малаховой (1985), исследовавшей фауну гельминтов хохлатой чернети по коллекционному материалу 319-й СГЭ, были обнаружены 11 видов цестод (*Platyscolex ciliata* Fuhrmann, 1913, *A. furcigera*, *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829) Wolffhügel, 1938, *F. fasciolaris*, *Dicranotaenia coronula* (Dujardin, 1845) Railliet, 1892, *Diorchis elisae* (Skrjabin, 1914) Spassky et Freze, 1961, *Microsomacanthus arcuata* Kowalewski, 1904, *M. compressa* Linton, 1892, *M. paramicrosoma* (Gasowska, 1931) Yamaguti, 1959, *Retinometra macracanthos* (Linstow, 1877) Spassky, 1963, *R. skrjabini* Mathevossian, 1945), из которых только 2 вида (*C. megalops*, *F. fasciolaris*) также отмечены нами в настоящее время. Фауна цестод

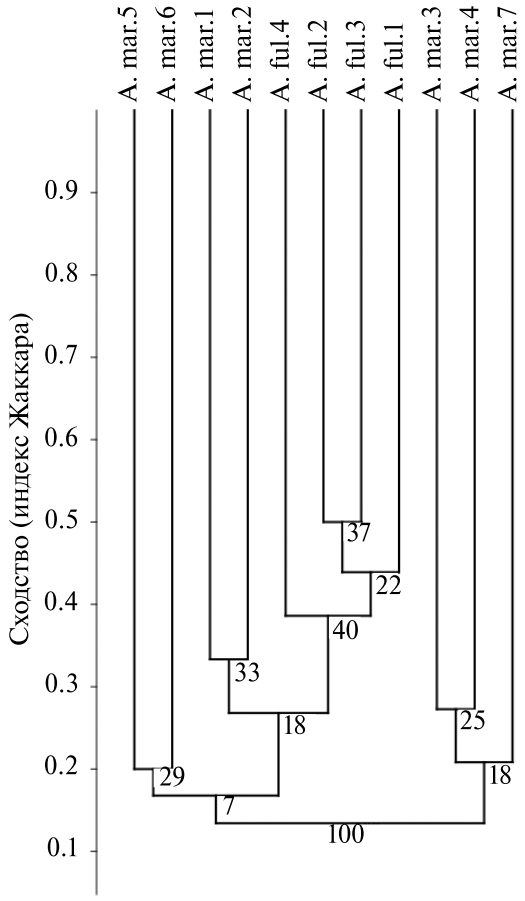


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа (индекс Жаккара, UPGMA) компонентных сообществ *A. fuligula* и *A. marila* акватории Ладожского озера (с указанием вероятности кластера по методу бутстрапа, количество бутстрап-повторений = 500): A. ful.1–4 – номера особей хохлатой чернети, A. mar. 1–7 – номера особей морской чернети

Fig. 1. Dendrogram of the cluster analysis (Jaccard index, UPGMA Algorithms) of the similarity of parasite fauna of individual specimens of *A. fuligula* and *A. marila* of Lake Ladoga (stating the bootstrap probability of the cluster, bootstrap replicates = 500): A. ful.1–4 – numbers of tufted duck specimens, A. mar. 1–7 – numbers of greater scaup specimens

морской чернети в период 319-й СГЭ (Малахова, 1985) состояла из пяти видов (*P. ciliata*, *A. furcigera*, *F. fasciolaris*, *M. arcuata* и *M. paramicrosoma*), из которых нами был выявлен только *F. fasciolaris*. Заражение цестодами обусловлено питанием исследованных птиц остракодами, веслоногими и ветвистоусыми рачками, брюхоногими моллюсками, которые принимают участие в цикле развитии этих гельминтов (Смогоржевская, 1976).

Видовое богатство гельминтов в коллекционном материале 319-й СГЭ, возможно, связано с большим числом исследованных особей, а также лучшей сохранностью материала в формалине. Общая фауна паразитов двух нырковых уток Карелии, с учетом наших и литературных данных (Малахова, 1985; Яковлева, 2013), представлена 37 видами, почти половину которых составляют цестоды (18 видов). Все они имеют сложный жизненный цикл со сменой нескольких хозяев: в основном это различные ракообразные и моллюски (Спасская, 1966; Bondarenko, Kontrimavichus, 2018).

Среди обнаруженных цестод 5 видов были впервые зарегистрированы нами у нырковых птиц в Карелии: *A. filum*, *A. groenlandica*, *D. ovofurcata*, *D. spinata*, *M. microsoma*. Однако следует отметить, что систематика многих гельминтов, в частности и цестод рода *Aploparaksis* (Bondarenko, Kontrimavichus, 2018), в последние десятилетия претерпела значительные изменения. Возможно, некоторые ранее известные виды были переименованы и объединены в синонимы, а другие виды могли быть определены неправильно. Вид *A. filum* у утиных птиц ранее не отмечался (его типовым хозяином является вальдшнеп (*Scolopax rusticola*)), но зарегистрирован и у нескольких видов бекасов. Жизненный цикл этой цестоды слабо изучен (Bondarenko, Kontrimavichus, 2018), в качестве промежуточных хозяев в эксперименте отмечены люмбрициды (Lumbricidae). Ранее этот вид уже был зарегистрирован на территории Карелии на Белом море у куликов (Белопольская, 1969). В нашем материале, возможно, этот паразит случайно попал в желудочно-кишечный тракт морской чернети, так как это была единичная находка.

Цестода *A. groenlandica* ранее была зарегистрирована в Гренландии, Исландии, а на территории России отмечалась на побережье Белого моря, в Якутии, на Камчатке и Чукотке. Типовым хозяином для этого вида цестод является морянка, однако он также встречался у шилохвости, морской чернети, пискульки и различных видов гаг (Bondarenko, Kontrimavichus, 2018). В нашем материале вид *A. groenlandica* отмечен только у морской чернети с низкими показателями зараженности. Возможно, эта цестода была принесена с побережья Белого моря, так как птиц добывали в период их массового пролета на зимовку.

Цестоды *D. ovofurcata* и *D. spinata* являются паразитами утиных птиц (Толкачева, 1991). Роль промежуточных хозяев для этих видов играют различные ракообразные – остракоды и копеподы (Доброхотова, 1971; Szelenbaum, Wisniewski, 1972). Вид *D. ovofurcata* является типичным представителем нырковых уток и был впервые описан Чаплинским (Czaplinski, 1972) по материалу от хохлатой и морской чернети. Цестода *D. spinata* отмечена у различных видов уток (Толкачева, 1991), однако морская чернеть впервые зарегистрирована в качестве окончательного хозяина для этого вида цестод. Можно предположить, что на территории Карелии виды *D. ovofurcata* и *D. spinata* ранее не встречалась из-за слабой изученности гельминтов утиных птиц, в том числе и нырковых видов.

Виды рода *Microsomacanthus* имеют огромное видовое разнообразие среди утиных птиц. Цестода *M. microsoma* ранее отмечалась у хохлатой и морской чернети на Европейском Северо-Востоке России (Юшков, Ивашевский, 1999), в Азербайджане (Фейзуллаев, Магомедов, 1985) и Грузии (Курашвили, 1957). У морской чернети на территории Карелии нами зарегистрирована впервые, однако ранее отмечалась в бокоплаве *Pallaseopsis quadrispinosa* (G.O. Sars, 1867) (Штейн, 1957). Также промежуточным хозяином могут служить амфиподы *Gammarus locusta* Linnaeus, 1758, а резервуарными хозяевами – пресноводные брюхоногие моллюски (Спасская, 1966).

Анализ фауны трематод хохлатой чернети и морской чернети на территории Карелии выявил ее высокое видовое разнообразие. Бóльшая часть обнаруженных гельминтов представлена широко распространенными видами различных утиных птиц (Малахова, 1985; Яковлева, 2013, 2024; Яковлева и др., 2012, 2018; Lebedeva et al., 2015, 2017). Хохлатая и морская чернети заражены семью видами трематод (табл. 1), так как кормовыми объектами этих птиц являются водные и наземные беспозвоночные (моллюски, насекомые, ракообразные, олигохеты, пиявки), а инвазия еще двумя видами трематод (*C. prussica* и *P. ovatus*) обусловлена питанием различными видами рыб. Жизненный цикл *C. prussica* проходит с участием моллюсков *Bithynia tentaculata* в качестве первого промежуточного хозяина и различных видов рыб (в мышцах и тканях орбиты глаз пескаря, гольца и горчака) в качестве второго (Судариков, 1974; Размашкин, 1975). В литературе вид *C. prussica* отмечался у нырковых уток в Польше (Rzad et al., 2012) и Чехословакии (Sitko et al., 2006). Эти оба вида трематод впервые регистрируются на территории Карелии у хохлатой и морской чернетей, однако метацеркарии

трематод *P. ovatus* уже отмечались на данной территории у различных видов рыб (Лебедева, 2006). Вероятно, увеличение выборки в различные сезоны будет способствовать обнаружению этих видов у бóльшего количества окончательных хозяев.

В отличие от хохлатой чернети, у морской чернети добавились два вида трематод – *P. elegans* и *P. ovatus*. Для вида *P. elegans* первые промежуточные хозяева – моллюски семейства Lymnaeidae, вторые промежуточные хозяева – представители различных отрядов насекомых: поденки, двукрылые, большекрылые, стрекозы, ручейники, а также моллюски (*L. stagnalis* Linnaeus, 1758) и ракообразные – *Asellus aquaticus* Linnaeus, 1758 и *Gammarus pulex* Linnaeus, 1758 (Краснолобова, 1979, 1987; Шарпило, Искова, 1989). Развитие *P. ovatus* происходит с участием брюхоногих моллюсков рода *Bithynia* в качестве первого промежуточного хозяина. Вторыми промежуточными хозяевами служат личинки и имаго стрекоз (Панин, 1957; Шарпило, Искова, 1989). Все эти виды промежуточных хозяев зарегистрированы в различных водоемах Карелии. Данные об их разнообразии приведены в целом ряде работ (Фауна озер Карелии, 1965; Ладожское озеро..., 2000; Разнообразие биоты Карелии ..., 2003; Биоресурсы Онежского озера, 2008).

Обнаружение *P. elegans* и *P. ovatus* у морской чернети можно объяснить тем, что все исследованные птицы были молодыми, у них сохранилась фабрициева сумка, которая является одним из основных мест локализации этих трематод. У хохлатой чернети были исследованы один молодой самец, в питании которого отмечены только растения и пиявки, и утенок, который, по-видимому, еще не успел инвазироваться этими видами паразитов через насекомых.

Среди шести обнаруженных нематод видами-доминантами были 3 вида – *A. acutum*, *C. anatis* и *T. fisispina*, для двух первых характерен прямой цикл развития (Сонин, Баруш, 1996), а *T. fisispina* инвазирует чернетей при поедании птицами различных ракообразных. Все обнаруженные нематоды не являются специфичными видами для нырковых уток, ранее они были зарегистрированы у других гусеобразных на территории Карелии (Яковлева, 2013; Яковлева и др., 2012; Lebedeva et al., 2015).

Скребни в нашем материале представлены двумя широко распространенными среди утиных птиц родами: *Polymorphus* и *Filicollis*. Ранее на территории Карелии виды этих родов уже отмечались у кряквы (Яковлева и др., 2018). Только вид *P. mathevossinae* зарегистрирован у нырковых уток на территории северо-запада России впервые. Согласно литературным данным (Хохлова, 1986), он был ранее отмечен у различных пластинчатоклювых птиц в России (Западной Сибири, Якутии, низовье Амура, Охотское побережье), а также в Азербайджане и Казахстане.

Согласно нашим и литературным данным (Рыжиков и др., 1973, 1974; Смогоржевская, 1976; Боргаренко, 1984; Хохлова, 1986; Юшков, 1998; Юшков, Ивашевский, 1999; Некрасов, 2000; Лисицына, Мирошниченко, 2008; Доржиев и др., 2021; Виноградова, Скворцов, 2022; Ryšavý, Sitko, 1995; Sitko et al., 2006; Sitko, Okulewicz, 2010; Rzad et al., 2012; Królaczyk, Kavetska, 2019 и др.), у хохлатой чернети в пределах Палеарктики выявлено 165 видов гельминтов: 60 видов трематод, 74 вида цестод, 22 вида нематод и 9 видов скребней. Гельминтофауна морской чернети несколько беднее и насчитывает 116 видов, из которых 38 видов трематод, 58 видов цестод, 15 нематод и 5 скребней. Нами предпринята попытка оценить биогеографический аспект по всем имеющимся литературным данным, чтобы охарактеризовать региональное видовое разнообразие компонентных сообществ хохлатой (рис. 2) и морской чернети (рис. 3) с помощью анализа компонентных сообществ. Однако из-за малого объема выборки птиц (единичные экземпляры) и отсутствия сопоставимых литературных данных по разным таксономическим группам гельминтов хохлатой и морской чернети на территории Палеарктики трудно провести полноценный анализ структуры сообществ.

Фауна гельминтов хохлатой чернети в наибольшей степени изучена в Польше, Чехословакии, на Украине, в Азербайджане, Таджикистане, Грузии и России (Якутия и сопредельные территории, Дальний Восток, бассейн озера Байкал, Европейский Северо-Восток и Ленинградская область). Среди них наибольшее видовое разнообразие паразитов наблюдается в Чехословакии (51 вид) и на территории России в Якутии (81 вид), в бассейне оз. Байкал (36 видов). Данные по Польше, Украине, Таджикистану и России (Дальний Восток) неполные, поскольку в литературе отсутствуют сведения по ряду таксонов гельминтов (скребни, цестоды и нематоды). Из 26 видов паразитов, обнаруженных на территории Карелии у хохлатой чернети, 19 были также обнаружены в Якутии, по 14 видов были обнаружены в Польше и на Европейском Северо-Востоке России, 12 – в Чехословакии, 11 – в бассейне оз. Байкал, 4 вида – в Ленинградской области. Вид *N. attenuatus* отмечался на всех территориях, где была полностью исследована фауна гельминтов (8 регионов по литературным данным). Среди цестод вид *C. megalops* также был широко распространенным и зарегистрирован везде (7 регионов), кроме Азербайджана. Эти виды не являются узко специфичными, отмечены у различных гусеобразных птиц (Определитель трематод ..., 1985; Спасская, 1966). Из 133 гельминтов, обнаруженных в восьми регионах,

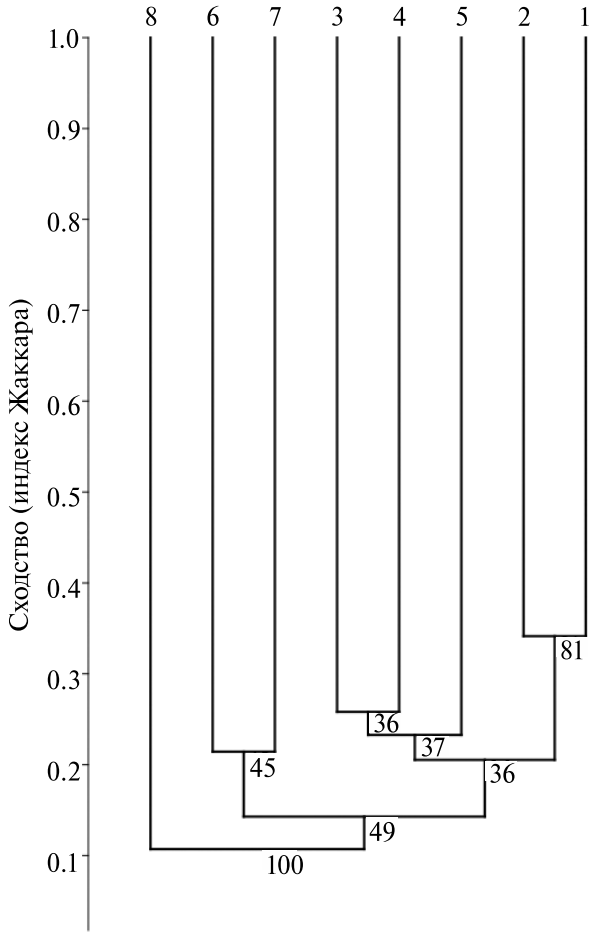


Рис. 2. Дендрограмма кластерного анализа (индекс Жаккара, UPGMA) компонентных сообществ хохлатой чернети *A. fuligula* из разных регионов (с указанием вероятности кластера по методу бутстрапа, количество бутстрап-повторений = 500): 1 – Европейский Северо-Восток России, 2 – Карелия (наши данные), 3 – бассейн озера Байкал, 4 – Якутия, 5 – Чехословакия, 6 – Азербайджан, 7 – Грузия, 8 – Ленинградская область

Fig. 2. Dendrogram of the cluster analysis (Jaccard index, UPGMA Algorithms) of the similarity of parasite fauna of individual specimens of *A. fuligula* of from different regions (stating the bootstrap probability of the cluster, bootstrap replicates = 500): 1 –European North-East of Russia, 2 – Karelia (our data), 3 – Baikal Lake basin, 4 – Yakutia, 5 – Czech Republic and Slovak Republic, 6 – Azerbaijan, 7 – Georgia, 8 – Leningrad Region

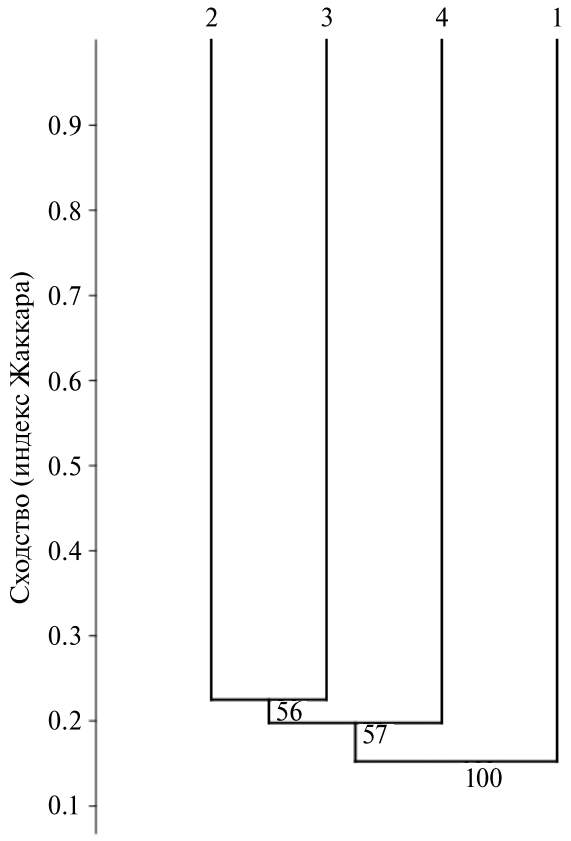


Рис. 3. Дендрограмма кластерного анализа (индекс Жаккара, UPGMA) компонентных сообществ морской чернети *A. marila* из разных регионов (с указанием вероятности кластера по методу бутстрапа, количество бутстрап-повторений = 500): 1 – Украина, 2 – Якутия, 3 – Карелия (наши данные), 4 – Европейский Северо-Восток России

Fig. 3. Dendrogram of the cluster analysis (Jaccard index, UPGMA Algorithms) of the similarity of parasite fauna of individual specimens of *A. marila* of from different regions (stating the bootstrap probability of the cluster, bootstrap replicates = 500): 1 –Ukraine, 2 – Yakutia, 3 – Karelia (our data), 4 – European North-East of Russia

только 31 паразит (11 трематод: *Apatemon gracilis*, *B. polonica*, *C. cornutus*, *Echinoparyphium aconiatum*, *E. recurvatum*, *E. revolutum*, *Hypoderaeum conoideum*, *Psilochasmus oxyurus*, *P. elegans*, *Typhlocoelum cymbium*, *T. cucumerinum*; 15 цестод: *A. furcigera*, *Diorchis elisae*, *D. ransomi*, *D. stefanskii*, *Diploposthe laevis*, *D. coronula*, *F. fasciolaris*, *Microsomacanthus compressa*, *M. microsoma*, *M. paramicrosoma*, *M. parvula*, *Platyscolex ciliata*, *Retinometra macracanthos*, *Sobolevicanthus gracilis*, *S. octacanthus*; 2 нематоды: *S. crassicauda*, *T. fisispina*; 3 скребня: *F. anatis*, *P. magnus*, *P. minutus*) встречался у хохлатой чернети в трех–шести регионах. Эти гельминты являются широко распространенными видами паразитов различных птиц, большинство из которых ранее уже регистрировались на территории Карелии (Малахова, 1985; Яковлева, 2013). Часть видов (30 трематод, 25 цестод, 14 нематод, 5

скребней) была отмечена только в одном из восьми регионов у хохлатой чернети. Однако эндемичными видами их назвать нельзя, так как они встречаются у других видов птиц на разных территориях (Jong et al., 2014). Согласно проведенному кластерному анализу (рис. 2), наиболее сходной фауной гельминтов хохлатых чернетей Карелии обладают птицы, исследованные на Европейском Северо-Востоке России (индекс Жаккара выше, чем в других регионах). Вероятно, обе эти территории имеют схожие условия обитания для птиц. Фауны гельминтов хохлатой чернети остальных регионов имеют большие отличия из-за различий в объеме материала. Так, Ленинградская область (Виноградова, Скворцов, 2022) граничит с Карелией, однако близкого сходства по паразитофауне не наблюдалось. Вероятно, это также связано с небольшим числом исследованных особей. Однако здесь встречались виды, которые зарегистрированы во всех восьми исследованных регионах Палеарктики.

Фауна гельминтов морской чернети наиболее изучена в Польше, Чехословакии, на Украине, в Грузии и России (Якутия и сопредельные территории и Европейский Северо-Восток). Среди них наибольшее видовое разнообразие паразитов наблюдается на территории России в Якутии (71 вид), на Европейском Северо-Востоке России (33 вида), в Польше (31 вид). Из 27 видов паразитов, обнаруженных на территории Карелии, у морской чернети 16 видов были также отмечены в Якутии, по 9 видов – в Польше и на Европейском Северо-Востоке России, 5 видов – на Украине, 4 вида – в Чехословакии, 3 – в Грузии (Курашвили, 1957; Рыжиков и др., 1973; 1974; Смогоржевская, 1976; Юшков, 1998; Юшков, Ивашевский, 1999; Лисицына, Мирошниченко, 2008; Ryšavý, Sitko, 1995; Sitko et al., 2006; Sitko, Okulewicz, 2010). Вид *E. recurvatum* зарегистрирован на всех территориях, кроме Грузии (6 регионов по литературным данным). Трематода *E. revolutum* также является широко распространенным видом и отмечена у морской чернети в разных регионах, кроме Украины и Грузии. Эти гельминты зарегистрированы у различных гусеобразных птиц (Определитель трематод ..., 1985). Часть видов (24 трематоды, 32 цестоды, 11 нематод, 2 скребня) была зарегистрирована только в одном из семи регионов у морской чернети. Эндемичных видов не было отмечено, так как они встречаются у других видов птиц на различных территориях (Jong et al., 2014). Данные по Чехословакии, Украине, Грузии были неполными, часть сведений по отдельным группам гельминтов (скребни и цестоды) отсутствует в литературе. Состав компонентных сообществ паразитов морской чернети в наибольшей степени изучен в России (Якутия и сопредельные территории и Европейский Северо-Восток) и на Украине. Цестоды *F. fasciolaris*, *M. compressa* и скребень *P. minutus* отмечались на всех территориях, где была полностью исследована фауна гельминтов (4 региона: наши данные, Якутия и сопредельные территории, Европейский Северо-Восток, Украина). Всего в четырех регионах у морской чернети зарегистрировано 98 гельминтов. Только восемь из них (3 трематоды: *A. gracilis*, *E. revolutum*, *N. attenuatus*; 2 цестоды: *M. microsoma*, *S. gracilis*; 2 нематоды: *Echinuria uncinata*, *T. pavonis*; 1 скребень: *P. minutus*) встречались одновременно в трех анализируемых регионах. Эти виды являются широко распространенными и обнаружены у различных гусеобразных птиц (Спасская, 1966; Определитель трематод ..., 1985; Определитель трематод ..., 1986; Хохлова, 1986). Остальные гельминты встречались реже. Согласно проведенному кластерному анализу, наиболее близкой фауной гельминтов морских чернетей Карелии обладают птицы, исследованные в Якутии и на Европейском Северо-Востоке России (рис. 3). Можно предположить, что сходство по отдельным широко распространенным видам паразитов у морских чернетей из различных регионов есть, но оно незначительное, а значит, имеются различия в спектре питания, местах обитания и дате сбора материала. Также обнаружение новых видов гельминтов в нашем регионе возможно в дальнейшем, если нам удастся увеличить число исследованных особей и расширить круг окончательных и промежуточных хозяев.

Проведенное исследование позволяет сделать вывод о том, что формирование видового богатства гельминтофауны чернетей Ладожского озера, крупнейшего озера Европы, связано с благоприятными кормовыми условиями и широким спектром питания птиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Белопольская М.М.* Характер фауны трематод куликов в различных районах Советского союза // Паразитология. 1969. Т. 3. № 5. С. 426–430.
2. Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 272 с.
3. *Боргаренко Л.Ф.* Гельминты птиц Таджикистана. Книга 2. Трематоды. Душанбе: Дониш, 1984. 210 с.
4. *Быховская-Павловская И.Е.* Фауна сосальщиков птиц Западной Сибири и её динамика // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Вып. 15. С. 1–116.
5. *Быховская-Павловская И.Е.* Трематоды птиц СССР. М.–Л.: АН СССР, 1962. 407 с.

6. *Виноградова А.А., Скворцов В.В.* Гельминтофауна утиных северо-запада России и Эстонии // Паразитология. 2022. Т. 56. № 2. С. 108–125. https://doi.org/10.31857/S0031184722020028
7. *Доброхотова О.В.* Жизненный цикл *Diorchis spinata* Mayhew, 1929 (Cestoda, Hymenolepididae) // Труды Института зоологии АН КазССР. 1971. Т. 31. С. 69–73.
8. *Доржиев Ц.З., Бадмаева Е.Н., Дугаров Ж.Н.* Гельминты водно-болотных птиц Байкальской Сибири: таксономическое разнообразие и распределение по хозяевам // Природа Внутренней Азии. 2021. Т. 1. № 17. С. 23–65. https://doi.org/10.18101/2542-0623-2021-1-23-65
9. *Дубинина М.Н.* Паразитологическое исследование птиц. Л.: Наука, 1971. 140 с.
10. *Зимин В.Б., Ивантер Э.В.* Птицы. Петрозаводск: ПетрГУ, 2002. 288 с.
11. *Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В. и др.* Орнитофауна Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1993. 220 с.
12. *Искова Н.И.* Зависимость трематодофауны водно-болотных птиц от питания // Вестник зоологии. 1970. № 3. С. 62–67.
13. *Краснолобова Т.А.* Изучение биологических особенностей *Plagiorchis elegans* в дельте Волги // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. 1979. Т. 29. С. 75–80.
14. *Краснолобова Т.А.* Трематоды фауны СССР. Род *Plagiorchis*. М.: Наука, 1987. 165 с.
15. *Куклин В.В., Куклина М.М., Ежов А.В.* Гельминтофауна чистиковых птиц (Charadriiformes, Alcidae) Баренцева моря: состав, структура, пути формирования // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 8. С. 3–24.
16. *Курашвили Б.Е.* Гельминты охотничье-промысловых птиц Грузии в фаунистическом и экологическом освещении. М.: Изд. АН СССР, 1957. 433 с.
17. Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2000. 490 с.
18. *Лебедева Д.И.* Трематоды рыб Ладожского озера (фауна, экология, зоогеография). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 2006. 26 с.
19. *Леонов В.А.* Новые трематоды цаплевых птиц // Раб. гельминтол. К 80-летию акад. К.И. Скрябина. 1958. С. 200–203.
20. *Лисицына О.И., Мирошниченко А.И.* Каталог гельминтов позвоночных Украины. Акантоцефалы. Моногенеи. Киев: Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, 2008. 138 с.
21. *Малахова Р.П.* К цестофауне некоторых пластинчатоклювых птиц Карелии // Экология паразитических организмов. Петрозаводск. 1985. С. 92–104.
22. *Мозговой А.А., Попова Т.И., Кулачкова В.Г. и др.* Работа 319-й Союзной гельминтологической экспедиции в Карелии 1961–1962 гг. // Гельминты животных северных районов СССР: Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. 1966. Т. 17. С. 303–306.
23. *Некрасов А.В.* Гельминты диких птиц бассейна озера Байкал. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2000. 56 с.
24. *Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. и др.* Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: Профессионал, 2016. 656 с.
25. Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (брахилаймиды, клиностомиды, циклоцелиды, фасциолиды, нотокотилиды, плагиорхиды, шистосоматиды). М.: Наука, 1985. 256 с.
26. Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики (описторхиды, реникolиды, стригеиды). М.: Наука, 1986. 216 с.
27. *Панин В.Я.* Биология трематод *Prosthogonimus ovatus* (Rudophi, 1809) и *Prosthogonimus cuneatus* (Rudophi, 1809) – паразитов фабрициевой сумки и яйцевода диких и домашних птиц // Известия АН КазССР. Серия биологическая. 1957. Т. 14. Вып. 2. С. 53–65.
28. Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск. 2003. 262 с.
29. *Размашкин Д.А.* О метацеркарии *Cyathocotyle prussica* Mühling, 1896 (Cyathocotylidae, Trematoda) // Паразитология. 1975. Т. 9. № 4. С. 327–333.
30. *Рыжиков К.М., Губанов Н.М., Толкачева Л.М. и др.* Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (нематоды и акантоцефалы). М.: Наука, 1973. 203 с.
31. *Рыжиков К.М., Губанов Н.М., Толкачева Л.М. и др.* Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (цестоды и трематоды). М.: Наука, 1974. 339 с.
32. *Смогоржевская Л.А.* Гельминтофауна рыбоядных птиц долины Днепра. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 1954. 17 с.
33. *Смогоржевская Л.А.* Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев: Наукова Думка, 1976. 416 с.
34. *Сонин М.Д., Баруш В.* Нематоды диких куриных птиц Палеарктики. М.: ИНПА РАН, 1996. 177 с.
35. *Спасская Л.П.* Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука, 1966. 698 с.
36. *Судариков В.Е.* Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть пятая Б. Метацеркарии и мезоцеркарии // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. 1974. Т. 25. М. С. 27–244.
37. *Толкачева Л.М.* Цестоды фауны СССР: Род *Diorchis*. Наука, 1991. 181 с.
38. Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Академия наук СССР. М.–Л.: Изд-во Наука, 1965. 325 с.

39. *Фейзуллаев Н.З., Магомедов Ф.К.* Фауна гельминтов пластинчатоклювых птиц Азербайджана // Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц (Труды Гельминтологической лаборатории). 1985. Т. 33. С. 156–159.
40. *Хохлова И.Г.* Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 277 с.
41. *Шарпило В.П., Искова Н.И.* Фауна Украины. Трематоды. Плагиорхиаты (Plagiorchiata). Т. 34. Вып. 3. Киев: Наукова Думка, 1989. 280 с.
42. *Шигин А.А.* Трематоды фауны России и сопредельных регионов. Род *Diplostomum*. Мариты. М.: Наука, 1993. 208 с.
43. *Штейн Г.А.* Материалы по паразитологии водных членистоногих некоторых озер Карелии. II. Дигенетические сосальщики, метацеркарии // Ученые записки Петрозаводского университета. 1957. Т. 8. № 3. С. 120–139.
44. *Юшков В.Ф.* Цестоды птиц семейства Anatidae Европейского Северо-Востока России // Труды Коми научного центра УрО РАН. 1998. Т. 157. С. 90–104.
45. *Юшков В.Ф., Ивашевский Г.А.* Паразиты позвоночных животных Европейского Северо-Востока России. Каталог. Сыктывкар. 1999. 230 с.
46. *Яковлева Г.А.* Фауна трематод водно-болотных птиц Карелии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 2013. 25 с.
47. *Яковлева Г.А.* Видовой состав дефинитивных хозяев трематоды *Bilharziella polonica* (сем. Schistosomatidae) Южной Карелии (Северо-Запад России) // Известия РАН, серия биологическая. 2024. № 3. С. 329–335. https://doi.org/10.31857/S1026347024030046
48. *Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П.* Фауна трематод водоплавающих птиц Карелии // Паразитология. 2012. Т. 46. № 2. С. 98–110.
49. *Яковлева Г.А., Лебедева Д.И., Иешко Е.П.* Акантоцефалы – паразиты кряквы (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) акватории Ладожского озера // Вестник охотоведения. 2018. Т. 15. № 4. С. 335–338.
50. *Barus V., Sergeeva T.P., Sonin M.D. et al.* Helminths of fish-eating birds of the Palaearctic region. I. Nematoda. Prague: Academia, 1978. 318 p.
51. *Bondarenko S., Kontrimavichus V.* Revision of *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Cestoda: Cyclophyllidea, Aploparaksidae), with keys to the species of the genus // Biologija. 2018. Vol. 64. № 1. P. 1–64. https://doi.org/10.6001/biologija.v64i1.3659
52. *Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M. et al.* Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited // Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. P. 575–583. https://doi.org/10.2307/3284227
53. *Bush A.O., Holmes J.C.* Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association // Can J Zool. 1986. Vol. 64. P. 132–141.
54. *Czaplinski B. Diorchis ovofurcata* sp.n. (Cestoda, Hymenolepididae) from *Aythya fuligula* and *A. nyroca* in Poland // Acta parasitologica polonica. 1972. Vol. 20. № 1/11. P. 63–73.
55. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4. № 1. 9 p.
56. *Holmes J.C., Price P.W.* Communities of parasites. In: Anderson DJ, Kikkawa J (eds) Community ecology: patterns and processes. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 1986. P. 187–213.
57. *Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al.* Fauna Europaea – all European animal species on the web // Biodiversity Data journal 2, 2014. e4034. Available from https://www.gbif.org/ru. Accessed 20 May 2026. https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034
58. *Królaczyk K., Kavetska K.M.* Taxonomic structure of cestodofauna of two species of diving ducks *Aythya fuligula* and *A. marila* (Anseriformes: Aythyini) in north-western Poland // Annals of Parasitology. 2019. Vol. 65. № 4. P. 341–349. https://doi.org/10.17420/ap6504.219
59. *Lebedeva D.I., Yakovleva G.A., Ieshko E.P.* Nematodes in the mallard (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) and the common goldeneye (*Bucephala clangula* Linnaeus, 1758) (Anatidae) from Northern Europe // Parasitology Research. 2015. № 114. P. 3935–3937. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4697-3
60. *Lebedeva D.I., Yakovleva G.A., Ieshko E.P.* Nematodes of the eurasian wigeon (*Anas penelope*) and the common teal (*A. crecca*) in Northwestern Russia // Parasitologia. 2017. Vol. 51. № 3. P. 206–212.
61. *Reiczigel J., Marozzi M., Fábián I. et al.* Biostatistics for parasitologists – a primer to quantitative parasitology // Trends in Parasitology. 2019. Vol. 35. P. 277–281. https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003
62. *Ryšavý B., Sitko J.* New findings of tapeworms (Cestoda) of birds from Moravia and synopsis of bird cestodes from Czech Republic. Prirodovedne Prace Ustavu Ceskoslovenske Akademie Ved v Brne. 1995. Vol. 29. P. 1–66.
63. *Rzad R., Sitko J., Kavetska K. et al.* Digenean communities in the tufted duck [*Aythya fuligula* (L., 1758)] and greater scaup [*A. marila* (L., 1761)] wintering in the north-west of Poland // Journal of Helminthology. 2012. P. 1–10. https://doi.org/10.1017/S0022149X12000284
64. *Sitko J., Faltýnková A., Scholz T.* Checklist of the Trematodes (Digenea) of Birds of the Czech and Slovak Republics. Praha: Academia, 2006. 111 p.
65. *Sitko J., Okulewicz A.* Checklist of the Nematodes in Birds in the Czech Republic and the Slovak Republic. Přerov: Comenius Museum, 2010. 100 p.

66. *Szelenbaum D., Wisniewski R.J.* Studies on the life cycle of *Diorchis ovofurcata* Czaplinski, 1972 (Cestoda, Hymenolepididae) // Acta Parasitologica Polonica. 1972. Vol. 20. Fasc. 20. P. 205–214.
67. *Viksne J., Svazas S., Czajkowski A. et al.* Atlas of Duck Populations. Vilnius. 2010. 199 p.

REFERENCES

1. Belopolskaya M.M. Character of the trematode fauna of waders in various regions of the Soviet Union. *Parasitology*. 1969. Vol. 3. № 5. P. 426–430. (In Russ.)
2. *Bioresources of Lake Onega*. Petrozavodsk: Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 2008. 272 p. (In Russ.)
3. Borgarenko L.F. *Helminths of birds of Tajikistan*. Book 2. Trematodes. Dushanbe: Donish, 1984. 210 p. (In Russ.)
4. Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. Fauna of flukes of birds of Western Siberia and its dynamics. *Parasitol. sb. Zool. Inst. of the USSR Academy of Sciences*. 1953. Issue 15. P. 1–116. (In Russ.)
5. Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. *Trematodes of birds of the USSR*. Publ. of the USSR Academy of Sciences. Moscow–Leningrad. 1962. 407 p. (In Russ.)
6. Vinogradova A.A., Skvortsov V.V. Helminth fauna of ducks of northwestern Russia and Estonia. *Parasitologia*. 2022. Vol. 56. № 2. P. 108–125. (In Russ.) https://doi.org/10.31857/S0031184722020028
7. Dobrokhotova O.V. Life cycle of *Diorchis spinata* Mayhew, 1929 (Cestoda, Hymenolepididae) // *Proceedings of the Institute of Zoology*. Academy of Sciences of the Kazakh SSR. 1971. Vol. 31. P. 69–73.
8. Dorzhiev Ts.Z., Badmaeva E.N., Dugarov Zh.N. Helminths of waterbirds of Baikal Siberia: taxonomic diversity and distribution among hosts. *Priroda Inner Asia*. 2021. Vol. 1. No. 17. P. 23–65. (In Russ.) https://doi.org/10.18101/2542-0623-2021-1-23-65
9. Dubinina M.N. *Parasitological study of birds*. Leningrad: Nauka, 1971. 140 p. (In Russ.)
10. Zimin V.B., Ivanter E.V. *Birds.* Petrozavodsk: PetrSU, 2002. 288 p. (In Russ.)
11. Zimin V.B., Sazonov S.V., Lapshin N.V. et al. *Ornithofauna of Karelia.* Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 1993. 220 p. (In Russ.)
12. Iskova N.I. Dependence of the trematode fauna of waterbirds on nutrition. *Bulletin of Zoology*. 1970. № 3. P. 62–67. (In Russ.)
13. Krasnolobova T.A. Study of biological characteristics of *Plagiorchis elegans* in the Volga Delta. *Transactions of the Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences*. 1979. Vol. 29. P. 75–80. (In Russ.)
14. Krasnolobova T.A. *Trematodes of the fauna of the USSR. Genus Plagiorchis*. M.: Science, 1987. 165 p. (In Russ.)
15. Kuklin V.V., Kuklina M.M., Ezhov A.V. Helminth fauna of auks (Charadriiformes, Alcidae) in the Barents Sea: composition, structure, ways of formation). *Zoological Journal*. 2024. Vol. 103. № 8. P. 3–24. (In Russ.)
16. Kurashvili B.E. *Helminths of game birds of Georgia in faunistic and ecological light.* Moscow: Publ. of the USSR Academy of Sciences, 1957. 433 p. (In Russ.)
17. *Lake Ladoga. Monitoring, research into the current state and management issues of Lake Ladoga and other large lakes.* Petrozavodsk: Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 2000. 490 p.
18. Lebedeva D.I. *Trematodes of fish of Lake Ladoga (fauna, ecology, zoogeography).* Author's abstract. dis. ...cand. biol. Sci. St. Petersburg. 2006. 26 p. (In Russ.)
19. Leonov V.A. New trematodes of heron birds. *Rab. helminthol. On the 80th anniversary of academician K.I. Skryabin*. 1958. P. 200–203. (In Russ.)
20. Lisitsyna, O.I., Miroshnichenko, A.I. *Catalog of Vertebrate Helminths of Ukraine. Acanthocephalians. Monogeneans.* Kyiv: I.I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, 2008. 138 p. (In Russ.)
21. Malakhova, R.P. *On the Cestofauna of Some Anseriform Birds of Karelia*. Ecology of Parasitic Organisms. Petrozavodsk. 1985. P. 92–104. (In Russ.)
22. Mozgovoy A.A., Popova T.I., Kulachkova V.G. et al. Work of the 319th Union Helminthological Expedition in Karelia 1961–1962. *Helminths of animals of the northern regions of the USSR: Transactions of the Helminthological Laboratory of the USSR Academy of Sciences*. 1966. Vol. 17. P. 303–306. (In Russ.)
23. Nekrasov, A.V. Helminths of *Wild Birds of the Lake Baikal Basin.* Ulan-Ude: BSC SB RAS, 2000. 56 p. (In Russ.)
24. Noskov, G.A., Rymkevich, T.A., Gaginskaya, A.R. et al. *Bird Migrations of Northwest Russia. Non-Passerines*. St. Petersburg: Professional, 2016. 656 p. (In Russ.)
25. *A Guide to Trematodes of Fish-Eating Birds of the Palearctic (Brachylaimidae, Clinostomidae, Cyclocelidae, Fasciolidae, Notocotylidae, Plagiorchididae, Schistosomatidae).* Moscow: Nauka, 1985. 256 p. (In Russ.)
26. *A Guide to Trematodes of Fish-Eating Birds of the Palearctic (Opisthorchidae, Rhynicolidae, Strigeidae)*. Moscow: Nauka, 1986. 216 p. (In Russ.)
27. Panin V.Ya. *Dicrocoeliid trematodes of the world fauna*. Alma-Ata: Nauka, 1984. 246 p. (In Russ.)
28. *Biota diversity in Karelia: formation conditions, communities, species.* Petrozavodsk. 2003. 262 p. (In Russ.)
29. Razmashkin V.D. On the Metacercariae of *Cyathocotyle prussica* Mühling, 1896 (Cyathocotylidae, Trematoda). *Parasitology.* 1975. Vol. 9. № 4. P. 327–333. (In Russ.)

30. Ryzhikov K.M., Gubanov N.M., Tolkacheva L.M. et al. *Helminths of Birds of Yakutia and Adjacent Territories (Nematodes and Acanthocephalians)*. Moscow: Nauka, 1973. 203 p. (In Russ.)
31. Ryzhikov K.M., Gubanov N.M., Tolkacheva L.M. et al. *Helminths of Birds of Yakutia and Adjacent Territories (Cestodes and Trematodes)*. Moscow: Nauka, 1974. 339 p. (In Russ.)
32. Smogorzhevskaya L.A. *Helminth fauna of fish-eating birds of the Dnieper valley //* Author's abstract. dis. ...cand. biol. Sci. Kyiv. 1954. 17 p.
33. Smogorzhevskaya L.A. *Helminths of Waterfowl and Marsh Birds of the Fauna of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka, 1976. 416 p. (In Russ.)
34. Sonin M.D., Barush V. *Nematodes of Wild Gallinaceous Birds of the Palearctic.* Moscow: INPA RAS. 177 p.
35. Spasskaya L.P. *Cestodes of birds of the USSR. Hymenolepidids.* Moscow: Nauka, 1966. 698 p. (In Russ.)
36. Sudarikov V.E. *Order Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Part Five B. Metacercariae and Mesocercariae. Trematodes of Animals and Humans.* Fundamentals of Trematodology. Moscow. 1974. Vol. 25. P. 27–244. (In Russ.)
37. Tolkacheva L.M. *Cestodes of the USSR fauna: Genus Diorchis.* Science. 1991. 181 p. (In Russ.)
38. *Fauna of the lakes of Karelia. Invertebrates.* USSR Academy of Sciences. Moscow, Leningrad: Nauka Publishing House, 1965. 325 p. (In Russ.)
39. Feyzullaev N.Z., Magomedov F.K. Fauna of helminths of anvil-billed birds of Azerbaijan. *Studies on the morphology, taxonomy and biology of bird helminths (Proceedings of the Helminthological Laboratory)*. 1985. Vol. 33. P. 156–159. (In Russ.)
40. Khokhlova I.G. *Acanthocephalians of Terrestrial Vertebrates of the Fauna of the USSR.* Moscow: Nauka, 1986. 277 p. (In Russ.)
41. Sharpilo V.P., Iskova N.I. *Fauna of Ukraine. Trematodes. Plagiorchiata*. Vol. 34. Issue. 3. Kyiv: Naukova Dumka, 1989. 280 pp. (In Russ.)
42. Shigin A.A. *Trematodes of the Fauna of Russia and Adjacent Regions.* Genus *Diplostomum*. Maritae. Moscow: Nauka, 1993. 208 p. (In Russ.)
43. Shtein G.A. Materials on the parasitology of aquatic arthropods of some lakes of Karelia. II. Digenetic flukes, metacercariae. *Scientific Notes of Petrozavodsk University*. 1957. Vol. 8. № 3. P. 120–139. (In Russ.)
44. Yushkov V.F. Cestodes of birds of the family Anatidae of the European North-East of Russia. *Transactions of the Komi Scientific Center.* Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. 1998. Vol. 157. P. 90–104. (In Russ.)
45. Yushkov V.F., Ivashevsky G.A. *Parasites of vertebrate animals of the European North-East of Russia*. Catalog. Syktyvkar. 1999. 230 p. (In Russ.)
46. Yakovleva G.A. *Fauna of trematodes of waterbirds of Karelia*. Author's abstract. dis. ...cand. biol. Sci. Petrozavodsk. 2013. 25 p. (In Russ.)
47. Yakovleva G.A. Species composition of definitive hosts of the trematode *Bilharziella polonica* (family Schistosomatidae) in Southern Karelia (North-West Russia). *Biology Bulletin*. 2024. № 3. P. 329–335. https://doi.org/10.31857/S1026347024030046
48. Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. Trematode fauna of waterfowl of Karelia. *Parasitology*. 2012. Vol. 46. № 2. P. 98–110. (In Russ.)
49. Yakovleva G.A., Lebedeva D.I., Ieshko E.P. Acanthocephalians – parasites of mallard (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) in the waters of Lake Ladoga. *Bulletin of Hunting*. 2018. Vol. 15. № 4. P. 335–338. (In Russ.)
50. Barus V., Sergeeva T.P., Sonin M.D. et al. *Helminths of Fish-eating Birds of the Palaearctic Region I. Nematoda*. Prague: Academia, 1978. 318 p.
51. Bondarenko S., Kontrimavichus V. Revision of *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Cestoda: Cyclophyllidea, Aploparaksidae), with keys to the species of the genus. *Biologija*. 2018. Vol. 64. № 1. P. 1–64. https://doi.org/10.6001/biologija.v64i1.3659
52. Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M. et al. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited. *Journal of Parasitology*. 1997. Vol. 83. P. 575–583. https://doi.org/10.2307/3284227
53. Bush A.O., Holmes J.C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Can J Zool.* 1986. Vol. 64. P. 132–141.
54. Czaplinski B. *Diorchis ovofurcata* sp.n. (Cestoda, Hymenolepididae) from *Aythya fuligula* and *A. nyroca* in Poland. *Acta parasitologica polonica*. 1972. Vol. 20. № 1/11. P. 63–73.
55. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron*. 2001. Vol. 4. № 1. 9 p.
56. Holmes J.C., Price P.W. *Communities of parasites.* In: Anderson DJ, Kikkawa J (eds) Community ecology: patterns and processes. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 1986. P. 187–213.
57. Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al. Fauna Europaea – all European animal species on the web. *Biodiversity Data journal* 2, 2014. e4034. Available from https://www.gbif.org/ru. Accessed 20 May 2026. https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e4034
58. Królaczyk K., Kavetska K.M. Taxonomic structure of cestodofauna of two species of diving ducks *Aythya fuligula* and *A. marila* (Anseriformes: Aythyini) in north-western Poland. *Annals of Parasitology*. 2019. Vol. 65. № 4. P. 341–349. https://doi.org/10.17420/ap6504.219

59. Lebedeva D.I., Yakovleva G.A., Ieshko E.P. Nematodes in the mallard (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) and the common goldeneye (*Bucephala clangula* Linnaeus, 1758) (Anatidae) from Northern Europe. *Parasitology Research*. 2015. № 114. P. 3935–3937. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4697-3
60. Lebedeva D.I., Yakovleva G.A., Ieshko E.P. Nematodes of the eurasian wigeon (*Anas penelope*) and the common teal (*A. crecca*) in Northwestern Russia. *Parasitologia*. 2017. Vol. 51. № 3. P. 206–212.
61. Reiczigel J., Marozzi M., Fábián I. et al. Biostatistics for parasitologists – a primer to quantitative parasitology. *Trends in Parasitology*. 2019. Vol. 35. P. 277–281. https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003
62. Ryšavý B., Sitko J. *New findings of tapeworms (Cestoda) of birds from Moravia and synopsis of bird cestodes from Czech Republic*. Prirodovedne Prace Ustavu Ceskoslovenske Akademie Ved v Brne. 1995. Vol. 29. P. 1–66.
63. Rzad R., Sitko J., Kavetska K. et al. Digenean communities in the tufted duck [*Aythya fuligula* (L., 1758)] and greater scaup [*A. marila* (L., 1761)] wintering in the north-west of Poland. *Journal of Helminthology*. 2012. P. 1–10. https://doi.org/10.1017/S0022149X12000284
64. Sitko J., Faltýnková A., Scholz T. Checklist of the Trematodes (Digenea) of Birds of the Czech and Slovak Republics. Praha: Academia, 2006. 111 p.
65. Sitko J., Okulewicz A. *Checklist of the Nematodes in Birds in the Czech Republic and the Slovak Republic*. Přerov: Comenius Museum, 2010. 100 p.
66. Szelenbaum D., Wisniewski R.J. Studies on the life cycle of *Diorchis ovofurcata* Czaplinski, 1972 (Cestoda, Hymenolepididae). *Acta Parasitologica Polonica*. 1972. Vol. 20. Fasc. 20. P. 205–214.
67. Viksne J., Svazas S., Czajkowski A. et al. *Atlas of Duck Populations*. Vilnius. 2010. 199 p.

Сведения об авторе

Галина Анатольевна Яковлева – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Российская Федерация;
e-mail: galina_il87@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-9618-6924

About the author

Galina Anatol`evna Yakovleva – PhD of Sci. in Biology, Senior Researcher, Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrosavodsk, Russian Federation;
e-mail: galina_il87@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-9618-6924

Поступила в редакцию 23.04.2026
После доработки 14.08.2026
Принята к публикации 18.08.2026

Received April 23, 2026
Revised August 14, 2026
Accepted August 18, 2026

УДК 595.3

DOI: 10.7868/S3034545626080020 Original Article

A New Species of *Schizopera* (Crustacea, Copepoda, Miraciidae) from Interstitial Waters of the Bulgarian Black Sea Coast

A.M. Apostolov

Knyaz Alexander I Battenberg Street, Entr. A, Burgas, 8000 Bulgaria

e-mail: apostolov2003@abv.bg

Abstract. A new species of the genus *Schizopera* G.O. Sars, 1905 was discovered in the interstitial waters of the Bulgarian Black Sea coast (beach in the Galata district of Varna, Bulgaria). The newly described species, *Schizopera parapontica* sp. n., morphologically most resembles *Schizopera pontica* Chappuis, Serban, 1953, from phreatic waters of Agiga beach near Constanza, Romania, and *Schizopera minuta* Noodt, 1955, from a sandy beach in the French Bay of Biscay (groundwater in a riverbank). A variety of phenotypic features for a comparative description of the new species were used, including all cuticular organs, such as sensilla and pores on the somites. The new species can be distinguished from its closest relative *S. pontica* by the armament of P_1enp3, P_2, P_4enp3 and P_5. *Schizopera parapontica* sp. n. differs from its relative *S. minuta* in the armament of P_3exp2, P_5 and caudal rami. The differences between the new species and other morphologically similar members of the genus are discussed. A key to the species of the genus *Schizopera* known from the Black Sea.

Keywords: Black Sea, Bulgaria, interstitial waters, new species, *Schizopera*, taxonomy

Funding. No additional grants were received to conduct or supervise this specific study.

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

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

Authors contribution. Collected faunal material from Galata from the Gulf of Varna, described the new species, prepared figures, visualised and reviewed and approved the final draft.

Acknowledgements. The author is deeply indebted to Dr Samuel Gómez, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Mexico for his valuable advice and comments on determining the new species. The author thanks Dr Janet W. Reid (USA), who carefully read the manuscript, added valuable comments and corrections, and edited the English language, which improved the final version of the manuscript. The author would like to thank the reviewers and editor for their valuable advice.

For Citation: Apostolov A.M. A New Species of *Schizopera* (Crustacea, Copepoda, Miraciidae) from Interstitial Waters of the Bulgarian Black Sea Coast. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 8, pp. 21–39. https://doi.org/10.7868/S3034545626080020

© Apostolov A.M., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626080020 Оригинальная статья

Новый вид *Schizopera* (Crustacea, Copepoda, Miraciidae) из межпоровых вод болгарского побережья Черного моря

А.М. Апостолов

Улица Князя Александра I Баттенберга № 1, подъезд. А, Бургас, 8000 Болгария

e-mail: apostolov2003@abv.bg

Аннотация. В межпоровых водах болгарского побережья Черного моря (пляж в Галата районе Варны, Болгария) обнаружен новый вид рода *Schizopera* G.O. Sars, 1905. Вновь описанный вид, *Schizopera parapontica* sp. n., морфологически наиболее похож на *Schizopera pontica* Chappuis, Serban, 1953, обитающий в грунтовых водах пляжа Агига близ Констанцы, Румыния, и на *Schizopera minuta* Noodt, 1955, обитающий на песчаном пляже во Французском Бискайском заливе (грунтовые воды на берегу реки). Для сравнительного описания нового вида использован ряд фенотипических признаков, включая все кутикулярные органы, такие как сенсиллы и поры на сомитах. Новый вид отличается от своего ближайшего родственника *S. pontica* по структуре P_1enp3, P_2, P_4enp3 и P_5. *Schizopera parapontica* sp. n. отличается от своего родственника *S. minuta* строением P_3exp2, P_5 и хвостовых ветвей.

Обсуждаются различия между новым видом и другими морфологически сходными представителями рода. Приведен ключ для определения видов рода *Schizopera*, известных из Черного моря.

Ключевые слова: Черное море, интерстициальные воды, *Schizopera*, новый вид, таксономия, Болгария

Финансирование. Для проведения или контроля данного конкретного исследования дополнительных грантов получено не было.

Конфликт интересов. Автор данной работы заявляет об отсутствии конфликтов интересов.

Соблюдение этических стандартов. Данная работа не содержит исследований с участием людей и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/ЕС.

Вклад автора. Автор собрал фаунистический материал из Галаты, расположенной в Варненском заливе, Болгария, описал новый вид, подготовил иллюстрации, визуализировал, проверил и утвердил окончательный вариант.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность доктору Самуэлю Гомесу из Института морских и лимнологических наук (Мексика) за ценные советы и замечания по определению нового вида. Автор благодарит доктора Джанет У. Рийд (США), которая внимательно прочитала рукопись, внесла ценные замечания и исправления, а также отредактировала текст на английском языке, что улучшило окончательную версию рукописи. Автор также благодарит рецензентов и редактора за ценные советы.

Ссылка для цитирования: Апостолов А.М. Новый вид *Schizopera* (Crustacea, Copepoda, Miraciidae) из межпоровых вод болгарского побережья Черного моря // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 8. С. 21–39. (In Eng.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080020

© Апостолов А.М., 2026

The genus *Schizopera* was described by G.O. Sars (1905), with the type species *S. longicauda* G.O. Sars, 1905, from the Chatham Islands. This cosmopolitan genus is the most species-rich within the family Miraciidae Dana, 1846, and is well represented worldwide. Its members are a common element of faunas inhabiting seacoasts, lagoons, brackish water bodies, and lakes (Manuylova, 1966; Karaytuğ, Sak, 2005; Mirabdullayev, Ginatullina, 2007; Karanovic et al., 2015; Connolly et al., 2022), as well as the interstitial waters of coastal beaches (Karanovic et al., 2015), and subterranean habitats (Pesce, 1987; Karanovic. Cooper, 2012; Karanovic, McRae, 2013; Turbanov et al., 2016; Decu et al., 2019; Watiroyram et al., 2021); only 11 species are recorded from freshwater habitats (Walter, Boxshall 2019).

Exceptions to this pattern are the species described from Lake Tanganyika (Sars, 1909; Gurney, 1928; Rouch, Chappuis, 1960) and from groundwaters of Western Australia (Karanovic, 2004, 2006; Karanovic, Cooper, 2012; Karanovic, McRae, 2013).

The genus currently comprises 103 valid species and subspecies (Walter, Boxshall, 2025). The taxonomic position of the genus is complex and controversial. The large number of species, most of which are incompletely described, creates difficulties in evaluating the monophyletic status of these species, as well as difficulties in the systematics of the genus. Detailed descriptions, at least morphological, make it possible to distinguish between closely related species (Clément, Moore, 1995; Huys, Conroy-Dalton, 1996) and to define generic boundaries (Huys, 1992; Karaytuğ, Huys, 2004). According to Karaytuğ, Sak (2005), to clarify all questions regarding the monophyletic status of *Schizopera* species requires a revision of the genus.

Apostolov (1982) proposed a division of the genus *Schizopera* into three new genera and each of the three genera into two subgenera, based on the segmentation of the first and fourth swimming legs. This proposal was not accepted, based on morphological grounds (Mielke, 1995; Karanovic, 2004; Wells, 2007; Huys, 2009) and molecular genetic methods (Mielke, 1992; Karanovic, Cooper, 2012; Karanovic, McRae, 2013; Karanovic et al., 2015).

For the harpacticoid fauna of Bulgaria, 10 species of the genus *Schizopera* have been recorded (Apostolov, Marinov, 1988). Of these, 7 species are interstitial inhabitants of coastal beaches, 2 are interstitial and benthic, and one is recorded in the mesopsammal and on macroalgae (Apostolov, 1973).

The presence of the genus *Schizopera* in Bulgaria was first reported by Klie (1937), with the discovery of *S. clandestina* (Klie, 1923), originally found in brackish waters in Germany. In Bulgaria it occurs in waters of Devil's Swamp Lake, a coastal lagoon, with an area of about 2.7 km^2, depth to 3 m, and salinity from 0.1 to 19‰. This lagoon is located on the southern Bulgarian Black Sea coast, about 1 km southwest of the town of Primorsko. Valkanov (1936) confirmed the presence of the species in this brackish lake. Apostolov (1971) reported *S. clandestina* in a small section of the Kitenska River (Karaagach), southeastern Bulgaria, near the river mouth, with a pronounced estuarine character before it flows into the Black Sea, in a sample of red algae.

The species is distinguished by high morphological variability, which has given grounds for describing two subspecies: *S. clandestina clandestina* (Klie, 1923) and *S. clandestina brevicauda* Kiefer, 1965. According to Karanovic, Cooper (2012), this variability suggests that the taxon represents a species complex.

Michailova-Neikova (1966) first described the male of *Schizopera gligici* (later moved to genus *Eoschizopera*), originally described by Petkovski (1957) from the interstitial waters of the Adriatic coast, east of Dubrovnik, in the Arkutino region (southern Black Sea coast of Bulgaria), 15 m from the shore at a depth of 0.80 m, in fine-grained sand, with no detritus admixture and water salinity 2‰.

Marinov (1975) recorded *S. gligici* (= *E. gligici*) on the beach in the city of Varna at interstitial waters salinities from 0.99 to 15.9‰.

With the description of the new species, 11 members of the genus *Schizopera* are now known in the harpacticoid fauna of Bulgaria. An updated identification key for Black Sea species is presented, based on morphological characteristics of female specimens.

This article adds to knowledge of the species composition of genus *Schizopera* in the interstitial waters of sandy beaches along the Bulgarian Black Sea coast.

MATERIAL AND METHODS

S t u d y a r e a. All samples were collected from the intertidal zone, on the beach in the Galata district of Varna, Bulgaria, 43°09′23.88″ N, 27°57′09.48″ E (fig.1).

Lithologically, the coastal zone is characterized by Holocene sediments, represented by sands of various grain sizes, with a predominance of coarse-grained sand fraction mixed with shell detritus with good sorting of grain size of erosional-terrigenic origin. Sand deposits are with mean size ranging from Mz – 0.31 φ to Mz 1.27 φ which puts them in the field of coarse and very coarse sand (Dimitrov, 1979; Keremedchiev, Peychev, 2003; Prodanov et al., 2014).

With a salinity of seawater of 12–14.8‰, the salinity of interstitial waters is 0.97–0.8‰, depending on the distance from the sea and the inflow of fresh continental waters.

S a m p l i n g m e t h o d s. The interstitial fauna was collected using the Karaman-Chappuis method (Mathieu et al., 1991), by digging a hole to the water level and straining 10 L of the incoming interstitial water. The water was filtered through a 90 μm mesh. The samples were immediately fixed in 4% buffered formalin. This widely used method for studying the biology of interstitial waters of coastal beaches by filtering water is inaccurate, especially

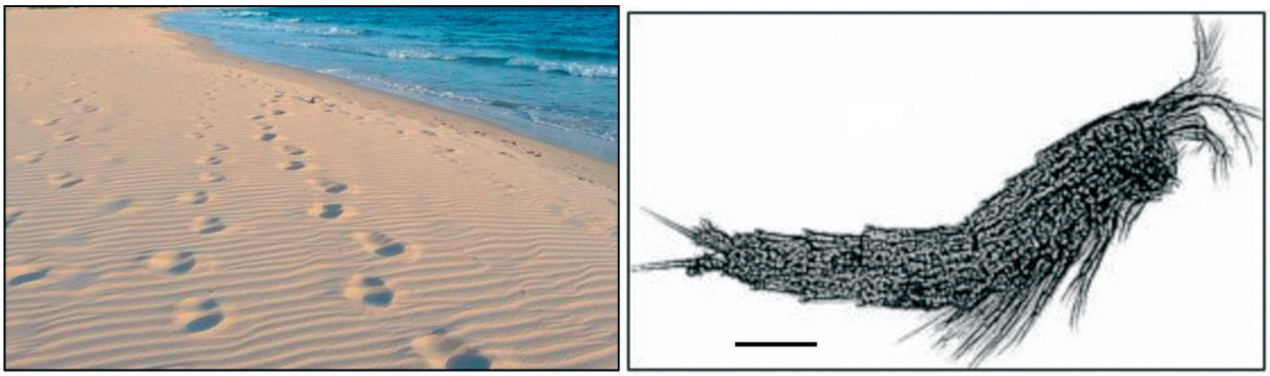


Fig. 1. Galata Beach locality, Varna Bay from where the new species is described, and photograph of a female paratype. Scale bar 100 μm

Рис. 1. Местонахождение на пляже Галата, Варненский залив, откуда был описан новый вид, и фотография самки-паратипа. Масштабная линейка 100 мкм

for quantitative studies. A second sand sample was taken from the same hole and washed. Comparison showed that the number of harpacticoids in the sand sample was several times greater than that in the filtered water.

Harpacticoids lack the ability to stick to sand grains but instead bury themselves very quickly in the sand and thus fewer are present in the filtered water. This peculiarity in the behavior of the inhabitants of interstitial water is an adaptation against their entrainment by the seeping water in the sand. The number of specimens in the sand sample is 2 to 5–6 times greater than those in the filtered water.

Laboratory analysis of samples. All samples were sorted in the laboratory, and fixed in 70% ethanol in a 1.5 mL microvial for long-term preservation. Observations and illustrations were prepared using a Levenhuk D870T 8M digital trinocular microscope equipped with PLAN WF10× eyepieces, PLAN 100× oil immersion objective, and a drawing tube, at a magnification of 1000×. Total body length was measured from the tip of the rostrum to the posterior margin of the caudal rami.

Before dissection, specimens were placed in a mixture of glycerol and 70% ethanol, then transferred to pure glycerol for dissection. Morphological observations and drawings were made from dissected specimens. Specimens were dissected under a microscope, in a drop of pure glycerol on a glass slide, with each element being placed under a separate cover slip, sealed with transparent nail polish.

Terminology. The terminology for morphological characters follows Huys and Boxshall (1991), except for the spelling of some appendages according to Karanovic, Cho (2016): A_1, antennula; A_2, antenna; Md, mandibula; Mxl, maxillula; Mx, maxilla.

Abbreviations. Abbreviations used in the text and figures are as follows: ae – aesthetasc, acr – acrothek, ap – apophysis, P_1– P_6 – first to sixth swimming leg; *I* – spine; enp1 to enp3 – proximal (middle, distal) segment of the endopod of the swimming legs or exp1 to exp3 – proximal (middle, distal) segment of the exopod of the swimming legs; CR, caudal rami; Seta *I*–*VII* – first to seventh caudal setae, Seta *I* - anterolateral accessory seta, Seta *II* – anterolateral seta, Seta *III* – posterolateral seta, Seta *IV* – outer terminal seta, Seta *V* – inner terminal seta, Seta *VI* – terminal accessory seta, and Seta *VII* – dorsal seta.

RESULTS

Subclass Copepoda Milne Edwards, 1840

Superorder Podoplea Giesbrecht, 1882

Order Harpacticoida G.O. Sars, 1903

Family Miraciidae Dana, 1846

Subfamily Diosaccinae G.O. Sars, 1906

Genus *Schizopera* G.O. Sars, 1905

Schizopera parapontica Apostolov sp. n.

(figs. 1–9)

Synonymy

Schizopera pontica – Apostolov, 1972: 226. Marinov, 1974: 83, figs. 3–4; Apostolov, Marinov, 1988, fig. 74 – 2a–g.

Type locality. Intertidal zone, beach in the Galata district of Varna, Bulgaria, 43°09′23.88″ N, 27°57′09.48″ E, water temperature 18°C, depth 0.30 m.

Specimens examined. Holotype: adult female, completely dissected, collected from the type locality, 7 September 1968, leg. A. Apostolov.

Allotype: adult male, collection data as for holotype.

Paratypes: two adult females and two adult males, collected from the type locality.

The holotype, allotype and materials of Dr. Marinov are stored in the Institute of Fish Resources, Varna, Bulgaria.

Accompanyings species. In the sample from Galata, along with the specimens of the new species, *Nitocra typica typica* Boeck, 1865; *N. affinis* Gurney, 1927; *Vermicaris pygmaea* (Noodt, 1955); *Sarsamphiascus angustipes* (Gurney, 1927), and *Itunella muelleri* (Gagern, 1923) were found.

Etymology. The specific name of the new species reflects the similarity to *Schizopera pontica* Chappuis, Serban, 1953.

Differential diagnosis. *Schizopera*. Female: Habitus cylindrical, without distinct demarcation between prosome and urosome. Rostrum distinct, clearly demarcated at base. Caudal ramus 1.8 times as long as wide. Antennula eight-segmented. Mandibula with endopod one-segmented, armed with two smooth lateral and five smooth apical setae, exopod a small segment, armed with two pinnate apical setae. Maxillula with large praecoxa, arthrite, armed apically with six strong, unipinnate spines; coxa with cylindrical endite with one slender, smooth seta and one spiniform geniculate seta apically. Basis cylindrical, armed with one strong, curved, spiniform geniculate seta, four smooth setae, and one plumose seta, endopod one-segmented, armed with three smooth apical setae of unequal lengths, exopod a tiny segment, armed with two smooth apical setae. Maxilla consisting of syncoxa with three endites, basis strong claw, with one strong unipinnate apical seta and one smooth, slender lateral seta, endopod two-segmented, first segment armed with two smooth setae, second with three setae. Exopods and endopods of swimming legs 1–4 three-segmented. P_1enp1 reaches middle of exp3, with inner seta. Exp2 of P_2, P_4 with inner seta. Armament of exp3 and enp3 of P_1–P_4: 4.4.4.4 and 3.4.3.2, respectively. Fifth leg biramous, endopodal lobe passes the middle of exopod, armed with four very stout, spiniform elements, exopod armed with five elements. P_6 reduced to minute prominence and fused to somite bearing it, with one plumose outer seta and one longer smooth inner seta on peduncle.

Male. Habitus slightly slenderer than in female. Caudal rami shorter than that of female. Outer principal seta from leaf-shaped is modified as long, strong spine. P_1 basis with one pinnate outer spine and longer, stouter inner spine. P_1 exopod and endopod as in female. P_2 sexually dimorphic, with enp2 and enp3 completely fused, with outer subapical seta transformed. P_3 sexually dimorphic, with hyaline spine reaching end of exp3. Fifth legs with medially fused baseoendopod. Endopodal lobe much smaller and shorter than that of female, armed with two strong apical spines, inner spine longer than outer. Exopod about as long as wide, armed with only five elements. P_6 represented by a pair of small and short, unarmed, and unornamented plates.

Description. Female (figs. 1–8).

Measurements. Body length measured from anterior margin of rostrum to posterior margin of caudal rami: 0.44 mm in holotype.

Integument of all somites smooth, without cuticular windows or pits.

Habitus cylindrical, slightly tapering posteriorly, without distinct demarcation between prosome and urosome.

Colour of preserved specimens yellowish. Naupliar eye not discernible.

Prosome (fig. 2*a*–2*b*) comprising P_1-bearing somite completely incorporated in cephalosome, forming a cephalothorax, and three free pedigerous somites bearing P_2–P_4. Surface of prosomites with cuticular pores and sensilla, hyaline frill on all somites with smooth margin.

Rostrum (fig. 4*b*) distinct, long, triangular with round tip, reaching middle of second segment of antennula.

Cephalothorax (fig. 2*a*–2*b*) about 1.4x as long as wide, tapering towards anterior end in dorsal view, with smooth margin, comprising 30% of total body length. Surface of dorsal shield covering cephalothorax ornamented with numerous pairs of sensilla as shown in fig. 2*a,* as well as two sensilla and two pores at base of rostrum.

First free prosomite (second pedigerous somite) (fig. 2*a*–2*b*) with one dorsal pore and five sensilla.

Second free prosomite (third pedigerous somite) (fig. 2*a*–2*b*) slightly shorter than first free prosomite, with dorsal unpaired pore and five sensilla.

Third free pedigerous somite (fourth pedigerous somite) (fig. 2*a*–2*b*) with dorsal unpaired pore and six sensilla.

Urosome (fig. 2*c*–2*d*) comprising fifth pedigerous somite (P_5 bearing somite), genital double -somite (fused genital and first abdominal somite), two free urosomites, and anal somite bearing caudal rami.

First urosomite (fifth pedigerous somite) (fig. 2*c*) slightly narrower than third free prosomite, with hyaline fringe dorsally and ventrally, and two pairs of dorsal sensilla.

Second urosomite (fig. 2*c*–2*d*) completely fused dorsally and ventrally with third urosomite into genital double-somite, with two pairs of dorsal sensilla, without sensilla ventrally.

Third urosomite (fig. 2*c*–2*d*) with two sensilla dorsally and ventrally and hyaline fringe. Genital double-somite 1.3x as long as wide (ventral view). Female genital complex typical for genus as shown in fig. 4*e*.

Fourth urosomite (fig. 2*c*–2*d*) slightly narrower and shorter than genital double-somite, with two sensilla dorsally and ventrally, one pair of ventral pores, and hyaline fringe.

Fifth urosomite (preanal) (fig. 2*c*–2*d*) narrower than fourth urosomite and equal in length, without sensilla dorsally and ventrally, one pair of anterior ventral pores, hyaline fringe ventrally as in fourth urosomite, dorsally extended into long, wide pseudoperculum, reaching middle of anal urosomite.

Sixth urosomite (anal) (fig. 3*a*–3*b*) with rows of tiny spinules dorsolaterally, ventrally with row of larger spinules

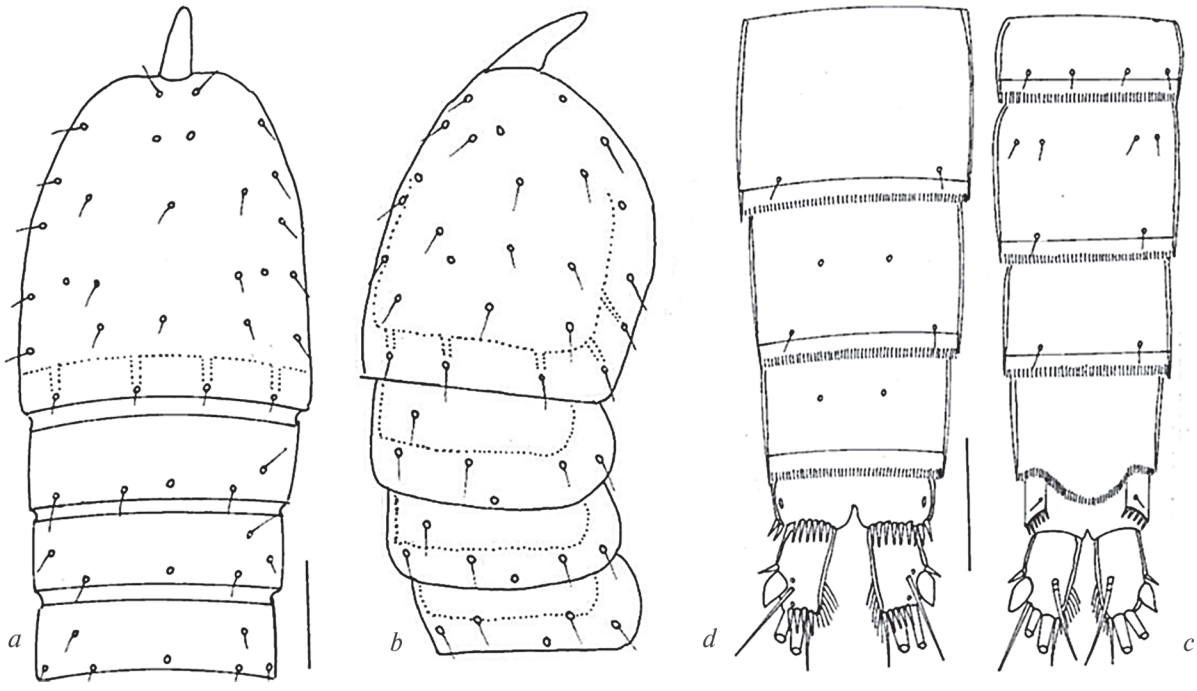


Fig. 2. *Schizopera parapontica* sp. n., female, holotype: *a* – prosome, dorsal; *b* – prosome lateral; *c* – urosome, dorsal; *d* – urosome, ventral. Scale bars 50 μm

Рис. 2. *Schizopera parapontica* sp. n., самка, голотип: *a* – просома, дорсальная; *b* – просома латеральная; *c* – уросома, дорсальная; *d* – уросома, вентральная. Масштабные линейки 50 мкм

on distal margin, at the base of the caudal rami, inner margin with oblique row of setula's posterior to anal operculum, with one pair of large dorsal sensilla.

Anal operculum crescentic, about 60% of anal somite width, free margin with short fine hairs.

Caudal rami (fig. 3*a*–3*b*) about 1.8x as long as wide; tapering posteriorly, with straight inner margin; space between rami slightly less than one ramus width; ornamented with two ventral and two dorsal cuticular pores in posterior half, and four spinules on distal margin ventrally. Armed with six elements: two lateral, three apical, one dorsal. Anterolateral accessory seta *I* absent; anterolateral seta *II* modified into leaf shape; posterolateral seta *III* smooth, relatively slender, shorter than ramus, inserted near base of seta *II*; apical seta *IV* smooth, shorter than middle apical seta *V*, with breaking plane; middle apical seta longest, bipinnate, with breaking plane; inner accessory seta *VI* located in distal part of inner side of the ramus, smooth, shorter than ramus. Dorsal seta *VII* slender, equal in length to caudal ramus, inserted at about 2/3 of ramus length triarticulate at base.

Antennula (fig. 4*a*) eight-segmented, about half as long as cephalothorax; aesthetasc on fourth segment large, reaching significantly beyond tip of eighth segment; aesthetasc on eighth segment thin, short, fused with two setae at base, forming acrothek. Setal formula as follows: I-[1], II-[9], III-[7], IV-[2+acrothek], V-[2], VI-[3], VII-[3], VIII-[5+acrothek]. Four lateral setae on eighth segment biarticulate inserted on short pseudojoint. All setae slender, smooth. Length ratios of antennular segments as follows: 1:2:0.8:0.8:0.6:0.6:0.7:1.2.

Antenna (fig. 4*c*) comprising coxa, allobasis, one-segmented endopod, and two-segmented exopod. Coxa unornamented, 0.6 times as long as wide, ornamented with three spinules distally on long inner margin. Allobasis about 2.3x as long as wide, abexopodal seta smooth. Exopod two-segmented; segment 1 with one unipinnate subapical seta on inner distal corner, inner and outer margins smooth; segment 2 longer than wide, with one bipinnate spine and one thin, pinnate seta slightly longer than spine and four small spinules at base distally. Free endopod 2.5x as long as wide, narrower proximally and wider distally, armed with two robust, unipinate spines and small, slender seta, apical armament consisting of seven elements: one short, slender, smooth seta, one short smooth spine, and four geniculate setae, innermost geniculate seta fused basally with long, thin, smooth seta, row of spinules at base of apical armament and row of spinules between lateral and apical armature elements.

Mandibula with cutting edge of coxa armed with one tricuspidate and one bicuspidate tooth, and complex dental battery consisting of five fused blocks of small, short teeth,

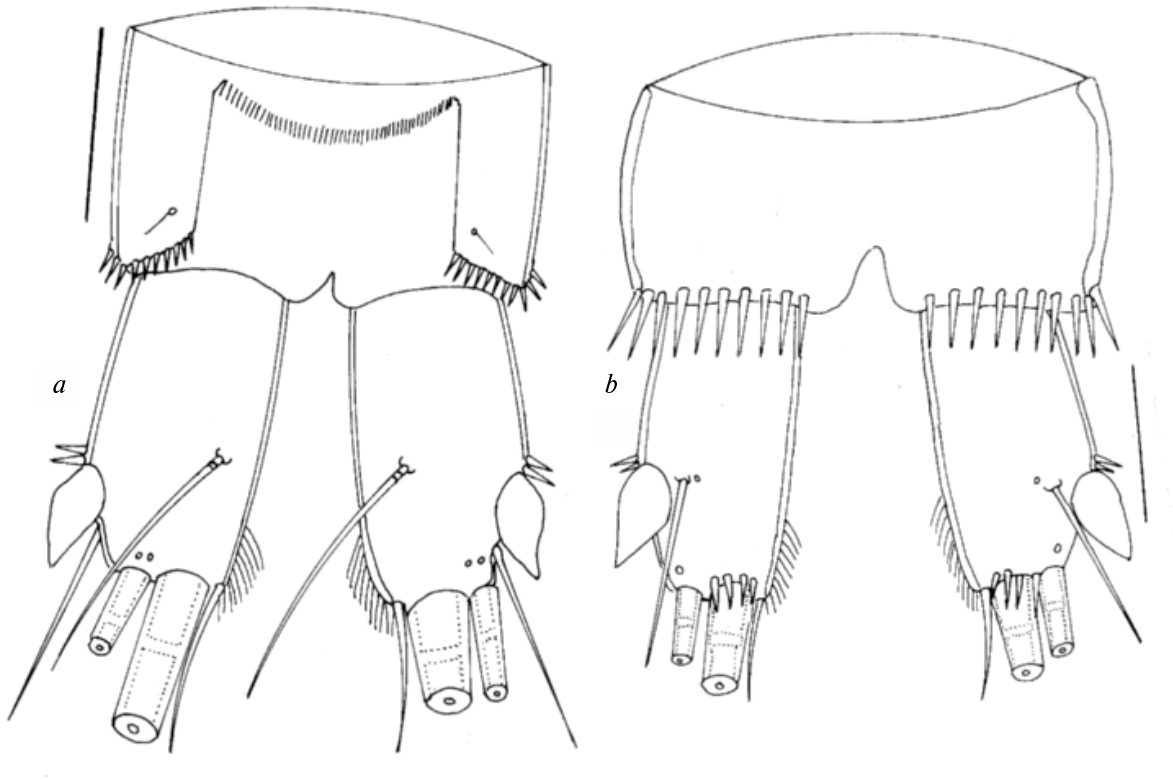


Fig. 3. *Schizopera parapontica* sp. n., female, holotype: *a* – anal urosomite and caudal rami, dorsal; *b* – anal urosomite and caudal rami, ventral. Scale bars 50 μm

Рис. 3. *Schizopera parapontica* sp. n., самка, голотип: *a* – анальный уросомит и хвостовые ветви, дорсальная сторона; *b* – анальный уросомит и хвостовые ветви, вентральная сторона. Масштабные линейки 50 мкм

and short unipinnate seta at distal corner (fig. 4*d*). Basis (fig. 5*a*) about 1.75x as long as wide, armed with three slender bipinnate setae, unequal in length, inserted on inner margin. Endopod one-segmented, about 2.3x as long as wide, with two smooth lateral and five smooth apical setae, of which two setae are fused basally and three other setae are fused basally. Exopod one-segmented, small, armed with two bipinnate apical setae.

Maxillula (fig. 5*b*) comprising robust praecoxa, coxa, basis, exopod and endopod. Praecoxal arthrite with two pinnate setae on anterior surface and eight strong pinnate spines around distal margin. Coxal endite cylindrical, with one thin, smooth seta and one very strong, bipinnate spines. Basis cylindrical, 4.6x as long as wide, armed with one strong, curved, bipinnate spine and four smooth, slender setae, one plumose seta, and a row of spinules at the base of the apical setae. Endopod one-segmented, cylindric, three times as long as wide, armed with three smooth apical setae of unequal lengths. Exopod a tiny segment, armed with two smooth apical setae.

Maxilla (fig. 5*c*) consisting of syncoxa, allobasis, and two-segmented endopod. Syncoxa ovoid, with row of spinules on outer margin and three endites, proximal endite armed with two subequal setae, middle endite with one subequal seta and one spine, distal endite armed with two setae and one spine. Basis drawn out into strong claw, with one strong apical seta and one smooth, slender lateral seta. Endopod two-segmented, small and wide, first endopodal segment armed with two smooth setae, second with three setae.

Maxilliped (fig. 5*d*) prehensile, three-segmented, composed of coxobasis and two-segmented endopod. Coxobasis cylindrical, 2x as long as wide, unornamented, with three short bipinnate strong setae on inner margin. First endopodal segment about 3x as long as wide, with one longitudinal row of large spinules on anterior surface, and several spinules on inner margin, as well as two thin, smooth setae (one at middle of inner margin, other subapically). Second endopodal segment smallest, armed apically with one claw-like unipinnate spine and one slender and shorter subapical seta.

First swimming leg (fig. 6*a*), praecoxa triangular, with outer spinule row. Coxa unarmed, ornamented with several horizontal rows of spinules of various sizes, with row of spinules close to joint with basis. Basis armed with one inner and one outer strong unipinnate spine and several spinules at base of each spine, as well as one row of large spinules along distal margin between endopod and exopod,

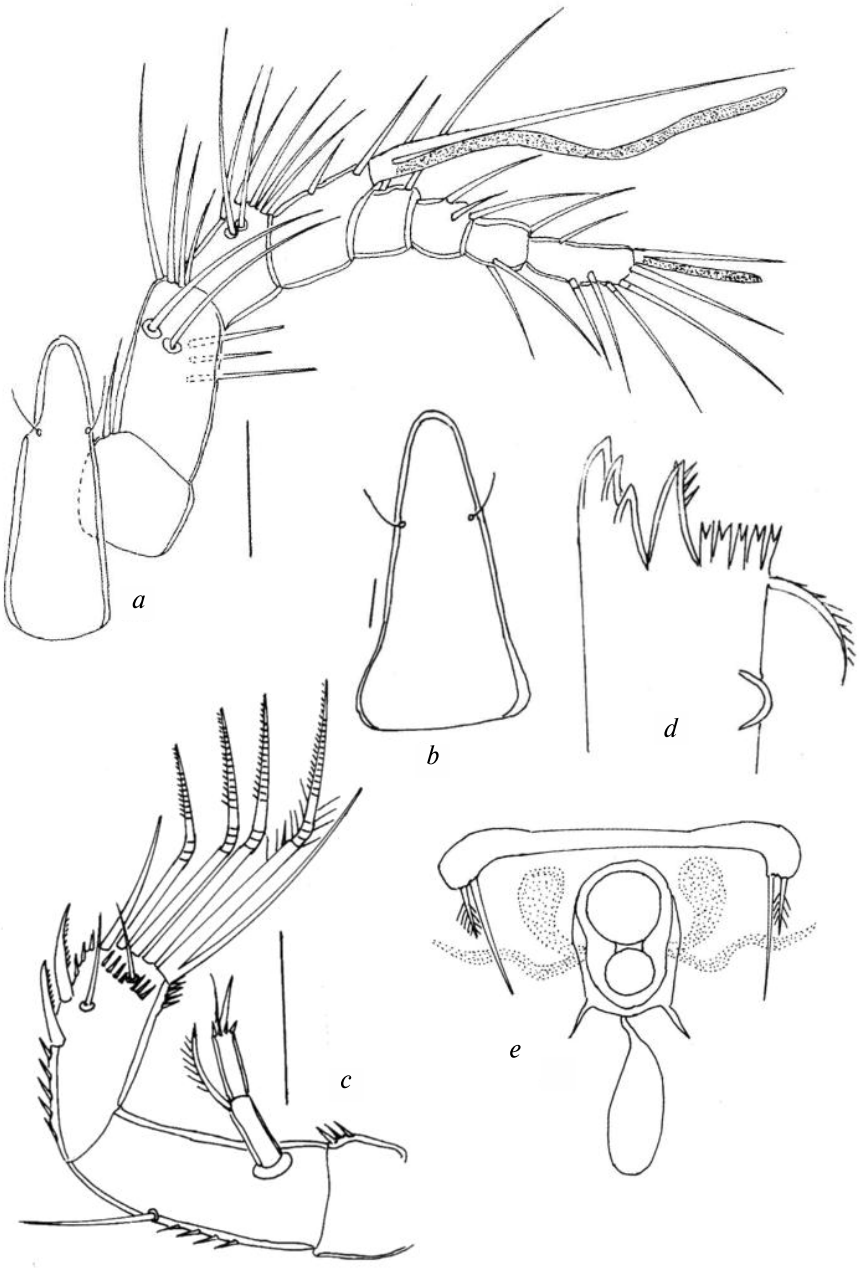


Fig. 4. *Schizopera parapontica* sp. n., female, holotype: *a* – antennula; *b* – rostrum; *c* – antenna; *d* – cutting edge of coxa; *e* – genital complex. Scale bars, μm: *a*, *c* – 40; *b* – 5

Рис. 4. *Schizopera parapontica* sp. n., самка, голотип: *a* – антеннула; *b* – рострум; *c* – антенна; *d* – режущий край коксы; *e* – генитальный комплекс. Масштабные линейки, мкм: *a*, *c* – 40; *b* – 5

and one cuticular pore near base of outer spine. Exopod three-segmented, shorter than endopod, with spinules along outer margin of all segments and spinules on distal margin of exp1 and exp2.

First exopodal segment with row of strong spinules on anterior surface proximally. Exp2 longer than first segment, with outer bipinnate spine, without inner seta, ornamented with long hairs along inner margin. Exp3 2.5x as long as wide, with two outer unipinnate spines of different lengths, and two apical geniculate setae. Endopod three-segmented, longer than exopod. Enp1 about 3.3x as long as wide, reaching middle of exp3, with row of spinules along inner and outer margin, with one robust, unipinnate seta inserted at subdistally on inner margin. Enp2 short, lacking seta, with three spinules along outer margin and several spinules along inner margin. Enp3 1.5x as long as second endopodal

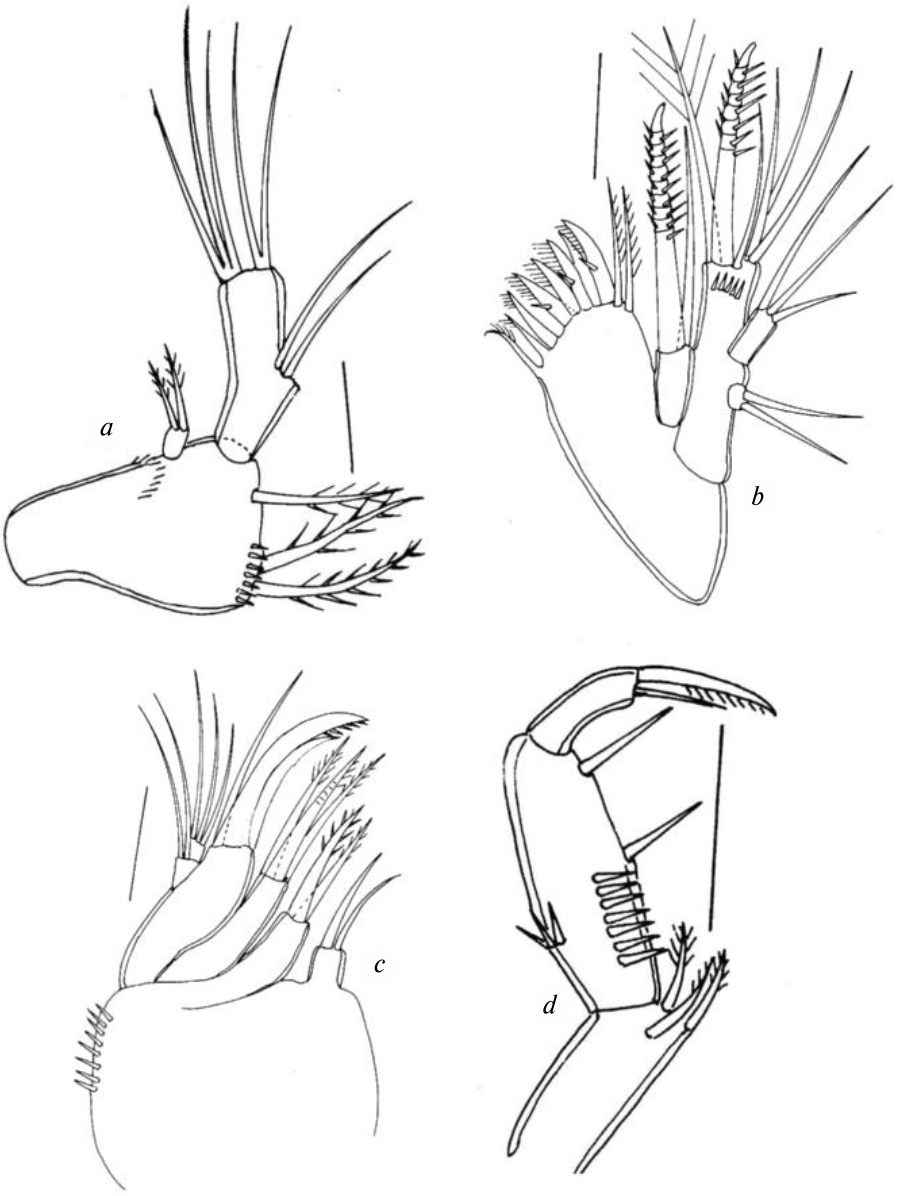


Fig. 5. *Schizopera parapontica* sp. n., female, holotype: *a* – mandibular palp, *b* – maxillula, *c* – maxilla, *d* – maxilliped. Scale bars 20 μm

Рис. 5. *Schizopera parapontica* sp. n., самка, голотип: *a* – мандибулярный пальп, *b* – максиллула, *c* – максилла, *d* – максиллипед. Масштабные линейки 20 мкм

segment, with one innermost slender and smooth seta, middle longest and geniculate, outermost unipennate spiniform seta.

Second swimming leg (fig. 6*b*), praecoxa triangular, unarmed and ornamented with row of minute spinules distally near outer margin. Coxa with two rows of spinules, one in middle and other near outer margin. Basis with outer smooth spine and small spinules an along distal margin at base of endopod. Exopod three-segmented, exp1 1.6x as long as wide, without inner seta, with outer bipinnate subdistal spine, apically with frill and row of spinules along outer margin, with row of strong spinules on anterior surface proximally. Exp2 1.6x as long as wide, with outer bipinnate subdistal spine, apically with frill, and row of spinules along outer margin, without ornamentation on its surface, armed with inner seta inserted at subdistally of the segment. Exp3 elongate, 2.3x as long as wide, with four elements: two pinnate apical setae, one pinnate outer spine subapically, and one pinnate outer spine. Endopod three-segmented, longer than exopod. Enp1 2x as long as wide, without inner seta, with spinules and setules along

outer and inner margin, respectively, apically with frill. Enp2 extended, 1.6x as long as wide, with one plumose inner seta inserted at distal 2/3 of segment, apically with frill, with spinules and setules along outer and inner margins. Enp3 also extended, 3x as long as wide, surface unornamented, with outer-distal short spine, one pectinate inner seta, two apical long setae; outer edge with three spines.

Third swimming leg (fig. 7*a*) praecoxa, coxa and basis as in P_2. P_3 similar to P_2, except P_3exp2 without inner seta. Endopod reaching the end of exp3, with spinules along outer margin in all segments and setules along inner margin. Enp1 about 2x as long as wide, with one plumose inner seta. Enp2 with one plumose inner seta. Enp3 3.6x as long as wide, outer edge with three spines, armed with three elements: one unipinnate inner seta, one bipinnate outer spine subapically and one long bipinnate seta.

Fourth swimming leg (fig. 7*b*) with praecoxa, coxa as in P_3. Basis with one smooth outer seta. Exopod three-segmented. Exp1 2x as long as wide, without inner seta, with outer bipinnate spine, apically with frill, row of spinules along outer margin, armed with row of strong spinules on anterior surface proximally. Exp2 with the same length and ornamentation as first segment, but with one inner plumose seta. Exp3 strongly elongated, 5x as long as wide, 2x as long as exp2, with spinules and setules along outer and inner margins, two bipinnate apical setae, one outer spinform seta and one bipinnate outer spine subapically. Endopod reaching proximal 1/3 of exp3, and ornamentation as in P_3, except for enp3 without inner seta. Exopod measuring 75% of entire length of this swimming leg; length of three-segmented endopod measuring 80% of exopod length.

Fifth leg (fig. 8*a*) biramous, surface unornamented, with large, broad baseoendopod, and ovoid exopod. Baseoendopod with long slender outer basal seta on short setophore. Endopodal lobe extending to middle of exopod, armed with four stout spiniform elements (two inner spines of equal lengths and two apical bipinnate setae of equal lengths). Exopod ovoid, 1.1 times as long as wide, armed with five elements: (from inner to outer) first innermost seta strong and bipinnate; second (apical) longest, strong, bipinnate; third (apical) shorter, smooth; fourth outer seta shortest, smooth; and fifth outer seta long and smooth. Length ratio of exopodal armament elements, from inner side: 1:1.42: 1.3:1.14:1.6.

Sixth leg (fig. 4*e*) a small cuticular plate fused to somite, armed with one plumose outer seta and one longer smooth inner seta.

M a l e (based on allotype) (figs. 8–9).

Measurements. Body length 0.39 mm.

Habitus. Cylindrical, segmentation, proportions of prosome/urosome, ornamentation of prosomites, colour and nauplius eye as in female. Body length/width ratio 4.3 in dorsal view.

Sexual dimorphism expressed in urosome with six somites (genital somite and first abdominal somite not fused), antennula, caudal rami, basipodite of first swimming leg, endopod of second swimming leg, distal article of exopod of third swimming leg, and fifth leg. Antenna, mandibula, maxillula, maxilla, maxilliped, and anal operculum as in female.

The first abdominal somite (fig. 8*c*–8*d*) ornamented with two pairs of dorsal sensilla and two ventral sensilla and two pores.

Genital somite (fig. 8*c*–8*d*) 1.75x as wide as long (dorsal view), ornamented with two pairs of dorsal sensilla and pair of ventral pores at base of sixth legs. Ovoid spermatophore placed inside genital somite.

Third urosomite (fig. 8*c*–8*d*) not fused to second (genital) urosomite ornamented with two sensilla dorsally and ventrally. Remaining abdominal somites and anal somites similar to female.

Caudal rami (fig. 9*a*–9*b*) shorter than anal somite, 1.25x as long as wide in ventral view (fig. 9c), with space between rami equal to ½ width of one ramus, with fine hairs on the inner corner only in its distal part. Each ramus with two ventral pores, and distal end of ramus armed with row of four spines at base of apical setae ventrally. Lateral proximal leaf-shaped seta modified as strong spine, smooth, equal to length of ramus. Lateral distal seta very slender, inserted slightly ventrolaterally at base of lateral proximal spine and longer than ramus. Inner apical seta short and smooth. Dorsal seta slender, inserted at two thirds of ramus length, triarticulate, longer than ramus.

Antennula (fig. 9*d*) sexually dimorphic, strongly geniculate, nine-segmented, half as long as cephalothorax, with geniculation between fourth and sixth and seventh. Aesthetasc on segment 4 well developed, reaching beyond tip of segment 9 and fused with neighbouring seta at base; aesthetasc on segment 9 shorter and fused with two neighbouring setae at base, forming acrothek.

First swimming leg (fig. 9*e*), coxa ornamented with row of spinules along outer margin. Basis modified, with bipinnate outer spine, and inner surface modified as strong spiniform chitinous extension. Inner spine on basis, strong, unipennate without spinules at its base, and slightly longer than distal spiniform process of basis.

Second swimming leg (fig. 9*f*) sexually dimorphic, endopod two-segmented. First endopodal segment about 1.2x as long as wide, with row of spinules along inner margin. Second and third endopodal segments completely fused, with part of inner margin shaped into rounded lobe, with one smooth inner seta, and with outer distal corner produced into long, blunt spiniform process, one smooth seta with forked tip near distal margin on posterior surface, one thin smooth subapical seta and one long apical seta on distal half.

Third swimming leg – first and second exopodal segments similar to female, except for anterior surface of exp3 (fig. 9*g*) with broad hyaline spine on inner margin, closely adpressed to segment, reaching distal margin of exp3. Some

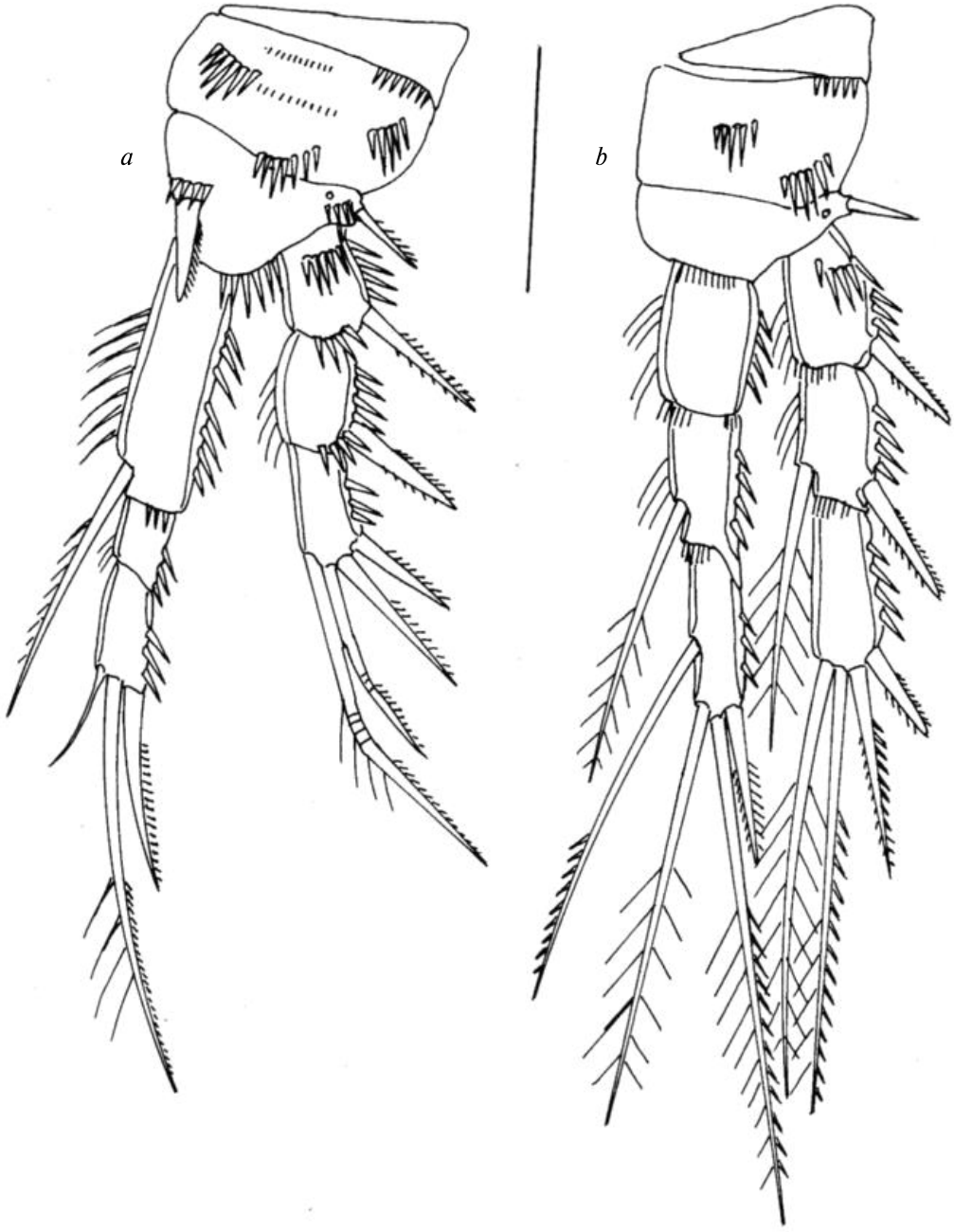


Fig. 6. *Schizopera parapontica* sp. n., female, holotype: *a* – first swimming leg, *b* – second swimming leg. Scale bars 40 μm

Рис. 6. *Schizopera parapontica* sp. n., самка, голотип: *а* – первая плавательная нога, *в* – вторая плавательная нога. Масштабные линейки 40 мкм

authors have interpreted this hyaline structure on exp3 as an enlarged tubular pore (Karanovic, Cho, 2016; Karanovic, McRae, 2013; Karanovic et al., 2015). First and second exopodal segments of third leg similar to female.

Fifth legs (fig. 8*b*) with exopod and baseoendopod separate. Seta on outer margin of baseoendopod long, smooth. Baseoendopods fused to each other basally, with two pores. Endopodal lobe trapezoidal, extending to middle of exopodal lobe, armed with two strong bipinnate apical spines on distal margin, inner spine longer than outer. Exopod free, armed with five elements, of which the second (from inner to outer) longest and bipinnate, and fourth and fifth are shortest. Length ratio of setae from innermost to outermost: 1: 2.5: 2.5: 0.5:0.75.

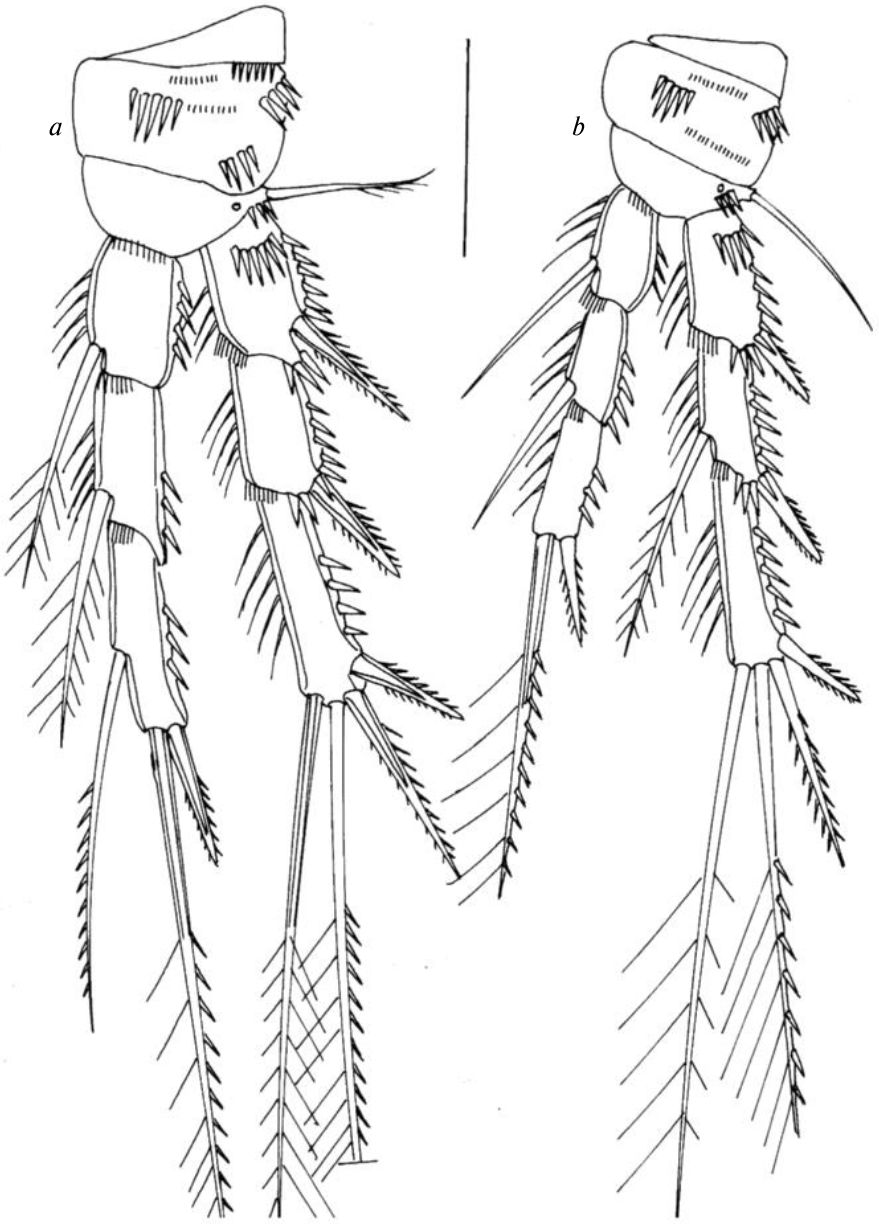


Fig. 7. *Schizopera parapontica* sp. n., female, holotype: *a* – third swimming leg, *b* – fourth swimming leg. Scale bars 40 μm

Рис. 7. *Schizopera parapontica* sp. n., самка, голотип: *а* – третья плавательная нога, *в* – четвертая плавательная нога. Масштабные линейки 40 мкм

Sixth legs (fig. 8*d*) represented by pair of small, asymmetrical, unarmed and unornamented cuticular plates fused to somite, left plate more developed.

B i o n o m y. An interstitial species inhabiting coarse to medium-grained sandy sediments from the Varna Bay, on the Black Sea, Bulgaria.

D i s t r i b u t i o n. At present, *Schizopera parapontica* sp. n. is known only from Varna Bay, in the interstitial of the beach in the city of Varna and the beach in the Galata district of Varna, Bulgaria.

A f f i n i t i e s. *Schizopera parapontica* sp. n. shares a number of morphological characteristics with known species of the genus *Schizopera* that have elongated caudal rami and a lateral proximal seta leaf-shaped, with different sizes in individual species. Relatively similar caudal rami shapes to that of *S. parapontica* sp. n. occur in the following five species: *Schizopera pontica* Chappuis, Serban, 1953, described from the Romanian Black Sea coast; *S. langi* Petkovski, 1954, described from the Adriatic Sea, Croatia; *S. minuta* Noodt, 1955 from the sandy beach of the French Biscay coast; *S. bradyi* Soyer, 1974, from the

Table 1. Setal formula of swimming legs P_1–P_5

Таблица 1. Формула щетинок плавательных ног P_1–P_5

Leg	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
Coxa	0-0	0-0	0-0	0-0	
Basis	I-I	I-0	I-0	I-0	1
Exopod	I-0, I-0, II.2.0	I-0, I-1, II.2.0	I-0, I-0, II.2.0	I-0, I-1, II.2.0	4
Endopod	1.0 1.1.1	0.1 1.2.1	1.1 1.1.1	1.1 0.1.1	5

Roman numbers – spines.

Arabic numbers – setae.

Kerguelen Archipelago, *S. soyeri* Kunz, 1979. (Chappuis & Serban, 1953; Petkovski, 1954; Noodt, 1955; Soyer, 1974, Kunz, 1979).

Schizopera parapontica sp. n. is closely related to *S. pontica*, which has a similar arrangement of the caudal rami and setal formula of P_2–P_5, but the two species can be distinguished by several characters. *Schizopera pontica* was described from the interstitial of the beach at Agiga near Constanza on the Romanian Black Sea coast. Unfortunately, the description of *S. pontica* is very brief, lacks detail, and includes only two drawings, of the female caudal rami and the fifth pair of swimming legs. The description lacks the structure of the integument and of the mouthparts, which are important microcharacters in the taxonomy of harpacticoids together with the structure of the somite integument, sensilla and pores, as well as the ornamentation of the swimming legs.

Outside the Black Sea, *S. pontica* is recorded in the interstitial of the Gulf of Saros, Aegean Sea, Turkey (Metin et al., 2022). Their report provides information only on the locality, with no illustrations of morphological features. Attempts to obtain information from the authors of the publication about the setal formula of the swimming legs were unsuccessful.

Marinov (1974), examining the groundwater of the beach in the Varna Bay region, Bulgaria, discovered a species of *Schizopera* that he identified as *S. pontica* but which showed several differences in the setal formula of the swimming legs from the original description. He considered these differences to be an omission in the description of the species. According to Marinov, this case involves two identical species that have elongated caudal rami and a modified lateral proximal seta, but without taking into account the different armament of the segments of the swimming legs. Marinov (1974) make a description of *S. pontica* from the Bulgarian Black Sea coast provides only illustrations of the swimming legs P_1–P_5 and the caudal rami, without illustrating the mouthparts and important microcharacters in harpacticoid taxonomy.

The specimens described herein are from a second locality in groundwater near the beach in the Galata district of Varna and are identical to the specimens described by Marinov. This indicates that the differences identified in the armament of the swimming legs from the original description of *S. pontica* are stable morphological characteristics, which, if they existed in the Romanian specimens, could not have been overlooked in the initial description of the species. *Schizopera parapontica* sp. n. shares several morphological features with *S. pontica* that are present in only a few members of the genus, specifically the elongated caudal ramus with leaf-shaped lateral proximal seta, the P_5 exopod with five setae, and the armament of P_1–P_4 exopod, P_3exp3; but also possesses morphological characteristics by which the two species can be distinguished. *Schizopera parapontica* sp. n. differs from *S. pontica* by the armament of P_1enp3 in the female, armed with three setae, whereas *S. pontica* has two setae on this segment. In the new species, the P_2enp1 lacks an inner seta, compared with one seta in *S. pontica*; P_2enp3 bears four setae, compared with two in *S. pontica*; and P_4enp3 bears two setae, compared with three setae in *S. pontica*. *Schizopera parapontica* sp. n. clearly distinguished by the armament of the P_2exp2 of the female, bearing one inner seta compared to no seta in *S. pontica*. In the new species, the P_2enp3 bears four setae, compared with two in *S. pontica*; and P_4enp3 bears two setae, compared with three setae in *S. pontica*. In the new species, the P_5 endopodal lobe is armed with four stout, spiniform elements (two inner bipinnate spines of equal length and two apical bipinnate setae of equal length), compared with four setae of which the two inner bipinnate setae are of different lengths and two apical setae of which the inner one is longest, bipinnate and the outer also bipinnate one is shorter in *S. pontica*. In the new species, the P_5 exopod bears five setae, of which the first is bipinnate and the fourth smooth (from inside to outside), and the third smooth and fifth smooth setae are equal in length, the second bipinnate seta is the longest; compared with the *S. pontica* P_5, with five setae of which the first is short and bipinnate, the second bipinnate and the third smooth are equal in length and the fourth and five smooth setae are equal in length. *Schizopera parapontica* sp. n. is similar to *S. pontica*, particularly in the morphology of its caudal rami, but differs in the presence of fine hairs on the inner corner only in its distal part, vs. a row of hairs along the entire length of the inner margin in *S. pontica*. In the new species, the free margin of the anal operculum has short, fine hairs (barely noticeable under high magnification) vs. a smooth margin in *S. pontica*.

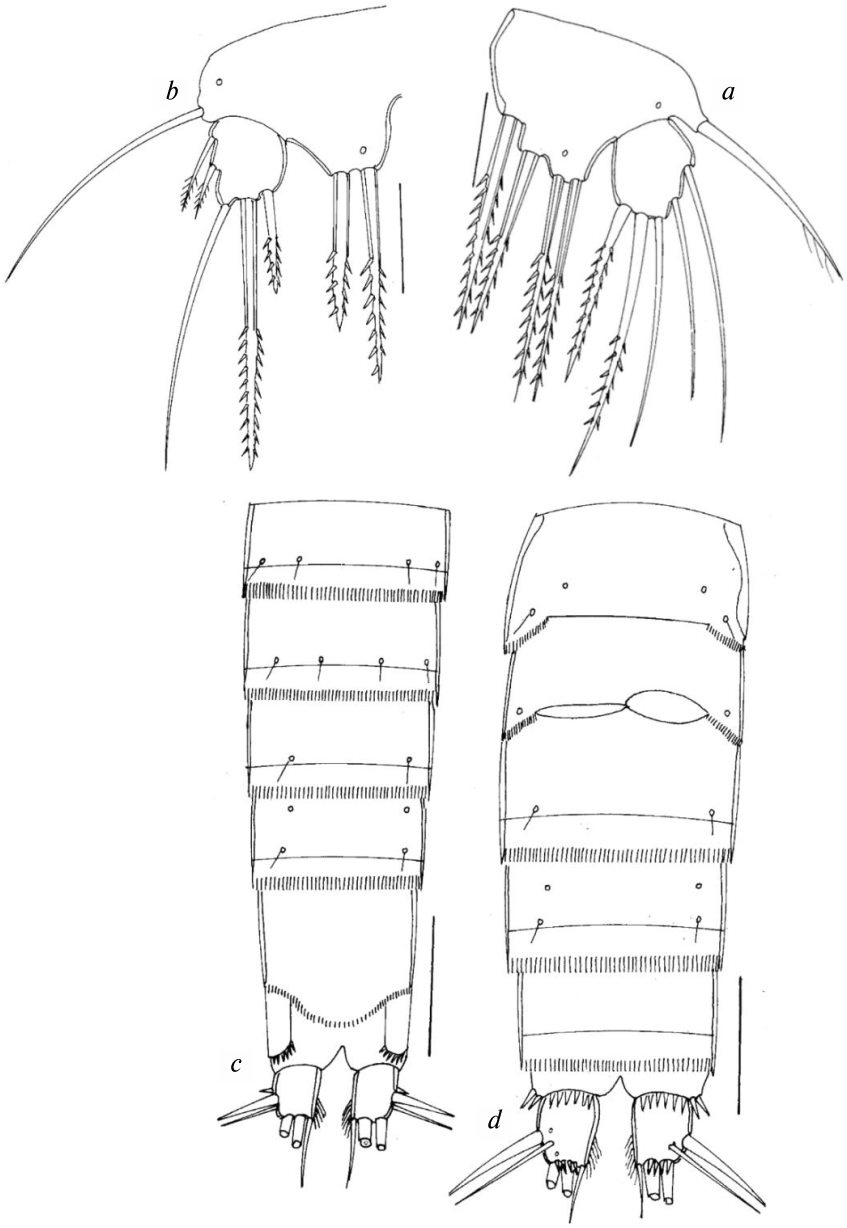


Fig. 8. *Schizopera parapontica* sp. n., female, male: *a* – fifth swimming leg, female; *b* – fifth swimming leg, male; *c* – urosome, dorsal male; *d* – urosome, ventral male. Scale bars, μm: *a* – 40; *b*–*d* – 50

Рис. 8. *Schizopera parapontica* sp. n., самка, самец: *a* – пятая плавательная нога самки; *b* – пятая плавательная нога самца; *c* – уросома, дорсальная часть самца; *d* – уросома, вентральная часть самца. Масштабные линейки, мкм: *a* – 40; *b*–*d* – 50

The description of the male of *S. pontica* mentions only the variation in the size of the caudal rami, and the lateral proximal leaf-like seta modified into a normal, long spine; P_2enp two-segmented, with a large apophysis; without providing information about P_3exp3 and the presence of a hyaline spine on the inner side of the segment.

The morphological affinities of the new species with *S. minuta* Noodt, 1955 are clear, with respect to the armament of the P_1–P_4 swimming legs and the modified lateral proximal seta on the caudal rami in female specimens. Despite the presence of similar characters, the new species has characters that distinguish it from *S. minuta*. The differences concern the armament of P_3exp2 (without inner seta in the new species vs. one inner seta in *S. minuta*); exopod P_5 in the female (five setae in the new species vs. six in *S. minuta*); ornamentation of the caudal rami in females

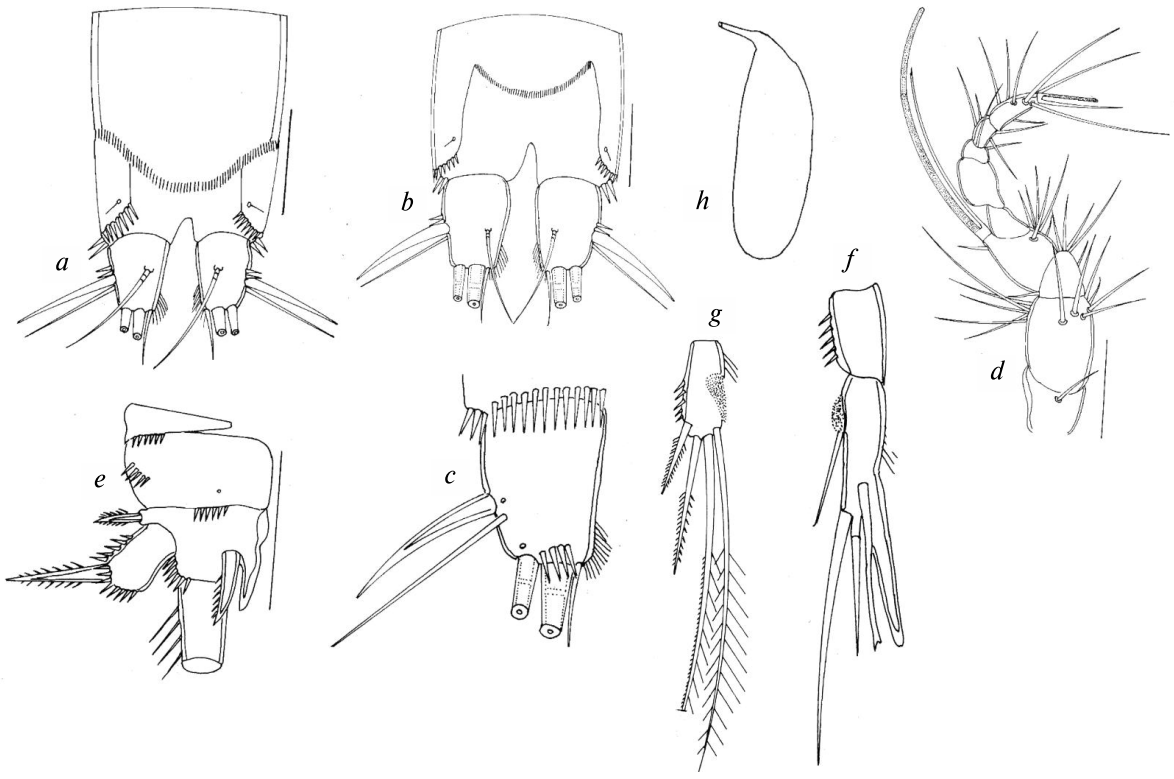


Fig. 9. *Schizopera parapontica* sp. n., male, allotype: *a* – preanal, anal urosomite and caudal rami, dorsal; *b* – anal urosomite with operculum and caudal rami, dorsal; *c* – caudal ramus, ventral; *d* – antennula; *e* – praecoxa, coxa and basis of first swimming leg; *f* – endopod of second swimming leg; *g* – third exopodal segment of third swimming leg; *h* – spermatophore. Scale bar 50 μm

Рис. 9. *Schizopera parapontica* sp. n., самец, аллотип: *a* – преанальный, анальный уросомит и хвостовые ветви, дорсальная сторона; *b* – анальный уросомит с оперкулумом и хвостовыми ветвями, дорсальная сторона; *c* – хвостовая ветвь, вентральная сторона; *d* – антеннула; *e* – прекокса, кокса и основание первой плавательной ноги; *f* – эндопод второй плавательной ноги; *g* – третий экзоподальный сегмент третьей плавательной ноги; *h* – сперматофор. Масштабные линейки 50 мкм

(only the distal part of the inner corner covered with fine hairs and four spinules at the base of the apical setae in the new species vs. a continuous row of fine hairs along the entire length of the inner margin and at the base of the apical setae in *S. minuta*); length of the caudal rami (1.8 times as long as wide in the new species vs. 2.5 times as long as wide in *S. minuta*); ornamentation of the anal operculum (with short fine hairs in the new species vs. smooth in *S. minuta*); and length of the P_2endopod (longer than the exopod in the new species vs. shorter than the exopod in *S. minuta*).

The differences observed between male specimens of *S. parapontica* sp. n., and *S. minuta* include the length of the caudal rami (1.2 times as long as wide in the new species vs. 1.5 times as long as wide in *S. minuta*); the ornamentation of the caudal rami (inner distal corner with fine hairs and four spinules at the base of the apical setae in the new species vs. inner margin entirely covered by fine hairs, including at the base of the apical setae in *S. minuta*); ornamentation of the anal operculum (with short fine hairs in the new species vs. smooth in *S. minuta*); anal somite (ventrally with a row of spines at the base of the caudal rami in the new species vs. no such row of spines in *S. minuta*); ornamentation of the anal operculum (with short fine hairs in the new species vs. smooth in *S. minuta*); anal somite (ventrally with a row of spines at the base of the caudal rami in the new species vs. no such row of spines in *S. minuta*); lengths of P_5 exopodal setae in males (inner seta spiniform, bipinnate, in the new species vs. short, fine and smooth in *S. minuta*; second seta strong, bipinnate, longest, third seta thin, equal in length to second seta, smooth; fourth and fifth setae short, equal in length and bipinnate in the new species vs. first seta short, smooth, second seta normal, bipinnate, third seta bipinnate and shorter than second, fourth seta shortest, thin and smooth, fifth seta longer than fourth seta, smooth in *S. minuta*).

Differences are also observed in the length and ornamentation of the P_2 endopod in males (first segment twice as long as wide, with a row of spinules on the inner side vs. 1.6x as long as wide, without spinules on the inner side in *S. minuta*).

Table 2. Morphological differences among six species of *Schizopera* (females only)

Таблица 2. Морфологические различия между шестью видами *Schizopera* (только самки)

Characteristic	*parapontica* sp. n	*pontica*	*minuta*	*brady*	*langi*	*soyeri*
Caudal ramus length/width	1.8x	2x	2.5x	4x	1.6x	1.8x
Ornamentation on inner margin of caudal rami	Partially hairy	hairy	hairy	hairy	hairy	hairy
Shape of lateral seta II	Leaf-shaped	Leaf-shaped	Leaf-shaped	Leaf-shaped	Leaf-shaped	Leaf-shaped
Number of setae and spines						
P_2–P_4exp3	4.4.4	4.4.4	4.4.4	4.4.4	4.4.4	4.4.4
P_2–P_4exp2	1.0.1	0.0.1	1.1.1	1.1.1	1.1.1	1.1.1
P_3–P_4enp3	3.2	3.3	3.2	3.1	3.2	4.3
P_2–P_4enp1	0.1.1	0.1.1	0.1.1	0.1.1	0.1.1	0.1.1
P_5 baseoenp – exp	4/5	4/5	4/6	4/5	4/5	4/6
Relative length of segments						
P_1enp1 length/width	3x	?	3.5x	4x	4x	2x
Relative length of enp1 to exp of P_1	Middle of exp3	End of exp3	Middle of exp3	Middle of exp3	Middle of exp3	End of exp2

Schizopera parapontica sp. n. is closely related to *S. langi* Petkovski, 1954, described from two female specimens from the coastal groundwater of Rijeka, North Adriatic Sea, Slovenia. The similarity between the two species is expressed in the structure of P_2exp2, and P_2–P_4enp, P_5, and the structure of the caudal rami with a lateral proximal seta in the shape of an elongated leaf. The differences concern the rostrum length (reaches the middle of the second antennula segment in the new species vs. longer than the second antennula segment in *S. langi*); the number of setae on P_1enp3 (three setae in the new species vs. two setae in *S. langi*), similar to this armament in *S. pontica*; number of inner seta on P_3exp2 (absence in the new species vs. one inner seta in *S. langi*). Differences are also observed in the different length and width of the baseoendopod and exopod of the fifth swimming leg in the female specimens (1.5x as long as wide in the new species vs. 1.14 in *S. langi*); exopod (1.3x as long as wide in the new species vs. 1.6 times in *S. langi*); shape of the exopod (ovoid in the new species vs. elongated in *S. langi*); the different lengths of setae on the P_5 endopodal lobe in the female (two inner strong spiniform setae of equal lengths, and two apical bipinnate setae of equal length in the new species vs. two smooth inner setae of different lengths, and two apical bipinnate setae of different lengths in *S. langi*); length of caudal rami (1.8x as long as wide in the new species vs. 1.6 times in *S. langi*); shape of the lateral proximal seta (leaf-shaped, widened at the base in the new species vs. narrower and elongated leaf-shaped in *S. langi*).

Schizopera parapontica sp. n. approaches *S. bradyi* Soyer, 1974, collected in the subterranean littoral waters of the Kerguelen Archipelago (French Southern Territories). The similarity between the two species is in the structure of exopod P_1, P_2 and P_4 and endopod P_1–P_3, and the caudal rami with a leaf-shaped lateral proximal seta. Despite the marked similarity between the two species, they possess distinguishing morphological features. The urosome is dorsally and ventrally smooth in the new species vs. dorsally, it is very rich with numerous spinules, and ventrally, only three rows of fine spinules in *S. bradyi*. Differences include the armament of the P_3exp2 (no inner seta in the new species vs. presence in *S. bradyi*); number of setae on P_4enp3 (two in the new species vs. three in *S. bradyi*); number of setae on exopod P_5 in the female (five in the new species vs. six in *S. bradyi*); size of the caudal rami (1.8x as long as wide in ventral view in the new species vs. five times in *S. bradyi*); ornamentation of caudal rami (dorsally and ventrally smooth in the new species vs. dorsally with very fine, dispersed spinulation, forming veritable combs in *S. bradyi*). *Schizopera parapontica* sp. n. has normally developed apical setae on the caudal rami, in contrast to much shorter caudal setae in *S. bradyi*, which are widened at the base and are part of normally developed apical setae. Other differences include the number of setae on the exopod of the mandibular palp (two bipinnate setae of equal length in the new species vs. one smooth seta in *S. bradyi*); number of setae on the endopod of the mandibular palp (seven in the new species vs. six in *S. bradyi*); number of setae on the maxillular basis (six in the new species vs. seven in *S. bradyi*); length of P_1 endopod (3.3x as long as wide, reaching middle of segment exp3 in the new species vs. three times as long as wide, not reaching middle of segment exp3 in *S. bradyi*); length of the P_2 endopod (longer than the exopod in the new species vs. shorter than the exopod in *S. bradyi*); length of the P_3 endopod (equal to the exopod in the new species, vs. shorter than the exopod in *S. bradyi*). The syncoxa of the maxilliped is armed with three pinnate setae on the inner distal corner in new species, vs. two in *S. bradyi*.

The new species resembles *S. soyeri* Kunz, 1979, described from the littoral of the Azores (Kunz, 1979). However, the new species is easily distinguishable from *S. soyeri* by the absence of an inner seta on the P_3exp2, which is present in *S. soyeri*. Furthermore, the P_3enp3 has three setae in the new species vs. four setae in *S. soyeri*. These two species can be easily differentiated by the armament of the P_4enp3, with two setae in the new species vs. three setae in *S. soyeri*. Further differences from *S. soyeri* are the shape and length of the caudal rami, the ornamentation and size of the caudal apical setae, which in *S. soyeri* are short, widened at the base, which indicates that these are part of normally developed apical setae. A similar length of the apical setae is also observed in *S. bradyi* Soyer. The length/width ratio of P_1enp1 of the new species is more than 3.3 times whereas it is 2.2 times in *S. soyeri*. The length of the P_1enp1 reaches the middle of the exp3 in the new species, vs shorter and not reaching the end of the exp2 in *S. soyeri*. Other differences between the two species are as follows: (1) in S. *parapontica* sp. n., the P_5exp has five setae but there are six setae in S. *soyeri*; (2) P_2enp longer than the exopod in the new species vs. equal to the length of the exopod in *S. soyeri*; (3) P_3enp equal to the exopod in the new species vs. shorter in *S. soyeri*; (4) P_4enp does not reach the middle of exp3 in the new species vs. reaches the middle of exp3; (5) the new species has hairs along the inner distal margin of the caudal rami and four spines at the base of the apical setae vs. hairs along the entire length of the inner margin but without spines at the base of the caudal rami and a row of small spines on the surface of the rami in the distal part.

Key to the species of *Schizopera* recorded in the Black Sea

The proposed key includes the characters of female specimens only, because males of *Scizopera kunzi, S. petkovskii* and *S. arenicola* are as yet unknown.

1. P_1enp three-segmented.....2
   P_1enp two-segmented.....*S. chaetosa*
2. P_4enp two-segmented.....3
   P_4enp three-segmented.....4
3. P_4enp1 with inner seta.....*S. varnensis*
   P_4enp1 without seta.....*S. arenicola*
4. P_5enp with five setae.....*S. petkovskii*
   P_5enp with four setae.....5
5. P_2enp1 with seta.....*S. pontica*
   P_2enp1 without seta.....6
6. P_3enp3 with two setae.....*S. kunzi*
   P_3enp3 with three setae.....7
   P_3enp3 with four setae.....11
7. P_3enp1 without seta.....*S. jugurtha*
   P_3enp1 with seta.....8
8. P_2enp3 with three setae.....*S. borutzkyi*
   P_2enp3 with four setae.. 9
9. P_4enp3 with three setae..... *S. meridionalis*
   P_4enp3 with two setae.....10
10. P_3exp2 with seta.....*S. langi*
    P_3exp2 without seta.....*S. parapontica* sp. n.
11. P_3enp1 without seta.....12
    P_3enp1 with seta.....13
12. Caudal rami 1.25 times ae long as wide.....
    .....*S. neglecta*
    Caudal rami square.....*S. grimalschii*
13. P_5exp with six setae.....14
    P_5exp with five setae.....*S. brusinae*
14. P_1enp1 equal of exp2.....*S. clandestina*
    P_1enp1 equal of exp3.....*S. compacta*

REFERENCES

1. Apostolov A. Ein Beitrag zur Kenntnis der Harpacticoidenfauna Bulgariens. Zoologischer Anzeiger. 1971. Vol. 187. No. 5/6. P. 345–356.
2. Apostolov A. Catalogue des Copépodes harpacticoides marins de la mer Noire. Zoologischer Anzeiger. 1972. Vol. 188. P. 202–254.
3. Apostolov A. Le genre *Schizopera* G.O. Sars (Copepoda: Harpacticoida) de la mer Noire. ACTA Musei Macedonici Scientiarum Naturalium. 1973. Vol. 13. No. 5. P. 28–107.
4. Apostolov A. Genres et sous-genres nouveaux de la famille Diosaccidae Sars et Cylindropsyllidae Sars (Copepoda, Harpacticoidea). Acta Zoologica Bulgarica. 1982. Vol. 19. P. 37–42.
5. Apostolov A., Marinov T. Copepoda, Harpacticoida // *Fauna Bulgarica*, Sofia: Aedibus Acad. Scient. 1988. Vol. 18. 384 p. (In Bulgarian).
6. Chappuis P.A., Serban M. Copepodes de la nappe phréatique de la plage d'Agigea près Constanza. Notes biospeology. 1953. Vol. 8. P. 91–102.
7. Clément M., Moore C.G. A revision of the genus *Halectinosoma* (Harpacticoida: Ectinosomatidae): a reappraisal of *H. sarsi* (Boeck) and related species. Zoological Journal of the Linnean Society. 1995. Vol. 114. P. 247–306.
8. Connolly J.K., O'Malley B.P., Hudson P.L. et al. Importance of nonindigenous harpacticoids (Crustacea: Copepoda) decrease with depth in Lake Ontario. Journal of Great Lakes Research. 2022. Vol. 48. No. 2. P. 412–427.

9. Decu V., Juberthie C., Iepure S. et al. An overview on the subterranean fauna from Central Asia. Ecologica Montenegrina. 2019. Vol. 20. P. 168–193.
10. Dimitrov P. In the composition and distribution of bottom deposits from the Black Sea shelf between Capes Kaliakra and Emine. Oceanology. 1979. Vol 5. P. 22–33 (In Bulgarian).
11. Gurney R. Some Copepoda from Tanganyika collected by Mr. S.R.B. Pask. Proceedings of the Zoological Society, London. 1928. Vol. 22. P. 317–332.
12. Huys R. The amphiatlantic distribution of *Leptastacus macronyx* (T. Scott, 1892) (Copepoda: Harpacticoida): a paradigm of taxonomic confusion; and a cladistic approach to the classification of the Leptastacidae Lang, 1948. Mededelingen van de Koninklijke Academie voor Wetenschappen, Letteren en schone Kunsten van België. 1992. Vol. 54. No. 4. P. 21–196.
13. Huys R. Unresolved cases of type fixation, synonymy, and homonymy in harpacticoid copepod nomenclature (Crustacea: Copepoda). Zootaxa. 2009. Vol. 2183. P. 1–99.
14. Huys R., Boxshall G.A. Copepod evolution. The Ray Society, London. 1991. 468 p.
15. Huys R., Conroy-Dalton S. A revision of *Leptopontia* T. Scott (Copepoda: Harpacticoida) with description of six new species. Zoological Journal of the Linnean Society. 1996. Vol. 118. P. 197–239.
16. Karanovic T. Subterranean copepods (Crustacea, Copepoda) from arid Western Australia. Crustaceana Monographs. 2004. No. 3. 366 p.
17. Karanovic T. Subterranean copepods (Crustacea, Copepoda) from the Pilbara region in Western Australia. Records of the Western Australian Museum, supplement. 2006. Vol. 70. P. 1–239.
18. Karanovic T., Cho J.L Four new *Schizopera* (Copepoda, Harpacticoida) from marine interstitial habitats in Korea. Zootaxa. 2016. Vol. 4114. No. 1. P. 1–32.
19. Karanovic T., Cooper S.J.B. Explosive radiation of the genus *Schizopera* on a small subterranean island in Western Australia (Copepoda: Harpacticoida): unravelling the cases of cryptic speciation, size differentiation and multiple invasions. Invertebrate Systematics. 2012. Vol. 26. P. 115–192.
20. Karanovic T., McRae J. The genus *Schizopera* (Copepoda, Harpacticoida) in the Pilbara region of Western Australia, with description of a new species and its molecular and morphological affinities. Records of the Western Australian Museum. 2013. Vol. 28. P. 119–140. https://doi.org/ 10.18195/issn.0312–3162.28(2).2013.119–140
21. Karanovic T., Kim K., Grygier M.J. A new species of *Schizopera* (Copepoda: Harpacticoida) from Japan, its phylogeny based on the mtCOI gene and comments on the genus *Schizoperopsis*. Journal of Natural History. 2015. Vol. 49. No. 41/42. P. 2493–2526.
22. Karaytuğ S., Huys R. Taxonomic position of and generic distinction between *Parepactophanes* Kunz, 1935 and *Taurocletodes* Kunz, 1975 (Copepoda, Canthocamptidae *incertae sedis,* with description of a new species from the Black Sea. Zoological Journal of the Linnean Society. 2004. Vol. 140. P. 469–486.
23. Karaytuğ S., Sak S. A new species of *Schizopera* Sars, 1906 (Copepoda: Harpacticoida) from Israel. Zoology in the Middle East. 2005. Vol. 36. P. 32–42. https://doi.org/10.1080/09397140.2005.10638125
24. Keremedchiev St., Peychev V. Geomorphodynamic analysis of the coastal zone between Galata peninsula and Sakma dere. In: Final report. Research fund of the Fridtjof Nansen Institute of Oceanology, Varna. 2003. 35p. (In Bulgarian).
25. Klie W. Über eine neue Brackwasserart der Harpacticoiden-Gattung *Amphiascus*. Archiv für Hydrobiologie. 1923. Vol. 14. P. 335–339.
26. Klie W. Ostracoden und Harpacticoiden aus brackigen Gewässer an der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. Mitteilungen aus den Konigl. Naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia, Bulgarien. 1937. Vol. 10. P. 1–42.
27. Kunz H. Harpacticoiden (Crustacea, Copepoda) aus dem litoral der Azoren. Archipelago, Serie Ciencias Naturales. 1979. Vol. 4. P. 117–208.
28. Manuylova E.F. A study of the crustacean (Harpacticoida) fauna of Lake Issyk Kul. Reports of the USSR Academy of Biological Sciences. 1966. Vol. 170. P. 756–758 (In Russ.).
29. Marinov T. Supplement to the study of the harpacticoid fauna from the Bulgarian Black Sea coast. Proceedings of the Research Institute of Oceanography and Fisheries, Varna. 1974. Vol. 13. P. 77–92. (In Bulgarian).
30. Marinov T. Peculiarities of the Meiobenthos from the Sandy Pseudolittoral and the Ground Water of a Sandy Beaches. Institute of Fisheries, Varna. 1975. Vol. 14. P. 103–135 (In Bulgarian).
31. Mathieu J., Marmonier P., Laurent R., Martin D. Récolte du matériel biologique aquatique souterrain et stratégie d'échantillonnage. Hydrogéologie, 1991. Vol. 3. P. 187–200.
32. Metin F., Alper A., Sak S. Interstitial harpacticoid (Copepoda, Harpacticoida) fauna inhabiting mediolittoral zone of the Gulf of Saros (Turkey). Journal BAUN Institute of Science and Technology. 2022. Vol. 24. No. 2. P. 779–790.https://doi.org/ 10.25092/baunfbed. 1071262
33. Michailova-Neikova M. Harpacticoida (Copepoda) from the Thracian Lowland. Bulgarian Academy of Science, Zoological Institute with Museum. *Fauna of Thrace*. 1966. Vol. 3. P. 201–216. (In Bulgarian).
34. Mielke W. Description of some benthic Copepoda from Chile and a discussion on the relationships of *Paraschizopera* and *Schizopera* (Diosaccidae). Microfauna Marina. 1992. Vol. 7. P. 79–100.
35. Mielke W. Species of the taxon *Schizopera* from the Pacific coast of Costa Rica. Micro fauna Marina. 1995. Vol. 10. P. 89–116.

36. Mirabdullayev I.M., Ginatullina E.N. The genus *Schizopera* (Copepoda, Harpacticoida) in Uzbekistan (Central Asia). Vestnik zoologii. 2007. Vol. 41. No. 4. P. 305–313.
37. Noodt W. Harpacticiden (Crustacea, Copepoda) aus dem Sandstrand französischen Biskaya -Küste. Kieler Meeresküste. 1955. Vol. 11. No, 1. P. 86–109.
38. Pesce G.L. A new species of *Schizopera* Sars 1905 from groundwaters of Sicily, Italy (Crustacea: Copepoda: Diosaccidae). Senckenbergiana Biologica. 1987. Vol. 68. No. 4/6. P. 413–417.
39. Petkovski T.K. Harpacticiden des grundwasser unserer meereskoste. ACTA Musei Macedonoci Scientiarum Naturalium. 1954. Vol. II. No. 5/16. P. 93–123.
40. Petkovski T.K. VI Beitrag zur Kenntnis der Grundwasser-Copepoden unserer Meersküste. Izdanija, Institut de Pisciculture de la RP Macédoine. 1957. Vol. 2. No. 1. P. 1–16.
41. Prodanov B., Kotsev L., Dimitrov R. Seascape-based Modeling of Benthic Habitats Spatial Distribution. Case Study: Avren Plateau Sublittoral Zone, Bulgarian Black Sea. In: Proc. 12th Int. Conference on Marine Science and Technology "Black Sea", ISSN1314–0958, 2014. P. 175–182.
42. Rouch R., Chappuis P.A. Sur quelques Copépodes Harpacticoïdes du lac Tanganika. Revue de Zoologie et de Botanique Africaines. 1960. Vol. 61. No. 3–4. P. 283–286.
43. Sars G.O. Pacifische Plankton-Crustaceen, (Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific. Schauinsland 1896–1897). II. Brackwasser-Crustaceen von den Chatham Inseln. Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. 1905. Vol. 21. No. 4. P. 371–414.
44. Sars G.O. Zoological results of the third Tanganyika Expedition, conducted by Dr. W.A. Cunnington, F.Z.S., 1904–1905. Report on the Copepoda. In: Proceedings of the Zoological Society of London. 1909. Vol. 1909. P. 31–77. Plates 6–23.
45. Soyer J. Harpacticoïdes (Crustacés Copépodes) de l'archipel de Kerguelen I. Quelques Formes mésopsammiques. Bulletin du Muséum National D'histoire Naturelle. Zoologie. 1974. Vol. 168. 3^{em} sér. No. 2114. P. 1169–1223.
46. Turbanov I.S., Palatov D.M., Golovatch S.I. The current state of biospeleology in Russia and the countries of the former Soviet Union: overview of freshwater (endogenous) fauna of invertebrates. 1. Introduction – Crustacea. Zoologicheskii Zhurnal. 2016. Vol. 95. No. 10. P. 1136–1159. (In Russ.).
47. Valkanov A. Notizen tiber die Brackwasser Bulgarierts. 2. Annuaire de l'Université de Sofia. Faculté Physico-Mathematque. 1936. Vol. 32. No. 3. P. 209–341.
48. Walter T.C., Boxshall G. World of Copepods database. *Schizopera* Sars G.O., 1905. Available at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=115325 (accessed 2019. 20 May 2019).
49. Walter T.C. Boxshall G. World of Copepods database. *Schizopera* Sars G.O.,1905. Available at https://www.marinespecies.org/copepoda/aphia.php?p=taxdetails&id=115325 (accessed 06 September 2025)
50. Watiroyram S., Sanoamuang L., Brancelj A. A new species of *Elaphoidella* Chappuis, 1929 and *Schizopera* (Sars, 1905) (Copepoda: Harpacticoida) from two caves in northeastern and southern Thailand. Zootaxa. 2021. Vol. 5051. P. 550–569.
51. Wells J.B.J. An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea). Zootaxa. 2007. Vol. 1568. P. 1–872. https://doi.org/ 10.11646/zootaxa.1568.1.1

Сведения об авторе

Апостол М. Апостолов – д-р биол. наук. Ранее: в Государственном университете им. "Проф. Асена Златарова", Бургас, Болгария
e-mail: apostolov2003@abv.bg
https://orcid.org/0000-0001-8712-9066

About the author

Apostol M. Apostolov – Grand PhD in Biological sciences Formerly at: At the State University "Prof. Asen Zlatarov", Burgas, Bulgaria
e-mail: apostolov2003@abv.bg
https://orcid.org/0000-0001-8712-9066

Поступила в редакцию 12.06.2026
После доработки 29.06.2026
Принята к публикации 30.06.2026

Received June12, 2026
Revised June 29, 2026
Accepted June 30, 2026

УДК 595.768.12

DOI: 10.7868/S3034545626080038

Оригинальная статья

О жуках-листоедах группы *binhanus* рода *Iphimoides* Jacoby, 1883 (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)

П.В. Романцов[1], А.Г. Мосейко[2, *]

[1]Русское энтомологическое общество, С.-Петербург, Российская Федерация

[2]Зоологический институт РАН, С.-Петербург, Российская Федерация

**e-mail: chrysolesha@mail.ru*

Аннотация. Описаны два новых вида жуков листоедов: *Iphimoides levnikandrovichi* Romantsov et Moseyko sp. n. из Южного Вьетнам и *I. pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n. из Северного Вьетнама. В составе рода *Iphimoides* выделена группа видов *binhanus* со сходными признаками: крупное (более 6 мм) тело с черно-синими надкрыльями; усики нитевидные; передние края боковых ветвей переднегруди очень слабо выпуклые; переднеспинка с точками двух типов (между довольно редкими и сравнительно крупными точками разбросаны очень мелкие дополнительные точки); пигидий с четко выраженной срединной бороздкой; предпоследний видимый вентрит брюшка у самца с двумя продольными килями в середине. Составлена определительная таблицы для видов этой группы, приведены изображения их внешнего вида и полового аппарата. *Iphimoides binhanus* Pic, 1928 впервые указан из Мьянмы.

Ключевые слова: *Iphimoides binhanus*, новый вид, Вьетнам, Мьянма

Финансирование. Работа А.Г. Мосейко выполнена на основе коллекции Зоологического института РАН в рамках темы государственного задания № 125012901042-9.

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

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Соответствие исследования международным этическим стандартам подтверждено Комиссией по биоэтике Межрегиональной общественной организации Русское энтомологическое общество (выписка из протокола заседания Комиссии – Заключение № 4, от 10 марта 2026 г.).

Вклад авторов. 50% каждым автором.

Благодарности. Авторы выражают благодарность всем коллегам, предоставившим доступ к изученным коллекциям. Авторы также выражают искреннюю благодарность Д.Г. Касаткину (Ростов-на-Дону), который предоставил собранный им в ходе экспедиции ВНИИКР во Вьетнаме материал по семейству Chrysomelidae.

Ссылка для цитирования: *Романцов П.В., Мосейко А.Г.* О жуках-листоедах группы *binhanus* рода *Iphimoides* Jacoby, 1883 (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 8. С. 40–52. https://doi.org/10.7868/S3034545626080038

© Романцов П.В., Мосейко А.Г., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626080038 Original Article

On Leaf Beetles of the *binhanus* Group of the Genus *Iphimoides* Jacoby, 1883 (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae)

P.V. Romantsov[1], A.G. Moseyko[2, *]

[1]*Russian Entomological Society, St. Petersburg, Russian Federation*

[2]*Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russian Federation*

** e-mail: chrysolesha@mail.ru*

Abstract. Two new species of leaf beetles are described: Iphimoides levnikandrovichi Romantsov & Moseyko sp. n. from southern Vietnam and *I. pseudobinhanus* Romantsov & Moseyko sp. n. from northern Vietnam. Within the genus *Iphimoides*, a group of *binhanus* species with similar characters is distinguished: a large (over 6 mm) body with blackish-blue elytra; filiform antennae; anterior margins of the lateral branches of the prothorax very slightly convex; pronotum with two types of punctures (very small additional punctures are scattered between fairly sparse and comparatively large punctures); pygidium with a distinct median groove; and the penultimate visible abdominal ventrite in the male has two longitudinal keels in the middle. A key to the species of this group has been compiled, and images of their appearance and reproductive systems are provided. *Iphimoides binhanus* Pic, 1928, is recorded from Myanmar for the first time.

Keywords: *Iphimoides binhanus*, Myanmar, new species, Vietnam

Funding. The study of A.G. Moseyko was based upon the collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, performed within the framework of the State Project no. 125012901042-9.

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

Ethics declarations. This work does not involve human or animal studies that meet the criteria of Directive 2010/63/EU. The compliance with international ethical standards has been confirmed by the Bioethics Committee of Interregional Public Organization Russian Entomological Society (extract from the minutes of the Committee meeting – Conclusion No. 4, dated March 10, 2026).

Authors contribution. 50% by each author.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to all colleagues who provided an access to the collections studied. The authors also sincerely thank D.G. Kasatkin (Rostov-on-Don), who provided the material on the family Chrysomelidae that he collected during the VNIIKR expedition in Vietnam.

For Citation: Romantsov P.V., Moseyko A.G. On Leaf Beetles of the *binhanus* Group of the Genus *Iphimoides* Jacoby, 1883 (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae). *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 8, pp. 40–52. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080038

Работа основана на сборах Д.Г. Касаткина, сделанных в южном Вьетнаме в 2024 году в ходе экспедиции ВНИИКР, а также на результатах изучения типового экземпляра *Iphimoides binhanus* Pic, 1928, хранящегося в Национальном музее естественной истории (Париж), и материала из коллекций Зоологического института (Санкт-Петербург), Королевского института естественной истории (Брюссель) и Национального музея (Прага). Исследование обнаруженных экземпляров позволило выделить новую видовую группу в составе рода *Iphimoides*, описать два новых для науки вида, а также уточнить таксономический статус и морфологические характеристики ранее описанных видов.

Для мест хранения материала использованы следующие обозначения:

IRSNB – Королевский институт естественной истории, Брюссель, Бельгия;

MNHN – Национальный музей естественной истории, Париж, Франция;

NMP – Национальный музей (Прага);

© Romantsov P.V., Moseyko A.G., 2026

PR – коллекция П.В. Романцова, Санкт-Петербург, Россия;

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

Фотографии габитуса жуков выполнены П.В. Романцовым с помощью цифровой камеры Canon EOS80D с объективом Canon EF 70-200mm f /4.0L IS USM. Для фотографий габитусов система была дополнена инвертированным объективом Olympus OM-System Zuiko Auto-T 100 mm f/2.8, для фотографий эдеагуса – инвертированным объективом Canon EF-S24mm F/2.8 STM. Все фотографии сделаны послойным методом; изображения, выполненные в разных фокальных плоскостях, объединены с использованием программного обеспечения Zerene Stacker Professional 1.04. Фотографии габитуса синтипа *Iphimoides binhanus* Pic, 1928 сделаны А.Г. Мосейко.

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

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Iphimoides Jacoby, 1883 – сравнительно небольшой род подсемейства Eumolpinae, распространенный в Юго-Восточной Азии и включающий на данный момент 7 видов (в том числе два новых вида, описанных ниже).

Из классических работ, важных для понимания подсемейства Eumolpinae, стоит упомянуть определители жуков-листоедов Китая и Кореи (Gressitt, Kimoto, 1961), Индокитая (Kimoto, Gressitt, 1982), каталог жуков-листоедов Юго-Восточной Азии (Kimoto, 1985), а также работу Медведева (Medvedev, 2004), в которой есть определительная таблица "*Colaspoides* -подобных" родов. Непосредственно роду *Iphimoides* посвящена работа Дзойя (Zoia, 2004), в которой приведен список всех известных на тот момент представителей этого рода. Вопросы таксономии и распространения представителей этого рода также обсуждались в работах Романцова и Мосейко (Romantsov, Moseyko, 2019; Romantsov, 2025).

При работе с музейными коллекциями нами было обнаружено, что экземпляры, определяемые как описанный из Северного Вьетнама *Iphimoides binhanus* Pic, 1928, в действительности относятся к нескольким таксонам, которые на значительной части ареалов симпатричны и образуют комплекс сходных друг с другом видов. Эти виды обсуждаются ниже.

Группа видов *binhanus*

Сюда относятся виды с крупным (более 6 мм) телом, синими или черно-синими надкрыльями; нитевидными усиками; очень слабо выпуклыми передними краями боковых ветвей переднегруди; переднеспинкой, пунктированной точками двух типов (между довольно редкими и сравнительно крупными точками разбросаны очень мелкие дополнительные точки); пигидием с четко выраженной срединной бороздкой и предпоследним вентритом брюшка у самца с двумя продольными килями в середине (рис. 3*а*). Эта комбинация признаков является уникальной и не встречается у других представителей этого рода. Для определения видов этой группы составлена предложенная ниже определительная таблица.

Iphimoides binhanus Pic, 1928

Материал. **Вьетнам**, **провинция Ниньбинь,** 1 ♂, 1 ♀, "Vietnam Prov. Ninh Bình, Cuc-phuong, 24–26.IV.1975 L. Medvedev, Dang Dap" (ZIN); 1 ♂, 1 ♀, "Vietnam bor., Cuc-phuong, 25.5.1986 J. Macek lgt." (NMP); **Вьетнам**, **провинция Виньфук,** 1 ♀, "Vietnam N., TamDao – 900 m., 16–23.V.1992, Strnad Jan lgt." (ZIN); **Вьетнам, провинция Хоабинь,** 3 ♂♂, 2 ♀♀ "N Vietnam Tonkin Lac Tho 1939 de Cooman leg." (IRSNB, 1 ♂ ZIN); **Мьянма**, **провинция Мандалай,** "MYANMAR, Mandalay, Kyaukpadanng 6–28. VI.2009" (ZIN).

Типовой экземпляр, хранящийся в MNHN, изучен по фотографиям (рис. 1*в*–1*г*), сделанным А.Г. Мосейко.

Дифференциальный диагноз. От других видов этого видового комплекса *I. binhanus* легко отличается широкими распластанными боками переднеспинки, двухцветными последними члениками усиков (рис. 1*а*–1*г*) и другими признаками, указанными в определительной таблице ниже.

Распространение. Вьетнам, Мьянма (новое указание).

Iphimoides levnikandrovichi
Romantsov et Moseyko sp. n.

Материал. Голотип самец (PR), **Вьетнам**, **провинция Ламдонг,** "Vietnam, Da Lat, 11.979432° 108.444276° 17 06 2024 Leg. Kasatkin D.". Паратипы: 1 ♂, **Вьетнам**, **провинция Ламдонг,** "Vietnam, near Da Lat, 11.899181° 108.453053° 18 06 2024 Leg. Kasatkin D." (ZIN).

Описание. Голотип. Тело удлиненное и слегка округленное по бокам, слегка веретеновидное, примерно в 1.9 раза длиннее ширины. Голова черная с коричневой верхней губой и треугольным красно-коричневым пятном на дистальной части фронтоклипеуса; ротовые органы черные. Усики

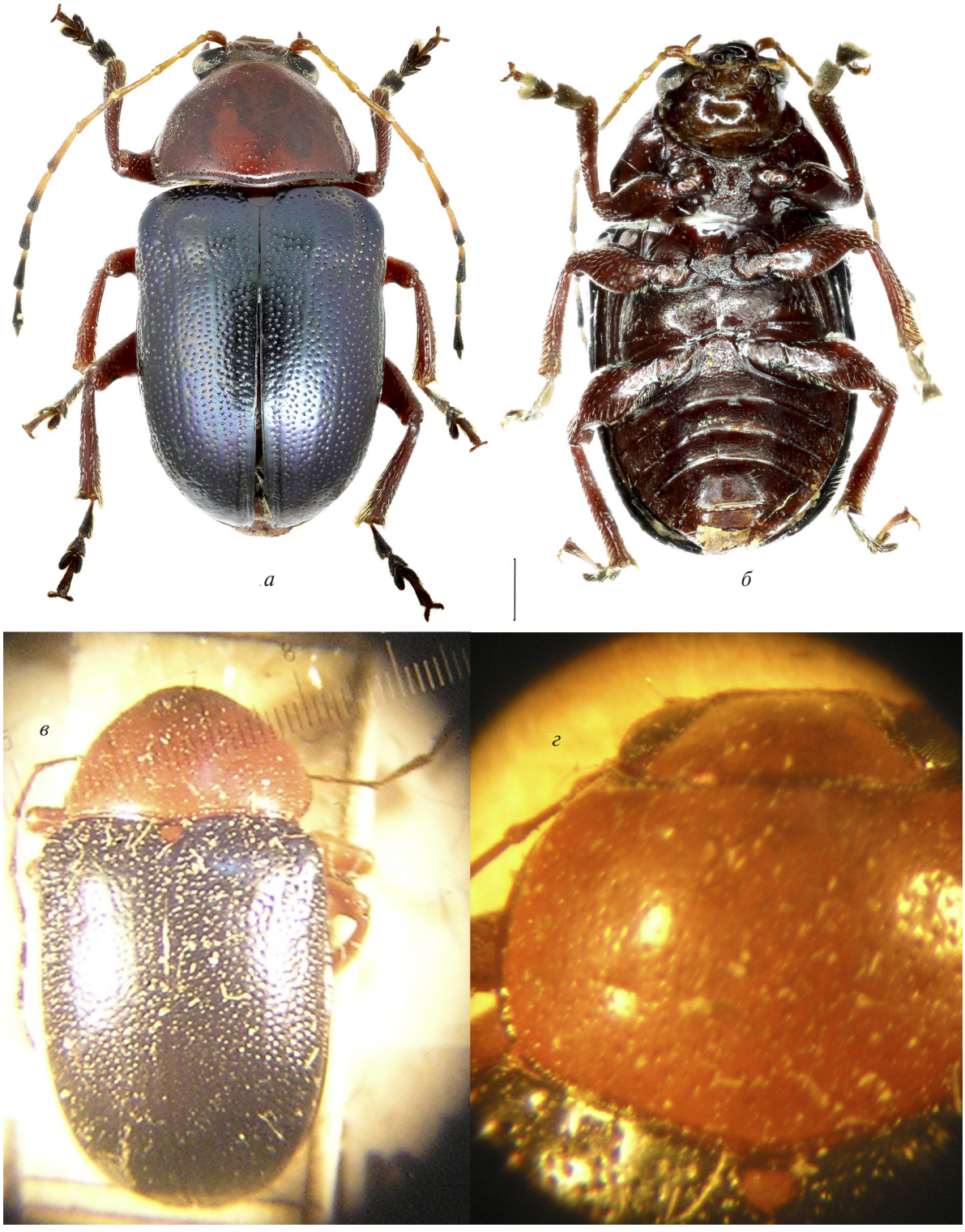


Рис. 1. *Iphimoides binhanus* Pic, 1928, внешний вид сверху (*а*, *в*, *г*) и снизу (*б*): *а*, *б* – самец из Ниньбинь; *в*, *г* – синтип. Масштаб 1 мм

Fig. 1. *Iphimoides binhanus* Pic, 1928, habitus, dorsal view (*а*, *в*, *г*) and ventral view (*б*): *а*, *б* –male from Ninh Bình; *в*, *г* – syntype. Scale 1 mm

коричневые, последний членик с затемненной апикальной половиной. Переднеспинка черная. Ноги красно-коричневые, лапки черные. Надкрылья с металлическим сине-зеленым оттенком. Нижняя сторона черная, блестящая. Внешний вид как на рис. 2*а*.

Голова блестящая; дистальная часть фронтоклипеуса и темя умеренно густо покрыты мелкими точками с шагреневыми промежутками. Верхняя губа поперечная, со слабо вогнутым передним краем, ее поверхность матовая, покрыта густой сетчатой микроскульптурой; мандибулы среднего размера. Базальная часть фронтоклипеуса слабо выпуклая, со следами окологлазничных бороздок; базальная часть фронтоклипеуса соединена с апикальной частью неширокой перемычкой. Лобные бугорки среднего размера, более или менее треугольные, умеренно выпуклые, сильно блестящие с очень тонкой микроскульптурой, четко ограничены от поверхности лба спереди и неотчетливо – сзади. Перемычка между базальной и апикальной частями фронтоклипеуса широкая, прямая. Глаза выпуклые, довольно большие, овальные, в 1.34 раза длиннее ширины, с очень слабой выемкой на их внутреннем крае. Базальная часть лба между глазами довольно широкая, примерно в 1.7 раза шире поперечного диаметра глаза и в 2 раза у́же ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики длинные, их вершинный членик длинный, слегка веретеновидный с острой вершиной, примерно такой же ширины как предыдущий членик. Усики умерено длинные (примерно в 1.34 раза короче длины тела); первые четыре членика блестящие с отдельными щетинками, 5-й слегка шагреневый с тонким опушением, членики начиная с 6-го явственно шагреневые, более густо опушены короткими щетинками и с отдельными длинными щетинками; 5–10-й членики слегка расширяются от основания до вершины, 11-й членик ромбовидный, расширен перед треугольной вершиной. Соотношение длины члеников – 14 : 7 : 15 : 16 : 22 : 24 : 25 : 22.5 : 22 : 21 : 23, их ширины – 7 : 5 : 4 : 4.5 : 5 : 6 : 6 : 6 : 6 : 6 : 6.5.

Переднеспинка примерно в 1.5 раза шире своей длины. Диск переднеспинки покрыт четкой микроскульптурой и точками двух типов: между крупными сравнительно редкими (несколько более густыми по бокам и вдоль основания) точками рассеяны дополнительные очень мелкие точки. Бока переднеспинки округлены (наиболее широкие примерно посередине), сужаются к передним и задним углам, с отчетливой выемкой перед передними и задними углами. Боковое окаймление переднеспинки умеренно узкое (в 2.5–3 раза у́же, чем длина второго членика усиков), слегка отогнутое. Передние щетинконосные поры, несущие длинную слегка изогнутую щетинку, находятся на окаймлении переднего края на довольно больших, слегка остроугольных, выступающих вперед передних углах переднеспинки. Задние углы переднеспинки острые, выступающие вбок, с очень длинной щетинкой на каждом.

Нотостернальные швы почти подходят к передним углам переднегруди (гипомеры очень узко соединены с передним краем переднегруди). Боковые ветви переднегруди с редкими точками и морщинками, а гипомеры почти непунктированные, с длинными косыми морщинами. Передние края боковых ветвей переднегруди очень слабо выпуклые (это заметно только при боковом просмотре, при взгляде снизу они кажутся почти прямыми). Передний край стернита переднегруди не загнут вниз. Межтазиковый отросток переднегруди узкий и длинный, заметно у́же передних тазиков, его поверхность покрыта не густыми, довольно крупными точками и отдельными мелкими волосками. Межтазиковый отросток среднегруди поперечный, широкий (несколько шире средних тазиков), его поверхность почти гладкая, лишь с отдельными мелкими точками и волосками. Задние углы переднеспинки остроугольные, точащие. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры блестящие, с редкими мелкими точками и волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко покрыто мелкой микроскульптурой и мелкими редкими точками, с короткими волосками (по бокам полуприжатыми, изогнутыми; в средней части торчащими) и в центральной части каждого вентрита (по обеим сторонам от середины) с отдельными очень длинными и более толстыми торчащими щетинками. Предпоследний видимый брюшной вентрит имеет два продольных киля посередине (схожих с килями на брюшке паратипа на рис. 3*а*). Последний вентрит в средней части с неглубоким поперечным вдавлением и почти прямым дистальным краем; его боковые стороны не зазубрены. Вид снизу как на рис. 2*б*.

Щиток слегка продолговатый, примерно в 1.15 раза длиннее ширины, с округленной вершиной, блестящий, с очень тонкой, поперечной микроскульптурой, без точек.

Длина надкрылий примерно в 1.5 раза длиннее их общей ширины и в 2.8 раза длиннее переднеспинки. Надкрылья выпуклые, с боковыми скатами, довольно круто спадающими в базальной трети и далее несколько более полого; боковой край надкрылий узкий, слегка отогнутый, при осмотре сверху лишь местами виден в виде узкой каемочки. Пунктировка заметно крупнее, чем на переднеспинке, спутанная, лишь местами прослеживаются неотчетливые продольные ряды. Точки в рядах

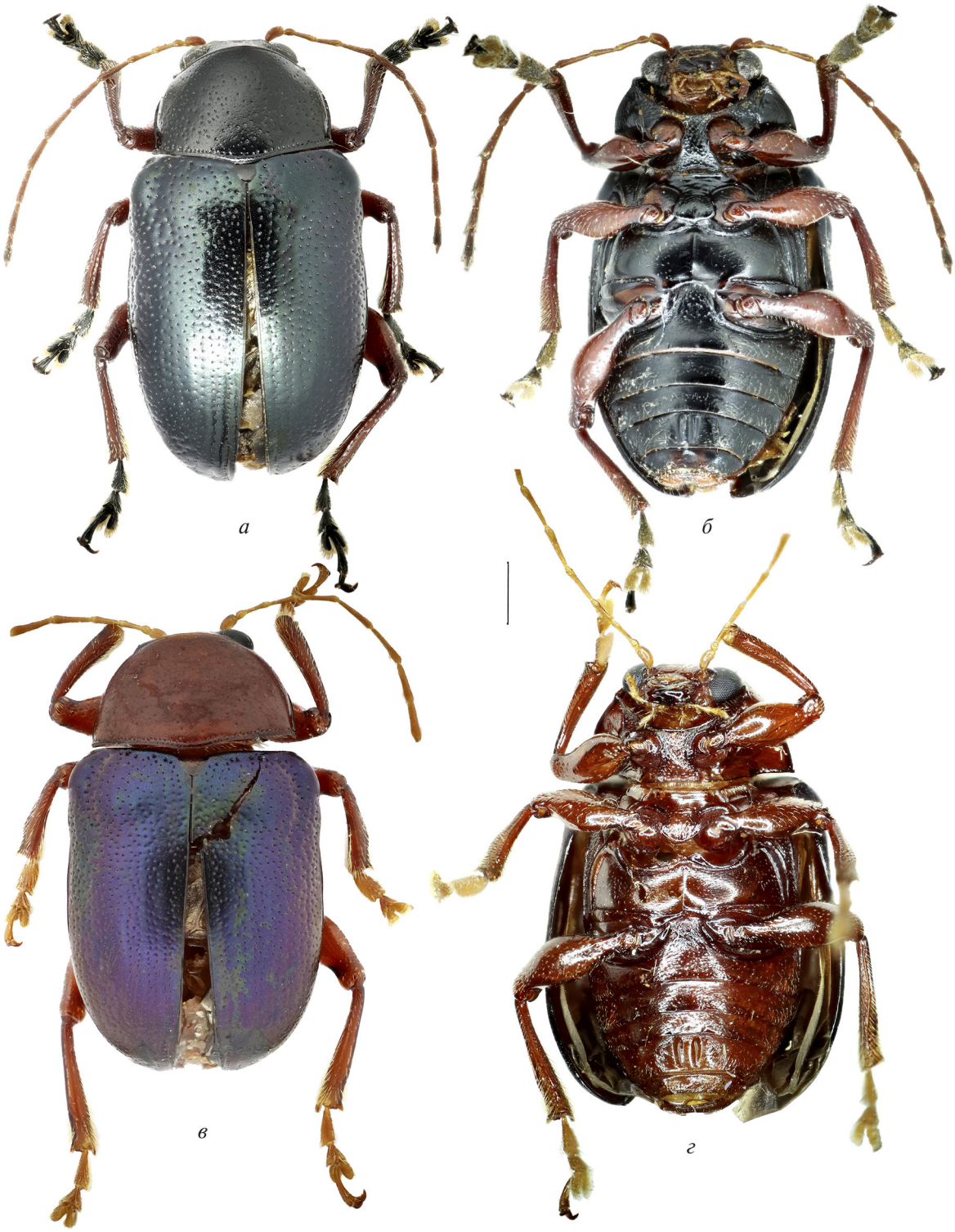


Рис. 2. *Iphimoides*, внешний вид сверху (*а, в*) и снизу (*б*, *г*): *а*, *б* – *I. levnikandrovichi* Romantsov et Moseyko sp. n., самец, голотип; *в*, *г* – *I. pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n., самец, голотип. Масштаб 1 мм

Fig. 2. *Iphimoides*, habitus, dorsal view (*а, в*) и ventral view (*б*, *г*): *а*, *б* – *I. levnikandrovichi*, male, holotype; *в*, *г* – *I. pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n., male, holotype. Scale 1 mm



Рис. 3. *Iphimoides*, брюшко (*а*), эдеагус (*б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу): *а* – *I. levnikandrovichi* Romantsov et Moseyko sp. n., самец, паратип; *б–г* – *I. binhanus* Pic, 1928 самец из Ниньбинь. Масштаб, мм: *а* – 1.0, *б–г* – 0.5

Fig. 3. *Iphimoides*, abdomen (*а*), aedeagus (*б* – dorsal view, *в* – lateral view, *г* – ventral view): *а* – *I. levnikandrovichi* Romantsov et Moseyko sp. n., male, paratype; *б–г* – *I. binhanus* Pic, 1928 male from Ninh Bình. Scale, mm: *а* – 1.0, *б–г* – 0.5

в базальной половине лишь слегка крупнее, чем в апикальной половине. Плечевые бугорки крупные, сильно выпуклые. Базальная выпуклость слабо развита. Точечные промежутки широкие, покрыты тонкой микроскульптурой, на большей части диска почти плоские, лишь в постбазальной области и по бокам слабо выпуклые. Эпиплевры умеренно широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, лишь немного не доходя до вершин. Их поверхность блестящая, не пунктированная, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена. Пигидий слабо выпуклый, с широкой срединной бороздкой, четко ограниченной бортиками по бокам.

Ноги умерено длинные, с утолщенными бедрами (задние несколько толще передних и средних, с более выпуклой нижней стороной); все бедра без зубчика. Передние голени не вполне равномерно расширяются к вершине (очень слабо в базальной и более сильно в дистальной половинах, при взгляде сбоку на нижней стороне голеней заметен слабый изгиб, образующийся в месте, где начинается расширение). Средние и задние голени более или менее равномерно расширяются к вершинам. Передние голени почти прямые; верхняя сторона средних голеней слегка выпуклая, а задних голеней слегка вогнутая посередине. Все голени с низкими, слабо выраженными продольными килями, без выемки на верхней стороне перед вершинами. 1-й членик передних лапок расширен и уплощен (примерно в 1.4 раза длиннее своей ширины и лишь в 1.07 раза у́же, чем 3-й членик), его края слабо расходятся к вершине. 1-й членик средних лапок тоже несколько расширен и уплощен, но более продолговатый (примерно в 1.6 раза длиннее своей ширины и в 1.15 раза у́же, чем 3-й членик). Задние лапки с 1-м члеником довольно длинным, в форме треугольника с длинными сторонами, примерно в 1.8 раза длиннее своей ширины и в 1.2 раза у́же, чем 3-й членик.

Эдеагус (рис. 4*а*–4*в*) сравнительно узкий, с почти параллельными боками, со слабо округленной вершиной, несущей крупный зубчик посередине. При взгляде в профиль склеротизированная часть эдеагуса сильно изогнута в базальной части, а далее почти прямая до вершины. Нижняя сторона эдеагуса широко и слабо вдавлена. Длина склеротизированной части эдеагуса 1.5 мм, ширина 0.57 мм.

Длина тела 7.1 мм, ширина 3.7 мм.

Изменчивость. Паратип очень похож на голотип, но чуть мельче (длина тела 7 мм).

Дифференциальный диагноз. Новый вид легко отличается от других видов группы черной переднеспинкой с умеренно узким (в 2.5–3.0 раза у́же, чем длина второго членика усиков) боковым окаймлением, сравнительно короткими усиками, а также узким эдеагусом с почти параллельными боковыми сторонами и слабо округленной вершиной, несущей крупный зубчик посередине. Смотри также определительную таблицу, предложенную ниже.

Распространение. Южный Вьетнам.

Этимология. Вид назван в честь покойного Льва Никандровича Медведева, одного из величайших специалистов по жукам-листоедам современности.

Iphimoides pseudobinhanus
Romantsov et Moseyko sp. n.

Материал. Голотип ♂ (ZIN), **Вьетнам**, **провинция Виньфук,** с двумя этикетками**:** “Vietnam Prov. Vinh phu, Cau-hai, L. Medvedev & Dang Dap”, “secondary rain tropical forest 9–10.V.1975”. Паратипы: **Вьетнам**, **провинция Виньфук**, 1 ♂ “ВЬЕТНАМ NW, хр. ТАМ ДАО, ШОН ЗУОНГ, 200 m, 17.V.1962 Кабаков” (PR); 1 ♀, “Vietnam, Tam Dao Vinh phu pr., 3–11.6.1985, J. Picka lgt.” (ZIN).

Описание. Голотип. Тело удлиненное и слегка округленное на боках, слегка веретеновидное, примерно в 1.85 раза длиннее ширины. Голова красно-коричневая со светло-коричневой верхней губой и зачерненными ротовыми органами. Усики коричневые, последний членик с затемненной апикальной половиной (последние два членика были позже утеряны при монтировке). Переднеспинка красно-коричневая с узко зачерненными боковым и базальным окаймлением. Ноги красно-коричневые, лапки светло-коричневые. Надкрылья с металлическим сине-фиолетовым оттенком. Нижняя сторона красно-коричневая, блестящая. Внешний вид как на рис. 2*в*.

Голова блестящая; дистальная часть фронтоклипеуса покрыта довольно густыми, а темя – редкими мелкими точками с шагреневыми промежутками. Верхняя губа поперечная, с очень слабо вогнутым передним краем, ее поверхность блестящая, с длинными направленными вперед щетинками вдоль переднего края; мандибулы среднего размера. Базальная часть фронтоклипеуса слабо выпуклая с неглубокими, но достаточно отчетливыми окологлазничными бороздками; соединена с апикальной частью довольно узкой перемычкой. Лобные бугорки довольно крупные, треугольные, умерено выпуклые, блестящие с очень тонкой микроскульптурой, четко ограничены от поверхности апикальной части фронтоклипеуса и неотчетливо – от базальной части. Апикальный край фронтоклипеуса широкий, прямой. Глаза выпуклые, довольно большие, бобовидные, в 1.44 раза длиннее ширины, со слабой выемкой на их внутреннем крае. Базальная часть фронтоклипеуса между глазами довольно широкая, примерно в 1.7 раза шире



Рис. 4. *Iphimoides*, эдеагусы (*а*, *г* – вид сверху; *б*, *д* – вид сбоку; *в*, *е* – вид снизу): *а–в* – *I. levnikandrovichi* Romantsov et Moseyko sp. n. (*а* – паратип; *б*, *в* – голотип); *г–е* – *I. pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n., голотип. Масштаб 0.5 мм

Fig. 4. *Iphimoides*, aedeagi (*а*, *г* – dorsal view; *б*, *д* – lateral view; *в*, *е* – ventral view): *а–в* – *I. levnikandrovichi* Romantsov et Moseyko sp. n. (*а* – paratype; *б*, *в* – holotype); *г–е* – *I. pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n., holotype. Scale 0.5 mm

поперечного диаметра глаза и в 2.15 раза у́же ширины головы с глазами. Нижнечелюстные щупики длинные, их вершинный членик длинный, веретеновидный с острой вершиной, примерно такой же ширины, как предыдущий. Усики умерено длинные; первые четыре членика блестящие с отдельными щетинками, членики начиная с 5-го явственно шагреневые, опушены короткими прилегающими щетинками и с отдельными длинными торчащими щетинками; 5–9-й членики слегка расширяются от основания до вершины (последние два утеряны). Соотношение длины имеющихся члеников – 15 : 6.5 : 17 : 20 : 26 : 28 : 29 : 26 : 25, их ширины – 8 : 5 : 4 : 4 : 4.5 : 5 : 5 : 5 : 6.

Переднеспинка примерно в 1.57 раза шире своей длины, наиболее широкая в базальной трети. Диск переднеспинки покрыт мелкой микроскульптурой и точками двух типов: между довольно редкими точками среднего размера рассеяны дополнительные более мелкие точки. Бока переднеспинки слабо округлены (наиболее широкие в базальной трети), сильнее сужаются к передним и слабее к задним углам, с очень слабой выемкой перед передними и почти прямые перед задними углами. Боковое окаймление переднеспинки узкое (примерно в 3 раза у́же, чем длина 2-го членика усиков), очень слабо отогнутое. Передние щетинконосные по́ры, несущие длинную слегка изогнутую щетинку, находятся на окаймлении переднего края на почти прямоугольных, не торчащих передних углах переднеспинки. Задние углы переднеспинки со слабо заостренными вершинами, очень слабо выступающие вбок.

Нотостернальные швы почти подходят к передним углам переднегруди (гипомеры очень узко соединены с передним краем переднегруди). Боковые ветви переднегруди блестящие, с волосками и мелкими морщинками вдоль переднего края, а гипомеры непунктированные, с редкими и сглаженными длинными косыми морщинами. Передние края боковых ветвей переднегруди очень слабо выпуклые (это заметно только при боковом просмотре, при взгляде снизу они кажутся почти прямыми). Передний край стернита переднегруди не загнут вниз. Межтазиковый отросток переднегруди узкий и длинный, в средней части заметно у́же передних тазиков, его поверхность покрыта довольно крупными точками (несколько более густыми в передней части) и отдельными торчащими волосками. Межтазиковый отросток среднегруди поперечный, широкий (несколько шире средних тазиков), его поверхность в передней части почти гладкая, а в задней части с редкими мелкими точками и волосками. Задние углы переднеспинки слегка торчащие в стороны. Бока средне- и заднегруди, а также их эпистерны и эпимеры густо покрыты микроскульптурой, с редкими мелкими точками и отдельными волосками. Заднегрудь сравнительно длинная, заметно длиннее отростка среднегруди. Брюшко покрыто мелкой микроскульптурой и мелкими редкими точками, с короткими волосками (по бокам полуприжатыми, изогнутыми; в средней части торчащими) и в центральной части каждого вентрита (по обеим сторонам от середины) с более длинными торчащими щетинками (среди которых выделяются отдельные очень длинные щетинки). Предпоследний видимый брюшной вентрит имеет два продольных киля посередине. Последний вентрит в средней части с неглубоким поперечным вдавлением и почти прямым дистальным краем; его боковые стороны не зазубрены. Вид снизу как на рис. 2*г*.

Щиток слегка поперечный, примерно в 1.2 раза шире длины, с округленной вершиной, его поверхность покрыта тонкой микроскульптурой с редкими мелкими точками в базальной части.

Длина надкрылий примерно в 1.4 раза длиннее их общей ширины и в 2.6 раза длиннее переднеспинки. Надкрылья выпуклые, с боковыми скатами, довольно круто спадающими в базальной трети и далее несколько более полого; боковой край надкрылий узкий, слегка отогнутый, при осмотре сверху лишь местами виден в виде узкой каемочки. Пунктировка заметно крупнее, чем на переднеспинке, спутанная, лишь местами прослеживаются неотчетливые продольные ряды. Точки в рядах в базальной половине немного крупнее, чем в апикальной. Плечевые бугорки крупные, сильно выпуклые, с внутренней стороны ограничены неглубоким вдавлением. Базальная выпуклость слабо развита. Точечные промежутки широкие, на большей части диска почти плоские, покрыты тонкой микроскульптурой, с отдельными редкими микроскопическими дополнительными точками. Эпиплевры довольно широкие в основании, далее равномерно сужаются и исчезают, немного не доходя до вершин. Их поверхность матовая, непунктированная, отделена от надкрылий по всей длине четким бортиком и узко окаймлена. Пигидий слабо выпуклый, с широкой глубокой срединной бороздкой (более широкой в основании и слегка сужающейся к вершине), четко ограниченной бортиками по бокам.

Ноги умерено длинные с утолщенными бедрами; все бедра без зубчика. Передние голени почти прямые; верхняя сторона средних голеней слегка выпуклая, а задних голеней очень слабо вогнутая посередине. Все голени слегка расширяются к вершинам, с низкими, слабо выраженными продольными килями, без выемки на верхней стороне перед вершинами. 1-й членик передних лапок расширен и уплощен (примерно в 1.5 раза

длиннее своей ширины и лишь в 1.15 раза у́же, чем 3-й членик), его края слабо расходятся к вершине. 1-й членик средних лапок тоже несколько расширен и уплощен, но более продолговатый (примерно в 1.55 раза длиннее своей ширины и в 1.15 раза у́же, чем 3-й членик). Задние лапки с длинным 1-м члеником, в форме треугольника с длинными сторонами, примерно в 2 раза длиннее своей ширины и в 1.15 раза у́же, чем 3-й членик.

Эдеагус (рис. 4*г*–4*е*) очень широкий (примерно в 1.75 раза длиннее ширины), с почти параллельными боковыми сторонами. Вершина широко усечена и слегка вогнута, с острым, длинным, узким (примерно в 1.4 раза длиннее его ширины при основании) зубчиком посередине. При взгляде в профиль склеротизированная часть эдеагуса сильно изогнута в базальной части, а далее прямая до вершины. Нижняя сторона эдеагуса широко и неглубоко вдавлена. Длина склеротизированной части эдеагуса 1.5 мм, ширина 0.85 мм.

Длина тела 7.2 мм, ширина 3.9 мм.

Изменчивость. Паратипы внешне очень похож на голотип. У самца усеченная вершина эдеагуса несколько слабее вогнута и с чуть более широким зубцом посередине, по сравнению с эдеагусом голотипа. Длина тела самца 6.6, а самки 8.5 мм.

Половой диморфизм. Самка похожа на самца, но без килей, вдавлений и длинных волосков на брюшке. Боковые стороны переднеспинки несколько более округленные, чем у самцов. Сперматека в форме серпа с “ручкой” снизу (рис. 5*а*); длина склеротизированной части сперматеки 0.9 мм.

Дифференциальный диагноз. Вид с красно-коричневой переднеспинкой, похож на *I. binhanus*, но легко отличается от него очень узким (в 3–4 раза у́же, чем длина второго членика усиков) боковым окаймлением переднеспинки, широким эдеагусом с почти параллельными боковыми сторонами и широко усеченной вершиной, несущей острый узкий зубчик посередине, а также своеобразной формой сперматеки (в форме серпа с “ручкой” снизу), как на рис. 5*а*. Смотри также определительную таблицу ниже.

Распространение. Северный Вьетнам (хребет Там Дао).

Этимология. Название нового вида указывает на его сходство с *I. binhanus*.

Определительная таблица для вьетнамских видов из группы *binhanus*

1 (4) Голова и переднеспинка красно-коричневые. Усики длинные, лишь в 1.2 раза короче длины тела. Виды из Северного Вьетнама и Мьянмы

2 (3) Усики коричневые, 7–11-й членики итеративно зачернены (у 7-го затемнена только вершина, у 8-го – апикальная треть, у 9-го – 2/3, у двух последних коричневыми остаются только основания); лапки сильно затемненные, почти черные. Внешний вид как на рис. 1*а*–1*г*. Окологлазничные бороздки почти или полностью сглажены. Боковое окаймление переднеспинки довольно широкое (примерно в 1.6–2.3 раза у́же, чем длина второго членика усиков), отогнутое. Эдеагус сравнительно узкий, пережат с боков перед округленной вершиной, несущей острый зубчик посередине (рис. 3*б*–3*г*). Сперматека U-образная формы (рис. 5*б*). Длина тела 7–9.6 мм ..... *Iphimoides binhanus* Pic, 1928

3 (2) Усики одноцветно коричневые, только последний членик с затемненной вершиной; лапки коричневые (иногда вершина коготкового членика затемнена). Внешний вид как на рис. 2*в*–2*г*. Боковое окаймление переднеспинки очень узкое, не отогнутое (в 3–4 раза у́же, чем длина второго членика усиков). Окологлазничные бороздки неглубокие, но явственные, почти доходят до лобных бугорков. Эдеагус очень широкий с почти параллельными боковыми сторонами и широко усеченной (почти прямой или слегка вогнутой) вершиной, несущей острый узкий зубчик посередине (рис. 4*г*–4*е*). Сперматека в виде серпа с “ручкой” снизу (рис. 5*а*). Длина тела 6.6–8.5 мм.....*Iphimoides pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n.

1 (4) Голова черная с треугольным красным пятном на апикальной части фронтоклипеуса; переднеспинка черная. Усики коричневые, последний членик с затемненной апикальной половиной; лапки черные. Внешний вид как на рис. 2*а*–2*б*. Боковое окаймление переднеспинки умеренно узкое, слегка отогнутое (в 2.5–3 раза у́же, чем длина второго членика усиков). Окологлазничные бороздки неявственные. Усики сравнительно короткие, примерно в 1.35 раза короче длины тела. Эдеагус сравнительно узкий с почти параллельными боковыми сторонами, со слабо округленной вершиной, несущей крупный широкий зубчик посередине (рис. 4*а*–4*в*). Длина тела 7–7.1 мм. Вид из Южного Вьетнама..... *Iphimoides levnikandrovichi* Romantsov et Moseyko sp. n.

В заключение надо отметить, что приведенная выше определительная таблица должна рассматриваться только как предварительная. В нашем распоряжении есть несколько самок, вероятно из этой же видовой группы, которых невозможно отнести ни к одному из указанных в статье видов и которые, скорее всего, являются новыми для науки, но не могут быть в настоящий момент описаны, так как материала недостаточно.

Также ревизии требует сам род *Iphimoides*. Некоторые виды, формально относящиеся сейчас к нему, должны быть перенесены в другие рода, что будет сделано в наших следующих работах.



Рис. 5. *Iphimoides*, spermathecae: *а* – *I. pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n., паратип; *б* – *I. binhanus* Pic, 1928 из Ниньбинь. Масштаб 0.25 мм

Fig. 5. *Iphimoides*, spermathecae: *а* – *I. pseudobinhanus* Romantsov et Moseyko sp. n., paratype; *б* – *I. binhanus* Pic, 1928 from Ninh Bình. Scale 0.25 mm

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Gressitt J.L., Kimoto S. The Chrysomelidae (Coleopt.) of China and Korea. Part 1 // Pacific Insects Monograph. 1961. Vol. 1. 1A. Honolulu: Bishop Museum Press, 1961. P. 1–299.
2. Kimoto S., Gressitt J. Chrysomelidae of Thailand, Cambodia, Laos and Vietnam. III. Eumolpinae. *Esakia*. 1982. № 18. P. 1–141.
3. Kimoto S. Check-list of Chrysomelidae of South East Asia, South of Thailand and West of Irian-Jaya of Indonesia, IV. Eumolpinae, 2. *Kurume University Journal*. 1985. V. 34. № 2. P. 153–177.
4. Medvedev L.N. Revision of the genus *Colaspoides* Laporte (Chrysomelidae, Eumolpinae) from continental Asia. *Russian Entomological Journal*. 2004. V. 12. № 3. P. 257–297.
5. Romantsov P.V. New species and new records of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) from Northern Thailand. *Caucasian Entomological Bulletin*. 2025. V. 21. № 1. P. 59–74. https://doi.org/10.5281/zenodo.15078957
6. Romantsov P.V., Moseyko A.G. New and little known species of Eumolpinae (Coleoptera: Chrysomelidae) from Northern Vietnam. *Zootaxa*. 2019. 4609 (2). P. 321–334. https://doi.org/ 10.11646/zootaxa.4609.2.7
7. Zoia S. A new species of *Iphimoides* Jacoby, 1883 from Malaysia (Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae). *Entomologica Basiliensia*. 2004. V. 26. P. 365–371.

Сведения об авторах

Павел Валентинович Романцов – Русское энтомологическое общество, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: pawelr@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-8784-8842

Алексей Григорьевич Мосейко – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация
e-mail: chrysolesha@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-9023-709X

About the authors

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

Alexey G. Moseyko – PhD in Biology, senior researcher, Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russian Federation
e-mail: chrysolesha@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-9023-709X

Поступила в редакцию 30.04.2026
После доработки 09.05.2026
Принята к публикации 09.05.2026

Received April 30, 2026
Revised May 09, 2026
Accepted May 09, 2026

УДК 597.554.3.591.471.4

DOI: 10.7868/S3034545626080046

Оригинальная статья

Фенодевиации позвоночника бурого угрехвостого сома (*Plotosus canius*, Plotosidae, Siluriformes) в дельте реки Меконг (Вьетнам): опыт классификации и перспективы использования в биомониторинге

Е.Е. Слынько[1, *], М. Ле Куанг [1], Ю.В. Чеботарева[2], В.Н. Федорова [1], А.Ю. Слынько[1], В.Б. Смирнова[1], Н.С. Мурина[1], Ч. Ба Хай[3], Д. Ку Нгуен[3], А.Н. Мироновский[4]

[1]Российский биотехнологический университет (Росбиотех), Москва, Российская Федерация
[2]Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Российская Федерация
[3]Южное отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Хошимин, Вьетнам
[4]Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
** e-mail: elena.slynko.76@mail.ru*

Аннотация. Представлены результаты классификации фенодевиаций позвоночника бурого угрехвостого сома *Plotosus canius* (Plotosidae) из природных популяций дельты реки Меконг (Вьетнам). Выявлено 8 типов позвонковых аномалий. По меньшей мере одна фенодевиация обнаружена у 48% обследованных особей, а сочетание нескольких типов – у 28%. Наиболее частыми оказались деформации тел позвонков (встречаются у 36% особей), сращения позвонков (у 26%) и незамкнутые дуги (у 24%). Полученные данные свидетельствуют о заметной дестабилизации онтогенеза в обследованном регионе. Статистически значимая разница в частоте встречаемости особей с фенодевиациями позвоночника в выборках из провинции Донгтхап и провинции Виньлонг соответствует ожидаемому тренду, с учетом описанного в литературе более высокого уровня антропогенной нагрузки на водные объекты Донгтхапа. Предложенная типология фенодевиаций может рассматриваться как перспективный морфологический подход для оценки состояния популяций и разработки методов экологического мониторинга в дельте Меконга.

Ключевые слова: Вьетнам, дельта р. Меконг, *Plotosus canius*, фенодевиации позвоночника, Донгтхап, Виньлонг, биомаркеры

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН по теме № 1022061400194-8-1.6.19, а также ФГБУН ИБВВ РАН по темам № 124032100075-5 и 124032500016-4.

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

Соблюдение этических стандартов. Все манипуляции с рыбами проводились в строгом соответствии с этическими нормами и не противоречили правилам работы с животными, утвержденными Комиссией по биоэтике Института биологии внутренних вод РАН (протокол № 27 от 13.11.2024 г.)

Вклад авторов. Концепция статьи – СЕЕ; сбор и обработка материала – СЕЕ, ЛКМ, ФВН, СВБ, САЮ; анализ экспериментальных и литературных данных – СЕЕ, ЧЮВ, МАН, ЛКМ; САЮ, МНС; написание рукописи – СЕЕ, МАН, ЛКМ, ЧЮВ; редактирование – МАН, СЕЕ, ЧЮВ.

Благодарности. Авторы искренне благодарны сотрудникам и руководству Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за внимание и поистине бесценную помощь в проведении наших изысканий.

Ссылка для цитирования: *Слынько Е.Е., Ле Куанг М., Чеботарева Ю.В., Федорова В.Н., Слынько А.Ю., Смирнова В.Б., Мурина Н.С., Ба Хай Ч., Ку Нгуен Д., Мироновский А.Н.* Фенодевиации позвоночника бурого угрехвостого сома (*Plotosus canius*, Plotosidae, Siluriformes) в дельте реки Меконг (Вьетнам): опыт классификации и перспективы использования в биомониторинге // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 8. С. 53–64. https://doi.org/10.7868/S3034545626080046

© Слынько Е.Е., Ле Куанг М., Чеботарева Ю.В., Федорова В.Н., Слынько А.Ю., Смирнова В.Б., Мурина Н.С., Ба Хай Ч., Ку Нгуен Д., Мироновский А.Н., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626080046 Original Article

Vertebral Phenodeviations of the Gray Eel Catfish (*Plotosus canius*, Plotosidae, Siluriformes) in the Mekong Delta: a Classification Attempt and Prospects for Use in Biomonitoring

E.E. Slynko[1, *], Le Quang M.[1], Yu.V. Chebotareva[2], V.N. Fedorova[1], A. Yu. Slynko[1], V.B. Smirnova[1], N.S. Murina[1], Truong Ba H.[3], Cu Nguyen D.[3], A.N. Mironovsky[4]

[1] Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation

[2]Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Nekouzskii District, Yaroslavl Oblast, Russian Federation

[3]Southern Branch of Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, Ho Chi Minh

[4]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russian Federation

** e-mail: elena.slynko.76@mail.ru*

Abstract. This study presents the results of the first attempt to classify vertebral phenodeviations in the catfish Plotosus canius (Plotosidae) from natural populations of the Mekong River Delta (Vietnam). Eight types of vertebral anomalies were identified. At least one phenodeviation was found in 48% of all examined specimens, while 28% exhibited various combinations of them. The most frequent anomalies were vertebral body deformations (observed in 36% of specimens), vertebral fusions (26%), and unclosed arches (24%). The obtained data indicate a pronounced destabilization of ontogeny in the studied region. A statistically significant difference in the frequency of specimens with vertebral phenodeviations between samples from Dong Thap and Vinh Long provinces corresponds to the expected trend, given the higher level of anthropogenic pressure on water bodies in Dong Thap, as reported in the literature. The proposed phenodeviation typology may be a promising morphological approach for assessing population status and developing ecological monitoring methods in the Mekong Delta.

Keywords: Vietnam, Mekong River Delta, *Plotosus canius*, vertebral phenodeviations, Dong Thap, Vinh Long, biomarkers

Funding. This work was supported by the state assignment of the Severtsov Institute of Ecology and Evolution (IPEE RAS), topic No. 1022061400194-8-1.6.19, and by the Papanin Institute for Biology of Inland Waters (IBIW RAS), topics No. 124032100075-5 and 124032500016-4.

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

Ethics declarations. All manipulations with fish were carried out in strict accordance with ethical standards and did not contradict the rules for working with animals approved by the Bioethics Commission of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters (IBIW RAS) (Protocol No. 27 of November 13, 2024).

Authors contribution. Article concept – SEE; data collection and processing – SEE, LKM, FVN, SVB, SAYu; analysis of experimental and literary data – SEE, ChYuV, MAN, LKM, MNS; manuscript writing – SEE, MAN, LKM, ChYuV; editing – MAN, SEE, ChYuV.

Acknowledgements. The authors are sincerely grateful to the staff and management of the Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technology Center for their attention and truly invaluable assistance in conducting our research.

For Citation: Slynko E.E., Le Quang M., Chebotareva Yu.V., Fedorova V.N., Slynko A. Yu., Smirnova V.B., Murina N.S., Ba Hai T., Cu Nguyen D., Mironovsky A.N. Vertebral Phenodeviations of the Gray Eel Catfish (*Plotosus canius*, Plotosidae, Siluriformes) in the Mekong Delta: a Classification Attempt and Prospects for Use in Biomonitoring. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 8, pp. 53–64. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080046

© Slynko E.E., Le Quang M., Chebotareva Yu.V., Fedorova V.N., Slynko A.Yu., Smirnova V.B., Murina N.S., Ba Hai T., Cu Nguyen D., Mironovsky A.N., 2026

Семейство угрехвостых сомов (Plotosidae) – уникальная группа катадромных и амфидромных рыб, играющих важную роль в функционировании эстуарных и прибрежных экосистем тропической Индо-Пацифики (Gomon, 1984). Среди его представителей бурый угрехвостый сом (*Plotosus canius* Hamilton, 1822) (в англоязычной литературе – Gray eel catfish) выделяется как один из наиболее распространенных, экологически пластичных и, к сожалению, все еще мало изученных видов. В нижнем течении и в дельте реки Меконг бурый угрехвостый сом является постоянным компонентом ихтиоценозов, ценным объектом местного промысла, а также перспективным кандидатом для разведения в аквакультуре (Usman et al., 2013).

Максимальная зарегистрированная длина (*TL*) *P. canius* достигает 111 см (Froese, Pauly, 2026). Тело прогонистое, угреобразное, с длинными спинным и анальным плавниками, которые сливаются с хвостовым, образуя характерную непрерывную кайму (рис. 1). Окраска однотонная, от темно-коричневой до оливково-зеленой, с характерным черным кончиком спинного плавника. Примечательно, что в ночное время темные полосы на теле становятся заметнее (Bray, 2020). Главным отличием от близкородственного полосатого угрехвостого сома (*P. lineatus*) являются очень длинные носовые усики, которые в расправленном состоянии заходят далеко за глаза. Первый спинной и грудные плавники вооружены мощными зазубренными колючками с ядовитыми железами; укол такой колючки вызывает острую, пульсирующую боль и представляет серьезную опасность для неосторожных рыбаков (Gomon, 1984; Usman et al., 2013).

Plotosus canius – эвригалинный, придонный вид. Ему свойственно амфидромное поведение, то есть регулярные миграции между пресными и солоноватыми водами, не связанные с нерестом (Rainboth, 1996; Usman et al., 2013). Взрослые особи предпочитают илистые грунты в эстуариях, лагунах, мангровых зарослях и прибрежных морских водах, а также заходят в низовья рек, где вода почти пресная. В бассейне Меконга вид распространен от пресноводных участков верхней части дельты (провинции Анзянг, Донгтхап, Вьетнам) до солоноватоводных устьевых областей и прилегающего морского побережья. Отмечен он и на значительном удалении от моря – около 720 км в районе водопадов Кхон на юге Лаоса, а также в озере Тонлесап (Камбоджа) (Hortle, Phommanivong, 2021).

Plotosus canius – хищник-бентофаг с широким спектром питания. Основу его рациона составляют ракообразные, моллюски и рыба. В отдельных локальных исследованиях доля ракообразных в питании достигает 95% (Rahman et al., 2012). Хозяйственное значение обусловлено высокой пищевой ценностью и вкусовыми качествами мяса. Во всех странах ареала, включая Вьетнам, Малайзию, Индию и Бангладеш, *P. canius* считается ценным промысловым видом. Кроме того, он рассматривается как потенциальный объект солоноватоводной аквакультуры (Rainboth, 1996; Usman et al., 2013). Исследования в Малайзии и Таиланде показали, что нерест растянут (с апреля по сентябрь, с пиком в мае–июне) и происходит в солоноватой



Рис. 1. Бурый угрехвостый сом (*Plotosus canius*): *а* – вид сбоку, *б* – вид сверху. Стандартная длина (*SL*) 24.1 см
Fig. 1. Gray eel catfish (Plotosus canius): *а* – side view, *б* – dorsal view. Standard length (*SL*) 24.1 cm

воде. По данным Usman et al. (2020), оптимальная соленость для выживаемости сперматозоидов составляет около 12‰. Плодовитость относительно невысокая (в среднем около 943 икринок), что, возможно, указывает на наличие функции заботы о потомстве (Khan et al., 2002). Молодь часто образует плотные, компактные стаи (Usman et al., 2013; Froese, Pauly, 2026).

Несмотря на хозяйственную ценность и выявленную генетическую неоднородность популяций в Юго-Восточной Азии и, в частности, в бассейне р. Меконг (Rainboth, 1996; Khalili Samani et al., 2016; Duong, Nguyen, 2022), *P. canius* остается на периферии современных рыбохозяйственных и природоохранных исследований. Фрагментарность данных об экологии, популяционной динамике, репродуктивной биологии и других сторонах жизненного цикла препятствует разработке эффективных стратегий управления его запасами и развитию товарного выращивания. На фоне усиливающегося антропогенного пресса на экосистему Меконга, включая хроническое загрязнение дельты, зарегулирование стока и деградацию нерестовых местообитаний, анализ состояния популяций и хозяйственного значения *P. canius* приобретает возрастающую актуальность, что требует разработки надежных и технически доступных методов биоиндикации.

Это определило цели настоящего исследования: выявление, описание и классификация фенодевиаций осевого скелета вида *P. canius* в природных популяциях дельты реки Меконг. Под фенодевиациями в популяционной биологии понимают дискретные, четко регистрируемые морфологические аномалии, которые возникают вследствие нарушений раннего онтогенеза и характеризуются наследованием не по менделевской схеме, но через сложное взаимодействие генов и среды (Кирпичников, 1987; Захаров и др., 2000). Фенодевиантами называют особей, несущих такие аномалии. В отличие от традиционных размерно-весовых или меристических показателей, частота встречаемости фенодевиаций осевого скелета служит прямым эпигенетическим свидетельством дестабилизации индивидуального развития под воздействием средовых стрессоров (загрязнения, гипоксии, температурных шоков) либо признаком генетической эрозии при сокращении эффективной численности нерестового стада (Tåning, 1952). Позвоночник как объект анализа выбран неслучайно: его сегментация и закладка охватывают продолжительный и жестко канализированный период онтогенеза, что делает данный признак исключительно чувствительным к нарушениям гомеорезиса. У разных видов костистых рыб спектр скелетных аномалий включает деформации и сращения тел позвонков, а также нарушения формирования невральных и гемальных дуг (Boglione et al., 2013; Eissa et al., 2021). Сведений о фенодевиациях *P. canius* в доступной литературе не обнаружено, и на данном этапе исследований мы сосредоточились на выявлении спектра и частоты аномалий позвоночника *P. canius* из природных выборок. Это и определило следующие задачи:

1. Отбор образцов *P. canius* в разных участках дельты Меконга.

2. Описание и классификация выявленных фенодевиаций.

3. Предварительная оценка частот их встречаемости и возможности использования в качестве биоиндикатора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в сентябре–ноябре 2025 г. в дельте реки Меконг в провинциях Донгтхап – 12 особей и Виньлонг – 38 особей (рис. 2). Длина тела (*TL*) варьировала от 8.7 до 64.1 см. На каждой станции лов производили методом донного траления продолжительностью 20 мин в пяти точках с интервалом ~500 м по течению. В лабораторию рыбу доставляли в аэрируемых резервуарах. Для приготовления препаратов позвоночники освобождали от мягких тканей, размягчая их в воде при температуре 90°C, после чего высушивали (рис. 3). Отпрепарированные позвоночники оценивали на наличие отклонений от нормального состояния под бинокуляром при увеличении ×4.8–×16.

Позвоночник *P. canius* начинается с первого свободного позвонка, после которого идут 4 видоизмененных позвонка Веберова аппарата. Далее следуют свободные позвонки сначала туловищного отдела (от 13 до 15 шт.), затем хвостового (от 58 до 67 шт.). Каждый туловищный позвонок несет невральную дугу, правая и левая ветви которой соединяются в невральный отросток, и два длинных парапофиза. На каждом хвостовом позвонке, кроме последнего, располагаются две дуги – невральная и гемальная. Оценивали свободные позвонки туловищного и хвостового отделов. Фенодевиациями считали нарушения формы элементов позвоночника, их числа (отсутствие элементов или присутствие дополнительных), нарушение связи между элементами (сращение обычно свободных элементов или отсутствие связи между объединенными в одну структуру в нормальном состоянии), нарушение количества элементов позвоночника (недостаток или наличие дополнительных). Статистическую обработку выполняли с помощью описательных методов: рассчитывали долю (%) каждого из восьми выявленных типов фенодевиаций,

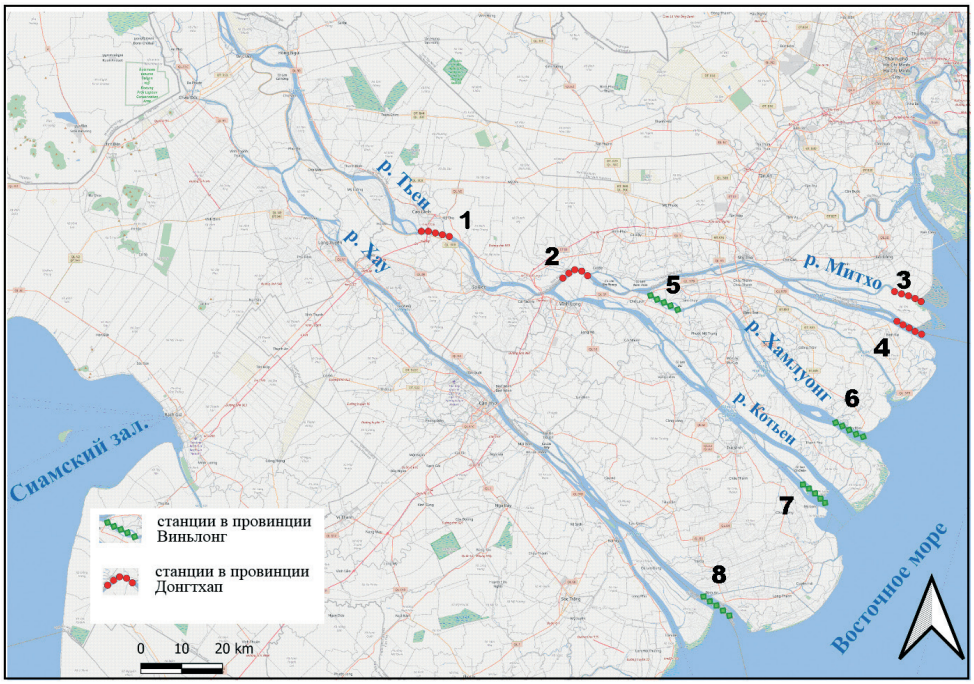


Рис. 2. Район исследований. Координаты верхней по течению точки траления для каждой станции: Ст. 1–10°47′02.9″ с.ш., 105°20′50.6″ в.д.; Ст. 2–10°18′05.1″ с.ш., 105°56′59.6″ в.д.; Ст. 3–10°16′47.3″ с.ш., 106°42′26.3″ в.д.; Ст. 4–10°17′14.9″ с.ш., 106°41′40.9″ в.д.; Ст. 5–10°16′08.7″ с.ш., 106°09′32.8″ в.д.; Ст. 6–10°01′19.1″ с.ш., 106°32′09.2″ в.д.; Ст. 7–10°15′40.3″ с.ш., 106°00′12.6″ в.д.; Ст. 8–9°50′50.9″ с.ш., 106°30′40.7″ в.д.

Fig. 2. Study area. Coordinates of the upstream trawling point for each station: St. 1–10°47′02.9″ N, 105°20′50.6″ E; St. 2–10°18′05.1″ N, 105°56′59.6″ E; St. 3–10°16′47.3″ N, 106°42′26.3″ E; St. 4–10°17′14.9″ N, 106°41′40.9″ E; St. 5–10°16′08.7″ N, 106°09′32.8″ E; St. 6–10°01′19.1″ N, 106°32′09.2″ E; St. 7–10°15′40.3″ N, 106°00′12.6″ E; St. 8–9°50′50.9″ N, 106°30′40.7″ E



Рис. 3. Внешний вид препарированных позвоночников бурого угрехвостого сома *Plotosus canius*: *а* – без фенодевиаций, *б* – с фенодевиациями

Fig. 3. Appearance of prepared vertebrae of the gray eel catfish *Plotosus canius*: *а* – without phenodeviations, *б* – with phenodeviations

число особей с фенодевиациями, а также число особей с более чем одним типом фенодевиаций. Для оценки статистической значимости различий между выборками использовали двусторонний критерий Фишера (α).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Аномалии развития осевого скелета, выявленные в результате исследований, представлены в табл. 1.

В настоящей работе аномалии невральных и гемальных дуг проанализированы совместно. Это обусловлено двумя причинами. Как указано выше, основная задача исследования заключалась в описании и классификации аномалий, но не в детальном сравнении их типов. Кроме того, частота встречаемости отдельных (особенно редких) типов аномалий в имеющейся выборке оказалась недостаточной для корректного раздельного статистического анализа. Расширение выборки в будущем позволит провести более детальное изучение этого вопроса.

Разные типы фенодевиаций выявлены у 48% исследованных особей; всего идентифицировано 8 типичных аномалий (рис. 4).

1. **Сращение позвонков** (рис. 4*а*) – патологическое слияние нескольких тел позвонков в общий блок вследствие трансформации межпозвоночной хорды в хрящ или кость. Процесс ведет к утрате нормальной сегментации; тела вовлеченных позвонков заметно укорочены и часто деформированы: неправильная, асимметричная или клиновидная форма. Это второй по встречаемости тип фенодевиаций. На рис. 4*а* представлены 2 сращения позвонков в хвостовом отделе позвоночника одной рыбы. Первое включает в себя 4 позвонка (*1*), второе – 6 позвонков (*1*).

2. **Деформация тела позвонка** (рис. 4*б*) – нарушение нормальной формы или симметрии тела позвонка. Тело позвонка может быть сжатым, асимметричным, скошенным, может иметь неправильные очертания. Иногда деформация охватывает серию смежных позвонков. Максимальное число позвонков в такой серии у исследованных рыб – 19. Серия сжатых позвонков на рис. 4*б* (*2*) включает последний туловищный и 5 первых хвостовых позвонков. Деформация тел позвонков – самая массовая фенодевиация.

3. **Деформация дуги позвонка** (рис. 4*в*) – искривление, укорочение или неправильное формирование невральной либо гемальной дуги. Деформированная гемальная дуга на рис. 4*в* (*3*) искривлена и укорочена.

4. **Незамкнутые невральные и/или гемальные дуги** (рис. 4*г*) – аномалия, при которой левая и правая ветви дуги не смыкаются, общий отросток не формируется, дуга остается открытой (*4*). Отмечено у 24% особей. К этому типу также относятся случаи, когда две ветви сливаются вместе на проксимальном участке дуги и расходятся на ее дистальном конце. Это третий по частоте тип фенодевиаций.

Таблица 1. Частота встречаемости фенодевиаций у рыб в провинциях Донгтхап и Виньлонг

Table 1. Frequency of occurrence of phenodeviations in fish in Dong Thap and Vinh Long provinces

Типы фенодевиаций	Провинция		Общее количество фенодевиаций
	Донгтхап	Виньлонг	
Сращение позвонков	5 (42%)	8 (21%)	13 (26%)
Деформация тела позвонка	8 (67%)	10 (26%)	18 (36%)
Деформация дуги позвонка	2 (17%)	3 (8%)	5 (10%)
Незамкнутые гемальные /невральные дуги	4 (33%)	8 (21%)	12 (24%)
Сращения невральных и/или гемальных дуг разных позвонков	1 (8%)	1 (3%)	2 (4%)
Отсутствие дуг	1 (8%)	0	1 (2%)
Дополнительная дуга	1 (8%)	3 (8%)	4 (8%)
Несращение дуги с телом позвонка	0	1 (3%)	1 (2%)
Всего особей с аномалиями, экз.	**8 (67%)**	**16 (42%)**	24 (48%)
Всего особей, экз.	12	38	50

Примечания. Для каждого типа фенодевиаций указаны абсолютное число особей и доля (%) от общего числа особей в выборке. Полужирным шрифтом выделены параметры, по которым выборки изучаемых провинций статистически значимо различаются на заданном уровне: $\alpha = 0.05$.

Notes. Note: For each type of phenodeviation, the absolute number of individuals and the proportion (%) of the total number of individuals in the sample are indicated. Parameters for which the samples of the studied provinces differ statistically significantly at a given level are highlighted in bold: $\alpha = 0.05$.

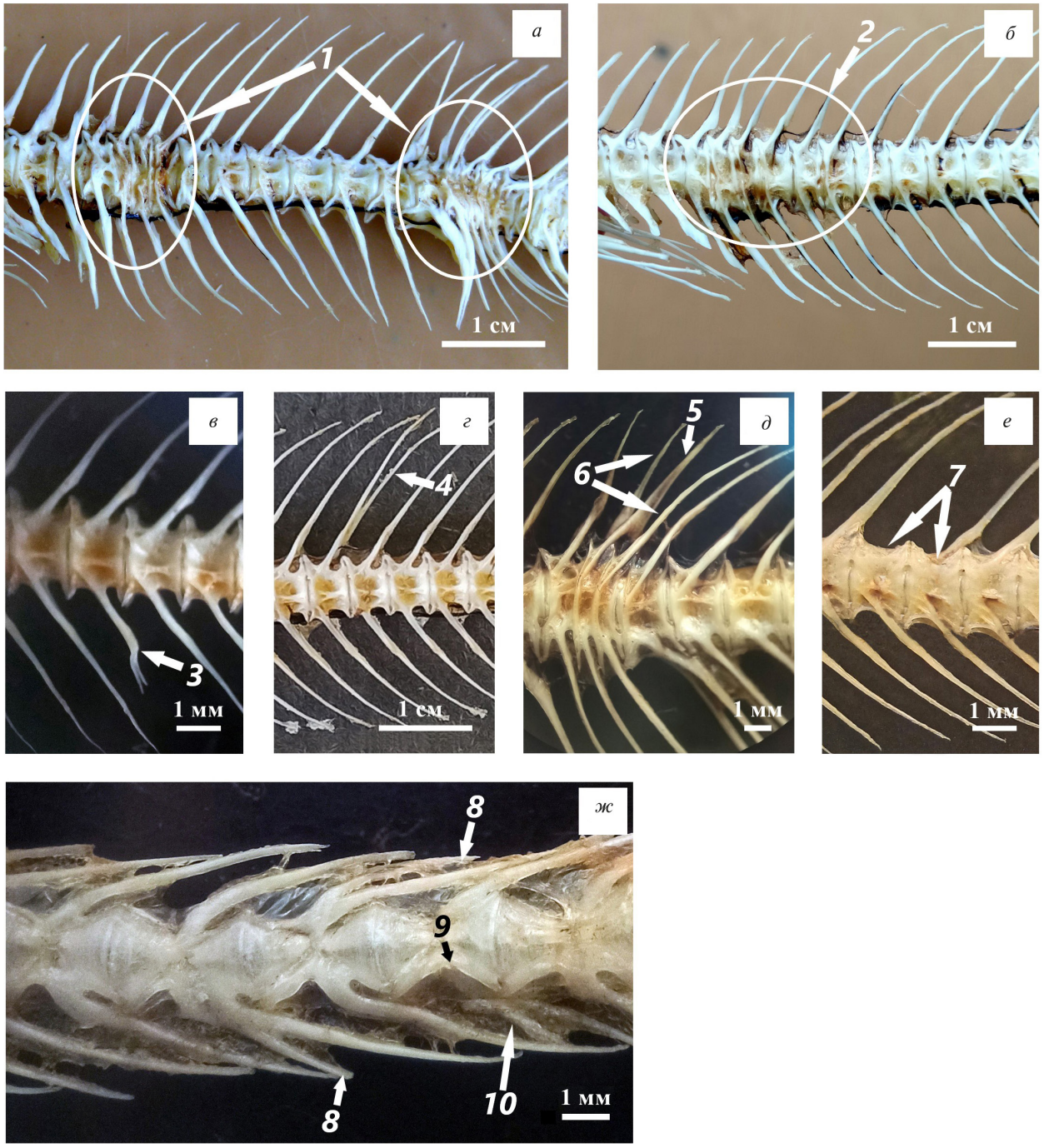


Рис. 4. Фенодевианты позвоночника *Plotosus canius*: *а* – сращения позвонков (*1*); *б* – деформированные позвонки (*2*); *в* – деформированная гемальная дуга (*3*); *г* – незамкнутая невральная дуга (*4*); *д* – сращение невральных дуг разных позвонков (*5* – объединенные невральным отростком в общую дугу ветви соседних позвонков, *6* – оставшиеся свободными ветви невральных дуг); *е* – отсутствие невральных дуг (*7*); *ж* – дополнительные невральная и гемальная дуги (*8*) и несращение гемальной дуги с телом позвонка (*9* – отсутствие связи основания дуги с телом позвонка; *10* – две ветви гемальной дуги, сросшиеся у основания)

Fig. 4. Phenodeviants of the spine of *Plotosus canius*: *а* – fusion of vertebrae (*1*); *б* – deformed vertebrae (*2*); *в* – deformed hemal arch (*3*); *г* – unclosed neural arch (*4*); *д* – fusion of neural arches of different vertebrae (*5* – branches of adjacent vertebrae united by a neural process into a common arch; *6* – remaining free branches of neural arches); *е* – absence of neural arches (*7*); *ж* – additional neural and hemal arches (*8*) and non-fusion of the hemal arch with the vertebral body (*9* – lack of connection of the base of the arch with the vertebral body; *10* – two branches of the hemal arch, fused at the base)

5. **Сращения невральных и/или гемальных дуг разных позвонков** (рис. 4*д*) – сращение дуг двух соседних позвонков с одной (правой или левой) стороны позвоночника или перекрестное соединение левой ветви дуги одного позвонка с правой ветвью дуги предшествующего или последующего позвонка. Собственные дуги вовлеченных позвонков при этом обычно незамкнуты. Рис. 4*д* иллюстрирует второй тип данной фенодевиации: левая ветвь невральной дуги одного хвостового позвонка и правая ветвь следующего позвонка формируют общий невральный отросток (*5*), правая ветвь невральной дуги первого позвонка и левая ветвь второго свободны и не образуют общей дуги с ветвями противоположной стороны (*6*).

6. **Отсутствие дуг** (рис. 4*е*) – отсутствие одной ветви или целой дуги: невральной/гемальной. Редкая аномалия отмечена у одной особи. При этом на одном хвостовом позвонке невральная дуга отсутствовала полностью, а на втором сформировалась только правая ветвь невральной дуги (*7*).

7. **Дополнительная дуга** (рис. 4*ж*) – наличие с одной стороны позвонка более одной ветви невральной или гемальной дуги. Добавочные ветви могут располагаться рядом с основной ветвью или могут отходить в ином направлении. На рис. 4*ж* присутствуют две дополнительные дуги: гемальная на одном хвостовом позвонке и невральная на следующем (*8*).

8. **Несращение дуги с телом позвонка** (рис. 4*ж*) – левая и правая ветви невральной или гемальной дуги формируют общий отросток, но основание ветви одной стороны не соединяется с телом позвонка. На рис. 4*ж* основание левой ветви гемальной дуги не имеет связи с телом позвонка (*9*), но сращено с основанием правой ветви (10). В данном случае общий невральный отросток не сформировался, а образовавшуюся общую гемальную дугу можно охарактеризовать как незамкнутую. Этот тип аномалии отмечен у одной особи.

Множественные аномалии (сочетание более одного типа у одной особи) отмечены у 28% исследованных рыб. Во всех изученных выборках наблюдались сходные паттерны фенодевиаций, что указывает на повсеместный характер воздействия неблагоприятных факторов окружающей среды в дельте Меконга. Как следует из табл. 1, по частотам встречаемости отдельных типов фенодевиаций статистически значимых различий между выборками из провинций Донгтхап и Виньлонг не выявлено. Вместе с тем общая доля особей с фенодевиациями в провинции Донгтхап (67%) статистически значимо выше (двусторонний критерий Фишера, $\alpha = 0.05$), чем в провинции Виньлонг (42%).

ОБСУЖДЕНИЕ

В доступной литературе сведений о частоте аномалий позвоночника у сомообразных найти не удалось, тем не менее данные по другим видам рыб дают основания полагать, что выявленный нами уровень 48% высок. Так, у плотвы *Rutilus rutilus* фоновый уровень аномалий составляет около 20% (Bogutskaya et al., 2011; Tolmacheva et al., 2021; Chebotareva, Izyumov, 2021), тогда как в условиях химического или радиационного загрязнения этот показатель возрастает до 50–70% (Bogutskaya et al., 2011; Tolmacheva et al., 2021), а в экспериментах со стрессовыми воздействиями на ранний онтогенез – до 40–80% (Chebotareva et al., 2016, 2023: Chebotareva, 2026). У морских рыб в природных популяциях уровень аномалий ниже: у *Pomatoschistus microps* – 1–11% (Jawad, 2018), у *Zoarces viviparus* – от 4.5% в Белом море до 7.1% в Финском заливе и 24.1% в Северном море (Yershov, 2008). В одном водоеме разные виды могут различаться по чувствительности: в Северном море у *Myoxocephalus scorpius* доля особей с аномалиями составила 4.9% против 24.1% у бельдюги (Yershov, 2008); в прибрежье Норвегии *у Labrus bergylta* – 11%, а у *Cyclopterus lumpus* – 57% (Fjelldal et al., 2021), при этом особого внимания заслуживает частота сращений позвонков – 26%, тогда как у плотвы этот показатель не превышал 4.35% и отмечался не ежегодно (Chebotareva, Izyumov, 2021). Таким образом, частота фенодевиаций у *P. canius* превышает значения у большинства сравниваемых видов, что свидетельствует о заметной дестабилизации онтогенеза в обследованных популяциях *P. canius* в дельте Меконга.

Наиболее распространенными оказались деформации тел позвонков (36%), сращения позвонков (26%) и незамкнутые дуги (24%). Эти типы аномалий, согласно литературным данным, возникают преимущественно на ранних этапах остеогенеза под воздействием хронического антропогенного стресса – тяжелых металлов, пестицидов, гипоксии, изменений pH, температуры и других факторов (Eissa et al., 2021; Suchana et al., 2021; Boglione et al., 2013; Chebotareva et al., 2016, 2023).

Описанные нами фенодевиации не обладают строгой специфичностью к отдельным факторам, однако в совокупности служат интегральным морфологическим показателем неблагополучия условий развития (Suchana et al., 2021). Значительная доля особей с множественными аномалиями (28%) и сходный спектр нарушений в обеих провинциях указывают на повсеместное воздействие неблагоприятных факторов среды в регионе.

Более высокая частота фенодевиаций, выявленная в провинции Донгтхап, соответствует литературным данным о более интенсивной антропогенной нагрузке в этом районе (сельскохозяйственный сток, аквакультура, органическое загрязнение) и более

низких значениях индекса качества воды по сравнению с Виньлонгом (Nguyen et al., 2021; Bao et al., 2024).

Полученные результаты согласуются с многочисленными исследованиями (Bengtsson, 1979; DelValls et al., 1998; Chebotareva et al., 2016, 2023 и др.), подтверждающими эффективность использования скелетных аномалий рыб в качестве биоиндикаторов антропогенного загрязнения и физиологического стресса. При этом спектр выявленных фенодевиаций *P. canius* (сращения и деформации тел позвонков, аномалии невральных и гемальных дуг) в значительной степени перекрывается с индикаторными признаками, апробированными на других видах рыб (Bengtsson, 1979; DelValls et al., 1998; Boglione et al., 2013; Eissa et al., 2021; Esin, 2015).

Таким образом, полученные результаты дают основания полагать, что предложенная типология фенодевиаций позвоночника может рассматриваться как перспективный, технически доступный морфологический подход для оценки состояния популяций *P. canius* и разработки системы биомониторинга в дельте Меконга. Учитывая, что бурый угрехвостый сом – это потенциальный объект аквакультуры, а скелетные аномалии являются серьезной проблемой при выращивании в заводских условиях (Boglione et al., 2013), изучение фенодевиаций осевого скелета в естественных популяциях необходимо и для оценки перспектив искусственного разведения данного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др.* Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 2000. 68 с.
2. *Кирпичников В.С.* Генетика и селекция рыб. 2-е изд., перераб. и доп. Л.: Наука, 1987. 520 с.
3. *Bao V.Q., Van Toan P., Van Tuyen N. et al.* Understanding watershed sources of pollution in Vinh Long Province, Vietnamese Mekong Delta // Discover Applied Sciences. 2024. Vol. 6. Article 310. https://doi.org/10.1007/s42452-024-06013-x
4. *Bengtsson B.E.* Biological variables, especially skeletal deformities in fish, for monitoring marine pollution // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 1979. Vol. 286. No. 1015. P. 457–464. https://doi.org/10.1098/rstb.1979.0040
5. *Boglione C., Gisbert E., Gavaia P. et al.* Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 1: normal and anomalous skeletogenic processes // Reviews in Aquaculture. 2013. Vol. 5. Suppl. 1. P. S99–S120.
6. *Bogutskaya N.G., Zuykov M.A., Naseka A.M., Anderson E.B.* Normal axial skeleton structure in common roach *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cyprinidae) and malformations due to radiation contamination in the area of the Mayak (Chelyabinsk Province, Russia) nuclear plant // J. Fish Biol. 2011. Vol. 79. No. 4. P. 991–1016. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03078.x
7. *Bray D.J. Plotosus canius* in Fishes of Australia. 2020. [Electronic resource]. Mode of access: https://fishesofaustralia.net.au/home/species/3309
8. *Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V.* Some morphological features of fry of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) after separate and combined exposure of embryos to magnetic field and elevated temperature // J. Ichthyol. 2016. Vol. 56. No. 3. P. 445–455. https://doi.org/10.1134/S0032945216030024
9. *Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G.* Interannual variability of morphological characters in roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) underyearlings of coastal habitats in of the Rybinsk Reservoir off Borok settlement (Yaroslavl Oblast) // J. Ichthyol. 2021. Vol. 61. No. 6. P. 825–831. https://doi.org/10.1134/S0032945221060047
10. *Chebotareva Yu.V., Krylov V.V., Talikina M.G., Izyumov Yu.G.* Spine anomalies and vertebral phenotypes in the underyearlings of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) after separate and combined exposure to a magnetic field and metrifonate on Embryos // J. Ichthyol. 2023. Vol. 63. No. 3. P. 579–590. https://doi.org/10.1134/S0032945223030037
11. *Chebotareva Yu.V.* 2026. Effect of Low and Ultra-Low Concentrations of N-Methyl-N'-Nitro-N-Nitrosoguanidine on Meristic Traits, Vertebral Phenotypes, and Anomalies of the Roach *Rutilus rutilus* Spine // J. Ichthyol. 2026. Vol. 66. No. 3. P. 451–462. https://doi.org/10.1134/S0032945225601344
12. *DelValls T.A., Blasco J., Sarasquete M.C. et al.* The use of fish skeletal deformities as indicators of pollution effects in coastal ecosystems // Marine Pollution Bulletin. 1998. Vol. 36. No. 9. P. 743–748.
13. *Duong T.Y., Nguyen N.Y.* Genetic diversity of *Plotosus canius* (Hamilton, 1822) inferred from the mitochondrial control region. 2022. [Electronic resource]. Mode of access: https://dspace.ctu.edu.vn/jspui/handle/123456789/87078
14. *Eissa A.E., Ismail M.M., El-Bahy E.F.et al.* A comprehensive overview of the most common skeletal deformities in fish // Aquaculture Research. 2021.Vol. 52. No. 6. P. 2391–2402. https://doi.org/10.1111/are.15125
15. *Esin E.V.* Developmental abnormalities in salmonids (Salmonidae) under the conditions of large-scale volcanic pollution of their spawning ground (using dolly varden *Salvelinus malma* as an example) // Russian Journal of Developmental Biology. 2015. Vol. 46. No. 2. P. 88–98. https://doi.org/10.1134/S1062360415020046
16. *Fjelldal P.G., Madaro A., Hvas M. et al.* Skeletal deformities in wild and farmed cleaner fish species used in Atlantic salmon Salmo salar aquaculture // J. Fish Biol. 2021. Vol. 98. No. 4. P.1049 –1058. https://doi.org/10.1111/jfb.14337
17. *Froese R., Pauly D. (eds.). Plotosus canius* Hamilton, 1822. 2026. [Electronic resource] // FishBase. Mode of access: https://www.fishbase.se/summary/8167

18. *Gomon J.R.* Plotosidae // FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean (Fishing Area 51). Rome: FAO, 1984. Vol. 3.
19. *Hortle K.G., Phommanivong S.* The first record from Laos of *Plotosus canius* (Teleostei: Plotosidae) // Ichthyological Exploration of Freshwaters. IEF-1167. 2021. P. 1–8. http://dx.doi.org/10.23788/IEF-1167
20. *Jawad L.A.* Vertebral Anomalies in Common goby *Pomatoschistus microps* (Gobiidae) Collected from Localities Around the British Isles // J. Ichthyol. 2018. Vol. 58. No. 4. P. 558–562. https://doi.org/10.1134/S0032945218040057
21. *Khalili Samani N., Esa Y., Amin S.M.N., Mohd Ikhsan N.F.* Phylogenetics and population genetics of *Plotosus canius* (Siluriformes: Plotosidae) from Malaysian coastal waters // PeerJ. 2016. Vol. 4. P. e1930. https://doi.org/10.7717/peerj.1930
22. *Khan M.S.A., Alam M.J., Rheman S. et al.* Study on the fecundity and GSI of brackish water catfish *Plotosus canius* (Hamilton-Buchanan) // Journal of Biological Sciences. 2002. Vol. 2. P. 232–234.
23. *Nguyen T.G., Phan K.A., Huynh T.H.N.* Spatiotemporal Analysis of Surface Water Quality in Dong Thap Province, Vietnam Using Water Quality Index and Statistical Approaches // Water. 2021. Vol. 13. No. 3. Article 336. 17 p. https://doi.org/10.3390/w13030336
24. *Rahman M.A., Hossain M.S., Rahman M.M.* Food and feeding habits of the gray eel catfish *Plotosus canius* from the coastal waters of Bangladesh // Bangladesh Journal of Fisheries. 2012. Vol. 15. P. 115–122.
25. *Rainboth W.J.* Fishes of the Cambodian Mekong. Rome: FAO Species Identification Field Guide for Fishery Purposes, 1996. 265 p.
26. *Suchana S.A., Islam M.S., Haque M.M.* A review on effects of pollutants on skeletal deformities in wild and cultured fish // Environmental Science and Pollution Research. 2021. Vol. 28. No. 16. P. 19487–19504.
27. *Tåning Å.V.* Experimental study of meristic characters in fishes // Biological Reviews. 1952. Vol. 27. No. 2. P. 169–193.
28. *Tolmacheva Y.P., Sapozhnikov A.S., Petukhov S.Y.* A study of axial skeletal anomalies in common roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from the Angara river system // J. Ichthyol. 2021. Vol. 61. No. 5. P. 731–737. https://doi.org/10.1134/S0032945221040159
29. *Usman B.I., Amin S.M.N., Arshad A., Abu Hena M.K.* Reproductive biology of gray-eel catfish, *Plotosus canius*, in the coastal waters of Port Dickson, Peninsular Malaysia // Journal of Environmental Biology. 2020. Vol. 41. No. 5. P. 1097–1104.
30. *Usman B.I., Nurul Amin S.M., Rahman Md.A., Arshad A.* Review of some biological aspects and fisheries of grey-eel catfish *Plotosus canius* (Hamilton, 1822) // Asian Journal of Animal and Veterinary Advances. 2013. Vol. 8. No. 2. P. 154–167.
31. *Yershov P.N.* The Vertebral Abnormalities in Eelpout *Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Zoarcidae) // Proc. Zool. Inst. RAS. 2008. Vol. 312. No. 1/2. P. 74–82. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2008.312.1-2.74

REFERENCE

1. Zakharov V.M., Baranov A.S., Borisov V.I. et al. *Environmental health: assessment methodology.* M.: Center for Environmental Policy of Russia, 2000. 68 p. (In Russ.)
2. Kirpichnikov V.S. *Fish genetics and breeding*. 2nd ed., rev. and supp. L. 1987. 520 p. (In Russ.)
3. Bao V.Q., Van Toan P., Van Tuyen N. et al. Understanding watershed sources of pollution in Vinh Long Province, Vietnamese Mekong Delta. *Discover Applied Sciences*. 2024. Vol. 6. Article 310. https://doi.org/10.1007/s42452-024-06013-x
4. Bengtsson B.E. Biological variables, especially skeletal deformities in fish, for monitoring marine pollution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 1979. Vol. 286. No. 1015. P. 457–464. https://doi.org/10.1098/rstb.1979.0040
5. Boglione C., Gisbert E., Gavaia P. et al. Skeletal anomalies in reared European fish larvae and juveniles. Part 1: normal and anomalous skeletogenic processes. *Reviews in Aquaculture*. 2013. Vol. 5. Suppl. 1. P. S99–S120.
6. Bogutskaya N.G., Zuykov M.A., Naseka A.M., Anderson E.B. Normal axial skeleton structure in common roach *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cyprinidae) and malformations due to radiation contamination in the area of the Mayak (Chelyabinsk Province, Russia) nuclear plant. *J. Fish Biol*. 2011. Vol. 79. No. 4. P. 991–1016. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03078.x
7. Bray D.J. *Plotosus canius* in Fishes of Australia. 2020. [Electronic resource]. Mode of access: https://fishesofaustralia.net.au/home/species/3309
8. Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G., Krylov V.V. Some morphological features of fry of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Cypriniformes) after separate and combined exposure of embryos to magnetic field and elevated temperature. *J. Ichthyol*. 2016. Vol. 56. No. 3. P. 445–455. https://doi.org/10.1134/S0032945216030024
9. Chebotareva Yu.V., Izyumov Yu.G. Interannual variability of morphological characters in roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) underyearlings of coastal habitats in of the Rybinsk Reservoir off Borok settlement (Yaroslavl Oblast). *J. Ichthyol*. 2021. Vol. 61. No. 6. P. 825–831. https://doi.org/10.1134/S0032945221060047
10. Chebotareva Yu.V., Krylov V.V., Talikina M.G., Izyumov Yu.G. Spine anomalies and vertebral phenotypes in the underyearlings of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) after separate and combined exposure to a magnetic field and metrifonate on Embryos. *J. Ichthyol*. 2023. Vol. 63. No. 3. P. 579–590. https://doi.org/10.1134/S0032945223030037
11. Chebotareva Yu.V. Effect of Low and Ultra-Low Concentrations of N-Methyl-N'-Nitro-N-Nitrosoguanidine on Meristic Traits, Vertebral Phenotypes, and Anomalies of the Roach *Rutilus rutilus* Spine. *J. Ichthyol*. 2026. Vol. 66. No. 3. P. 451–462. https://doi.org/10.1134/S0032945225601344

12. DelValls T.A., Blasco J., Sarasquete M.C. et al. The use of fish skeletal deformities as indicators of pollution effects in coastal ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*. 1998. Vol. 36. No. 9. P. 743–748.
13. Duong T.Y., Nguyen N.Y. Genetic diversity of *Plotosus canius* (Hamilton, 1822) inferred from the mitochondrial control region. 2022. [Electronic resource]. Mode of ccess: https://dspace.ctu.edu.vn/jspui/handle/123456789/87078
14. Eissa A.E., Ismail M.M., El-Bahy E.F. et al. A comprehensive overview of the most common skeletal deformities in fish. *Aquaculture Research*. 2021. Vol. 52. No. 6. P. 2391–2402. https://doi.org/10.1111/are.15125
15. Esin E.V. Developmental abnormalities in salmonids (Salmonidae) under the conditions of large-scale volcanic pollution of their spawning ground (using dolly varden *Salvelinus malma* as an example). *Russian Journal of Developmental Biology*. 2015. Vol. 46. No. 2. P. 88–98. https://doi.org/10.1134/S1062360415020046
16. Fjelldal P.G., Madaro A., Hvas M. et al. Skeletal deformities in wild and farmed cleaner fish species used in Atlantic salmon Salmo salar aquaculture. *J. Fish Biol*. 2021. Vol. 98. No. 4. P.1049–1058. https://doi.org/10.1111/jfb.14337
17. Froese R., Pauly D. (eds.). *Plotosus canius* Hamilton, 1822. 2026. [Electronic resource] FishBase. Mode of access: https://www.fishbase.se/summary/8167
18. Gomon J.R. Plotosidae. *FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean (Fishing Area 51)*. Rome: FAO, 1984. Vol. 3.
19. Hortle K.G., Phommanivong S. The first record from Laos of *Plotosus canius* (Teleostei: Plotosidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters. IEF-1167*. 2021. P. 1–8. http://dx.doi.org/10.23788/IEF-1167
20. Jawad L.A. Vertebral Anomalies in Common goby *Pomatoschistus microps* (Gobiidae) Collected from Localities Around the British Isles. *J. Ichthyol*. 2018. Vol. 58. No. 4. P. 558–562. https://doi.org/10.1134/S0032945218040057
21. Khalili Samani N., Esa Y., Amin S.M.N., Mohd Ikhsan N.F. Phylogenetics and population genetics of *Plotosus canius* (Siluriformes: Plotosidae) from Malaysian coastal waters. *PeerJ*. 2016. Vol. 4. P. e1930. https://doi.org/10.7717/peerj.1930
22. Khan M.S.A., Alam M.J., Rheman S. et al. Study on the fecundity and GSI of brackish water catfish *Plotosus canius* (Hamilton-Buchanan). *Journal of Biological Sciences*. 2002. Vol. 2. P. 232–234.
23. Nguyen T.G., Phan K.A., Huynh T.H.N. Spatiotemporal Analysis of Surface Water Quality in Dong Thap Province, Vietnam Using Water Quality Index and Statistical Approaches. *Water*. 2021. Vol. 13. No. 3. Article 336. 17 p. https://doi.org/10.3390/w13030336
24. Rahman M.A., Hossain M.S., Rahman M.M. Food and feeding habits of the gray eel catfish *Plotosus canius* from the coastal waters of Bangladesh. *Bangladesh Journal of Fisheries*. 2012. Vol. 15. P. 115–122.
25. Rainboth W.J. *Fishes of the Cambodian Mekong*. Rome: FAO Species Identification Field Guide for Fishery Purposes, 1996. 265 p.
26. Suchana S.A., Islam M.S., Haque M.M. A review on effects of pollutants on skeletal deformities in wild and cultured fish. *Environmental Science and Pollution Research*. 2021. Vol. 28. No. 16. P. 19487–19504.
27. Tåning Å.V. Experimental study of meristic characters in fishes. *Biological Reviews*. 1952. Vol. 27. No. 2. P. 169–193.
28. Tolmacheva Y.P., Sapozhnikov A.S., Petukhov S.Y. A study of axial skeletal anomalies in common roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) from the Angara river system. *J. Ichthyol*. 2021. Vol. 61. No. 5. P. 731–737. https://doi.org/10.1134/S0032945221040159
29. Usman B.I., Amin S.M.N., Arshad A., Abu Hena M.K. Reproductive biology of gray-eel catfish, *Plotosus canius*, in the coastal waters of Port Dickson, Peninsular Malaysia. J*ournal of Environmental Biology*. 2020. Vol. 41. No. 5. P. 1097–1104.
30. Usman B.I., Nurul Amin S.M., Rahman Md.A., Arshad A. Review of some biological aspects and fisheries of grey-eel catfish *Plotosus canius* (Hamilton, 1822). *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances*. 2013. Vol. 8. No. 2. P. 154–167.
31. Yershov P.N. The Vertebral Abnormalities in Eelpout *Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Zoarcidae). *Proc. Zool. Inst. RAS*. 2008. Vol. 312. No 1/2. P. 74–82. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2008.312.1-2.74

Сведения об авторах

Слынько Елена Евгеньевна – канд. биол. наук, доцент, Российский биотехнологический университет (ФГБУ ВО «Росбиотех»), Москва, Российская Федерация
e-mail: elena.slynko.76@mail.ru
https://orcid.org/0000-0003-1261-1100

Чеботарева Юлия Владимировна — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок Некоузского р-на Ярославской обл., Российская Федерация
e-mail: pisces68@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-3065-6698

About the authors

Slynko Elena Evgenevna — PhD in Biology, Associate Professor of Biology, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation
e-mail: elena.slynko.76@mail.ru
https://orcid.org/0000-0003-1261-1100

Chebotareva Yulia Vladimirovna — PhD in Biology, senior researcher, Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russian Federation
e-mail: pisces68@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-3065-6698

Ле Куанг Ман – аспирант, Российский биотехнологический университет (ФГБУ ВО «Росбиотех»), Москва, Российская Федерация
e-mail: lequangman95@gmail.com
https://orcid.org/0000-0003-0299-2093

Le Quang Man – doctoral student, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation
e-mail: lequangman95@gmail.com
https://orcid.org/0000-0003-0299-2093

Федорова Варвара Николаевна – студент, Российский биотехнологический университет (ФГБУ ВО «Росбиотех»), Москва, Российская Федерация
e-mail: vara-f2005@mail.ru

Fedorova Varvara Nikolaevna – university student, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation
e-mail: vara-f2005@mail.ru

Слынько Анастасия Юрьевна – студент, Российский биотехнологический университет (ФГБУ ВО «Росбиотех»), Москва, Российская Федерация
e-mail: slynko04@bk.ru

Slynko Anastasia Yurievna – university student, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation
e-mail: slynko04@bk.ru

Смирнова Виктория Борисовна — студент, Российский биотехнологический университет (ФГБУ ВО «Росбиотех»), Москва, Российская Федерация
e-mail: smirnova.b.m22@mail.ru

Smirnova Victoriia Borisovna – university student, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation
e-mail: smirnova.b.m22@mail.ru

Мурина Наталья Сергеевна – проректор по международной деятельности трансферу технологий и коммерциализации, Российский биотехнологический университет (ФГБУ ВО «Росбиотех»), Москва, Российская Федерация
e-mail: murinans@mgupp.ru

Murina Natalya Sergeevna – Vice-Rector for International Affairs, and Commercialization Federal, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation
e-mail: murinans@mgupp.ru

Чыонг Ба Хай – Ассистент-исследователь лаборатории тропической экологии, Южное отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Хошимин, Вьетнам
e-mail: truongbahai2112@gmail.com
https://orcid.org/0000-0003-3807-9511

Truong Ba Hai – Research Assistant, Laboratory of Tropical Ecology, Southern Branch of Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, Ho Chi Minh,
e-mail: truongbahai2112@gmail.com
https://orcid.org/0000-0003-3807-9511

Ку Нгуен Динь – Зав. Лаборатории тропической экологии, Южное отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Хошимин, Вьетнам
e-mail: dinhcnd@gmail.com
https://orcid.org/0000-0003-4966-1072

Cu Nguyen Dinh – Head of the Laboratory of Tropical Ecology, Southern Branch of Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, Ho Chi Minh,
e-mail: dinhcnd@gmail.com
https://orcid.org/0000-0003-4966-1072

Александр Николаевич Мироновский — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Российская Федерация
e-mail: adissa@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-9912-7057

Alexandr N. Mironovsky — Phd in Biology, senior researcher, Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russian Federation
e-mail: adissa@mail.ru
https://orcid.org/0000-0002-9912-7057

Поступила в редакцию 21.05.2026
После доработки 13.08.2026
Принята к публикации 14.08.2026

Received May 21, 2026
Revised August 13, 2026
Accepted August 14, 2026

УДК: 598.261.7:575.222.72:591.582.2

DOI: 10.7868/S3034545626080053

Оригинальная статья

Индивидуальная изменчивость брачных криков самцов перепела (*Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)) на территории Беларуси

Р.В. Вечёрко*, М.Г. Дмитренок, П.А. Пакуль

Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

**e-mail: ruzana.via@yahoo.com*

Аннотация. В 2022–2024 гг. на территории Беларуси впервые проведены исследования вариабельности брачных криков самцов перепела на основании записей диких птиц в естественной среде обитания. Изучены акустические характеристики брачного крика самцов, состоящего из двух частей – вибрато и триплетов. Впервые для вида выявлено, что у одной и той же особи акустические параметры триплетов, воспроизведенных первыми в серии, достоверно отличаются от параметров последующих триплетов. Определены основные временны́е и частотные параметры крика, позволяющие идентифицировать отдельных самцов. Для первых триплетов это общая продолжительность триплета, интервал между вторым и третьим элементами и продолжительность первого элемента. Для последующих триплетов – интервал между первым и вторым элементом, интервал между вторым и третьим элементом, а также частота точки перегиба второго элемента. Для вибрато – продолжительность первого и второго элементов, а также максимальная частота. Описаны случаи структурных отклонений в крике самцов или его отдельных частях, такие как дополнительные элементы посреди крика, наличие дополнительных элементов в триплете, отсутствие отдельных элементов в триплете, отсутствие некоторых частот в триплете.

Предложена методика индивидуального распознавания самцов перепела по голосам на одной и той же площадке в течение гнездового сезона, которую можно применять для учета численности и изучения поведения вида.

Ключевые слова: перепел, *Coturnix coturnix*, вокализация, вариабельность, индивидуальность крика

Финансирование. Исследование выполнено при поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (договор № Б22-099 от 04.05.2022 г.). Работа выполнена в рамках темы ГПНИ «Природные ресурсы и окружающая среда» на 2021–2025 годы (подпрограмма 2 «Биоразнообразие, биоресурсы, экология», задание 10, тема № 63 (утв. Постановлением СМ РБ № 438 от 27.07.2020)).

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

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

Вклад авторов. Концепция обзорной статьи – ВРВ; сбор полевых данных – ВРВ, ДМГ, ППА; анализ данных литературы – ВРВ, анализ экспериментальных данных – ВРВ, ДМГ, ППА; написание рукописи – ВРВ, ДМГ, ППА; редактирование – ВРВ, ДМГ, ППА; работа со списком литературы и рисунками – ВРВ, ППА.

Благодарности. Благодарим М.В. Тарантовича, М.В. Цвирко, А.М. Мухлю, а также учащихся МГТЭЦДиМ за помощь в сборе полевого материала. Благодарим лабораторию молекулярной зоологии Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам за возможность использования звукозаписывающего оборудования.

Ссылка для цитирования: Вечёрко Р.В., Дмитренок М.Г., Пакуль П.А. Индивидуальная изменчивость брачных криков самцов перепела(*Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)) на территории Беларуси // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Вып 105. № 8. С. 65–86. https://doi.org/10.7868/S3034545626080053

© Вечёрко Р.В., Дмитренок М.Г., Пакуль П.А., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626080053 Original Article

Vocal Variability in Calls of Male Common Quail (*Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)) in Belarus

R.V. Viacorka*, M.G. Dmitrenok, P.A. Pakul

Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus

**e-mail: ruzana.via@yahoo.com*

Abstract. From 2022 to 2024, we studied the variability of the mating calls of male Common Quail (Coturnix coturnix) in Belarus by recording the vocalizations of wild birds in their natural habitat. We analysed the acoustic characteristics of the male mating call, which consists of two parts: vibrato and triplets. For the first time, it was revealed that the acoustic parameters of the first triplets in a series differed significantly from those of subsequent triplets within the same individual. The key temporal and frequency parameters of the song that allowed for the identification of individual males were determined. For the first triplets, these included the total duration of the triplet, the interval between the second and third elements, and the duration of the first element. For the subsequent triplets, these included the intervals between the first and second elements and between the second and third elements, and the frequency of the inflection point of the second element. For the vibrato, the key parameters were the durations of the first and second elements and the maximum frequency. Additionally, we documented structural deviations in male calls, such as inserted single or double elements, triplets with extra or missing elements, and triplets lacking certain frequency components. We propose a method for the individual recognition of male Common Quail by their calls at the same site during the nesting season. This method can be used for population censuses and behavioural studies of the species.

Keywords: Common Quail, *Coturnix coturnix*, vocalization, variability, birdsong individuality

Funding. This study was supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (agreement No. B22-099, May 4, 2022). The work was carried out within the framework of the State Program for Scientific Research "Natural Resources and the Environment" for 2021–2025 (subprogram 2 "Biodiversity, Bioresources, Ecology", task 10, topic No. 63 (approved by The Resolution of the Council of Ministers of the Republic of Belarus of 27 July 2020 No 438).

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

Ethics declarations. This research doesn't contain experimental or laboratory studies of humans or animals.

Authors contribution. Review article concept – VRV; field data collection – VRV, DMG, PPA; literature data analysis – VRV, experimental data analysis – VRV, DMG, PPA; manuscript writing – VRV, DMG, PPA; editing – VRV, DMG, PPA; work with the list of references and figures – VRV, PPA.

Acknowledgements. We thank M.V. Tarantovich, M.V. Tsvirko, A.M. Mukhlya, and students of the Minsk State Tourism and Environmental Center for Children and Youth for help with field data collection. We are also grateful to the Laboratory of Molecular Zoology at the Scientific and Practical Center for Biological Resources of the National Academy of Sciences of Belarus for providing the sound recording equipment.

For Citation: Viacorka R.V., Dmitrenok M.G., Pakul P.A. Vocal Variability in Calls of Male Common Quail (*Coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)) in Belarus. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 8, pp. 65–86. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080053

© Viacorka R.V., Dmitrenok M.G., Pakul P.A., 2026

ВВЕДЕНИЕ

Развитие малогабаритной звукозаписывающей аппаратуры и совершенствование методов обработки аудиоданных открыли новые возможности для изучения птиц на основании их вокализаций (Martins et al., 2025; Shen et al., 2026). В частности, индивидуальное распознавание птиц по голосам может использоваться для учета численности (Gilbert et al., 1994; Marin-Cudraz et al., 2025), изучения перемещений и привязанности к местам обитания (Grava et al., 2008; Odom et al., 2013), оценки выживаемости птиц (Vögeli et al., 2008; Burton et al., 2026), в том числе и совместно с пассивным акустическим мониторингом (Knight et al., 2024). Данный метод может служить альтернативой или дополнением к методам мечения с помощью отлова и к традиционным методам учета численности (Terry et al., 2005; Knight et al., 2024).

Курообразные (Galliformes) представляют интерес для изучения индивидуальной изменчивости вокализации, поскольку их голосовые сигналы, в отличие от таковых певчих птиц (Nowicki, Searcy, 2014), определяются преимущественно генетическими и анатомическими факторами (Kroodsma, Miller, 1982). Кроме того, скрытный образ жизни ряда видов делает акустический мониторинг более эффективным методом их изучения (Marin-Cudraz et al., 2025).

Для многих представителей этого отряда была показана индивидуальная изменчивость вокализаций, позволяющая идентифицировать отдельных особей. Например, у рябчика (*Tetrastes bonasia*) выявлены индивидуальные различия по количеству и длительности элементов в крике (Mulhauser, Zimmermann, 2003), у тетерева (*Lyrurus tetrix*) – по частотным характеристикам шипящих звуков (Hambálková et al., 2021), у глухаря (*Tetrao urogallus*) – по продолжительности и частотах брачных криков (Jordi et al., 2024), у тундряной куропатки (*Lagopus muta*) – по продолжительности и частотах коротких брачных криков самцов, а также их количеству и периодичности воспроизведения (Marin-Cudraz et al., 2025). Подобные индивидуальные особенности обнаружены и в брачном крике самцов перепела (*Coturnix coturnix*) (Guyomarc'h et al., 1998; Collins, Goldsmith, 1998).

Перепел (обыкновенный перепел) – скрытная птица, которая ведет преимущественно наземный образ жизни и занимает открытые местообитания с травянистой растительностью. Широкий ареал вида охватывает Европу, западную часть Азии и часть Африки (Puigcerver et al., 2022). Для коммуникации друг с другом, в том числе для поиска пары, перепела используют различные голосовые сигналы. Одним из них является брачный крик самцов, так называемый бой, который состоит из двух частей – вибрато («ва-ва») и триплетов («подь-полоть») (Карташев, 1952; Guyomarc'h, Guyomarc'h, 1996; Guyomarc'h et al., 1998). Вибрато имеет тихое звучание и слышно на сравнительно небольшом расстоянии, тогда как триплеты можно услышать на расстоянии до 1 км. Самец, обнаружив самку и приближаясь к ней, чаще всего начинает издавать только вибрато (Moreau, Wayre, 1968; Puigcerver et al., 2022).

Ввиду экологических и поведенческих особенностей вида для его изучения в основном используется метод учета по голосам самцов. Данный метод имеет свои недостатки: находящиеся рядом особи могут быть ошибочно приняты за одну и ту же особь или, наоборот, – одна и та же переместившаяся птица может быть принята за двух разных. Исследования во Франции и Великобритании показали, что брачный крик каждой особи перепела имеет индивидуальные черты, которые позволяют ее идентифицировать (Guyomarc'h et al., 1998; Collins, Goldsmith, 1998). В работах приводятся частотные и временны́е характеристики крика (как первой, так и второй его части), на основании которых можно распознавать особей и делать учет птиц более точным, а также изучать их перемещения в пределах исследуемой площади на протяжении определенного времени (Guyomarc'h et al., 1998). В указанных работах (Guyomarc'h et al., 1998; Collins, Goldsmith, 1998) описаны вариабельность и индивидуальные черты брачного крика самцов перепела, однако исследования были проведены в лабораторных условиях и на небольших выборках – 6 самцов во Франции (Guyomarc'h et al., 1998) и 7 самцов в Великобритании (Collins, Goldsmith, 1998). Качество записей голосов в помещении и в полевых условиях имеет ряд различий (Guyomarc'h et al., 1998), а малое число проанализированных особей может давать неполную картину вариабельности голосов и не учитывать региональные особенности.

Цель данного исследования – оценка вариабельности и индивидуальных характеристик брачного крика самцов перепела на основании записей голосов, полученных в полевых условиях на территории Беларуси.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Голоса самцов перепелов были записаны на протяжении 2022–2024 гг. в Столинском районе Брестской области (окрестности д. Городец, д. Лядец, д. Большие орлы), в Пуховичском районе (окрестности д. Варшавка, д. Сутин) и Смолевичском районе (окрестности д. Плющай) Минской области.

На большинстве площадок записи производились двукратно в течение сезона размножения

с перерывом более 30 дней в течение нескольких лет. Учитывая низкую выживаемость перепела (Puigcerver et al., 1992), а также данные о том, что на одном участке в течение месяца может происходить почти полная смена самцов (Guyomarc'h et al., 1984; Herrmann, Dassow, 2003), во избежание потери большого массива данных для анализа был использован весь записанный материал, несмотря на некоторую вероятность того, что какая-то часть самцов могла быть записана дважды.

Записи проводились на закате – в пик активности птиц, с использованием ручных рекордеров (Zoom H1n, H6) со встроенным микрофоном. При обнаружении поющего самца исследователь постепенно приближался к нему. Осуществлялась запись его брачного крика с фиксацией географических координат точки записи, азимута и примерного расстояния до источника звука. Расстояние до вокализирующей птицы составляло не более 400 м, в большинстве случаев – 150–300 м. Всем особям присваивались уникальные идентификационные номера. При этом иногда, при длительных паузах между отдельными криками самцов, запись включалась не с самого начала крика, что повлияло на количество записанных первых триплетов.

В результате анализа и обработки полученных криков для каждого самца в одну строку базы данных (далее по тексту – запись) была внесена информация об одном триплете и/или одном вибрато. Для каждой особи получено разное количество записей – от 1 до 43.

Анализ аудиозаписей осуществлялся в программе Audacity.

Всего получена и обработана 2091 запись брачного крика от 165 самцов перепела. Из них для 47 самцов записано вибрато и триплеты, для 115 – только триплеты, для трех – только вибрато. У 25 особей обнаружены отклонения от типичной структуры крика. Для изучения вариабельности были использованы все имеющиеся записи, кроме тех, в которых отсутствовали значения для каких-либо параметров по причине некачественной записи или помех, и кроме записей особей с нетипичной структурой триплета. Для статистического анализа индивидуальных различий триплетов и вибрато были исключены записи особей, имеющих менее трех записанных триплетов или вибрато. Для каждого анализа приведены конкретные объемы выборок.

Для описания структуры брачного крика и его компонентов использованы термины:

1) элемент – отдельный звук в последовательности звуков в крике, визуально неделимый на сонограмме (Панов, Опаев, 2011; цит. по: Свиридова, Поваринцев, 2016);

2) вибрато – первая часть крика самца, звучит как «ва-ва», состоит из двух или, реже, трех элементов (Карташев, 1952; Guyomarc'h, Guyomarc'h, 1996; Guyomarc'h et al., 1998);

3) триплет – вторая часть крика самца, звучит как «подь-полоть» (Карташев, 1952; Guyomarc'h, Guyomarc'h, 1996; Guyomarc'h et al., 1998). Типичная структура триплета представляет собой 3 элемента, между первым и вторым элементами пауза более продолжительная, чем между вторым и третьим элементами (Collins, Goldsmith, 1998; Derégnaucourt, 2010). В нашей более ранней статье (Вечёрко, 2024) в значении элемента используется слово «слог».

Как правило, брачный крик начинается с одного или двух вибрато и за ним следует череда (3–8) триплетов (Derégnaucourt, 2010). В данном исследовании триплеты были условно разделены на 2 группы: первые триплеты и последующие триплеты (второй, третий, четвертый, пятый и т.д.).

Описание параметров брачного крика перепела осуществлялось с использованием параметров и их обозначений, представленных в работе французских ученых (Guyomarc'h et al., 1998).

Для вибрато описывались общая продолжительность вибрато, продолжительность первого элемента, продолжительность второго элемента, продолжительность интервала между первым и вторым элементом и максимальная частота для вибрато (рис. 1). В работе Гийомарк с соавторами (Guyomarc'h et al., 1998) измерялся другой параметр частоты – минимальная частота вибрато. Выбор другого частотного показателя в нашем исследовании обусловлен особенностями записи в полевых условиях, при которых нижние частоты вибрато отсутствовали на расстоянии более 20–30 м в результате эффекта затухания (Guyomarc'h et al., 1998).

Для триплета описывались следующие характеристики: общая продолжительность, продолжительность 1-го, 2-го и 3-го элементов, временной интервал между точками наибольшей частоты элементов, значение минимальной частоты элементов, значение частоты точки перегиба элементов (рис. 2). Также рассчитывалась разница между частотой точки перегиба и минимальной частотой.

Был использован дополнительный параметр, не описанный в работе французских ученых, – временной интервал между триплетами в одном крике (одной серии триплетов). Измерялся от окончания одного триплета до начала следующего – между крайними точками измерения общей продолжительности триплетов.

Статистический анализ проводился в программах Statistica и R-studio (версии 4.5.2 R Development Core Team, 2025). Использовались пакеты: vegan

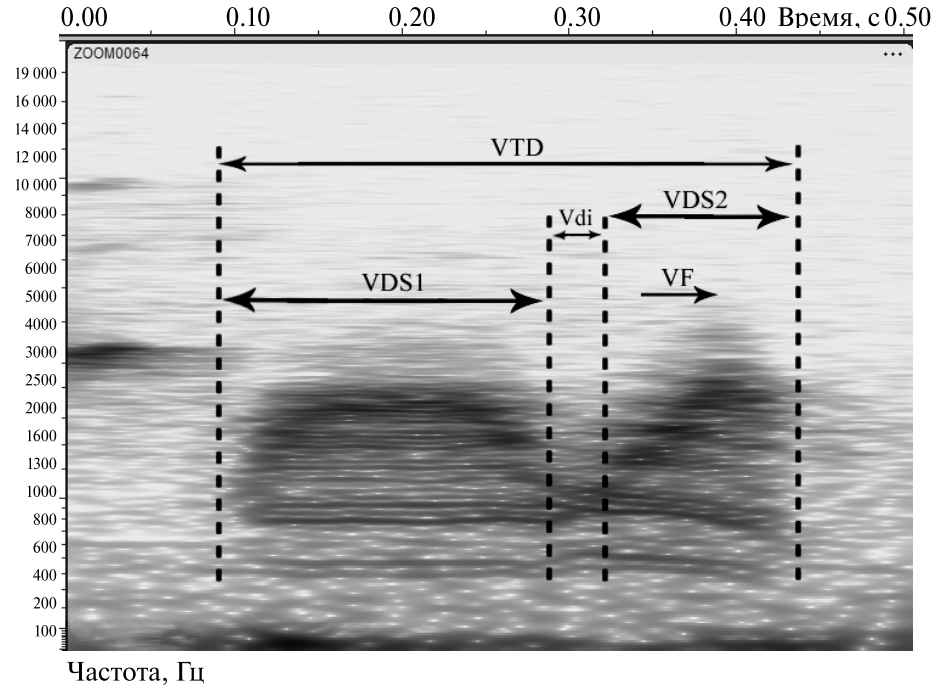


Рис. 1. Сонограмма вибрато перепела. Параметры: VTD – общая продолжительность вибрато, VDS1 – продолжительность 1-го элемента, VDS2 – продолжительность 2-го элемента, Vdi – интервал между 1 и 2 элементами, VF – максимальная частота для всего вибрато

Fig. 1. Sonogram of the Common Quail vibrato. Parameters: VTD – total duration of vibrato, VDS1 – duration of the 1st element (syllable) of vibrato, VDS2 – duration of the 2nd element of vibrato, Vdi – duration of the interval between 1st and 2nd elements of vibrato, VF – maximum frequency of the vibrato

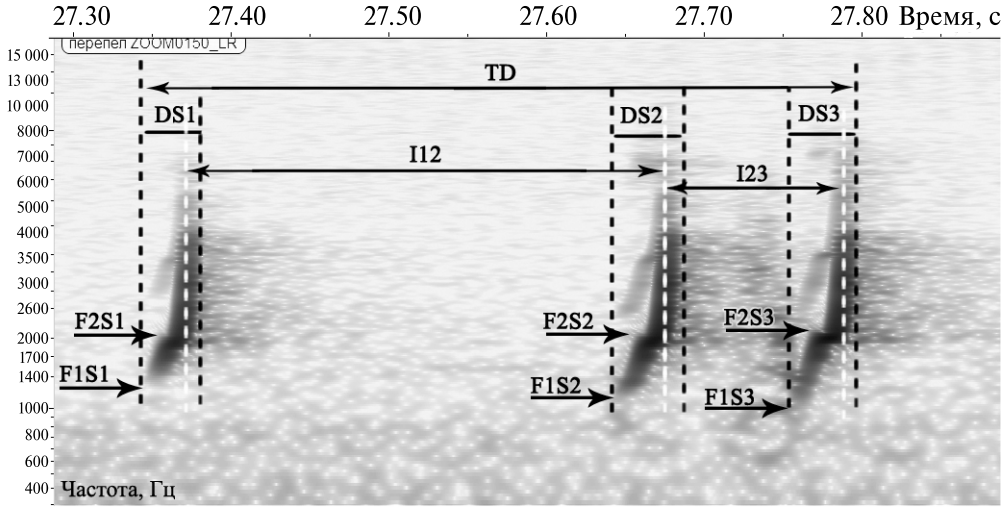


Рис. 2. Сонограмма триплета перепела. Параметры: TD – общая продолжительность триплета, DS1 – длительность 1-го элемента, DS2 – длительность 2-го элемента, DS3 – длительность 3-го элемента, I12 – интервал между точками наибольшей частоты элементов 1 и 2, I23 – интервал между точками наибольшей частоты элементов 2 и 3, F1S1 – минимальная частота для 1 элемента, F2S1 – частота точки перегиба для 1 элемента, F1S2 – минимальная частота для 2 элемента, F2S2 – частота точки перегиба для 2 элемента, F1S3 – минимальная частота для 3 элемента, F2S3 – частота точки перегиба для 3 элемента

Fig. 2. Sonogram of the Common Quail triplet. Parameters: TD – total duration of triplet; DS1, DS2, DS3 – duration of the 1st, 2nd and 3rd elements; I12 – interval between the highest frequency points of the 1st and 2nd elements; I23 – interval between the highest frequency points of the 2nd and 3rd elements; F1S1, F1S2, F1S3 – minimum frequency of the 1st, 2nd and 3rd elements; F2S1, F2S2, F2S3 – frequency of the inflection point of the 1st, 2nd and 3rd elements

(PERMANOVA, NMDS), randomForest (Random Forest), ggplot2 и ggcorrplot (визуализация), dplyr и tidyr (обработка данных), caret (стандартизация и балансировка), geepack (GEE анализ, тест Вальда).

Проверка характера распределения данных параметров первых и последующих триплетов и вибрато с использованием критерия Шапиро–Уилка показала, что распределение не соответствует нормальному ($p < 0.05$ для большинства параметров). В связи с этим статистический анализ проводился с использованием непараметрических методов.

Для выявления различий между первым и последующими триплетами использовался статистический анализ обобщенных оценочных уравнений (GEE) и тест Вальда.

Для анализа внутри- и межиндивидуальных различий последующих триплетов применялся однофакторный дисперсионный анализ (критерий Краскела–Уоллиса) для каждого из 15 параметров (временны́х и частотных) отдельно ($n = 121$ особь, $N = 1072$ записи). Дополнительно проводился многомерный непараметрический дисперсионный анализ (PERMANOVA) на основе матрицы расстояний Брея–Куртиса с группировкой по особи и стратификацией по номеру крика. Для оценки вклада параметров в индивидуальные различия триплетов использовался алгоритм Random Forest на стандартизированных (метод min-max) и сбалансированных данных (метод class weights). Важность переменных определялась через показатель Mean Decrease Accuracy (MDA), который отражает среднее снижение точности классификации при случайном перемешивании значений параметра.

Взаимосвязи между параметрами крика самцов перепела оценивались с помощью коэффициента корреляции Спирмена с интерпретацией тесноты по шкале Чеддока.

Для визуализации данных использовалось неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) на основе матрицы расстояний Брея–Куртиса. Для анализа последующих триплетов отобрана подвыборка особей, для которых записано более чем 10 криков для каждой, она составила 28 особей ($N = 359$ записей). Для построения NMDS выбраны три наиболее информативных параметра на основе результатов Random Forest и корреляционного анализа.

Аналогичный набор методов применялся для анализа первых триплетов и вибрато. Визуализация для первых триплетов с использованием NMDS построена на основании данных 10 особей, которые имели по 10 записей первых триплетов на каждую. График для вибрато построен для 22 особей, для каждой из которых было выполнено более трех записей ($N = 126$ записей).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Брачный крик самцов перепела обладает постоянной структурой, однако временны́е и частотные параметры триплетов и вибрато варьируют как между разными особями, так и между криками одной особи.

Отмечено, что в некоторых случаях самцы воспроизводили только вибрато или только триплеты. При использовании записи голоса самки для привлечения самцов, вокализирующая особь приближалась к источнику звука и в ответных криках воспроизводила серию вибрато, изредка используя триплеты.

Триплеты

В наших исследованиях все триплеты произносились серией из 3–8 единиц, в череде триплетов между каждым из них медиана интервала составляла 614 мс, межквартильный размах 78 ($n = 160$ особей, $N = 1477$ записей).

В табл. 1 приведены общие характеристики параметров триплетов (для анализа использованы данные первых и последующих триплетов в совокупности).

Сравнение первых и последующих триплетов

В ходе анализа записей голосов самцов перепела было обнаружено, что первые триплеты в крике отличаются от последующих триплетов. Сравнение значений параметров этих групп триплетов приведено в табл. 2.

На основании статистического анализа с использованием обобщенных оценочных уравнений (GEE) выявлены различия между первыми и последующими триплетами в крике (табл. 3). У 12 из 15 исследуемых параметров показаны статистически значимые ($p < 0.05$) различия.

Наиболее выраженные различия между первыми и последующими триплетами наблюдались в продолжительности первого элемента, который был короче на 8.3% у первых триплетов (DS1: −3.58 мс; Wald = 76.87; $p < 0.001$). Интервал между первым и вторым элементами был длиннее на 4,0% в первых триплетах (I12: +9.63 мс; Wald = 90.33; $p < 0.001$), тогда как общая продолжительность триплета увеличилась лишь на 1.4% (TD: +5.62 мс; Wald = 36.16; $p < 0.001$). Частотные параметры демонстрировали согласованное уменьшение разницы частот всех трех элементов, наиболее заметное для первого элемента (DFS1: −40.73 Гц; Wald = 13.19; $p < 0.001$).

Несмотря на статистически значимые различия между первыми и последующими триплетами, корреляционный анализ Спирмена для аналогичных параметров этих двух групп триплетов выявил сильную

Таблица 1. Вариабельность параметров триплетов самцов перепела (n = 151 особь, N = 1851 запись)
Table 1. Variation in triplet parameters of male Common Quail (n = 151 individuals, N = 1851 recordings)

Параметр	Медиана	IQR	SD	Min–max	Min–max (литературные данные)
TD, мс	404.00	44.00	40.03	302.00–555.00	312.70–474.60
DS1, мс	41.00	18.00	10.37	20.00–75.00	15.40–24.30
DS2, мс	46.00	17.00	11.03	21.00–85.00	15.80–24.30
DS3, мс	45.00	16.00	10.23	21.00–87.00	15.80–23.20
I12, мс	241.00	40.00	34.45	154.00–393.00	158.20–327.40
I23, мс	120.00	19.00	14.29	86.00–175.00	119.30–155.70
F1S1, Гц	1382.30	249.50	199.86	642.00–2082.00	1333.00–1698.60
F2S1, Гц	2136.00	123.50	100.33	1779.00–2775.00	2051.00–2593.30
DFS1, Гц	744.00	270.00	204.12	206.00–1478.00	512.30–1179.20
F1S2, Гц	1286.25	299.00	214.40	641.00–1986.00	1333.00–1709.00
F2S2, Гц	2133.00	110.00	93.68	1750.00–2593.00	2051.00–2546.50
DFS2, Гц	841.00	323.00	223.35	244.00–1509.00	589.20–1196.20
F1S3, Гц	1288.00	310.00	229.77	682.00–1943.00	1333.00–1712.20
F2S3, Гц	2138.00	105.00	90.90	1834.00–2610.00	2025.50–2572.20
DFS3, Гц	842.00	336.00	240.59	299.00–1693.00	529.50–1230.50

Примечания. Дополнительно приведены данные, полученные во Франции (Guyomarc'h et al., 1998). IQR – межквартильный размах, SD – стандартное отклонение, Min–max – минимальные и максимальные значения, TD – общая продолжительность триплета, DS1 – длительность 1-го элемента, DS2 – длительность 2-го элемента, DS3 – длительность 3-го элемента, I12 – интервал между точками наибольшей частоты элементов 1 и 2, I23 – интервал между точками наибольшей частоты элементов 2 и 3, F1S1 – минимальная частота для 1 элемента, F2S1 – частота точки перегиба для 1 элемента, F1S2 – минимальная частота для 2 элемента, F2S2 – частота точки перегиба для 2 элемента, F1S3 – минимальная частота для 3 элемента, F2S3 – частота точки перегиба для 3 элемента.

Notes. Data from Guyomarc'h et al. (Guyomarc'h et al., 1998) are shown for comparison. IQR – interquartile range; SD – standard deviation; Min–Max – minimum and maximum values; TD – total duration of triplet; DS1, DS2, DS3 – duration of the 1st, 2nd and 3rd elements; I12 – interval between the highest frequency points of the 1st and 2nd elements; I23 – interval between the highest frequency points of the 2nd and 3rd elements; F1S1, F1S2, F1S3 – minimum frequency of the 1st, 2nd and 3rd elements; F2S1, F2S2, F2S3 – frequency of the inflection point of the 1st, 2nd and 3rd elements.

Таблица 2. Сравнение медианных значений параметров первых (n = 125 особей, N = 365 записей) и последующих (n = 150 особей, N = 1486 записей) триплетов в брачном крике перепела

Table 2. Comparison of median values of parameters of the first (n = 125 individuals, N = 365 recordings) and subsequent (n = 150 individuals, N = 1486 recordings) triplets in the mating call of the Common Quail

Параметр	Медиана параметров триплета		IQR		SD	
	первый	последующий	первый	последующий	первый	последующий
TD, мс	410.00	402.00	44.00	43.00	41.97	39.40
DS1, мс	41.00	41.00	17.00	18.00	10.68	10.29
DS2, мс	46.00	46.00	17.00	17.00	10.94	11.05
DS3, мс	46.00	44.00	14.00	16.00	10.05	10.27
I12, мс	248.00	240.00	48.00	38.00	37.39	33.45
I23, мс	119.00	120.00	18.00	20.00	13.18	14.55
F1S1, Гц	1366.00	1386.00	274.00	244.00	221.35	193.91
F2S1, Гц	2118.00	2144.00	132.00	117.00	113.69	96.06
DFS1, Гц	744.00	744.00	264.00	273.00	215.63	201.27
F1S2, Гц	1264.00	1291.50	286.00	299.00	214.13	213.96
F2S2, Гц	2122.00	2136.00	115.00	109.00	98.28	92.34
DFS2, Гц	856.00	838.25	317.00	322.50	220.67	223.87
F1S3, Гц	1240.00	1295.00	309.00	310.00	231.56	228.86
F2S3, Гц	2126.00	2142.00	106.00	104.00	94.67	89.72
DFS3, Гц	867.00	835.50	354.00	329.00	244.81	239.46

Примечания. IQR – межквартильный размах, SD – стандартное отклонение.
Notes. IQR – interquartile range, SD – standard deviation.

Таблица 3. Результаты сравнения параметров первых и последующих триплетов с помощью GEE-анализа и теста Вальда

Table 3. Comparison of first and subsequent triplet parameters using GEE analysis and Wald test

Параметр	Среднее значение параметров триплетов		Разница	Стандартная ошибка оценки	Тест Вальда	*p*-значение
	первый	последующий				
DS1, мс	39.55	43.13	−3.58	0.41	76.87	***
I12, мс	251.70	242.07	9.63	1.01	90.33	***
DS2, мс	43.27	45.80	−2.53	0.34	55.62	***
TD, мс	409.46	403.84	5.62	0.93	36.16	***
I23, мс	121.99	122.98	−0.98	0.20	25.00	***
F2S1, Гц	2117.38	2142.61	−25.23	5.22	23.38	***
F2S3, Гц	2122.10	2139.65	−17.56	3.65	23.12	***
DFS1, Гц	696.69	737.41	−40.73	11.22	13.19	***
F2S2, Гц	2117.97	2134.52	−16.55	4.61	12.91	***
DS3, мс	43.42	44.69	−1.27	0.36	12.72	***
DFS2, Гц	771.83	802.31	−30.48	10.07	9.17	**
DFS3, Гц	788.91	817.33	−28.43	9.75	8.51	**
F1S2, Гц	1345.84	1332.03	13.81	7.90	3.05	ns
F1S1, Гц	1421.23	1405.42	15.81	10.57	2.24	ns
F1S3, Гц	1332.72	1321.97	10.75	8.13	1.75	ns

*** – $p < 0.001$, ** – $p < 0.01$, ns – не значимо ($p > 0.05$).

*** – $p < 0.001$, ** – $p < 0.01$, ns – not significant ($p > 0.05$).

Таблица 4. Коэффициенты корреляции аналогичных параметров первых и последующих триплетов с группировкой по особи ($n = 125$ особей)

Table 4. Pairwise correlation coefficients of the same parameters in the first and subsequent triplets ($n = 125$ individuals)

Параметр	TD	DS1	DS2	DS3	I12	I34	F1S1	F2S1
Коэффициент корреляции	0.95	0.93	0.96	0.94	0.96	0.97	0.83	0.81
Параметр	DFS1	F1S2	F2S2	DFS2	F1S3	F2S3	DFS3	–
Коэффициент корреляции	0.76	0.84	0.82	0.83	0.86	0.84	0.86	–

положительную корреляцию между всеми параметрами (табл. 4), что свидетельствует о согласованной индивидуальной изменчивости первых и последующих триплетов в брачном крике перепела.

Индивидуальность последующих триплетов

Учитывая статистически значимые различия первых и последующих триплетов, анализ индивидуальной изменчивости проведен отдельно для обеих групп триплетов.

Однофакторный дисперсионный анализ (критерий Краскела–Уоллиса) ($n = 121$ особь, $N = 1072$ записи) выявил статистически значимые ($p < 0.001$) различия между разными особями по всем исследуемым (временны́м и частотным) параметрам последующих триплетов.

Многомерный дисперсионный анализ PERMANOVA ($n = 121$ особи, $N = 1072$ записи, ≥3 записи на особь) со стратификацией по номеру крика подтвердил выраженную индивидуальность параметров триплетов ($R^2 = 0.818$; $F = 35.721$; $p = 0.001$; 999 перестановок). Согласно результатам анализа, 81.8% общей вариативности триплетов объясняется принадлежностью к различным особям.

Анализ важности переменных с использованием алгоритма Random Forest выявил, что наибольший вклад в межиндивидуальные различия особей вносят временные параметры триплетов (рис. 3). В первую очередь это интервалы между элементами (I12 и I23) и общая продолжительность триплета (TD), со значениями важности 82.3, 77.8 и 76.3 соответственно. Среди частотных характеристик индивидуальные различия сильнее всего выражаются в частоте точки перегиба второго элемента

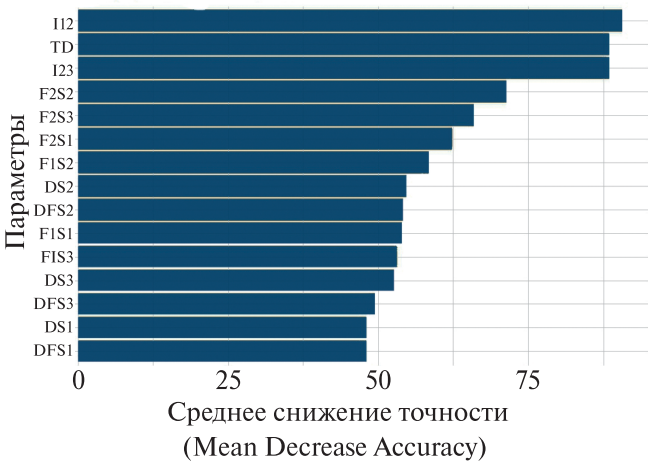


Рис. 3. Важность параметров последующих (всех, кроме первых) триплетов для индивидуального распознавания самцов перепела, оцененная по индексу среднего снижения точности (MDA) в анализе Random Forest (n = 121 особь, N = 1072 записи)

Fig. 3. Feature (variable) importance for the identification of individual Common Quail males based on subsequent triplets, assessed by the Mean Decrease Accuracy (MDA) in Random Forest analysis (n = 121 individuals, N = 1072 recordings)

F2S2 (55.1). Общая точность классификации особей составила 83.58% (OOB error rate = 16.42%).

Корреляционный анализ (n = 150 особей, N = 1486 записей) параметров последующих триплетов перепела показал, что временные и частотные характеристики изменяются согласованно, но независимыми группами ($r < 0.23$; $p < 0.05$). Удлинение элементов триплета происходит пропорционально друг другу – выявлена высокая положительная корреляция между общей продолжительностью триплета и интервалом между первым и вторым элементом (TD–I12: $r = 0.84$; $p < 0.05$) и высокая связь продолжительности всех трех элементов между собой (DS1–DS2: $r = 0.98$; DS2–DS3: $r = 0.98$; DS1–DS3: $r = 0.97$; $p < 0.05$).

Среди частотных параметров наблюдается высокая положительная связь между минимальными частотами разных элементов (F1S1–F1S2: $r = 0.89$; F1S2–F1S3: $r = 0.92$; F1S1–F1S3: $r = 0.85$; $p < 0.05$) и между частотами точки перегиба различных элементов (F2S1–F2S2: $r = 0.87$; F2S2–F2S3: $r = 0.87$; F2S1–F2S3: $r = 0.83$; $p < 0.05$).

На основании результатов Random Forest, с учетом корреляционного анализа и литературных данных (Guyomarc'h et al., 1998), были выделены три основных параметра, вносящих наибольший вклад в индивидуальность последующих триплетов в крике перепела – интервал между 1 и 2 элементом (I12), интервал между 2 и 3 элементом (I23), частота точки перегиба 2 элемента (F2S2).

Визуализация методом NMDS для этих трех параметров (n = 28 особей, записи 2023 г., stress = 0.177) выявила частичную кластеризацию особей (рис. 4). На графике наблюдаются как четко

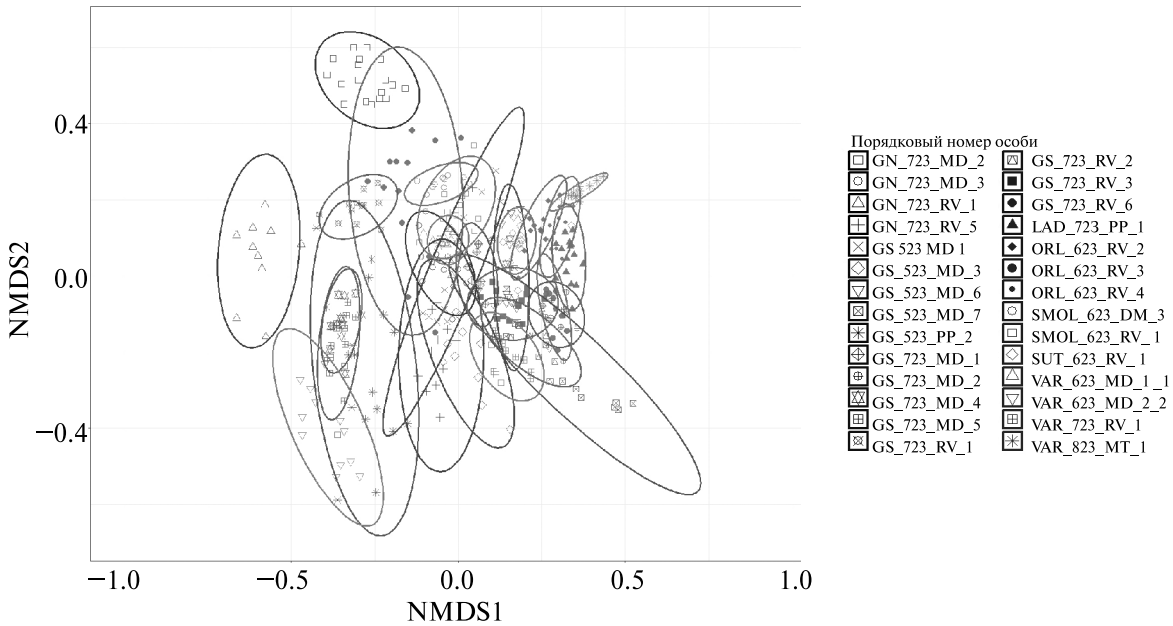


Рис. 4. Визуализация межиндивидуальных различий методом NMDS на основании трех ключевых параметров последующих триплетов (I12, I23, F2S2) брачного крика перепела (n = 28 особей, N = 359 записей)

Fig. 4. NMDS visualization of inter-individual differences based on three key parameters of subsequent triplets (I12, I23, F2S2) in the mating call of the Common Quail (n = 28, N = 359)

обособленные кластеры, свидетельствующие о том, что данный метод позволяет отличить отдельных особей, так и зоны значительного перекрытия.

Индивидуальность первых триплетов

По всем исследуемым параметрам первых триплетов непараметрический дисперсионный анализ (критерий Краскела–Уоллиса) также выявил статистически значимые ($p < 0.001$) межиндивидуальные различия.

Анализ PERMANOVA ($n = 39$ особи, $N = 197$ записей, ≥ 3 записи на особь) показал статистически значимую индивидуальность первых триплетов, объясняющую 70.7% общей вариативности ($R^2 = 0.707$; $F = 9.9741$; $p = 0.001$; 999 перестановок). Проведен дополнительный анализ на подвыборке с равным количеством записей (10 особей × 10 триплетов), который также показал значимую индивидуальность ($R^2 = 0.544$; $p = 0.001$). Различия в R^2 могут объясняться более высокой вариабельностью в выборке с большим количеством особей.

Анализ важности переменных Random Forest, проведенный на 10 особях с 10 триплетами для каждой, показал, что индивидуальность первых триплетов, как и последующих, преимущественно определяется временными параметрами: общей продолжительностью триплета (TD), интервалом между элементами (I12, I23) и продолжительностью первого и третьего элементов триплета (DS1, DS3) (рис. 5). Среди частотных параметров наибольший вклад в межиндивидуальные различия вносит частота точки перегиба первого элемента (F2S1). Общая точность классификации особей составила 99% (OOB error rate = 1%).

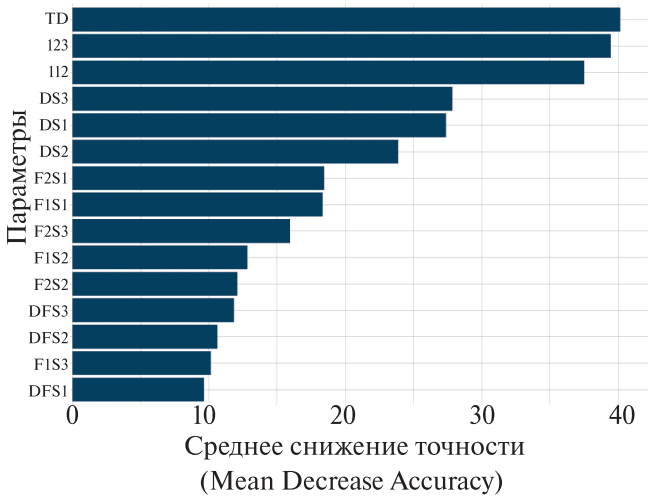


Рис. 5. Важность параметров первых триплетов для индивидуального распознавания самцов перепела, оцененная по индексу среднего снижения точности в анализе Random Forest ($n = 10$ особей, $N = 100$ записей)

Fig. 5. Feature (variable) importance for the identification of individual Common Quail males based on first triplets, assessed by the MDA in Random Forest analysis ($n = 10$, $N = 100$)

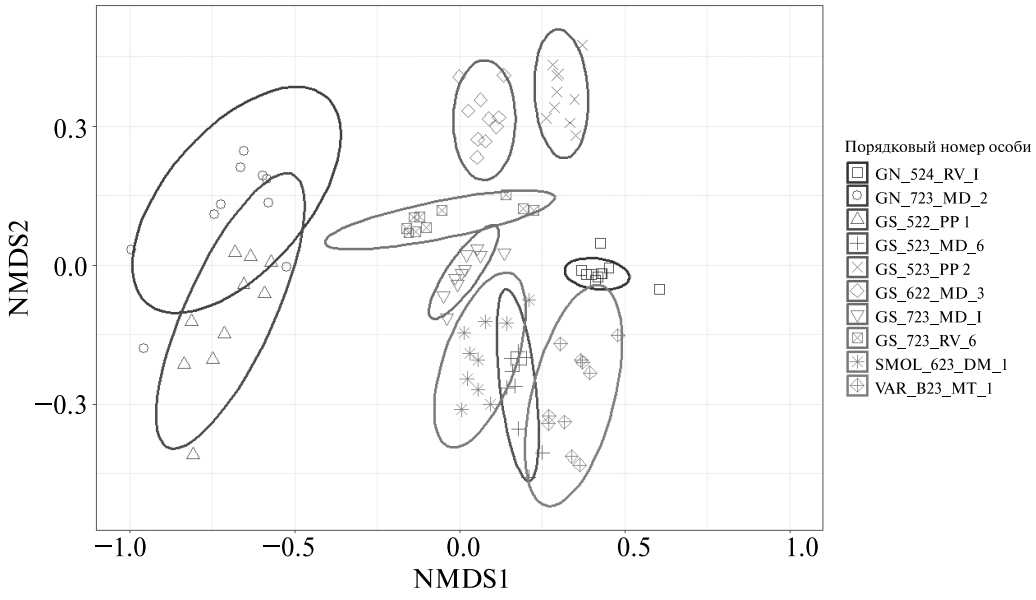


Рис. 6. Визуализация межиндивидуальных различий методом NMDS на основании трех ключевых параметров первых триплетов (TD, I23, DS1) брачного крика перепела ($n = 10$ особей, $N = 100$ записей)

Fig. 6. NMDS visualization of inter-individual differences based on three key parameters of first triplets (TD, I23, DS1) in the mating call of the Common Quail ($n = 10$, $N = 100$)

Результаты корреляционного анализа (n = 125 особь, N = 365 записи) показали, что параметры первых триплетов взаимосвязаны аналогично, как и у последующих триплетов. Среди временных параметров пропорционально изменяются общая продолжительность триплета и интервал между первым и вторым элементом (TD–I12: r = 0.86; $p < 0.05$), а также продолжительности трех элементов (DS1–DS2: r = 0.94; DS2–DS3: r = 0.95; DS1–DS3: r = 0.94; $p < 0.05$). Частотные показатели элементов первых триплетов также связаны друг с другом – наблюдаются сильные корреляции внутри групп минимальных частот элементов (F1S1–F1S3: r = 0.78; $p < 0.05$) и частот точек перегиба элементов триплета (F2S1–F2S3: r = 0.74; $p < 0.05$). Временные и частотные параметры демонстрируют слабую взаимную корреляцию что свидетельствует о независимости данных групп параметров.

На основании результатов, полученных с помощью Random Forest и корреляционного анализа для первых триплетов, были определены три основных параметра для индивидуального распознавания особей: общая продолжительность первого триплета (TD), интервал между вторым и третьим элементами (I23) и продолжительность первого элемента (DS1). Данные параметры сочетают высокую важность для межиндивидуальных различий и относительно низкую взаимную корреляцию.

NMDS-анализ данных (10 особей по 10 записей на каждую, stress = 0.149) выявил выраженную кластеризацию большинства особей (рис. 6). Полученная визуализация демонстрирует, что выбранные параметры первого триплета позволяют достаточно точно различать особей.

Вибрато

В табл. 5 приведены результаты измерений параметров первой части брачного крика перепела – вибрато.

У трех записанных особей брачный крик состоял только из первой части – вибрато. В этих случаях вибрато издавалось серией с небольшими интервалами между каждым вибрато – 800–1000 мс, между сериями интервалы составили более 10000 мс. В каждой серии было 6–9 вибрато. Отмечено, что при приманивании самцов на запись голоса самки они подлетали к источнику звука и вокализировали в основном используя только вибрато, изредка вставляя триплеты. В других случаях одно или два вибрато предшествовали серии триплетов.

Критерий Краскелла–Уоллиса показал статистически значимые различия у всех параметров вибрато между разными особями ($p < 0.001$).

Согласно результатам многомерного дисперсионного анализа PERMANOVA (n = 22 особи, N = 126 записей, ≥ 3 записи на особь), 74.3% общей вариативности вибрато объясняется принадлежностью к различным особям (R^2 = 0.743; F = 14.3; p = 0; 999 перестановок). Параметры вибрато у одной и той же особи могут варьировать, однако различия между особями значительнее, что позволяет использовать их для индивидуального распознавания.

Оценка важности параметров вибрато на основании результатов Random Forest показала, что наибольший вклад в межиндивидуальные различия особей вносят продолжительность второго элемента (VDS2), общая продолжительность вибрато (VTD) и продолжительность первого элемента (VDS1) (рис. 7). Единственный частотный параметр – максимальная частота вибрато VF1 – вносит значительный, но меньший вклад. Общая точность классификации особей составила 59.5% (OOB error rate = 40.5%).

Результаты корреляционного анализа Спирмена для всех параметров вибрато показал, что общая продолжительность вибрато (VTD) имеет сильную положительную связь с первым (VDS1) и вторым элементами (VDS2) (r = 0.71 и r = 0.72). Между

Таблица 5. Вариабельность параметров вибрато (n = 50 особей) самцов перепела

Table 5. Variability of vibrato parameters in male Common Quail (n = 50 individuals)

Параметр	N записей	Медиана	IQR	SD	Min–max
VTD, мс	179	326.00	74.00	46.51	247.00–467.00
VDS1, мс	179	142.00	37.00	23.26	93.00–200.00
VDS2, мс	178	122.50	44.00	35.74	71.00–256.00
Vdi, мс	175	58.00	18.00	14.43	25.00–114.00
VF1, Гц	165	3164.00	772.00	720.85	1858.00–5707.00

Примечания. IQR – межквартильный размах, SD – стандартное отклонение, Min–max – минимальные и максимальные значения, VTD – общая продолжительность вибрато, VDS1 – продолжительность 1-го элемента, VDS2 – продолжительность 2-го элемента, Vdi – интервал между 1 и 2 элементами, VF – максимальная частота для всего вибрато.

Notes. IQR – interquartile range, SD – standard deviation, Min–Max – minimum and maximum values, VTD – total duration of vibrato, VDS1 – duration of the 1st element of vibrato, VDS2 – duration of the 2nd element of vibrato, Vdi – duration of the interval between 1st and 2nd elements of vibrato, VF – maximum frequency of the vibrato.

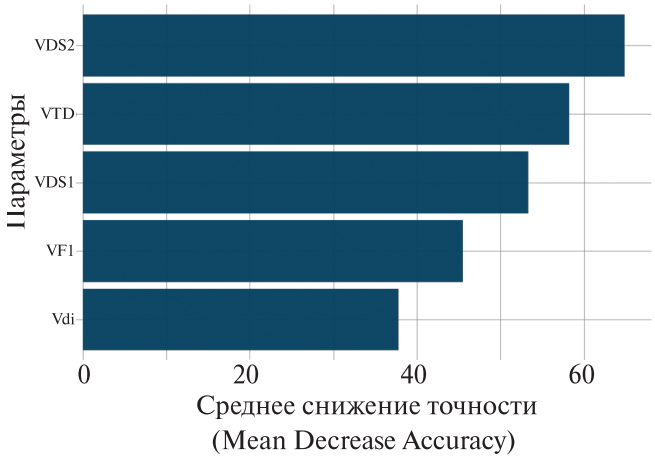


Рис. 7. Важность параметров вибрато для индивидуального распознавания самцов перепела, оцененная по индексу среднего снижения точности в анализе Random Forest (n = 22 особи, N = 126 записей)

Fig. 7. Feature (variable) importance for the identification of individual Common Quail males based on vibrato, assessed by the MDA in Random Forest analysis (n = 22, N = 126)

собой VDS1 и VDS2 коррелируют незначительно (r = 0.32). Для других параметров статистически значимых корреляционных связей не обнаружено.

Как и в случае с триплетами, на основании Random Forest и корреляционного анализа определены три ключевых параметра вибрато для индивидуального распознавания – продолжительность первого (VDS1) и второго (VDS2) элементов и максимальная частота вибрато (VF1).

Визуализация методом NMDS (stress = 0.16) по трем избранным параметрам выявила значительное перекрытие между различными особями (рис. 8). По сравнению с триплетами, кластеризация параметров вибрато выражена в значительно меньшей степени.

Нетипичные брачные крики

В результате прослушивания и записи брачных криков самцов перепела было выявлено 25 особей, имеющих нетипичные черты в структуре крика или его отдельных частях.

У 10 особей отмечено наличие одного или двух дополнительных элементов посреди брачного крика, нарушающих его общую структуру и похожих на элемент из триплета (рис. 9). Эти элементы находились всегда перед чередой триплетов, но их расположение у различных особей варьировало по отношению к вибрато – добавочный элемент находился перед вибрато, в начале вибрато или в конце вибрато. У двух особей нетипичный элемент дополнялся низкочастотной частью, сходной с элементом вибрато. Наличие двух дополнительных добавочных элементов, по своей структуре напоминающих триплеты с одним отсутствующим элементом, наблюдался для четырех особей. У двух особей двойные нетипичные элементы

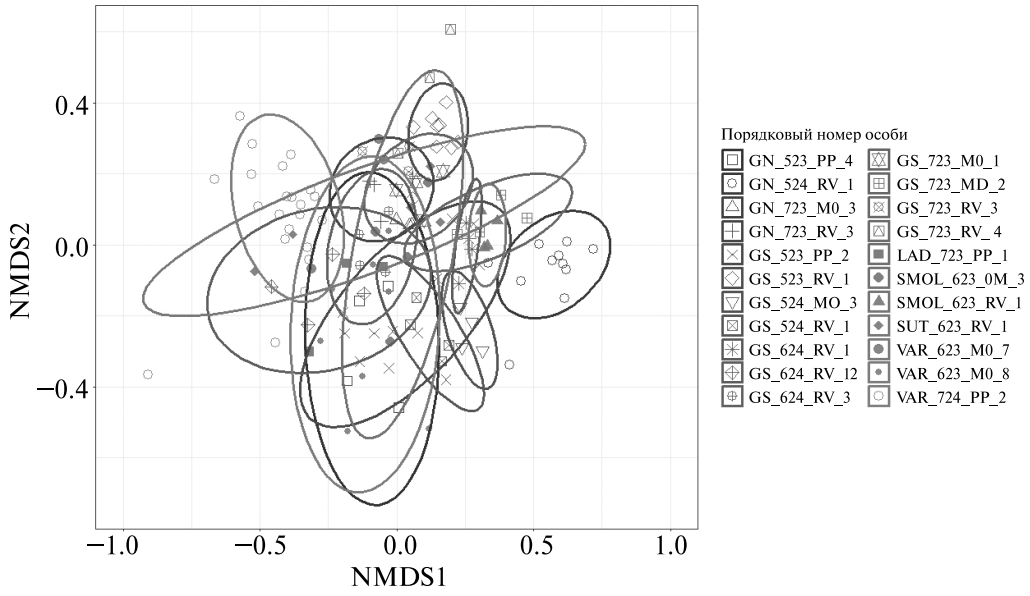


Рис. 8. Визуализация межиндивидуальных различий методом NMDS на основании трех ключевых параметров вибрато (VF1, VDS1 и VDS2) брачного крика перепела (n = 22 особей, N = 126 записей)

Fig. 8. NMDS visualization of inter-individual differences based on three key parameters of vibrato (VF1, VDS1, VDS2) in the mating call of the Common Quail (n = 22, N = 126)

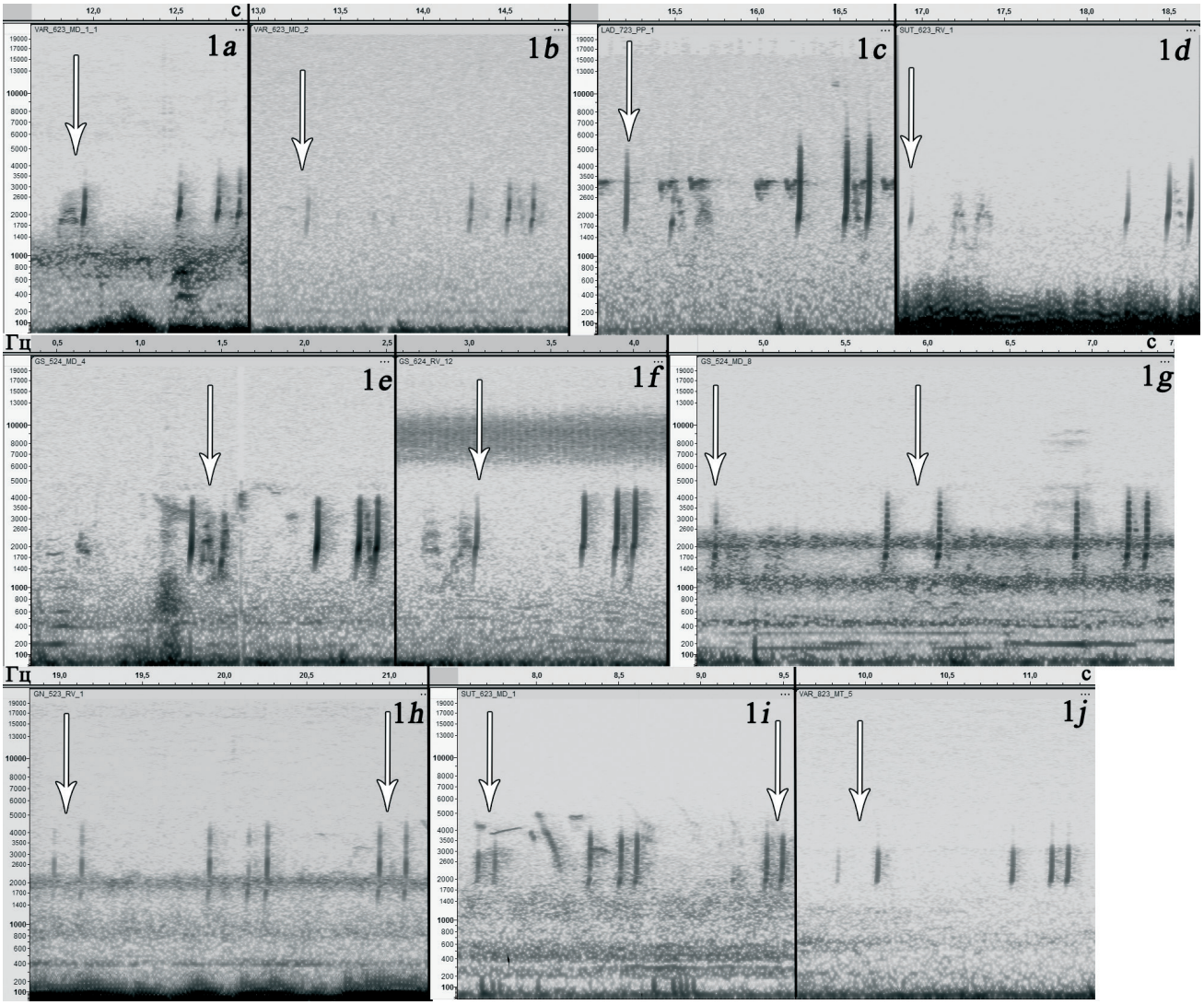


Рис. 9. Сонограммы голосов десяти самцов перепела, имеющих в крике дополнительный одиночный и/или двойной элемент перед или внутри серии триплетов. 1*a*, 1*b* – особи с одиночным нетипичным элементом, дополненным низкочастотной частью, сходной с элементом вибрато; 1*c*, 1*d* – особи с добавочным элементом, расположенным перед вибрато, 1*e* – особь с добавочным элементом, расположенным в начале вибрато, 1*f* – особь с добавочным элементом, расположенным в конце вибрато; 1*g*, 1*h*, 1*i*, 1*j* – особи с двойными добавочными элементами, напоминающими по структуре триплеты с одним отсутствующим элементом

Fig. 9. Sonograms of calls from ten male Common Quail with an extra single or double element inserted before or within the triplet series. 1*a*, 1*b* – individuals with a single atypical element supplemented by a low-frequency part similar to a vibrato element; 1*c*, 1*d* – individuals with an extra element located before the vibrato; 1*e* – individual with an extra element at the beginning of the vibrato; 1*f* – individual with an extra element at the end of the vibrato; 1*g*, 1*h*, 1*i*, 1*j* – individuals with two extra elements resembling triplets with one missing element in structure

присутствовали не только перед чередой триплетов, но и между триплетами.

У шести записанных особей типичная структура триплета была нарушена (рис. 10). Четыре из них имели в триплете дополнительный, четвертый элемент. У двух особей в крике встречались триплеты, состоящие как из трех, так и из четырех элементов. Сравнение продолжительности элементов (DS1, DS2, DS3, DSдоп.) и продолжительности интервалов между элементами (I12, I23, Iдоп.) для четырехэлементных триплетов особей 2*c* и 2*d* (рис. 10, табл. 6) с параметрами трехэлементных показывает, что дополнительный элемент стоит в конце триплета. У другой птицы (рис. 10, табл. 6, 2*a*), с учетом более длительного интервала между первым и вторым элементом, а также нечеткие очертания четвертого элемента, дополнительным также является последний элемент. Напротив,

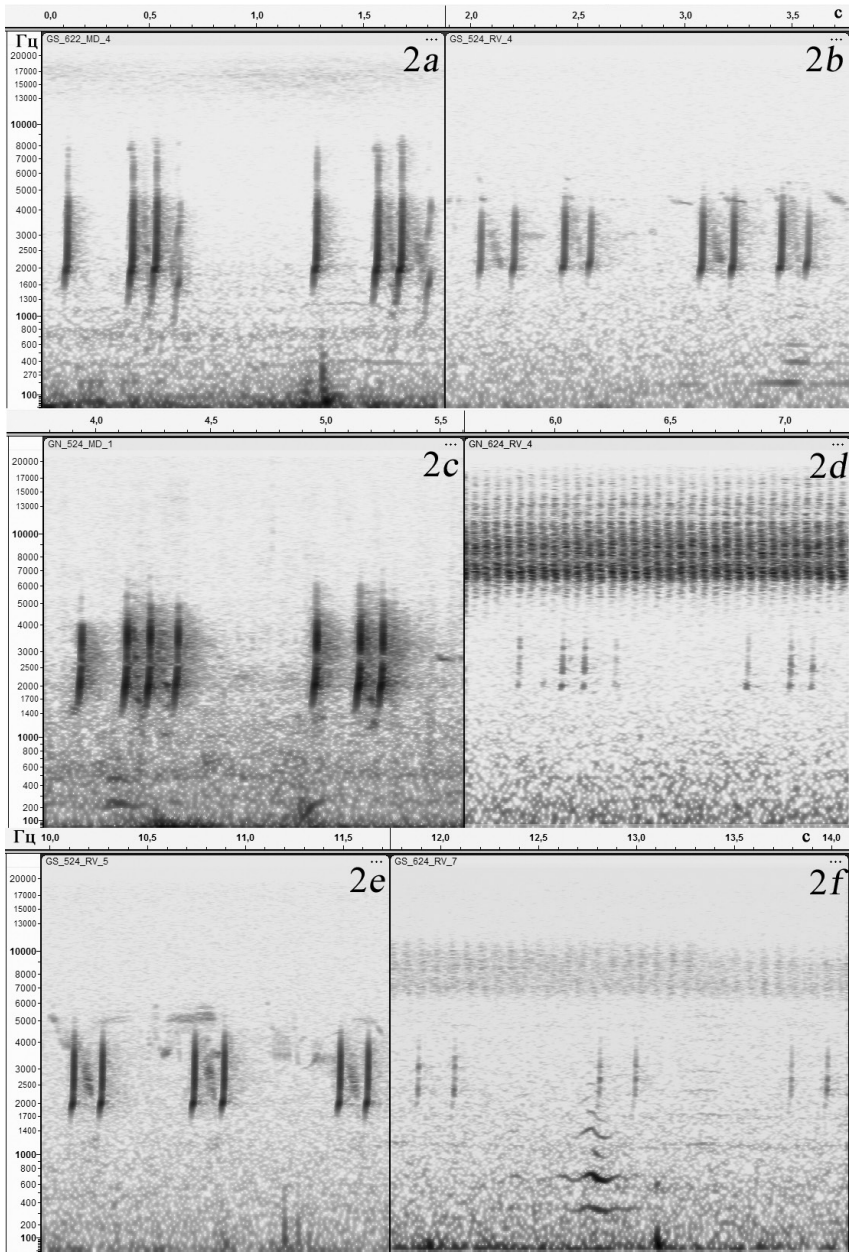


Рис. 10. Сонограммы нетипичных триплетов, состоящих из четырех (иногда трех) и двух элементов, принадлежащих шести самцам перепела. 2*a*, 2*b* – особи с дополнительным четвертым элементом в триплете, 2*c*, 2*d* – особи с триплетами, состоящими из трех и из четырех элементов в одной серии, 2*e*, 2*f* – особи, у которых в триплетах отсутствует один из трех элементов

Fig. 10. Sonograms of atypical triplets consisting of four (sometimes three) and two elements from six male Common Quail. 2*a*, 2*b* – individuals with an additional fourth element in the triplet; 2*c*, 2*d* – individuals with both three- and four-element triplets within the same series; 2*e*, 2*f* – individuals with triplets lacking one of the three elements

у особи 2*b* (рис. 10, табл. 6) наблюдается более продолжительный интервал между вторым и третьим элементами, поэтому, вероятно, дополнительный элемент в данном случае является первым.

У двух особей обнаружено отсутствие одного из трех элементов в триплетах (рис. 10, 2*e*, 2*f*). Продолжительные и равномерные паузы между триплетами с двумя элементами указывают на то, что они являются самостоятельными единицами, а не частями четырехэлементных триплетов (табл. 6). У особи 2*f* (рис. 10) в крике среди череды нетипичных триплетов был записан один триплет с типичной трехэлементной структурой. На основании значений параметров триплетов

Таблица 6. Медианы временных параметров (мс) триплетов с нетипичной структурой, состоящих из четырех и двух элементов, принадлежащих шести самцам перепела

Table 6. Median values of temporal parameters (ms) of triplets with atypical structure (four and two elements) recorded from six male Common Quail

Особь	E	N	TD_3	TD_{ad}	DS1	DS2	DS3	DS4	I12	I23	I34
2*a*	4	16	434.0	570.0	37.5	44.5	40.0	39.5	288.0	114.0	133.0
2*b*	4	15	407.0	552.0	55.0	55.0	57.0	53.0	149.0	229.0	129.0
2*c*	4	10	346.0	516.0	52.5	57.0	51.0	50.0	196.5	103.0	129.0
2*c*	3	12	344.0	–	54.0	56.0	51.0	–	195.5	102.0	–
2*d*	4	6	330.5	453.5	41.5	42.5	41.5	39.0	190.5	98.0	125.5
2*d*	3	9	326.0	–	41.0	42.0	41.0	–	192.0	98.0	–
2*e*	2	15	205.0	–	57.0	59.0	–	–	150.0	–	–
2*f*	2	12	231.0	–	48.0	51.5	–	–	187.0	–	–
2*f*	3	1	362.0	–	47.0	52.0	52.0	–	188.0	136.0	–

Примечания. E – количество элементов в триплете, *N* – количество полученных записей, TD_3 – общая продолжительность триплета с учетом только третьего элемента, TD_{ad} – общая продолжительность триплета с учетом дополнительного элемента, I34 – интервал между точками наибольшей частоты элементов 3 и 4. Для особей 2*c*, 2*d* и 2*f* отдельно указаны значения для триплетов с типичной (три элемента) и нетипичной (два и четыре элемента) структурой, присутствующих в крике.

Notes. E – number of elements in the triplet, N – number of recordings obtained, TD3 – total triplet duration measured including only the 3rd element, TD_{ad} – total triplet duration including the additional (4th) element, I34 – interval between the highest frequency points of the 3rd and 4th elements. For individuals 2*c*, 2*d*, and 2*f*, values are given separately for triplets with typical (three elements) and atypical (two and four elements) structure present in their calls.

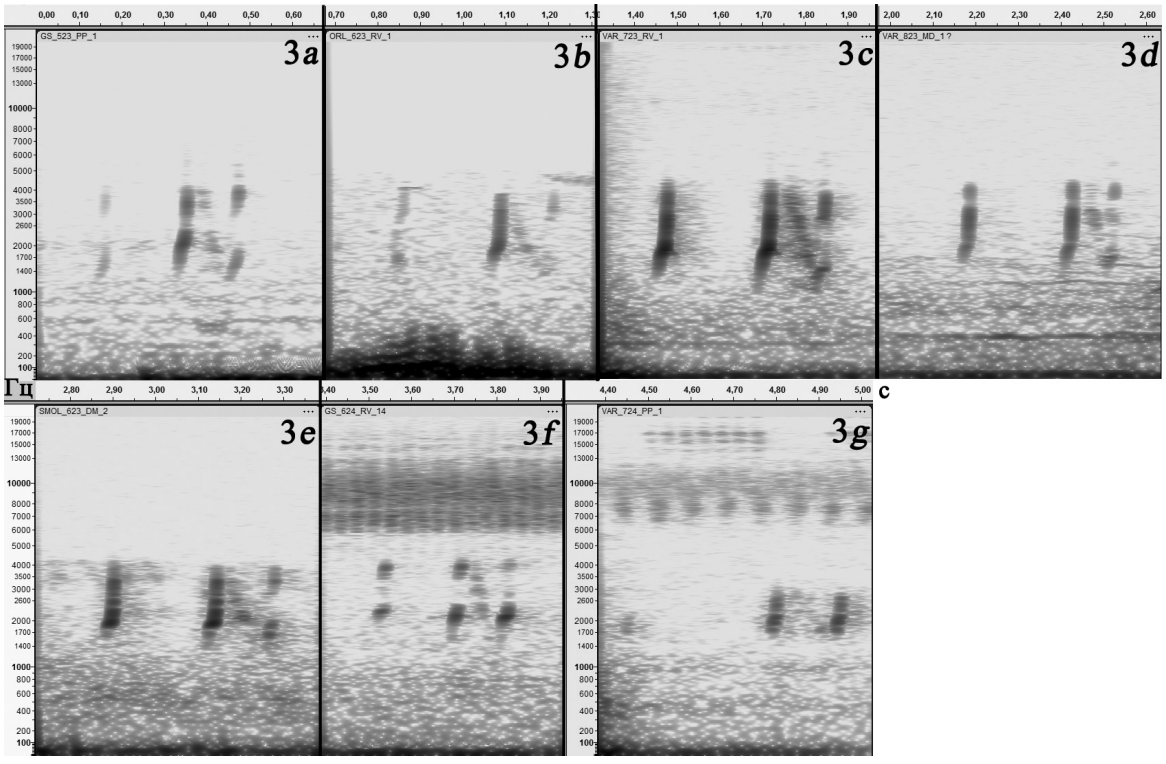


Рис. 11. Сонограммы триплетов семи самцов перепела с отсутствующими верхними, нижними и/или центральными частотами. 3*a*, 3*b*, 3*e*, 3*f* – особи с постоянно отсутствующим диапазоном частот в триплетах, 3*c*, 3*d*, 3*g* – особи с эпизодически отсутствующим диапазоном частот в триплетах

Fig. 11. Sonograms of triplets from seven male Common Quail showing missing upper, lower and/or central frequencies. 3*a*, 3*b*, 3*e*, 3*f* – individuals with consistent absence of a frequency range in their triplets; 3*c*, 3*d*, 3*g* – individuals with occasional absence of a frequency range in their triplets

Таблица 7. Средние значения (± стандартное отклонение) отсутствующих частот (Гц) в элементах триплетов для четырех самцов перепела с постоянно отсутствующим диапазоном частот в триплетах

Table 7. Mean values (± standard deviation) of missing frequencies (Hz) in triplet elements for four male Common Quail with consistent absence of a frequency range in their triplets

Особь (*N* записей)	1 элемент		2 элемент		3 элемент	
	от	до	от	до	от	до
3*a* (9)	2031 ± 39	2521 ± 172	2103 ± 23*	2856 ± 33*	2521 ± 172	2686 ± 68
3*b* (6)	1851 ± 59	2715 ± 61	–	–	1781 ± 186	2549 ± 340
3*e* (13)	–	–	–	–	2161 ± 73	2730 ± 83
3*f* (15)	2422 ± 131	2940 ± 207	2701 ± 128	3260 ± 129	2935 ± 220	3559 ± 185

* – во 2 элементе частоты отсутствовали только в трех записях.

* – frequencies were missing only in three recordings of the 2nd element.

(табл. 6) можно определить, что у этой особи в большинстве случаев отсутствовал последний, третий элемент.

У семи особей в различных элементах триплетов отсутствовали верхние, нижние и/или центральные частоты (рис. 11). У некоторых особей во всех триплетах наблюдалось отсутствие диапазона частот, у части особей лишь единичные триплеты были нетипичными.

В табл. 7 приведены значения диапазонов отсутствующих частот в элементах триплетов для четырех особей, постоянно воспроизводящих нетипичные триплеты. Для двух из них (табл. 7, 3*a* и 3*б*) эти данные были опубликованы ранее (Вечёрко, 2024).

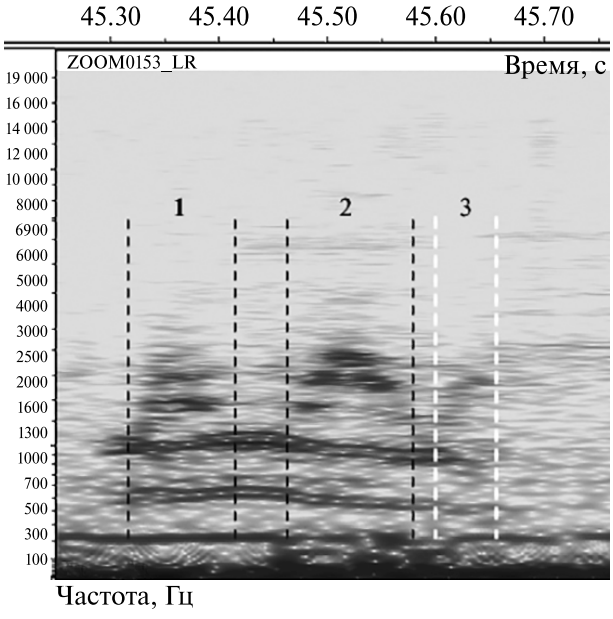


Рис. 12. Сонограмма вибрато перепела, состоящего из трех элементов

Fig. 12. Sonogram of a Common Quail vibrato consisting of three elements

У особи 3*c* (рис. 11, *N* = 15 записей), имеющей как типичные, так и нетипичные триплеты, только в двух триплетах отсутствовали центральные частоты в 3 элементе (от 1729 до 2502 Гц). У особи 3*d* (рис. 11, *N* = 5 записей) в двух триплетах отсутствовали центральные частоты в третьем элементе. У 3*g* (рис. 11, *N* = 21 записей) три триплета были без верхних частот.

У всех семи птиц отсутствующие частоты наблюдались в третьем элементе триплета, другие элементы были менее изменчивы в частотном плане.

Для вибрато зафиксирована трехэлементная структура вместо двухэлементной у одной из записанных особей (рис. 12).

ОБСУЖДЕНИЕ

Перепел занимает широкий ареал, при этом географическая изменчивость вокализации вида недостаточно изучена. Английские исследователи (Collins, Goldsmith, 1998), со ссылкой на более раннюю работу Моро (Moreau, 1951), сообщали о высокой стереотипности и отсутствии географической изменчивости в брачном крике перепела, однако в первоисточнике, на который ссылается Моро, никаких сведений по этому поводу приведено не было.

Полученные нами значения параметров вибрато и триплетов согласуются с данными из Франции 90-х годов прошлого века (Guyomarc'h, Guyomarc'h, 1996; Guyomarc'h et al., 1998). В более ранней работе французских ученых (Guyomarc'h, Guyomarc'h, 1996) указана общая продолжительность триплета 350–500 мс и диапазон частот его элементов от 800 до 4500 Гц, а также общая продолжительности вибрато 290–390 мс, что совпадает с нашими данными (табл. 1, 5). Позднее была опубликована статья, содержащая большинство значений параметров триплетов перепела (Guyomarc'h et al., 1998). Результаты наших исследований подтвердили имеющиеся данные и дополнили

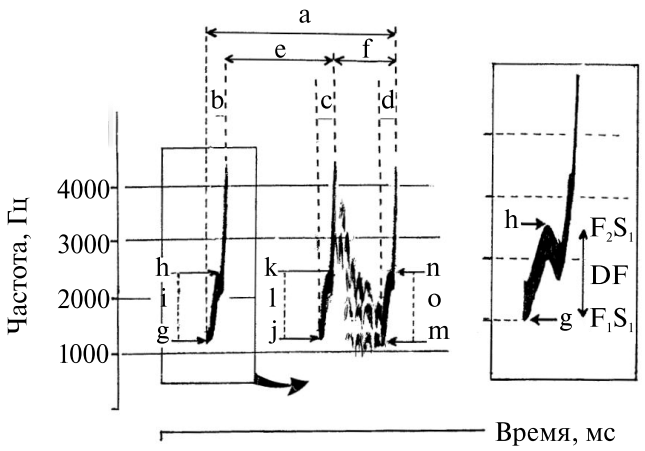


Рис. 13. Методика измерения параметров триплета согласно Гийомарк и др. (Guyomarc'h et al., 1998). b – продолжительность первого элемента, c – продолжительность второго элемента, d – продолжительность третьего элемента

Fig. 13. Measurement scheme of the triplet parameters according to Guyomarc'h et al., 1998. b – duration of the first element; c – duration of the second element; d – duration of the third element

их – полученные в настоящей работе значения параметров имеют более широкий диапазон, чем приведенные ранее (Guyomarc'h et al., 1998). Различия наблюдаются лишь в минимальной продолжительности всех трех элементов триплета (DS1, DS2, DS3) – минимальные значения параметров в работе Гийомарк с соавторами (Guyomarc'h et al., 1998) была меньшей (на 4.6–5.2 мс), а максимальные значения в литературных данных были близки к минимальным в нашем исследовании. Это может быть связано с различными способами измерения продолжительности элементов (рис. 2, параметры DS1, DS2, DS3 и рис. 13, параметры b, c, d) (Guyomarc'h et al., 1998).

Сравнение наших данных по вариабельности триплетов и вибрато с данными из Англии и более поздними данными из Франции не могло быть проведено ввиду методических различий в сборе и анализе материала. Английские исследователи (Collins, Goldsmith, 1998) измеряли основной звук вместе с последующей реверберацией, что применимо только для сравнения записей, сделанных в одних и тех же условиях. В более современной работе французского исследователя Дереньокур (Derégnaucourt, 2010) также приведены параметры брачного крика вида, однако автор использует другие способы разделения вибрато и триплета на отдельные акустические структуры, Автор сделал акцент на изучение вариабельности голосов гибридов обыкновенного перепела и японского перепела и использовал другой подход для измерения параметров.

Наличие индивидуальных различий в брачных криках перепела были доказаны ранее, однако исследования проводились на небольшом количестве (6–7) особей (Guyomarc'h et al., 1998; Collins, Goldsmith, 1998). Согласно нашим исследованиям записей голосов более 120 особей, межиндивидуальные различия триплетов, составляющих крик самцов, значительно преобладают над внутрииндивидуальными. Это позволяет использовать записи голосов как инструмент для индивидуального дистанционного распознавания, которое может быть эффективным методом для изучения миграций, локальных перемещений, поведения и мониторинга вида.

Выявление параметров, которые вносят наибольший вклад в индивидуальные различия голосов самцов перепела, необходимо для уменьшения трудозатрат при обработке полевых данных. В ходе нашего исследования впервые было обнаружено, что существуют статистически значимые различия между первыми и последующими триплетами у одной и той же особи, в связи с этим анализ параметров был проведен отдельно для обеих групп триплетов. В работе французских исследователей Гийомарк и др. (Guyomarc'h et al., 1998) триплеты проанализированы вне зависимости от их очередности в крике и для индивидуального распознавания самцов обыкновенного перепела в качестве ключевых приведены 3 параметра: интервал между 1 и 2 элементом, интервал между 2 и 3 элементом, частота точки перегиба 3 элемента. Полученный нами результат для последующих триплетов подтвердил наибольший вклад этих временных параметров в индивидуальное распознавание особей по голосам, а среди частотных параметров показана значимость частоты точки перегиба 2 элемента, значение которой сильно коррелирует с частотой точки перегиба 3 элемента ($r = 0.87$), но вносит больший вклад в межиндивидуальные различия, чем частота точки перегиба 3 элемента.

Параметры первых триплетов (общая продолжительность триплета, интервал между 2 и 3 элементами, продолжительность 1 элемента) также различаются у разных особей и могут быть использованы как дополнительный критерий для идентификации. Недостаток в использовании первых триплетов – при работе в полевых условиях при длительных паузах между криками самцов нередко запись крика осуществляется с перерывом и не с самого начала, что приводит к потере информации.

У некоторых особей диапазоны значений параметров сильно перекрываются, поэтому индивидуальное мечение самцов перепелов по параметрам

триплетов может быть затруднено. Полное перекрывание кластеров может объясняться тем, что это одна и та же особь, записанная в разное время, либо родством этих особей (Guyomarc'h et al., 1998), либо высоким уровнем сходства различных особей. Поэтому необходимо применять дополнительные способы идентификации.

Для вибрато также характерны индивидуальные различия, позволяющие идентифицировать особей, на что указывают литературные данные и результаты нашего исследования. В данной работе в качестве основных параметров для индивидуального распознавания приняты продолжительность 1 элемента, продолжительность 2 элемента, максимальная частота вибрато. В полевых условиях запись вибрато можно сделать только на близком расстоянии от птицы (менее 200 м), самцы не всегда воспроизводят эту часть крика, причем в одном крике, как правило, присутствует всего 1–2 вибрато. Учитывая эти особенности, а также возможность сильного перекрывания диапазонов значений параметров, вибрато можно использовать только как дополнительный, а не основной критерий распознавания.

С практической точки зрения триплеты представляют наибольшую ценность для бесконтактного распознавания самцов перепела, благодаря их высокой индивидуальности ($R^2 = 0.818$) и хорошей слышимости (до 1 км, для записи – не более 500 м). Вибрато, несмотря на доказанную индивидуальность ($R^2 = 0.743$), слабо кластеризуется по особям и имеет ограниченное применение, однако может служить дополнительным подтверждающим критерием.

Возникновение нетипичных криков остается неизученным вопросом. Обнаруженные на юге Беларуси 2 птицы, имеющие 4 элемента в триплете, ранее были отнесены к возможным гибридам с японским перепелом (Вечёрко, 2024). Однако к этим данным добавились еще 2 другие птицы с похожей структурой триплета, а также 2 птицы с триплетами, состоящими из двух элементов. Все эти особи записаны в различные годы в пределах одной площадки (Столинский район, Брестская область) размером 10 км^2. Учитывая генетическую основу формирования вокализации у перепела, можно предположить, что именно в этом месте генетически закрепилась измененная структура крика.

Дополнительный элемент в крике между вибрато и триплетами встречался у перепелов в различных частях Беларуси. Данная особенность упоминалась в литературе ранее (Derégnaucourt, 2010), причины ее появления не описаны. Для гибридов обыкновенного перепела и домашнего японского перепела, которые воспроизводят сходные с одним из родительских видов брачные крики или различные комбинации из родительских криков, также отмечено появление дополнительных элементов, как отличающихся по структуре от основных частей криков, так и похожих на элемент триплета (Derégnaucourt, 2010). Кроме того, у самцов обыкновенного перепела в крике иногда отмечается появление нетипичных элементов, являющихся промежуточными по структуре между вибрато и триплетами.

Отсутствие частот в элементах триплетов записанных нами особей может объясняться физическим состоянием или возрастом птицы. В исследовании гибридов обыкновенного перепела и домашнего японского перепела отмечена изменчивость структуры брачного крика гибридов и его частей на протяжении года (Derégnaucourt, 2010). Также известно, что у содержащихся в неволе молодых особей японского перепела средняя частота криков (Гц) увеличивается с возрастом (Derégnaucourt et al., 2009). Влияние физического (в т.ч. гормонального) состояния тела на частотные показатели криков были обнаружены у серой куропатки (Beani, Dessi-Fulgheri, 1995) и глухаря (Jordi et al., 2024). Эти данные позволяют предположить сходную природу возникновения особенностей частотных характеристик триплетов у перепела, однако для точных выводов нужны дополнительные исследования.

В наших исследованиях отмечена одна особь с вибрато, состоящим из трех элементов вместо двух (рис. 13). Согласно литературным данным, вибрато изредка может состоять из трех элементов (Guyomarc'h, Guyomarc'h, 1996; Guyomarch, 1998; Derégnaucourt, 2010).

Наличие описанных выше структурных отклонений в брачном крике перепела может быть связано с гибридизацией обыкновенного перепела с японским перепелом (Derégnaucourt, 2010). Несмотря на то, что молекулярно-генетический анализ митохондриальной ДНК 20 диких особей перепела из Беларуси не выявил присутствия японского перепела или его гибридов в дикой популяции вида (Вечёрко и др., 2023), вопрос гибридизации перепела на территории восточной Европы остается недостаточно изученным.

Исходя из полученных нами результатов и опыта их практического использования, для индивидуального распознавания самцов перепела по голосам на одной и той же площадке в течение гнездового сезона предлагается следующая методика.

Запись брачного крика самцов осуществляется на закате или восходе солнца в безветренную погоду на расстоянии не более 400 м до поющей птицы с фиксацией географических координат точки записи, азимута и примерного расстояния

до источника звука, для получения записи первой части крика (вибрато) – на расстоянии не более 200 м. Для более надежной идентификации необходимо получить не менее 10 записей крика для каждой особи.

Анализ сонограмм производится в специализированных акустических программах. В качестве индивидуальных характеристик используются параметры первой (вибрато) и второй (триплет) частей крика.

При этом должны быть измерены следующие параметры:

1) для вибрато – продолжительность первого элемента, продолжительность второго элемента, максимальная частота вибрато;

2) для первых триплетов (с которых начинается череда триплетов) – общая продолжительность первого триплета, временной интервал между точками наибольшей частоты второго и третьего элементов, продолжительность первого элемента;

3) для последующих триплетов (всех, кроме первых) – временной интервал между точками наибольшей частоты первого и второго элементов, интервал между точками наибольшей частоты второго и третьего элементов, частота точки перегиба второго элемента.

Первичный анализ проводится на основании параметров последующих триплетов, наиболее сходные пары особей проверяются с помощью анализа параметров первых триплетов. В качестве дополнительного фактора для идентификации используются параметры вибрато при их наличии. При анализе также должны учитываться нетипичные структуры в крике, являющиеся индивидуальными маркерами.

Рекомендуется проведение иерархического кластерного анализа по медианным значениям параметров триплетов и вибрато для определения сходных по голосам пар особей. Для подтверждения совпадения двух особей из различных групп проводится сравнительный анализ с учетом всей совокупности данных, имеющихся для этих особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, согласно результатам исследований, структура и основные параметры брачного крика самцов перепела с территории Беларуси соответствуют описанным ранее для особей с территории Франции. Впервые было установлено, что параметры первых триплетов крика статистически значимо отличаются от параметров последующих, но коррелируют с ними, отражая согласованную индивидуальную изменчивость. Определены основные временные и частотные параметры крика, позволяющие идентифицировать отдельных самцов. Предложена методика индивидуального распознавания самцов перепела по голосам на одной и той же площадке в течение гнездового сезона, которую можно применять для учета численности и изучения поведения вида. Также были выявлены и описаны случаи структурных отклонений в крике самцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вечёрко Р.В.* К вопросу о наличии гибридов обыкновенного (*Coturnix coturnix*) и японского перепела (*Coturnix japonica*) в дикой популяции перепела на территории Беларуси // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5. Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. 2024. № 2. С. 33–40.
2. *Вечёрко Р.В., Шапабаева А.А., Дмитренок М.Г.* и др. Оценка современного состояния популяции перепела (*Coturnix coturnix*) на территории Беларуси // Зоологические исследования в Казахстане в XXI веке: итоги, проблемы и перспективы. Сборник статей международной научной конференции, посвященной 90-летию Института зоологии Республики Казахстан (Алматы, 13–16 апреля 2023 г.) / Отв. ред.: Р.В. Ященко. 2023. Алматы. С. 625–629.
3. *Карташев Н.Н.* Род перепелы // Птицы Советского Союза. Отряд куриные. Отряд гусеобразные. Т. 4. М.: Советская наука, 1952. С. 133–148.
4. *Свиридова Е.А., Поваринцев А.И.* Биоакустика в орнитологических исследованиях // Актуальные вопросы аграрной науки. 2016. Вып. 18. С. 20–31.
5. *Панов Е.Н., Опаев А.С.* Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных) // Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. 2011. № 1. С. 1–31.
6. *Beani L., Dessi-Fulgheri F.* Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural male traits // Animal Behaviour. 1995. Vol. 49. P. 347–356.
7. *Burton N.H.K., Kahounova H., Walker J.R.* et al. Individual acoustic monitoring and colour-ringing yield comparable estimates of male annual survival in a migratory songbird, but differ in breeding season detectability // Ibis. Early View. 2026. https://doi.org/10.1111/ibi.70069
8. *Collins S.A., Goldsmith A.R.* Individual and species differences in Quail calls (*Coturnix c. japonica*, *C. c. coturnix* and a Hybrid) // Ethology. 1998. Vol. 104. P. 977–990.

9. *Derégnaucourt S.* Interspecific hybridization as a tool to understand vocal divergence: the example of crowing in Quail (Genus *Coturnix*) // PLOS ONE. 2010. Vol. 5. Iss. 2. P. e9451. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009451
10. *Derégnaucourt S., Saar S., Gahr M.* Dynamics of crowing development in the domestic Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*) // Proceedings of the Royal Society B. 2009. Vol. 276. P. 2153–2162. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0016
11. *Gilbert G., McGregor P.K., Tyler G.* Vocal individuality as a census tool: practical considerations illustrated by a study of two rare species // Journal of Field Ornithology. 1994. Vol. 65. Iss. 3. P. 335–348.
12. *Grava T., Mathevon N., Place E. et al.* Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo* // Ibis. 2008. Vol. 150. P. 279–287. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00776.x
13. *Guyomarc'h J.C., Aupiais A., Guyomarc'h C.* Individual differences in the long-distance vocalizations used during pair bonding in European Quail // Ethology Ecology and Evolution. 1998. Vol. 10. P. 333–346.
14. *Guyomarc'h J.C., Guyomarc'h C.* Vocal communication in European Quail; Comparison with Japanese Quail // Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série III, Sciences de la vie. 1996. Vol. 319. P. 827–834.
15. *Guyomarc'h J.C., Hemon Y.A., Guyomarc'h C. et al.* Le mode de dispersion des males de caille des bles *Coturnix c. coturnix* en phase de reproduction // Comptes Rendus de l'Academie des Sciences. Serie 3, Sciences de la Vie. 1984. T. 299. № 19. P. 805–808.
16. *Hambálková L., Policht R., Horák J. et al.* Acoustic individuality in the hissing calls of the male black grouse (*Lyrurus tetrix*) // PeerJ. 2021. Vol. 9. e11837. https://doi.org/10.7717/peerj.11837
17. *Herrmann M., Dassow A.* Wachtel *Coturnix coturnix* // Naturschutz in der Agrarlandschaft. Ergebnisse des Schorfheide-Chorin-Projektes. hg M. Flade et al. Wiebelsheim, 2003. P. 71–74.
18. *Jordi O., Puig X., Farina A. et al.* Vocal individuality of male Western Capercaillie *Tetrao urogallus* calls, an ambisonic bio-acoustic approach // Bird Study. 2024. Vol. 72. Iss. 2. P. 1–11. https://doi.org/10.1080/00063657.2024.2442777
19. *Knight E., Rhinehart T., de Zwaan D. et al.* Individual identification in acoustic recordings // Trends in Ecology & Evolution. 2024. Vol. 39. Iss. 10. P. 947–960.
20. *Kroodsma D.E., Miller E.H.* Acoustic Communication in Birds, Vol. 2: Song Learning and Its Consequences. NY: Academic Press, 1982. 390 pp.
21. *Marin-Cudraz T., Muffat-Joly B., Novoa C. et al.* Acoustic monitoring of rock ptarmigan: a multi-year comparison with point-count protocol // Ecological Indicators. 2025. Vol. 101. P. 710–719. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.071
22. *Martins F.C., Segurado P., Marques J.T.* Acoustic detection and occupancy models: A systematic review with insights for future monitoring programs // Ecological Indicators. 2025. Vol. 179. P. 1–11. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.114081
23. *Moreau R.E.* The British status of the quail and some problems of its biology // British Birds. 1951. Vol. 44. № 8. P. 257–276.
24. *Moreau R.E., Wayre P.* On the palearctic quail // Ardea. 1968. Vol. 56. P. 209–226.
25. *Mulhauser B., Zimmermann J.-L.* Recognition of male Hazel Grouse *Bonasa bonasia* by their song // Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles. 2003. Vol. 126. No. 2. P. 107–119.
26. *Nowicki S., Searcy W.A.* The evolution of vocal learning // Current Opinion in Neurobiology. 2014. Vol. 28. P. 48–53. https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.06.007
27. *Odom K.J., Slaght J.C., Gutiérrez R.* Distinctiveness in the territorial calls of great horned owls within and among years // Journal of Raptor Research. 2013. Vol. 47. Iss. 1. P. 21–30. https://doi.org/10.3356/JRR-12-11.1
28. *Puigcerver M., Gallego S., Rodriguez-Teijeiro J.D. et al.* Survival and mean life span of the quail Coturnix c. coturnix // Bird Study. 1992. Vol. 39. Iss. 2. P. 120–123.
29. *Puigcerver M., Sardà-Palomera F., Rodríguez-Teijeiro J.D.* Codorniz Común – *Coturnix coturnix* // Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 2022. Available from: http://www.vertebradosibericos.org/aves/cotcot.html (accessed January 2026). https://doi.org/10.20350/digitalCSIC/14625
30. R Core Team. R: A language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2025. Available from: https://www.R-project.org/ (accessed December 2025).
31. *Shen X., Xu J., Zhang Q. et al.* Automated bird sound recognition in ecology: A methodological review and application framework // Avian Research. 2026. Vol. 17. Iss. 3. 100368. https://doi.org/10.1016/j.avrs.2026.100368
32. *Terry A.M.R., Peake T.M., McGregor P.K.* The role of vocal individuality in conservation // Frontiers in Zoology. 2005. Vol. 2. P. 1–16. https://doi.org/10.1186/1742-9994-2-10
33. *Vögeli M., Laiolo P., Serrano D. et al.* Who are we sampling? Apparent survival differs between methods in a secretive species // Oikos. 2008. Vol. 117. Iss. 12. P. 1816–1823. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17225.x

REFERENCES

1. Viacorka R.V. To the question of the presence of hybridization between Common Quail (*Coturnix coturnix*) and Japanese Quail (*Coturnix japonica*) in the wild Quail population in Belarus. *Vesnik of Brest University. Series 5. Biology. Sciences about earth*. 2024. No. 2. Pp. 33–40. (In Russ.)
2. Viacorka R.V., Shapabaeva A.A., Dmitrenok M.G. et al. Assessment of the current state of the Common Quail (*Coturnix coturnix*) population in Belarus. *Zoological research in Kazakhstan in the XXI century: results, problems and prospects. Collection of articles of the International Scientific Conference dedicated to the 90th anniversary of the Institute of Zoology of the Republic of Kazakhstan (Almaty, 13-16th April 2023)*. Editor-in-Chief: R.V. Jashenko. 2023. Almaty. Pp. 625–629. (In Russ.)
3. Kartashev N.N. Genus Quail. *Birds of the Soviet Union. Order Galliformes. Order Anseriformes*. 1952. Vol. 4. M.: Sovetskaya nauka. Pp. 133–148. (In Russ.)
4. Sviridova E.A., Povarintsev A.I. Bioacoustics in ornithological studies. *Actual issues of agrarian science*. 2016. Iss. 18. Pp. 20–31. (In Russ.)
5. Panov E.N., Opaev A.S. Acoustic behaviour in birds: structure, function, evolution (particular families are taken as an example). *Etologiya i zoopsikhologiya*. 2011. No. 1. Pp. 1–31. (In Russ.)
6. Beani L., Dessi-Fulgheri F. Mate choice in the grey partridge, Perdix perdix: role of physical and behavioural male traits. *Animal Behaviour*. 1995. Vol. 49. Pp. 347–356.
7. Burton N.H.K., Kahounova H., Walker J.R. et al. Individual acoustic monitoring and colour-ringing yield comparable estimates of male annual survival in a migratory songbird, but differ in breeding season detectability. *Ibis*. Early View. 2026. https://doi.org/10.1111/ibi.70069
8. Collins S.A., Goldsmith A.R. Individual and Species Differences in Quail Calls (*Coturnix c. japonica*, *C. c. coturnix* and a Hybrid). *Ethology*. 1998. Vol. 104. Pp. 977–990.
9. Derégnaucourt S. Interspecific Hybridization as a Tool to Understand Vocal Divergence: The Example of Crowing in Quail (Genus *Coturnix*). *PLOS ONE*. 2010. Vol. 5. Iss. 2. Pp. 1–13. e9451. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009451
10. Derégnaucourt S., Saar S., Gahr M. Dynamics of crowing development in the domestic Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Proceedings of the Royal Society B*. 2009. Vol. 276. Pp. 2153–2162. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0016
11. Gilbert G., McGregor P.K., Tyler G. Vocal Individuality as a Census Tool: Practical Considerations Illustrated by a Study of Two Rare Species. *Journal of Field Ornithology*. 1994. Vol. 65. Iss. 3. Article 6. Pp. 335–348.
12. Grava T., Mathevon N., Place E., Balluet P. Individual acoustic monitoring of the European Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ibis*. 2008. Vol. 150. Pp. 279–287. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00776.x
13. Guyomarc'h J.C., Aupiais A., Guyomarc'h C. Individual differences in the long-distance vocalizations used during pair bonding in European quail. *Ethology Ecology and Evolution*. 1998. Vol. 10. Pp. 333–346.
14. Guyomarc'h J.C., Guyomarc'h C. Vocal communication in European quail; Comparison with Japanese quail. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série III, Sciences de la vie*. 1996. Vol. 319. Pp. 827–834.
15. Guyomarc'h J.C., Hemon Y.A., Guyomarc'h C. et. al. The mode of dispersal of male quail *Coturnix c. coturnix* during the breeding season. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences. Serie 3, Sciences de la Vie*. 1984. Vol. 299. No. 19. Pp. 805–808.
16. Hambálková L., Policht R., Horák J. et al. Acoustic individuality in the hissing calls of the male black grouse (*Lyrurus tetrix*). *PeerJ*. 2021. Vol. 9. e11837. https://doi.org/10.7717/peerj.11837
17. Herrmann M., Dassow A. Quail *Coturnix coturnix*. *Nature conservation in agricultural landscapes. Results of the Schorfheide-Chorin project*. hg M. Flade et al. Wiebelsheim. 2003. Pp. 71–74.
18. Jordi O., Puig X., Farina A. et al. Vocal individuality of male Western Capercaillie Tetrao urogallus calls, an ambisonic bio-acoustic approach. *Bird Study*. 2024. Vol. 72. Iss. 2. Pp. 1–11. https://doi.org/10.1080/00063657.2024.2442777
19. Knight E., Rhinehart T., de Zwaan D. et al. Individual identification in acoustic recordings. *Trends in Ecology & Evolution*. 2024. Vol. 39. Iss. 10. Pp. 947–960.
20. Kroodsma D.E., Miller E.H. *Acoustic Communication in Birds, Vol. 2: Song Learning and Its Consequences*. NY: Academic Press, 1982. 390 pp.
21. Marin-Cudraz T., Muffat-Joly B., Novoa C. et al. Acoustic monitoring of rock ptarmigan: a multi-year comparison with point-count protocol. *Ecological Indicators*. 2025. Vol. 101. Pp. 710–719. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.01.071
22. Martins F.C., Segurado P., Marques J.T. Acoustic detection and occupancy models: A systematic review with insights for future monitoring programs. *Ecological Indicators*. 2025. Vol. 179. Pp. 1–11. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2025.114081
23. Moreau R.E. The British status of the quail and some problems of its biology. *British Birds*. 1951. Vol. 44. No. 8. Pp. 257–276.
24. Moreau R.E., Wayre P. On the palearctic quail. *Ardea*. 1968. Vol. 56. Pp. 209–226.

25. Mulhauser B., Zimmermann J.-L. Recognition of male Hazel Grouse Bonasa bonasia by their song. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles*. 2003. Vol. 126. No. 2. Pp. 107–119.
26. Nowicki S., Searcy W.A. The evolution of vocal learning. *Current Opinion in Neurobiology*. 2014. Vol. 28. Pp. 48–53. https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.06.007
27. Odom K.J., Slaght J.C., Gutiérrez R. Distinctiveness in the Territorial Calls of Great Horned Owls within and among Years. *Journal of Raptor Research*. 2013. Vol. 47. Iss. 1. Pp. 21–30. https://doi.org/10.3356/JRR-12-11.1
28. Puigcerver M., Gallego S., Rodriguez-Teijeiro J.D. et. al. Survival and mean life span of the quail *Coturnix c. coturnix*. *Bird Study*. 1992. Vol. 39. Iss. 2. Pp. 120–123.
29. Puigcerver M., Sardà-Palomera F., Rodríguez-Teijeiro J.D. Common Quail – *Coturnix coturnix*. *Virtual Encyclopedia of Spanish Vertebrates*. National Museum of Natural Sciences, Madrid. 2022. Available from: http://www.vertebradosibericos.org/aves/cotcot.html (accessed January 2026). https://doi.org/10.20350/digitalCSIC/14625
30. R Core Team. R: A language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2025. Available from: https://www.R-project.org/ (accessed December 2025).
31. Shen X., Xu J., Zhang Q. et al. Automated bird sound recognition in ecology: A methodological review and application framework. *Avian Research*. 2026. Vol. 17. Iss. 3. 100368. https://doi.org/10.1016/j.avrs.2026.100368
32. Terry A.M.R., Peake T.M., McGregor P.K. The role of vocal individuality in conservation. *Frontiers in Zoology*. 2005. Vol. 2. P. 1–16. https://doi.org/10.1186/1742-9994-2-10
33. Vögeli M., Laiolo P., Serrano D. et al. Who are we sampling? Apparent survival differs between methods in a secretive species. *Oikos*. 2008. Vol. 117. Iss. 12. Pp. 1816–1823. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17225.x

Сведения об авторах

Ружана Валентиновна Вечёрко — младший научный сотрудник лаборатории орнитологии, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь
e-mail: ruzana.via@yahoo.com
https://orcid.org/0009-0008-1977-5259

Марина Григорьевна Дмитренок — канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории орнитологии, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь
e-mail: marinabittern@rambler.ru
https://orcid.org/0000-0001-6895-2604

Павел Александрович Пакуль — старший научный сотрудник лаборатории орнитологии, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь
e-mail: pakul_pa@biobel.by
https://orcid.org/0000-0003-2673-4048

About the authors

Ruzana V. Viacorka — Junior Researcher of the Ornithology laboratory, Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
e-mail: ruzana.via@yahoo.com
https://orcid.org/0009-0008-1977-5259

Marina G. Dmitrenok — PhD in Biology, Associate Professor, Leading Researcher of the Ornithology laboratory, Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
e-mail: marinabittern@rambler.ru
https://orcid.org/0000-0001-6895-2604

Pavel A. Pakul — Senior Researcher of the Ornithology laboratory, Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
e-mail: pakul_pa@biobel.by
https://orcid.org/0000-0003-2673-4048

Поступила в редакцию 25.04.26
После доработки 18.07.26
Принята к публикации 27.07.26

Received April 25, 26
Revised July 18, 26
Accepted July 27, 26

УДК 598.2.9 (571.64)
DOI: 10.7868/S3034545626080061 Оригинальная статья

Пространственная организация фауны и населения птиц северной части Большой Курильской гряды

П.А. Смирнов[1, *], Я.А. Редькин[1], Е.А. Коблик[1], А.А. Романов[2], Е.Н. Барканова[3], А.Н. Каландадзе[1]

[1]*Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация*

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

[3]*Село Горное, Курильский район, Сахалинская область, Российская Федерация*

**e-mail: dryocopus@rambler.ru*

Аннотация. Проанализированы авифауна и эколого-географическая структура населения птиц северной части Большой Курильской гряды. Использован метод маршрутного учета на трансектах неограниченной ширины. Авифауна региона, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей, объединяет экологические группы морских и сухопутных, в т.ч. горных видов (n = 9). Зоогеографическая оригинальность авифауны обусловлена сочетанием элементов арктического, сибирского, пацифического, дальневосточного островного фаунистических комплексов, сибирско-американских и широкораспространенных видов. Морские местообитания населяют 62 вида, сухопутные местообитания – 43, при плотности населения соответственно 223–582, 199–497 особей/км². С высотой сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие большинства видов. В населении сухопутных местообитаний в числе доминантов или субдоминантов представлены гольцовый конек, золотистый дрозд, соловей-красношейка, охотский сверчок, пеночка-таловка, щур. В населении океанической акватории численно доминируют 8 видов: в ее прибрежной части – каменушка, тонкоклювый буревестник, краснолицый баклан, тихоокеанская чайка, тихоокеанский чистик, а на значительном удалении от берега – глупыш, тонкоклювая кайра, топорок.

Ключевые слова: авифауна, население птиц, видовое разнообразие, распространение, высотные пояса, океан, Курильские острова

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова при поддержке Программы развития МГУ (П. 1220). Работа выполнена в рамках проекта: Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия (госбюджет, раздел 0110, номер 18-1-21, номер ЦИТИС 121032300105-0).

Благодарности. Мы выражаем благодарность руководству экспедиционного центра Министерства обороны РФ и Русского географического общества, предоставившему нам возможность участвовать в комплексной экспедиции «Восточный бастион – Курильская гряда».

Соблюдение этических стандартов. Авторы проводили дистанционные небеспокоящие наблюдения, соответствующие требованиям соблюдения этических стандартов. Соблюдение этических стандартов подтверждено соответствующей комиссией в рамках заседания кафедры биогеографии географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Выписка из протокола заседания № 477 от 16.12.2025.

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

Вклад авторов. Концепция обзорной статьи – СПА, РАА; сбор и обработка полевого материала – СПА, РЯА, КЕА, РАА, БЕН, КАН; анализ данных литературы – СПА, РАА; написание рукописи – СПА, РАА; редактирование – СПА, РЯА, РАА, КЕА; работа со списком литературы и таблицами – СПА, РЯА, РАА, КЕА.

© Смирнов П.А., Редькин Я.А., Коблик Е.А., Романов А.А., Барканова Е.Н., Каландадзе А.Н., 2026

Ссылка для цитирования: Смирнов П.А., Редькин Я.А., Коблик Е.А., Романов А.А., Барканова Е.Н., Калландадзе А.Н. Пространственная организация фауны и населения птиц северной части Большой Курильской гряды // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 8. С. 87–102. https://doi.org/10.7868/S3034545626080061

DOI: 10.7868/S3034545626080061 Original Article

Spatial Organization of Bird Fauna and Communities in the Northern Part of the Great Kuril Ridge

P.A. Smirnov[1, *], Ya.A. Red'kin[1], E.A. Koblik[1], A.A. Romanov[2], E.N. Barkanova[3], A.N. Kalandadze[1]

[1]*Zoological Museum of Moscow State University, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

[2]*Faculty of Geography, Biogeography Department, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

[3]*Gornoe Village, Kurilskii District, Sakhalin Oblast, Russian Federation*

**e-mail: dryocopus@rambler.ru*

Abstract. The ecological and geographical structures of bird communities in the northern part of the Greater Kuril Ridge were analyzed. A route census method was used for transects of unlimited width. The avifauna of the region, formed within a system of general zonal landscape and altitudinal belt patterns, unites ecological groups of marine and terrestrial species, including mountain species ($n = 9$). The zoogeographic originality of the avifauna is due to a combination of elements of the Arctic, Siberian, Pacific, and Far Eastern island faunistic complexes, Siberian-American, and widespread species. Marine habitats are inhabited by 62 species, terrestrial habitats by 43, with population densities of 223–582 and 199–497 ind/km², respectively. Species richness, bird population density, and abundance of most species decreased with altitude. Dominants or subdominants in the population of terrestrial habitats include the Buff-bellied Pipit, Brown-headed Thrush, Siberian Rubythroat, Middendorff's Warbler, Arctic Warbler, and Pine Grosbeak. Seven species numerically dominate the population of the ocean area: Harlequin Duck, Short-tailed Shearwater, Red-faced Cormorant, Slaty-backed Gull, Pigeon Guillemot in its coastal part, and, at a considerable distance from the coast, the Northern Fulmar, Common Guillemot, and Tufted Puffin.

Keywords: altitude belts, avifauna, bird communities, distribution, Kuril Islands, species diversity, ocean

Funding. The study was conducted under the state assignment of Lomonosov Moscow State University with support of the Program of Development of MSU (#1220). This work was completed as part of the project: "Taxonomic and Biochorological Analysis of Fauna as a Basis for the Study and Conservation of Biological Diversity Structure" (state budget, section 0110, number 18–1–21, CITIS number 121032300105–0).

Acknowledgements. We would like to express our special gratitude to the management of the expeditionary center of the Russian Ministry of Defense and the Russian Geographical Society, who provided us with the opportunity to participate in the integrated expedition "Eastern Bastion – Kuril Ridge."

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

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

Authors contribution. Review article concept – SPA, RAA; collection and processing of field data – SPA, RYA, KEA, RAA, BEN, KAN; literature data analysis – SPA, RAA; manuscript writing – SPA, RAA; editing – SPA, RYA, RAA, KEA; work with the bibliography and tables – SPA, RYA, RAA, KEA.

For Citation: Smirnov P.A., Red'kin Ya.A., Koblik E.A., Romanov A.A., Barkanova E.N., Kalandadze A.N. Spatial Organization of Bird Fauna and Communities in the Northern Part of the Great Kuril Ridge. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 8, pp. 87–102. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080061

© Smirnov P.A., Red'kin Ya.A., Koblik E.A., Romanov A.A., Barkanova E.N., Kalandadze A.N., 2026

ВВЕДЕНИЕ

Изучение ландшафтно-экологических закономерностей дифференциации фауны и населения птиц Курильских островов – важная составляющая познания таких фундаментальных теоретических вопросов, как экологические и биогеографические аспекты формирования островных фаунистических комплексов. Общая протяженность Курильской гряды на расстояние более 1200 км, специфика отдельных ее островов в орографии и геоморфологии внутренних частей и береговой линии, в погодно-климатических условиях и сочетании господствующих растительных сообществ определяют региональные различия в видовом составе птиц. Все это позволяет выявить различия локальных авифаун различных островов, амплитуду широтного градиента всей авифауны островной гряды и ее биоразнообразия в целом, проследить степень влияния авифаун сопредельных островных территорий и материковой суши.

Проведенные исследования направлены на изучение пространственной организации авифауны северной части Большой Курильской гряды (46°7674 N, 151°7978 E – 50°8697 N, 156°4833 E с юго-запада на северо-восток) на примере модельных участков четырех островов – Симушир, Онекотан, Парамушир и Шумшу. Это четыре крупнейших острова северной части Большой Курильской гряды (рис. 1). О-в Симушир расположен в центральной части всего архипелага, его площадь 345 км², наивысшая точка – г. Мильна (1539 м над ур. м.), преобладающие ландшафты – высокотравные луга и мелколесья из ольхи (*Alnus* sp.), каменной березы (*Betula ermanii* Chamisso, 1831) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, 1859). О-в Онекотан расположен в 292 км к северо-востоку; его площадь 425 км², наивысшая точка – вулкан Креницына (1324 м над ур. м.). Ландшафты сходны с симуширскими, но каменноберезовые леса отсутствуют. О-в Парамушир с площадью 2042 км² – крупнейший остров Северных Курил. Он расположен в 53 км к северо-востоку от о-ва Онекотана и покрыт преимущественно субальпийскими лугами с зарослями ольхового стланика. Наивысшая точка – вулкан Чикурачки (1816 м над ур. м.). Наконец, о-в Шумшу с площадью 388 км² – наиболее северный остров гряды, который расположен в 1.7 км от северо-восточной оконечности о-ва Парамушир. В отличие от предыдущих островов, рельеф о-в Шумшу имеет резко сглаженный характер: наивысшая точка – г. Высокая (189 м над ур. м.). В растительных сообществах Шумшу доминируют открытые ландшафты лугового типа с низкорослыми зарослями ольховника и кедрового стланика.



Рис. 1. Северная часть Большой Курильской гряды с островами Симушир, Онекотан, Парамушир и Шумшу

Fig. 1. The northern part of the Great Kuril Ridge with the islands of Simushir, Onekotan, Paramushir and Shumshu

Структура фауны и населения птиц этого обширного региона, расположенного на границе Охотского моря и Тихого океана, до сих пор изучены неудовлетворительно. Разрозненные данные о пребывании птиц в отдельных его пунктах рассредоточены по немногочисленным публикациям (Yamashina 1931; Гизенко, 1955; Подковыркин, 1955; Велижанин, 1973; Артюхин, Бурканов, 1999; Артюхин и др. 2001; Нечаев, 2005; Артюхин, 2009; Нечаев, Гамова, 2009; Лобков и др., 2015; Романов и др., 2025) и зачастую посвящены исключительно морским птицам или представлены лишь как факультативный элемент повидовых очерков и общей характеристики авифауны. Часть сведений слишком генерализована (Михайлов, Коблик, 2021; Лобков и др., 2021). Специальных комплексных обзоров по авифауне северной части Большой Курильской гряды нет. Обобщающий анализ основных пространственных параметров населения птиц здесь не проводили, а характер пребывания большинства видов, особенно из числа наземных, остается неясным. Цель работы: выявление эколого-географических закономерностей формирования фауны и населения птиц островов

северной части Большой Курильской гряды для комплексной оценки биоразнообразия. Основные задачи: 1 – выявление видового состава и структуры авифауны, 2 – выявление основных параметров населения птиц (доминирующие по обилию виды, плотность, видовое богатство), 3 – установление пространственной дифференциации фауны и населения птиц, 4 – сравнение фауны и населения птиц основных типов местообитаний.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В июле–августе 2023–2025 гг. обследованы внутренние части, побережье и сопредельные акватории островов Большой Курильской гряды, расположенных севернее 46°7674 N и на основании схожести поясов растительности и природных условий объединяемых в оробиом бореальных камчатских лесов Северокурильских островов (Карта «Биомы России», 2015; «Биоразнообразие...», 2025). Физико-географическая характеристика региона представлена в целом ряде публикаций (Воробьев, 1963; Атлас Сахалинской области ..., 1967; Баркалов, 2009; Ганзей, 2009; «Биоразнообразие...», 2025), в т.ч. и орнитологических (Романов и др., 2025). Поэтому ниже перечислены лишь краткие названия местообитаний, в которых проведены количественные учеты птиц. Среди них

Таблица 1. Пункты исследований на островах северной части Большой Курильской гряды

Table 1. Research points on the islands of the northern part of the Greater Kuril Ridge

Остров	Пункты исследований	Период наблюдений	Обследованная часть острова	Площадь обследованной части острова, км^2	Число обследованных пунктов	Высота местности обследованных пунктов, м над ур. м.
О-в Симушир	Прибрежные луга и мелколесья к востоку и юго-востоку от вулкана Уратман в северо-восточной части острова	19.07–06.08.2023	Т	20	1	0–85
О-в Онекотан	Бассейны речек, впадающих в бухту Муссель, нижнее течение р. Банная, северо-восточная часть вулкана Креницына от подножия до верхней кромки кальдеры Тао-Русыр, формирующей Кольцевой хребет, водораздел между кальдерой Тао-Русыр и вершинами гор Заварицкого и Крыжановского, побережья бухт Муссель, Нигори, Блакистон, Немо, котловина оз. Черное у северного подножия вулкана Немо	11.07. –02.08.2024	Т, О	200	9	0–650
О-в Парамушир	Побережье бухты Крашенинникова, бассейны рек Крашенинникова и Аленушкина, предгорья и гольцовый пояс западного макросклона хребта Карпинского	24.07–16.08.2025	О	40	3	0–1200
О-в Шумшу	Тихоокеанское побережье (от береговой линии до 2-й морской террасы) от мыса Курбатова до мыса Почтарева, охотское побережье (так же) от мыса Курбатова до мыса Чибуйный (включая мысы Норд, Чакончи), побережье Второго Курильского пролива в районе бывшего села Байково (вкл. долину р. Николаевка), внутренние районы на севере острова, на юг до оз. Большое и бассейна р. Болотинка.	26.07–19.08.2025	Т, О	140	8	0–187 (г. Северная)

Примечание. Т – тихоокеанская сторона, О – охотоморская сторона.

Note. Т – Pacific side, О – Sea of Okhotsk side.

открытая океаническая акватория в 2–5 км от берега, морское побережье и полоса прибрежной акватории шириной до 1 км, внепоясные разнотравные (в т.ч. высокотравные) луга с зарослями кустарников, местообитания лесного пояса (включая лесные поляны и перелески, занятые луговой и кустарниковой растительностью), мозаичные местообитания из кустарников, разнотравья и участков горных тундр подгольцового пояса, горные тундры гольцового пояса. Учетными маршрутами, проведенными в 21 пункте, с различной степенью равномерности охвачена территория островов Симушир, Онекотан, Парамушир, Шумшу общей площадью около 400 км² (табл. 1).

Суммарная протяженность учетных маршрутов, проведенных на высотах 0–1200 м над ур. м. по методике Равкина (Равкин, Ливанов, 2008), составила 263 км: 152 км в сухопутных местообитаниях, 111 км – в океанической акватории и на побережье. Наблюдения за морскими птицами проведены с судов вдоль побережья о-ва Онекотан. Высоту местности и длину маршрутов определяли по приборам глобального позиционирования (GPS). Достоверность гнездования определяли по общепринятым критериям («Атлас гнездящихся...», 2020), учитывая при этом данные о статусе пребывания видов на других островах Большой Курильской гряды (Подковыркин, 1955; Велижанин, 1973; Артюхин и др., 2001; Нечаев, 2005; Нечаев, Гамова, 2009; Лобков и др., 2015). Авифауны сравнивали по коэффициенту фаунистической общности Серенсена (Песенко, 1982), население птиц – по коэффициенту сходства населения (Наумов, 1964). Каждый из видов-доминантов составил более 10% от плотности населения птиц, а каждый из видов-субдоминантов – 1–10%. Весьма многочисленными считались виды с обилием от 100 особей/км² и более, многочисленными – 10–99 особей/км², обычными – 1–9 особей/км², редкими и очень редкими – менее 0.9 особей/км² (Кузякин, 1962). Авифауна охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938; Кищинский, 1988; Коблик, 2001) с учетом широкораспространенных видов, имеющих обширный ареал и неясный центр происхождения. В номенклатуре мы следовали сводке Коблика и Архипова (2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика и пространственная дифференциация авифауны

В процессе проведения учетов 2023–2025 гг. на четырех обследованных островах северной части Большой Курильской гряды зарегистрировано 80 видов птиц (табл. 2), в т.ч. гнездящиеся и вероятно гнездящиеся (n = 50, 62.5%), гнездящиеся (вероятно гнездящиеся) и наблюдавшиеся при этом на кочевках или миграциях (n = 13, 16.25%), кочующие или мигрирующие (n = 15, 18.75%), залетные (n = 2, 2.5%). Авифауна морских местообитаний, локализованных в районе обследованных островов (n = 4), насчитывает 17–46, в среднем 28, в сумме для всех учетов – 62 вида. Одновременно на всех обследованных участках морской акватории и побережья зарегистрировано 5 видов птиц (краснозобая гагара, глупыш, беринговбаклан, краснолицый баклан, тихоокеанская чайка). Также широко распространены: в прибрежной акватории серокрылая чайка, а в пределах всех обследованных участков береговой полосы – еще 5 видов, экологически не связанных с морем (зимняк, перевозчик, гольцовый конек, камчатская трясогузка, соловей-красношейка). Почти повсеместно распространены еще 2 морских вида (тонкоклювая кайра, топорок), которые отмечены в открытом море и прибрежных акваториях островов Онекотан и Шумшу. Среди остальных видов (n = 49, 79%) по характеру пространственного распределения в пределах населяемых морских или береговых местообитаний различаются виды, распространенные локально или точечно. В т.ч. 5 из них (темноспинный альбатрос, северная качурка, короткохвостый поморник, толстоклювая кайра, большая конюга) зарегистрированы исключительно в открытом море на значительном удалении от берега.

Авифауна внутренних частей обследованной группы островов, занятых сухопутными местообитаниями с пресноводными водотоками и водоемами, насчитывает 3–26, в среднем 15, в сумме для всех учетов – 43 вида. В условиях мозаичного сочетания элементов ландшафта с господством лесных, кустарниковых, травянистых растительных ассоциаций многие виды птиц широко освоили сухопутные местообитания северной части Большой Курильской гряды, так как не имели непреодолимых экологических преград, препятствующих расселению. Одновременно в различных типах сухопутных местообитаний всех или почти всех обследованных островов (n = 3–4) зарегистрировано 13 видов птиц (тундряная куропатка, тихоокеанская чайка, полевой жаворонок, гольцовый конек, камчатская трясогузка, крапивник, золотистый дрозд, соловей-красношейка, охотский сверчок, пеночка-таловка, ворон, китайская зеленушка, чечетка. Только в одномсухопутном местообитании из всех имеющихся на острове для какого-либо одного из обследованных островов (n = 4) зарегистрировано 13 видов птиц. По данным учетов 2023–2025 гг., лишь в одном сухопутном местообитании из всех имеющихся на острове Симушир ограничено пребывание трех видов (большой горлицы, большого пестрого дятла, краснощекого

Таблица 2. Население птиц северной части Большой Курильской гряды, особей/км^2

Table 2. Bird communities of the northern part of the Greater Kuril Ridge, individuals/km^2

Вид	Открытая океаническая акватория у о-ва Онекотан	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Онекотан	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Парамушир	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Шумшу	Луга и кустарники о-ва Онекотан	Луга и кустарники о-ва Шумшу	Лесные местообитания, чередующиеся с кустарниками и лугами о-ва Симушир	Местообитания лесного пояса о-ва Онекотан	Местообитания подгольцового пояса о-ва Онекотан	Местообитания гольцового пояса о-ва Онекотан	Местообитания лесного пояса о-ва Парамушир	Местообитания подгольцового пояса о-ва Парамушир	Местообитания гольцового пояса о-ва Парамушир
Тундряная куропатка (*Lagopus muta* (Montin, 1781))	–	–	–	–	–	36.0	–	–	0.8	1.8	25.4	1.0	39.7
Кряква (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758)	–	–	–	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Шилохвость (*Anas acuta* Linnaeus, 1758)	–	–	–	5.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Каменушка (*Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758))	–	49.9	296.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Американская синьга (*Melanitta americana* (Swainson, 1832))	–	–	–	–	–	0.5	–	–	–	–	–	–	–
Горбоносый турпан (*Melanitta deglandi* (Bonaparte, 1850))	–	1.0	–	0.2	–	0.7	–	–	–	–	–	–	–
Гоголь (*Bucephala clangula* (Linnaeus, 1758))	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Длинноносый крохаль (*Mergus serrator* Linnaeus, 1758)	–	0.1	–	0.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Краснозобая гагара (*Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763))	0.06	0.3	3.1	0.4	–	0.9	–	–	–	–	0.4	–	–
Чернозобая гагара *Gavia arctica* (Linnaeus, 1758)	–	–	–	0.4	–	1.3	–	–	–	–	–	–	–
Белошейная гагара (*Gavia pacifica* (Lawrence, 1858))	–	0.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Темноспинный альбатрос (*Phoebastria immutabilis* (Rothschild, 1893))	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Глупыш (*Fulmarus glacialis* Linnaeus, 1761)	125.5	8.3	40.3	14.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Серый буревестник (*Ardenna grisea* (J.F. Gmelin, 1789))	–	–	–	1.9	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Тонкоклювый буревестник (*Ardenna tenuirostris* (Temminck, 1836))	11.2	–	–	148.0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Северная качурка (*Oceanodroma leucorhoa* (Vieillot, 1817))	2.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Сизая качурка (*Oceanodroma furcata* (J.F. Gmelin, 1789))	0.9	–	–	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Берингов баклан (*Phalacrocorax pelagicus* Pallas, 1811)	2.4	0.5	42.2	2.3	4.8	–	–	–	–	–	–	–	–
Краснолицый баклан (*Phalacrocorax urile* (J.F. Gmelin, 1789))	1.4	15.8	201.5	129.8	3.0	–	–	–	–	–	–	–	–
Сапсан (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771)	0.06	0.1	–	–	0.1	–	–	0.1	0.2	0.1	–	–	–
Черный коршун (*Milvus migrans* (Boddaert, 1783))	–	–	–	–	–	–	–	0.3	–	–	–	–	–
Белоплечий орлан (*Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811))	–	0.04	–	0.04	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Перепелятник (*Accipiter nisus* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	–	–	–	–	0.1	–	–	–	–	–
Зимняк (*Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763))	–	0.3	2.1	0.2	–	–	–	0.2	1.5	0.1	2.2	1.0	–
Бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva* (J.F. Gmelin, 1789))	–	–	–	–	–	0.9	–	–	–	–	–	–	–
Монгольский зуек (*Charadrius mongolus* Pallas, 1776)	–	–	–	3.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Вальдшнеп (*Scolopax rusticola* Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	0.3	–	–	–	–	–

Таблица 2. Продолжение / **Table 2.** Continuation

Вид	Открытая океаническая акватория у о-ва Онекотан	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Онекотан	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Парамушир	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Шумшу	Луга и кустарники о-ва Онекотан	Луга и кустарники о-ва Шумшу	Лесные местообитания, чередующиеся с кустарниками и лугами о-ва Симушир	Местообитания лесного пояса о-ва Онекотан	Местообитания подгольцового пояса о-ва Онекотан	Местообитания гольцового пояса о-ва Онекотан	Местообитания лесного пояса о-ва Парамушир	Местообитания подгольцового пояса о-ва Парамушир	Местообитания гольцового пояса о-ва Парамушир
Бекас (*Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Средний кроншнеп (*Numenius phaeopus* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	0.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Фифи (*Tringa glareola* Linnaeus, 1758)	–	–	–	0.4	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–
Сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot, 1816))	–	0.5	–	37.2	–	–	–	1.3	–	–	–	–	–
Перевозчик (*Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758))	–	0.3	6.4	1.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Мородунка (*Xenus cinereus* (Güldenstädt, 1775))	–	–	–	0.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	5.0	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–
Камнешарка (*Arenaria interpres* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	59.0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Песочник-красношейка (*Calidris ruficollis* (Pallas, 1776))	–	–	–	7.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Длиннопалый песочник (*Calidris subminuta* (Middendorff, 1851))	–	–	1.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Чернозобик (*Calidris alpina* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	29.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Берингийский песочник (*Calidris ptilocnemis* (Coues, 1873))	–	0.7	–	0.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Большой песочник (*Calidris tenuirostris* (Horsfield, 1821))	–	–	–	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758))	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Чернохвостая чайка (*Larus crassirostris* Vieillot, 1818)	–	–	–	0.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Сизая чайка (*Larus canus* Linnaeus, 1758)	–	–	–	3.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus* Stejneger, 1884)	15.2	19.8	90.3	171.9	4.8	26.0	0.2	0.2	0.4	–	1.2	–	–
Восточносибирская чайка (*Larus vegae* (Palmén, 1887))	–	–	–	0.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Серокрылая чайка (*Larus glaucescens* J.F. Naumann, 1840)	–	0.4	3.2	33.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Озерная чайка (*Larus ridibundus* Linnaeus, 1766)	–	–	–	0.1		–	–			–	–	–	–
Моевка (*Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758))	0.07	–	–	53.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Тонкоклювая кайра (*Uria aalge* (Pontoppidan, 1763))	21.4	4.2	–	0.04	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Толстоклювая кайра (*Uria lomvia* (Linnaeus, 1758))	0.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Тихоокеанский чистик (*Cepphus columba* Pallas, 1811)	1.5	28.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Большая конюга (*Aethia cristatella* (Pallas, 1769))	10.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Топорок (*Fratercula cirrhata* (Pallas, 1769))	29.8	1.7	–	1.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Большая горлица (*Streptopelia orientalis* (Latham, 1790))	–	–	–	–	–	–	6.4	–	–	–	–	–	–
Глухая кукушка (*Cuculus optatus* Gould, 1845)	–	–	–	–	–	–	–	1.2	–	–	–	–	–

Таблица 2. Окончание / **Table 2.** End

Вид	Открытая океаническая акватория у о-ва Онекотан	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Онекотан	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Парамушир	Береговая полоса и прибрежная акватория о-ва Шумшу	Луга и кустарники о-ва Онекотан	Луга и кустарники о-ва Шумшу	Лесные местообитания, чередующиеся с кустарниками и лугами о-ва Симушир	Местообитания лесного пояса о-ва Онекотан	Местообитания подгольцового пояса о-ва Онекотан	Местообитания гольцового пояса о-ва Онекотан	Местообитания лесного пояса о-ва Парамушир	Местообитания подгольцового пояса о-ва Парамушир	Местообитания гольцового пояса о-ва Парамушир
Большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	–	–	–	1.6	–	–	–	–	–	–
Рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	–	–	1.4	–	–	–	–	–	–	–
Полевой жаворонок (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758)	–	0.3	–	0.8	43.8	12.1	9.6	–	–	4.7	27.9	–	–
Пятнистый конек (*Anthus hodgsoni* Richmond, 1907)	–	0.3	–	–	–	–	–	2.5	–	–	–	–	–
Краснозобый конек (*Anthus cervinus* (Pallas, 1811))	–	–	–	1.8	–	70.9	–	–	–	–	–	–	–
Гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall, 1771))	–	1.9	30.1	20.7	28.2	26.7	43.2	11.4	78.0	131.2	89.2	158.5	85.4
Берингийская желтая трясогузка (*Motacilla tschutschensis* J.F. Gmelin, 1789)	–	–	–	0.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Горная трясогузка (*Motacilla cinerea* Tunstall, 1771)	–	–	–	–	–	–	–	0.3	–	–	10.0	–	–
Камчатская трясогузка (*Motacilla lugens* Gloger, 1829)	–	10.0	38.3	31.7	13.1	4.2	9.6	23.8	2.7	8.0	–	–	–
Крапивник (*Troglodytes troglodytes* (Linnaeus, 1758))	–	1.6	2.1	–	–	–	6.4	33.1	4.9	–	–	–	–
Золотистый дрозд (*Turdus chrysolaus* Temminck, 1832)	–	0.5	–	–	17.9	4.7	121.2	175.6	34.9	16.3	18.7	6.7	–
Соловей-красношейка (*Calliope calliope* (Pallas, 1776))	–	0.3	3.1	0.4	6.0	30.9	96.0	90.8	48.8	31.3	5.0	26.7	–
Охотский сверчок (*Locustella ochotensis* (Middendorff, 1853))	–	–	6.4	0.8	4.3	30.7	36.8	30.0	6.9	29.7	122.6	2.1	–
Пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (J.H. Blasius, 1858))	–	0.5	2.1	–	19.7	1.1	145.6	91.8	22.2	–	5.7	21.2	–
Кедровка (*Nucifraga caryocatactes* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	–	–	–	10.0	20.1	1.8	0.8	–	–	–
Ворон (*Corvus corax* Linnaeus, 1758)	–	0.1	–	3.9	–	0.1	2.4	0.4	–	–	–	–	–
Юрок (*Fringilla montifringilla* Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	0.3	–	–	–	–	–
Китайская зеленушка (*Chloris sinica* (Linnaeus, 1766))	–	0.3	–	1.7	5.4	4.3	–	9.1	3.2	5.2	3.2	–	–
Чечетка *Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758))	–	0.9	–	–	–	0.8	–	4.7	11.6	6.1	30.0	1.1	–
Сибирский горный вьюрок (*Leucosticte arctoa* (Pallas, 1811))	–	–	13.3	–	–	–	–	–	4.0	0.8	–	29.8	51.8
Чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770))	–	–	–	–	–	–	–	0.5	–	–	–	–	–
Щур (*Pinicola enucleator* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	–	23.6	–	72.0	22.9	79.3	13.4	–	–	–
Краснощекий снегирь (*Pyrrhula griseiventris* Lafresnaye, 1841)			–	–		–	22.4	–	–	–	–	–	–
Камышовая овсянка (*Schoeniclus schoeniclus* (Linnaeus, 1758))	–	–	–	–	–	–	–	1.5	–	–	–	–	–
Сизая овсянка (*Ocyris variabilis* (Temminck, 1836))	–	–	–	–	–	–	6.4	36.7	5.0	–	–	–	–
Суммарная плотность населения	223	149	782	814	175	253	590	559	306	221	341	248	177
Всего видов	**17**	**31**	**46**	**17**	**13**	**21**	**16**	**26**	**17**	**14**	**13**	**9**	**3**

снегиря, на о-ве Онекотан – семи видов (черного коршуна, перепелятника, вальдшнепа, глухой кукушки, юрка, чечевицы, камышовой овсянки). За пределами о-ва Шумшу не встречались 3 вида (американская синьга, бурокрылая ржанка, рогатый жаворонок). Вероятно, распространение некоторых указанных видов не ограничивается единичными пунктами тех местообитаний, где они были зарегистрированы в 2023–2025 гг., и они могут встречаться и на других островных территориях северной части Большой Курильской гряды.

Показатель представленности общего списка видов ($n = 80$), зарегистрированных на учетах в северной части Большой Курильской гряды, в отдельных обследованных местообитаниях открытой океанической акватории ($n = 1$) составляет 21%, побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) – 21–56%, в мозаичных местообитаниях из лугового разнотравья и зарослей кустарников ($n = 2$) – 16–26%, в лесных местообитаниях нижней части высотного профиля ($n = 3$) – 16–32%, в подгольцовом поясе ($n = 2$) – 11–21%, в горной тундре гольцового пояса ($n = 2$) – 4–17%.

Показатель представленности выявленного комплекса видов ($n = 80$) на всем пространстве, занятом всеми сухопутными местообитаниями в целом, – 54%, а также всеми местообитаниями побережья и морской акватории – 77%.

Коэффициенты общности локальных авифаун внепоясных мозаичных местообитаний из высокотравья и зарослей кустарников ($n = 2$) составляют 53%, лесных местообитаний ($n = 3$) – 48–57%, местообитаний подгольцового пояса из кустарников и разнотравья с участками горных тундр ($n = 2$) – 69%, горных тундр гольцового пояса ($n = 2$) – 35%, локальных авифаун морского побережья и сопредельной акватории ($n = 3$) – 38–58%. Коэффициент общности локальных авифаун обследованных участков прибрежной и открытой океанической акватории у о-ва Онекотан – 47%.

Авифауна обследованных островов северной части Большой Курильской гряды, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных, высотно-поясных и океанически-островных закономерностей, объединяет виды, экологически тесно связанные с лесной и кустарниковой растительностью, участками редколесий, кустарниково-луговыми, горно-каменистыми местообитаниями, озерно-речной сетью, морским побережьем и открытыми океаническими акваториями. Поэтому закономерности пространственной дифференциации авифауны определяются соотношением и спецификой перечисленных природных условий каждого из островов. Среди птиц северной части Большой Курильской гряды, отмеченных на маршрутных учетах ($n = 80$), различаются виды, распространенные: повсеместно ($n = 20$, 25%), локально ($n = 12$, 15%), точечно ($n = 48$, 60%).

В условиях высотной поясности на островах Онекотан и Парамушир при движении от подножья к вершинам гор поступательно сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие большинства видов. На о-ве Онекотан в авифауне лесного пояса 26 (49%) видов, подгольцового – 17 (32%), гольцового – 14 (26%) видов, на о-ве Парамушир, соответственно, – 13 (93%), 9 (64%), 3 (21%) вида. Видовой состав авифауны при переходе от одного высотно-ландшафтного пояса к другому меняется постепенно.

Авифауны двух соседних поясов имеют в своем составе много общих видов. На о-ве Онекотан из 26 видов птиц, населяющих нижний лесной пояс, и 17 видов, населяющих подгольцовый пояс, 15 видов являются общими для авифаун обоих поясов. Из 17 видов птиц, населяющих подгольцовый пояс, и 14 видов, населяющих гольцовый пояс, 13 видов являются общими для авифаун этих поясов. На о-ве Парамушир из 13 видов птиц, населяющих нижний лесной пояс, и девяти видов, населяющих подгольцовый пояс, 8 видов являются общими для авифаун обоих поясов. Из девяти видов птиц, населяющих подгольцовый пояс, и трех видов, населяющих гольцовый пояс, 3 вида являются общими для авифаун этих поясов. На обоих островах авифауна каждого из вышерасположенных поясов представляет собой обедненный вариант авифауны соответствующего пояса, расположенного ниже. На о-ве Онекотан почти все виды, зафиксированные в подгольцовом поясе, за исключением тундряной куропатки и сибирского горного вьюрка, встречаются и в лесном поясе, а виды гольцового пояса, за исключением полевого жаворонка, – в подгольцовом поясе. На о-ве Парамушир почти все виды, зафиксированные в подгольцовом поясе, за исключением сибирского горного вьюрка, встречаются и в лесном поясе, а все виды гольцового пояса встречаются в подгольцовом. В широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных поясов, на о-ве Онекотан обитают 17 видов птиц (32%), на о-ве Парамушир – 9 видов (64%). Ареалы таких видов имеют четко выраженную трехмерную структуру. Все три высотных пояса на о-ве Онекотан населяют 11 видов (сапсан, зимняк, гольцовый конек, камчатская трясогузка, золотистый дрозд, соловей-красношейка, охотский сверчок, кедровка, китайская зеленушка, чечетка, щур), на о-ве Парамушир – 2 вида (тундряная куропатка и гольцовый конек).

Коэффициенты фаунистической общности смежных поясов наиболее высокие. На о-ве Онекотан сходство авифаун лесного и подгольцового поясов 70%, подгольцового и гольцового – 84%,

на о-ве Парамушир соответственно – 82 и 50%. Сходство между авифаунами лесного и гольцового поясов существенно ниже: на о-ве Онекотан 55%, на о-ве Парамушир 25%.

На о-ве Онекотан в период исследований 2024 г. 12 видов (23%) держались только в основных местообитаниях одного высотного пояса, не заходя в соседние. Из числа таких видов лесному поясу свойственны 11, в том числе черный коршун, перепелятник, вальдшнеп, сибирский пепельный улит, глухая кукушка, пятнистый конек, горная трясогузка, ворон, юрок, чечевица, камышовая овсянка. Единственный субспецифичный вид гольцового пояса – полевой жаворонок, отсутствующий в типичных местообитаниях лесного и подгольцового поясов, но образующий локальные поселения на внепоясных участках разнотравно-луговой растительности. В подгольцовом поясе о-ва Онекотан специфичных видов птиц не отмечено. На о-ве Парамушир в период исследований 2025 г. 5 видов (38%), а именно краснозобая гагара, тихоокеанская чайка, полевой жаворонок, горная трясогузка, китайская зеленушка, держались только в пределах лесного высотного пояса, хотя и в различных местообитаниях с разными экологическими условиями. В подгольцовом и гольцовом поясах о-ва Парамушир специфичных видов птиц не отмечено.

Структура и пространственная дифференциация населения птиц

Пространственные различия в населении птиц северной части Большой Курильской гряды выявлены как между шестью основными типами местообитаний (включая сухопутные и морские), так и между разными обследованными пунктами в пределах большинства из них.

Показатели локальной плотности населения птиц на открытой океанической акватории составляют 223 особи/км², на морском побережье и сопредельной акватории – 149–814, в среднем (n = 3) 582 особи/км², во внепоясных мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников – 175–253, в среднем (n = 2) 214 особей/км², в местообитаниях лесного пояса – 341–590, в среднем (n = 3) 497 особей/км², в мозаичных местообитаниях из кустарников, разнотравья и участков горных тундр подгольцового пояса – 306–248, в среднем (n = 2) 277 особей/км², в горных тундрах гольцового пояса – 221–177, в среднем (n = 2) 199 особей/км².

Средние значения показателей плотности населения птиц в северной части Большой Курильской гряды в целом сопоставимы с соответствующими значениями показателей Южных Курил, где, например, в аналогичных сухопутных древесно-кустарниковых и травянистых местообитаниях о-ва Уруп средняя плотность населения составляет 610 особей/км², в лесных местообитаниях о-ва Итуруп – 785 особей/км², в мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников о-ва Итуруп – 518 особей/км², на побережье и сопредельной морской акватории островов Уруп и Итуруп соответственно – 536 и 607 особей/км² (Романов и др., 2022, 2023).

Плотность населения птиц рассматриваемых местообитаний северной части Большой Курильской гряды изменяется в достаточно широком диапазоне. В частности, на разных участках сухопутных местообитаний наблюдается трехкратное превышение максимального показателя плотности населения птиц над минимальным показателем. Еще более резкая разница в плотности населения птиц зафиксирована на различных участках морских побережий и в сопредельных акваториях: здесь отмечено девятикратное превышение аналогичных показателей. Все это указывает на неравномерное пространственное распределение птиц самых различных экологических групп на о-вах Симушир, Онекотан, Парамушир, Шумшу. Характерно неравномерное размещение большинства видов в пределах каждого из основных типов обследованных местообитаний. Например, в сухопутных местообитаниях внутренних частей четырех обследованных островов определены следующие показатели обилия (особей/км²): тундряная куропатка 0.8–39.7, гольцовый конек 11.4–158.5, золотистый дрозд 4.7–175.6, соловей-красношейка 5.0–96.0, охотский сверчок 2.1–122.6, пеночка-таловка 5.7–145.6, чечетка 0.8–30.0. На разных участках побережья, сопредельной акватории и открытой океанической акватории обилие (особей/км²) составило: каменушка 49.9–296.1, глупыш 8.3–125.5, берингов баклан 0.5–42.2, краснолицый баклан 1.4–201.5, тихоокеанская чайка 15.2–171.9, тонкоклювая кайра 0.04–21.4, топорок 1.4–29.8. Существенная амплитуда показателей обилия видов, вероятно, обусловлена как спецификой экологических условий на локальных участках местообитаний с разным уровнем привлекательности для птиц, так и высокой подвижностью значительной части особей отдельных видов.

У некоторых сухопутных видов птиц повышенная концентрация выявлена лишь в одном из обследованных местообитаний. Например, установлено, что обилие полевого жаворонка и краснозобого конька максимально в мозаичных местообитаниях из лугового разноотравья и зарослей кустарников. В приморско-береговой полосе максимальное обилие демонстрировали не только водно-околоводные птицы, но и такой сухопутный вид, как камчатская трясогузка.

Выявлена пространственная дифференциация плотности населения птиц некоторых сухопутных местообитаний Курильских о-вов в меридиональном направлении. В соответствии с характером изменений основных типов древесно-кустарниковой и травянистой растительности средняя плотность населения птиц лесных местообитаний сокращается с юга на север в ряду о-вов Итуруп – Уруп – Симушир – Онекотан – Парамушир в 2.3 раза (с 785 до 341 особи/км^2). Максимально богато население птиц лесов, занимающих речные долины и нижние части склонов горных возвышенностей о-ва Итуруп. Здесь на сильно пересеченной местности мозаично чередуются самые разнообразные биотопы, которые в качестве гнездовых и кормовых местообитаний характеризуются более благоприятными экологическими условиями для значительно большего числа птиц, чем однообразные ландшафты островов, расположенных севернее. Для лесов о-ва Итуруп характерно общее высокое видовое богатство растительности, сочетание самых различных показателей высоты деревьев, сомкнутости крон, обилия и густоты подлеска. Максимально широко здесь представлены высокоствольные леса с хорошо развитым подлеском, имеющие несколько более «южный» облик, чем широколиственные леса в целом, а также различные кустарниковые, луговые и болотные биотопы. Ярко выраженная мозаичность местообитаний предопределяет повышенную встречаемость видов самого различного экологического спектра: от типично лесных и опушечно-кустарниковых до луговых и водно-околоводных. Повышенная плотность населения на о-ве Итуруп, вероятно, обусловлена не только специфическими параметрами местообитаний, благоприятными для птиц. Вероятно, географическое положение о-ва Итуруп обуславливает прохождение интенсивных сезонных миграций многих видов, перемещающихся в пределах Восточноазиатско-австралазийского пролетного пути. На о-ве Уруп с увеличением разреженности древостоя, сокращением числа ярусов и экологических ниш плотность населения птиц понижается. В условиях еще более значительной фрагментации лесных местообитаний, при одновременном существенном сокращении показателей высоты деревьев, сомкнутости крон и дальнейшем упрощении ярусной структуры древесно-кустарниковой растительности формируется наиболее бедное население птиц островов Онекотан и Парамушир.

У птиц, обитающих одновременно в трех высотно-ландшафтных поясах о-ва Онекотан, выявлены 4 варианта высотного распределения. Обилие одних видов максимально в лесном поясе и постепенно сокращается от подножий к вершинам (золотистый дрозд, соловей-красношейка, кедровка), обилие других – максимально в гольцовом поясе и сокращается от вершин к подножиям (гольцовый конек). Есть также виды, у которых в подгольцовом поясе обилие максимально (зимняк, чечетка, щур) или минимально (камчатская трясогузка, охотский сверчок).

На о-ве Парамушир количественное распределение птиц, обитающих в пределах всего вертикального профиля, иное. В подгольцовом поясе у тундряной куропатки обилие минимально, у гольцового конька – максимально. Поступательное увеличение обилия от прибрежных скал, расположенных ненамного выше уровня моря, до гольцового пояса включительно демонстрирует сибирский горный вьюрок. У некоторых обычных или многочисленных видов, не встречающихся при этом в гольцовом поясе, обилие при переходе из лесного пояса в подгольцовый меняется разнонаправленно: у золотистого дрозда, охотского сверчка, чечетки сокращается, у соловья-красношейки и пеночки-таловки возрастает.

Коэффициенты сходства населения птиц ниже уровня сходства соответствующих авифаун, и в обследованных внепоясных мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников (n = 2) составляют 19%, в лесных местообитаниях (n = 3) – 10–54%, местообитаниях подгольцового пояса из кустарников и разнотравья с участками горных тундр (n = 2) – 34%, горных тундр гольцового пояса (n = 2) – 28%, морского побережья и сопредельной акватории (n = 3) – 7–23%. Коэффициент сходства населения обследованных участков прибрежной и открытой океанической акватории у о-ва Онекотан – 10%.

В населении птиц большинства (n = 5–8) обследованных сухопутных местообитаний северной части Большой Курильской гряды в числе доминантов или наиболее многочисленных субдоминантов 6 видов: гольцовый конек, золотистый дрозд, соловей-красношейка, охотский сверчок, пеночка-таловка, щур.

В целом в населении птиц сухопутных местообитаний (n = 4) обследованных пунктов (n = 9) в различном сочетании численно доминируют 11 видов: тундряная куропатка, тихоокеанская чайка, полевой жаворонок, краснозобый конек, гольцовый конек, золотистый дрозд, соловей-красношейка, охотский сверчок, пеночка-таловка, щур, сибирский горный вьюрок. Среди субдоминантов отдельных сухопутных местообитаний – крапивник, кедровка, чечетка, сизая овсянка.

В населении птиц обследованных участков океанической акватории численно доминируют 8 видов, в том числе в ее прибрежной части каменушка, тонкоклювый буревестник, краснолицый баклан, тихоокеанская чайка, тихоокеанский чистик, а на значительном удалении от берега глупыш,

тонкоклювая кайра, топорок. На открытой океанической акватории среди субдоминантов наиболее многочисленны тонкоклювый буревестник, тихоокеанская чайка, большая конюга, в прибрежной акватории глупыш и берингов баклан, а на береговой полосе сибирский пепельный улит, камнешарка (*Arenaria interpres*), камчатская трясогузка.

ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическая, фаунистическая и эколого-географическая структура авифауны

Таксономическая структура авифауны (n = 80), выявленной в процессе проведения учетов 2023–2025 гг. на островах северной части Большой Курильской гряды, соответствует зональным и ландшафтным особенностям островных территорий Северной Пацифики, расположенных у восточных окраин Северной Евразии, и включает в себя 12 отрядов. По числу представленных видов преобладают ржанкообразные (Charadriiformes) (n = 29, 37%) и воробьеообразные (Passeriformes) (n = 24, 30%), суммарно составляющие 67%. В меньшей степени представлены виды отрядов гусеобразных (Anseriformes) (n = 7, 9%), буревестникообразных (Procellariiformes) (n = 6, 8%), ястребообразных (Accipitriformes) (n = 4, 5%), гагарообразных (Gaviiformes) (n = 3, 4%). Существенно менее значимы курообразные (Galliformes), пеликанообразные (Pelecaniformes), соколообразные (Falconiformes), голубеобразные (Columbiformes), кукушкобразные (Cuculiformes), дятлообразные (Piciformes), на долю каждого из которых приходится не более 1–2%.

Северная часть Большой Курильской гряды находится на восточной окраине Палеарктического фаунистического подцарства. Поэтому закономерно, что в зоогеографическом отношении оригинальность местной авифауны состоит в сочетании элементов, относящихся к десяти фаунистическим комплексам. Среди этих комплексов по числу представленных видов наиболее значимы арктический (n = 12, 15%), сибирский (n = 12, 15%), пацифический (n = 10, 12%), дальневосточный островной (n = 7, 9%), суммарно составляющие 51%, а также широкораспространенные виды, входящие в несколько фаунистических комплексов (n = 22, 29%).

Весьма специфичны дальневосточные островные виды, центр становления которых связан с Дальним Востоком, а современный ареал частично или полностью (в разных комбинациях) охватывает п-ов Камчатку, о-в Сахалин, Курильские и Японские острова. Среди этих видов: 1 – охотские (белоплечий орлан, тихоокеанская чайка, охотский сверчок, камчатская трясогузка), распространены преимущественно вокруг Охотского моря – на о-ве Хоккайдо, о-ве Сахалин, Курильских о-вах, иногда на п-ове Камчатка, местами на материковом побережье; 2 – охотско-японские (золотистый дрозд, краснощекий снегирь, сизая овсянка), гнездятся в Центральной и Северной Японии, но не проникают далеко к югу и на Корейский п-ов; к северу распространены на большей части о-ва Сахалин и на Курильских о-вах, иногда достигают Камчатки (сизая овсянка). На о-вах северной части Большой Курильской гряды из числа дальневосточных островных видов не встречены японские виды (японский баклан (*Phalacrocorax capillatus*), японский бекас (*Gallinago hardwickii*), бамбуковая широкохвостка (*Horornis diphone*), японская зарянка (*Larvivora akahige*), японская завирушка (*Prunella rubida*)), которые населяют Японские и Южные Курильские острова, проникая на о-в Сахалин и Корейский п-ов.

В пацифический комплекс входят темноспинный альбатрос, а также значительное число видов (n = 7), генетически более определенно связанных с Северной Пацификой: сизая качурка, берингов баклан, краснолицый баклан, серокрылая чайка, тихоокеанский чистик, большая конюга, топорок. Детализация пацифического комплекса позволяет также выделить чернохвостую чайку, связанную с Северо-Западной Пацификой, и тонкоклювого буревестника, связанного с Южной Пацификой.

Менее значимы в авифауне северной части Большой Курильской гряды представители сибирско-американского (n = 6, 7%) типа фауны. Еще меньше на облик авифауны обсуждаемого региона влияют китайские (n = 4, 5%) и тибетские (n = 2, 2%) виды, а также виды, происхождение которых связано с океанами северного полушария (n = 4, 5%), (глупыш, северная качурка, тонкоклювая кайра, толстоклювая кайра) или южного полушария (n = 1, 1%) (серый буревестник). Суммарная доля этих видов, в целом играющих второстепенную роль в местных сообществах птиц, не превышает 20%.

Авифауна северной части Большой Курильской гряды формируется в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей. Несмотря на относительно небольшие размеры, на обследованных островах формируется довольно «пестрая ландшафтно-биотопическая мозаика», привлекающая птиц с существенно различающимися требованиями к экологическим параметрам предпочитаемых местообитаний. Это предопределяет качественное разнообразие авифауны по сочетанию формирующих ее экологических групп: сухопутных (n = 39, 50%), водно-околоводных видов внутренних водоемов

(n = 21, 23%), включая 7 зимующих на морских акваториях, а также морских (n = 20, 27%). На побережье и сопредельной акватории обследованных в 2023–2025 гг. островов зарегистрировано 20 видов морских птиц и 7 видов, экологически связанных с морскими местообитаниями в определенные периоды своего жизненного цикла. Суммарно этот комплекс видов (n = 27) составляет 30% от общего списка морской авифауны Дальнего Востока России (n = 91) (Артюхин, Бурканов, 1999; Нечаев Гамова, 2009; Коблик, Архипов, 2014).

Прибрежные местообитания островов северной части Большой Курильской гряды и сопредельная океаническая акватория привлекают пролетные широкораспространенные виды (кряква, шилохвость, гоголь, перевозчик) и тундровые виды (белошейная гагара, бурокрылая ржанка, круглоносый плавунчик, чернозобик, короткохвостый поморник), экологически тесно связанные с морской средой обитания во внегнездовой период (каменушка (*Histrionicus histrionicus*), длинноносый крохаль (*Mergus serrator*)), а также настоящие морские виды птиц (берингов и краснолицый бакланы, тихоокеанская чайка, тихоокеанский чистик). В океане на удалении 2–5 км от побережья зарегистрированы темноспинный альбатрос, глупыш, тонкоклювый буревестник, северная и сизая качурки, моевка (*Rissa tridactyla*), тонкоклювая и толстоклювая кайры, большая конюга, топорок.

Горную специфику авифауны северной части Большой Курильской гряды определяют виды (n = 9, 11%), экологически тесно связанные с сухопутными или водно-околоводными элементами альпийского ландшафта на всем пространстве своего ареала (тундряная куропатка, каменушка, большой песочник (*Calidris tenuirostris*), гольцовый конек, сибирский горный вьюрок) или значительной его части (монгольский зуек (*Charadrius mongolus*), сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes*), горная трясогузка (*Motacilla cinerea*), соловей-красношейка). Местами широкое распространение на обследованных островах кедрового стланика – одного из главных ландшафтообразующих элементов – предопределило также наличие здесь специфического орнитокомплекса, весьма характерного для подгольцового пояса гор Северо-Восточной Азии. Этот комплекс представлен кедровкой и щуром, экологически и географически неразрывно связанными с подгольцовыми зарослями кедрового стланика (Кищинский, 1988; Романов и др., 2025).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получена, обобщена и проанализирована подробная оригинальная информация о современном состоянии видового состава, характере ландшафтно-экологического размещения птиц Северокурильских о-вов. Представлены ранее неизвестные данные по структуре фауны и населения птиц, существенно расширяющие знания об авифауне одной из наименее изученных частей Большой Курильской гряды.

Авифауна островов северной части Большой Курильской гряды значительно беднее авифауны Южных Курильских о-вов, что согласуется с закономерностью сокращения видового богатства в северном направлении. Авифауна Северокурильских о-вов формируется представителями 12 отрядов с абсолютным преобладанием воробьеобразных и ржанкообразных, суммарно составляющих 67%.

Структура авифауны северной части Большой Курильской гряды соответствует ландшафтно-экологическим особенностям островных территорий Северной Пацифики, расположенных у восточных окраин Северной Евразии, а качественная однородность населения птиц обследованных местообитаний обусловлена повсеместным преобладанием представителей одних и тех же отрядов, фаунистических комплексов и экологических групп. Коэффициенты взаимной общности авифаун сухопутных местообитаний 35–69% (из них почти все близки к 50% или выше), прибрежных и морских местообитаний 38–58%.

Общность фауны птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, широко распространенными одновременно в большинстве обследованных пунктов, а в вертикальной – видами, одновременно населяющими смежные высотные пояса. Широкое распространение многих видов птиц в трехмерном пространстве определяет формирование значительного общего биоразнообразия всего региона и как следствие – сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития равнинных и горных сообществ птиц в процессе формирования островной авифауны.

Зоогеографическая оригинальность местной авифауны обусловлена сочетанием элементов арктического, сибирского, пацифического, дальневосточного островного фаунистических комплексов, а также сибирско-американских и широкораспространенных видов. Авифауна Северокурильских о-вов, формирующаяся в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей, объединяет экологические группы морских (n = 20), водно-околоводных внутренних водоемов (n = 21), а также сухопутных (n = 39) видов, в т.ч. горных (n = 9).

В условиях высотной поясности Северокурильских о-вов с высотой сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие большинства видов. На разных островах в широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных

поясов, обитают 9–17 видов. Ареалы таких видов имеют четко выраженную трехмерную структуру.

На открытой океанической акватории зарегистрировано 17 видов, на морском побережье и сопредельной акватории – 57 видов, во внепоясных мозаичных местообитаниях из высокотравья и зарослей кустарников – 25, в местообитаниях лесного пояса – 32, в подгольцовом поясе – 17, в гольцовом поясе – 14 видов, при плотности населения соответственно 223, 582, 214, 497, 277, 199 особей/км².

Среди птиц северной части Большой Курильской гряды, отмеченных на маршрутных учетах (n = 80), различаются виды, распространенные точечно (n = 48, 60%), локально (n = 12, 15%), повсеместно (n = 20, 25%).

Показатель представленности общего списка видов (n = 80), зарегистрированных на учетах 2023–2025 гг., составляет в отдельных обследованных местообитаниях открытой океанической акватории (n = 1) 21%, на побережье и сопредельной акватории (n = 3) 21–56%, в мозаичных местообитаниях из лугового разнотравья и зарослей кустарников (n = 2) 16–26%, в лесном поясе (n = 3) 16–32%, в подгольцовом поясе (n = 2) 11–21%, в гольцовом поясе (n = 2) 4–17%.

В сухопутных местообитаниях численно доминируют тундряная куропатка, тихоокеанская чайка, полевой жаворонок, краснозобый и гольцовый коньки, золотистый дрозд, соловей-красношейка, охотский сверчок, пеночка-таловка, щур, сибирский горный вьюрок. В открытой части океанической акватории численно доминируют глупыш, тонкоклювая кайра, топорок, а в прибрежной ее полосе – каменушка, тонкоклювый буревестник, краснолицый баклан, тихоокеанская чайка, тихоокеанский чистик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Артюхин Ю.Б.* Заметки о птицах Курильских островов // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18. Экспресс-выпуск № 501. С. 1315–1318.
2. *Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н.* Морские птицы и млекопитающие Дальнего Востока России: полевой определитель. М.: Изд-во АСТ, 1999. 224 с.
3. *Артюхин Ю.Б., Трухин А.М., Корнев С.И., Пуртов С.Ю.* Кадастр колоний морских птиц Курильских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. 2001. № 3. С. 3–59.
4. Атлас Сахалинской области. М.: ГУГК, 1967. 135 с.
5. Атлас гнездящихся птиц европейской части России / редколлегия: Е.А. Коблик [и др.]. Москва: Фитон XXI, 2020. 907 с.
6. *Баркалов В.Ю.* Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2009. 468 с.
7. Биоразнообразие горных биомов России / под общей редакцией Г.Н. Огуреевой. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2025. 792 с.
8. *Велижанин А.Г.* Обзор птиц Северных Курильских островов // Труды Биологического ин-та СО АН СССР. 1973. Вып. 16. Новосибирск. С. 234–259.
9. *Воробьев Д.П.* Растительность Курильских островов. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 92 с.
10. *Ганзей К.С.* Ландшафтная типология Курильских островов // Вестник ДВО РАН. № 4. 2009. С. 153–159.
11. *Гизенко А.И.* Птицы Сахалинской области. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 328 с.
12. Карта «Биомы России» / гл. редактор Г.Н. Огуреева. Масштаб 1:7 500 000. М.: ООО «ФОК-ГИС», 2015.
13. *Кищинский А.А.* Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука, 1988. 288 с.
14. *Коблик Е.А.* Разнообразие птиц (по материалам Зоологического музея МГУ), ч. 1–4. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2001. Ч. 1, 384 с., Ч. 2, 396 с., Ч. 3, 358 с., Ч. 4, 380 с.
15. *Коблик Е.А., Архипов В.Ю.* Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 171 с.
16. *Кузякин А.П.* Зоогеография СССР // Учен. Зап. МОПИ им. Н.К. Крупской. М., 1962. Т. 109, вып. 1. С. 3-182.
17. *Лобков Е.Г., Колотилин Н.Е., Лакомов С.П., Маршук С.П.* Дополнения к фауне птиц Северных Курильских островов (Шумшу и Парамушир) // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24. Экспресс-выпуск № 1122. С. 1028–1041.
18. *Лобков Е.Г., Герасимов Ю.Н., Мосалов А.А., Коблик Е.А.* Птицы Камчатки и Командорских островов. Полевой определитель. М.: Перо, 2021. 422 с.
19. *Михайлов К.Е., Коблик Е.А.* Птицы Сибири, Монголии и Дальнего Востока России. Справочник-определитель. М. Издание Союза охраны птиц России, 2021. 428 с.
20. *Наумов Р.Л.* Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИМПиТМ им. Е.И. Марциновского. 1964. 19 с.
21. *Нечаев В.А.* Обзор фауны птиц (Aves) Сахалинской области // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 2. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 246–327.
22. *Нечаев В.А., Гамова Т.В.* Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог). Владивосток: Дальнаука, 2009. 564 с.

23. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
24. *Подковыркин Б.А.* Список птиц северной части Курильской гряды // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. № 6. С. 1379–1385.
25. *Равкин Ю.С., Ливанов С.Г.* Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
26. *Романов А.А., Редькин Я.А., Коблик Е.А. и др.* Анализ фауны и населения птиц острова Уруп и сопредельных акваторий (Большая Курильская гряда) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101. № 11. С. 1243–1254.
27. *Романов А.А., Коблик Е.А., Смирнов П.А. и др.* Анализ фауны и населения птиц острова Итуруп (Большая Курильская гряда) // Зоологический журнал. 2023. Т. 102. № 8. С. 876–889.
28. *Романов А.А., Редькин Я.А., Коблик Е.А. и др.* Анализ фауны и населения птиц острова Онекотан (Большая Курильская гряда) // Зоологический журнал. 2025. Т. 104. № 4. С. 35–48.
29. *Штегман Б.К.* Основы орнитогеографического деления Палеарктики / Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 157 с.
30. *Yamashina Y.* Die Vogel der Kurilen // J. fur Ornithologie. 1931. Jg. 79. № 4. P. 491–541.

REFERENCES

1. Artyukhin Yu.B. Notes about the birds of the Kuril Islands. *Russian Ornithological Journal*. 2009. T. 18. Express issue No. 501. Pp. 1315–1318. (In Russ.)
2. Artyukhin Yu.B., Burkanov V.N. *Seabirds and mammals of the Russian Far East: a field guide*. M.: Publishing house AST. 1999. 224 p. (In Russ.)
3. Artyukhin Yu.B., Trukhin A.M., Kornev S.I., Purtov S.Yu. Cadastre of seabird colonies of the Kuril Islands. *Biology and conservation of birds of Kamchatka*. 2001. No. 3. Pp. 3–59. (In Russ.)
4. *Atlas of the Sakhalin region*. M.: GUGK. 1967. 135 p. (In Russ.)
5. *Atlas of Breeding Birds of the European Part of Russia*. Editorial Board: E.A. Koblik et al. M.: Fiton XXI. 2020. 907 p. (In Russ.)
6. Barkalov V.Yu. *Flora of the Kuril Islands*. Vladivostok: Dalnauka. 2009. 468 p. (In Russ.)
7. *Biodiversity of Mountain Biomes of Russia*. Edited by G.N. Ogureeva. Moscow: Moscow University Press. 2025. 792 p. (In Russ.)
8. Velizhanin A.G. Review of Birds of the Northern Kuril Islands. *Transactions of the Biological Institute of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences*. 1973. Issue 16. Novosibirsk. Pp. 234–259. (In Russ.)
9. Vorobyov D.P. *Vegetation of the Kuril Islands*. Moscow: USSR Academy of Sciences Press. 1963. 92 p. (In Russ.)
10. Ganzey K.S. Landscape Typology of the Kuril Islands. *Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*. No. 4. 2009. Pp. 153–159. (In Russ.)
11. Gizenko A.I. *Birds of the Sakhalin Region*. Moscow: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. 1955. 328 p. (In Russ.)
12. *Map "Biomes of Russia"*. Edited by G.N. Ogureeva. Scale 1:7 500 000. Moscow: OOO "FOK-GIS". 2015. (In Russ.)
13. Kishchinsky A.A. *Avifauna of Northeast Asia*. Moscow: Nauka. 1988. 288 p. (In Russ.)
14. Koblik E.A. *Bird Diversity (based on materials from the Zoological Museum of Moscow State University)*. Parts 1–4. M.: Moscow State University Press. 2001. Part 1. 384 p. Part 2. 396 p. Part 3. 358 p. Part 4. 380 p. (In Russ.)
15. Koblik E.A., Arkhipov V.Yu. *Bird Fauna of Northern Eurasia within the Borders of the Former USSR: Species Lists. Zoological Studies*. 2014. No. 14. M. 171 p. (In Russ.)
16. Kuzyakin A.P. *Zoogeography of USSR*. Scientific Notes of the Moscow Regional Pedagogical Institute named after N.K. Krupskaya. 1962. Vol. 109, No. 1. Pp. 3-182. (In Russ.)
17. Lobkov E.G., Kolotilin N.E., Lakomov S.P., Marshuk S.P. Additions to the bird fauna of the Northern Kuril Islands (Shumshu and Paramushir). *Russian Ornithological Journal*. 2015. T. 24. Express issue No. 1122. Pp. 1028–1041. (In Russ.)
18. Lobkov E.G., Gerasimov Yu.N., Mosalov A.A., Koblik E.A. *Birds of Kamchatka and the Commander Islands. Field Guide*. Moscow: Pero. 2021. 422 p. (In Russ.)
19. Mikhailov K.E., Koblik E.A. *Birds of Siberia, Mongolia, and the Russian Far East. Handbook*. M.: Publishing House of the Union for the Conservation of Birds of Russia. 2021. 428 p. (In Russ.)
20. Naumov R.L. *Birds in Tick-Borne Encephalitis Outbreaks of Krasnoyarsk Krai*: Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Moscow: E.I. Martsinovsky Institute of Mechanics and Technology. 1964. 19 p. (In Russ.)
21. Nechaev V.A. A Review of the Bird Fauna (Aves) of Sakhalin Oblast. *Flora and Fauna of Sakhalin Island (Proceedings of the International Sakhalin Project)*. Part 2. Vladivostok: Dalnauka. 2005. Pp. 246–327. (In Russ.)
22. Nechaev V.A., Gamova T.V. *Birds of the Russian Far East (annotated catalogue)*. Vladivostok: Dalnauka. 2009. 564 p. (In Russ.)
23. Pesenko Yu.A. *Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunal Studies*. Moscow: Nauka. 1982. 287 p. (In Russ.)
24. Podkovyrkin B.A. Checklist of Birds of the Northern Kuril Ridge. *Zoological Journal*. 1955. Vol. 34. No. 6. Pp. 1379–1385. (In Russ.)

25. Ravkin Yu.S., Livanov S.G. Factorial Zoogeography: Principles, Methods and Theoretical Concepts. Novosibirsk: Nauka. 2008. 205 pp. (In Russ.)
26. Romanov A.A., Redkin Ya.A., Koblik E.A. et al. Analysis of the Fauna and Bird Population of Urup Island and Adjacent Waters (Greater Kuril Ridge). *Zoological Journal*. 2022. Vol. 101. No. 11. Pp. 1243–1254. (In Russ.)
27. Romanov A.A., Koblik E.A., Smirnov P.A. et al. Analysis of the Fauna and Bird Population of Iturup Island (Greater Kuril Ridge). *Zoological Journal*. 2023. Vol. 102. No. 8. Pp. 876–889. (In Russ.)
28. Romanov A.A., Redkin Ya.A., Koblik E.A. et al. Analysis of the Fauna and Bird Population of Onekotan Island (Greater Kuril Ridge). *Zoological Journal*. 2025. Vol. 104. No. 4. Pp. 35–48. (In Russ.)
29. Shtegman B.K. *Fundamentals of the Ornithogeographic Division of the Palearctic*. *Fauna of the USSR. Birds*. Vol. 1. Issue 2. Moscow–Leningrad. 1938. 157 p. (In Russ.)
30. Yamashina Y. Die Vogel der Kurilen. *J. fur Ornithologie*. 1931. Jg. 79. No. 4. Pp. 491–541.

Сведения об авторах

Павел Алексеевич Смирнов — зоолог, сотрудник сектора орнитологии Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
e-mail: dryocopus@rambler.ru
https://orcid.org/0000-0001-6844-778X

Ярослав Андреевич Редькин — канд. биол. наук, старший научный сотрудник Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
e-mail: yardo@mail.ru
http://orcid.org/0000-0002-8566-6201

Евгений Александрович Коблик — канд. биол. наук, старший научный сотрудник Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
e-mail: koblik@zmmu.msu.ru
http://orcid.org/0000-0002-3298-6578

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

Елена Наильевна Барканова — фотограф-любитель, село Горное, Курильский район, Сахалинская область, Российская Федерация
e-mail: bobr72_72@mail.ru

Анна Николаевна Каландазде — зоолог, сотрудник сектора орнитологии Научно-исследовательского Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Российская Федерация
e-mail: annwolf95@mail.ru
https://orcid.org/

Поступила в редакцию 12.07.2026
После доработки 26.07.2026
Принята к публикации 28.07.2026

About the authors

Pavel Alekseevich Smirnov — zoologist, employee of the Ornithology department of the Zoological Museum of Moscow State University named after M.V. Lomonosov, Moscow, Russian Federation
e-mail: dryocopus@rambler.ru
https://orcid.org/0000-0001-6844-778X

Yaroslav Andreevich Red'kin — PhD in Biology, senior researcher of the Scientific-research Zoological museum of Moscow State University named after M.V. Lomonosov, Moscow, Russian Federation
e-mail: yardo@mail.ru
http://orcid.org/0000-0002-8566-6201

Evgenii Alexandrovich Koblik — PhD in Biology, senior researcher of the Scientific-research Zoological museum of Moscow State University named after M.V. Lomonosov, Moscow, Russian Federation
e-mail: koblik@zmmu.msu.ru
http://orcid.org/0000-0002-3298-6578

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

Elena Nailyevna Barkanova — amateur photographer, Gornoye Village, Kurilsky District, Sakhalin Oblast, Russian Federation
e-mail: bobr72_72@mail.ru

Anna Nikolaevna Kalandanze — zoologist, employee of the Ornithology department of the Zoological Museum of Moscow State University named after M.V. Lomonosov, Moscow, Russian Federation
e-mail: annwolf95@mail.ru
https://orcid.org/

Received July 12, 2026
Revised July 26, 2026
Accepted July 28, 2026

УДК 598.279.23/.24:591.5(476.5)

DOI: 10.7868/S3034545626080079 Original Article

Structural and Functional Characteristics of the Lesser Spotted Eagle (*Aquila pomarina*) and the Common Buzzard (*Buteo buteo*) in the Predator–Prey System of Northern Belarusian Forests

D.I. Shamovich[1], V.V. Ivanovsky[2], A.V. Zinoviev[3, *]

[1] Krasny Bor Landscape Reserve, Republic of Belarus

[2] Vitebsk State Academy of Veterinary Medicine, Vitebsk, Republic of Belarus

[3] Tver State University, Tver, Russian Federation

**e-mail: Zinovev.AV@tversu.ru*

Abstract. From 2022 to 2024, we studied the variability of the mating calls of male Common Quail (Coturnix coturnix) in Belarus by recording the vocalizations of wild birds in their natural habitat. We analysed the acoustic characteristics of the male mating call, which consists of two parts: vibrato and triplets. For the first time, it was revealed that the acoustic parameters of the first triplets in a series differed significantly from those of subsequent triplets within the same individual. The key temporal and frequency parameters of the song that allowed for the identification of individual males were determined. For the first triplets, these included the total duration of the triplet, the interval between the second and third elements, and the duration of the first element. For the subsequent triplets, these included the intervals between the first and second elements and between the second and third elements, and the frequency of the inflection point of the second element. For the vibrato, the key parameters were the durations of the first and second elements and the maximum frequency. Additionally, we documented structural deviations in male calls, such as inserted single or double elements, triplets with extra or missing elements, and triplets lacking certain frequency components. We propose a method for the individual recognition of male Common Quail by their calls at the same site during the nesting season. This method can be used for population censuses and behavioural studies of the species.

Keywords: Aquila pomarina; *Buteo buteo*; breeding density; diet; landscape heterogeneity; northern Belarus; trophic niche

Funding. The authors received no specific grant or other form of financial support for this research.

Ethic declarations. All field research was conducted in accordance with the institutional guidelines of Krasny Bor Landscape Reserve and Vitebsk State University named after P.M. Masherov and in compliance with wildlife-research regulations of the Republic of Belarus. Comparative analytical work was performed at Tver State University (Russian Federation) in accordance with institutional guidelines. No experimental procedures on live vertebrates were carried out; therefore approval by a bioethics committee was not required. Dietary analyses involved only prey remains from pellet samples and naturally deceased chicks found at nest sites.

Conflict of interests. The authors declare no competing interests.

Authors contribution. The concept of the article is DISh and VVI; analysis of literature data – DISh, VVI, and AVZ; writing the manuscript – DISh, VVI, and AVZ; editing – AVZ; work with the list of references, tables, and figures – AVZ.

Acknowledgements. We thank field assistants who supported the 2005–2007 field seasons, especially I. Yu. Shamovich for assistance with prey identification from pellet samples. The study was conducted with permission from the competent governmental authorities of the Republic of Belarus and in accordance with institutional guidelines.

For Citation: Shamovich D.I., Ivanovsky V.V., Zinoviev A.V. Structural and Functional Characteristics of the Lesser Spotted Eagle (*Aquila pomarina*) and the Common Buzzard (*Buteo buteo*) in the Predator–Prey System of Northern Belarusian Forests. *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 8, pp. 103–110. https://doi.org/10.7868/S3034545626080079

© Shamovich D.I., Ivanovsky V.V., Zinoviev A.V., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626080079 Оригинальная статья

Структурно-функциональная характеристика малого подорлика (*Aquila pomarina*) и канюка (*Buteo buteo*) в системе хищник–жертва лесов Северной Беларуси

Д.И. Шамович[1], В.В. Ивановский[2], А.В. Зиновьев[3, *]

[1] Ландшафтный заказник «Красный Бор», Республика Беларусь

[2] Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины, Витебск, Республика Беларусь

[3] Тверской государственный университет, Тверь, Российская Федерация

**e-mail: Zinovev.AV@tversu.ru*

Аннотация. Проанализированы плотность гнездования, состав рациона, ширина трофической ниши и показатели размножения малого подорлика (*Aquila pomarina*) и канюка (*Buteo buteo*) на трех лесных стационарах северной Беларуси, различающихся лесистостью и долей открытых местообитаний (2005–2007 гг.). Оба вида относятся к доминирующим дневным хищным птицам этих ландшафтов, однако прямое сопоставление их пространственного распределения и спектров питания в контрастных типах ландшафта ранее не проводилось. Наибольшая плотность гнездования малого подорлика отмечена в наиболее открытом ландшафте; вид характеризовался более узкой трофической нишей при преобладании в рационе полевок рода *Microtus*. Канюк достигал наибольшей численности в ландшафтах со сложной мозаикой ельников, вторичных мелколиственных лесов и черноольховых болот и отличался более широкой трофической нишей с повышенной долей птиц и лесных грызунов. Степень трофического перекрывания варьировала между стационарами и была минимальной в наиболее открытом ландшафте. Полученные результаты свидетельствуют о различиях видов по ландшафтной приуроченности и по ширине спектра добычи; выводы о межвидовой конкуренции следует формулировать осторожно, поскольку учеты жертв проводились однократно, а плотность гнездования оценивалась на протяжении короткого периода. Работа дает региональную основу для дальнейшего мониторинга популяций хищных птиц на севере Беларуси.

Ключевые слова: малый подорлик, канюк, плотность гнездования, питание, гетерогенность ландшафта, север Беларуси, трофическая ниша

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Соблюдение этических стандартов. Все полевые исследования проводились в соответствии с институциональными требованиями ландшафтного заказника «Красный Бор» и Витебского государственного университета имени П.М. Машерова и с соблюдением нормативных актов Республики Беларусь в области изучения объектов животного мира. Сравнительная аналитическая работа выполнялась в Тверском государственном университете (Российская Федерация) в соответствии с институциональными требованиями. Экспериментальные процедуры с живыми позвоночными животными не проводились, поэтому одобрение комиссии по биоэтике не требовалось. Анализ рациона включал только изучение остатков добычи из погадок и естественно погибших птенцов, обнаруженных на гнездовых участках.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Вклад авторов. Концепция статьи – ДИШ, ВВИ; анализ литературных данных – ДИШ, ВВИ, АВЗ; написание рукописи – ДИШ, ВВИ, АВЗ; редактирование – АВЗ; работа со списком литературы, таблицами и рисунками – АВЗ.

Благодарности. Авторы благодарят полевых помощников, оказывавших поддержку в ходе полевых сезонов 2005–2007 гг., особенно И.Ю. Шамовича за помощь в идентификации объектов добычи по материалам погадок. Исследование проводилось с разрешения компетентных государственных органов Республики Беларусь и в соответствии с институциональными требованиями.

Ссылка для цитирования: Шамович Д.И., Ивановский В.В., Зиновьев А.В. Структурно-функциональная характеристика малого подорлика (*Aquila pomarina*) и канюка (*Buteo buteo*) в системе хищник–жертва лесов Северной Беларуси // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 8. С. 103–110. (In Eng.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080079

© Шамович Д.И., Ивановский В.В., Зиновьев А.В., 2026

INTRODUCTION

Interspecific competition for shared resources is widely regarded as an important organizing principle of ecological communities, especially among predators occupying similar trophic levels. In diurnal raptor assemblages, overlap in prey use and habitat requirements often creates the potential for partial niche overlap, but the magnitude and ecological meaning of this overlap depend strongly on landscape context (Krebs, 1998).

The Lesser Spotted Eagle and Common Buzzard constitute an informative species pair for such comparisons in northern Belarus. Both species breed in the forest zone, both are strongly associated with small mammals, and both may forage in forest edges and open patches. At the same time, previous regional studies suggest that the eagle more often uses open habitats, whereas the buzzard is ecologically more flexible (Ivanovsky et al., 1999, 2001).

The boreal–temperate transition landscapes of northern Belarus combine coniferous forests, secondary deciduous stands, alder swamps, meadows, and agricultural land. These landscapes are suitable for evaluating how breeding density and diet vary among areas that differ in forest cover and the proportion of open habitats. Earlier studies in the region described small-mammal communities and several predator species, but direct comparisons of these two diurnal raptors across contrasting landscapes remain limited. Previous regional work on mustelids, amphibians, reptiles, and small-mammal communities in northern Belarus provides important background for this comparison (Sidorovich, 1997; Sidorovich et al., 2001, 2003, 2003a; Solovey et al., 2001; Tikhomirova et al., 2001).

The aim of the present study was to compare (1) breeding density of both raptor species in three landscapes differing in ecological structure, (2) diet composition and trophic niche breadth within each study area, (3) the degree of dietary overlap between the species in each area, and (4) the relation between the abundance of the main prey group and breeding density patterns of the Lesser Spotted Eagle.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Research was conducted in three landscape units of northern Belarus (Vitebsk Region): Rossony (56.0° N, 28.5° E), Gorodok (55.3° N, 31.0° E), and Shumilino (55.0° N, 29.0° E). Each unit covered approximately 100 km² (Gorodok effectively 70 km² of intensively surveyed territory). The region is characterized by hemi-boreal forests with Scots pine, Norway spruce, birch, and black alder, interspersed with bogs, meadows, and wetlands (Fig. 1).



Fig. 1. Map of the three study areas in Vitebsk Region, northern Belarus: 1 – Rossony, 2 – Gorodok, 3 – Shumilino

Рис. 1. Карта трех исследованных участков в Витебской области на севере Беларуси: 1 – Россоны, 2 – Городок, 3 – Шумилино

Rossony had the highest forest cover (70–81%) and the largest proportion of relatively undisturbed pine stands. Gorodok had intermediate forest cover (56–60%) and the highest proportion of ecologically rich forest types, including spruce stands, secondary mixed deciduous forests, and black-alder swamps. Shumilino had the largest proportion of open habitats, especially dry meadows and agricultural land. To avoid duplication, these landscape differences are described in the Results and summarized in Table 1.

Active territories of raptors were recorded from 1 March to 31 August in 2005–2007 by repeated vehicle and on-foot transects and by inspection of known and newly located nests. Observation points were placed in both forest and open habitats. A territory was considered occupied when one or two adult birds were repeatedly observed in a restricted area and/or an active nest was confirmed. Breeding density was expressed as occupied territories per 100 km².

Diet composition was studied from pellet samples collected during monthly nest visits in April–August. In total, about 90 pellets of Common Buzzard and 70 pellets of Lesser Spotted Eagle were examined, yielding 264 prey items for the buzzard and 220 prey items for the eagle. Prey remains were identified using comparative skeletal collections and published keys for mammals, birds, amphibians, and reptiles. Small mammals were identified following Pucek (1981), Görner and Hackethal (1988), and hair keys of Teerink (1991); bird

Table 1. Ecological structure of the three study landscapes (percentage of main biotope types)

Таблица 1. Экологическая структура трех исследованных ландшафтов (доля основных типов биотопов, %)

Biotope type	Gorodok, %	Shumilino, %	Rossony, %
Dry pine stands	4	15	46
Dry spruce stands	20	9	6
Secondary small-leaved forests	19	19	6
Black alder swamps	12	7	4
Raised pine bogs	4	10	14
Water ecosystems	3	2	8
Open grassy marshes	8	2	3
Dry meadows	16	24	6
Fields and settlements	13	10	4
New clearings	1	2	3

remains were checked using März (1987); amphibian remains were identified using Böhme (1977); reptile remains were checked using Pikulik et al. (1988); prey biomass estimates followed Pavlovsky (1963) and Fedushin and Dolbik (1967). Species nomenclature follows Gill et al. (2023).

For the revised version, all diet data are presented in one comparative table by study area and species. For Lesser Spotted Eagle, complete station-specific grouped summaries for Rossony and Gorodok were not preserved as separate tables in the archived manuscript; therefore, grouped values for major prey classes were reconstructed from the archived prey lists, pooled summaries, and station-level text descriptions. These reconstructed entries are highlighted in yellow.

To estimate prey availability, small mammals were trapped in April 2005, i.e. during the pre-reproductive season before the main spring increase in densities. Here, "pre-reproductive season" means the period preceding mass breeding of vole populations, when abundance values are still comparatively stable and can be compared among study areas. Snap-trapping grids consisted of four parallel lines with traps set 2 m apart and exposed for 16 hours; abundance was expressed as individuals per 100 trap-nights.

Trophic niche breadth was calculated using Levins' index (B) and standardized breadth (BA) (Levins, 1968). Dietary overlap between the species within each study area was estimated using Morisita's index (Morisita, 1959). Following the reviewers' suggestions, formal inference for correlations based on only three landscapes was not retained. Instead, landscape comparisons are treated descriptively, and only interannual ranges of breeding density are presented. The relation between April 2005 vole abundance and eagle density is shown as an exploratory graphical comparison rather than as proof of causality. Grouped diet comparisons among major prey classes were evaluated descriptively; G-tests from the original draft were removed from the tables and summarized only where informative in the text. The descriptive statistical treatment follows Sokal and Rohlf (1995).

RESULTS

Landscape composition

The three study areas differed markedly in ecological structure. Rossony was dominated by dry pine stands and had the highest overall forest cover. Gorodok combined moderate forest cover with the highest proportion of ecologically rich forest habitats, especially spruce stands, secondary small-leaved forests, and alder swamps. Shumilino had the largest proportion of open habitats, particularly dry meadows and agricultural land.

These differences define a gradient from a predominantly forested landscape (Rossony) to a more open landscape (Shumilino), with Gorodok occupying an intermediate position and showing the greatest structural heterogeneity of forest habitats.

Breeding populations

Common Buzzard was recorded in all three study areas at substantially higher densities than Lesser Spotted Eagle. In Rossony, breeding density of the buzzard was about 16 territories/100 km²; in Shumilino it ranged from 21 to 24 territories/100 km² across years; and in Gorodok it ranged from 21 to 34 territories/100 km². The highest values were therefore associated with landscapes containing a complex mosaic of spruce stands, secondary small-leaved forests and black-alder swamps (Fig. 2).

Lesser Spotted Eagle showed the opposite pattern. In Rossony only one occupied territory was found (1.0 territory/100 km²). In Gorodok the density was low but consistently higher than in Rossony (about 2.0–3.0 territories/100 km²; mean 2.4). In Shumilino

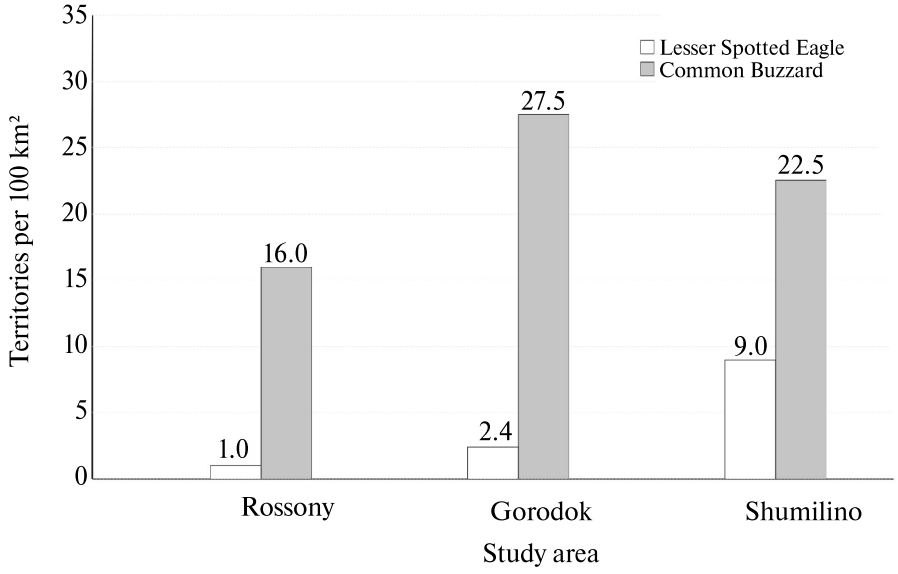


Fig. 2. Breeding density of the Lesser Spotted Eagle and Common Buzzard in the three study areas
Рис. 2. Плотность гнездования малого подорлика и канюка на трех исследованных участках

Table 2. Breeding density of the two raptors in the three study areas (territories per 100 km²)

Таблица 2. Плотность гнездования двух видов хищных птиц на трех стационарах (число территорий на 100 км²)

Study area	Common Buzzard	Lesser Spotted Eagle
Rossony	16.0	1.0
Gorodok	21.0–34.0	2.0–3.0
Shumilino	21.0–24.0	7.0–11.0

the species was clearly more numerous, with 7.0–11.0 territories/100 km² during 2005–2007. Thus, the eagle was most abundant in the most open landscape, whereas the buzzard reached higher values in areas with a greater share of spruce, secondary small-leaved and black-alder forest habitats.

Diet composition and trophic niche

Across all three areas, mammals formed the basis of the diet of both species, but their relative importance was higher in Lesser Spotted Eagle. In Rossony and Gorodok, eagle diet was almost entirely mammalian. In Shumilino, where open meadows were most extensive, *Microtus* voles dominated the eagle diet even more strongly than in the forested areas.

Common Buzzard had a broader prey spectrum in every study area. Birds contributed most strongly to buzzard biomass in Rossony and Gorodok, whereas in Shumilino the diet included a larger proportion of invertebrates and amphibians in addition to mammals. Levins' niche breadth was consistently lower in Lesser Spotted Eagle than in Common Buzzard. Morisita's

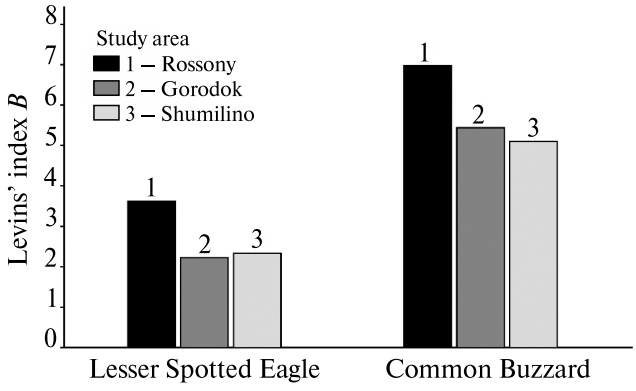


Fig. 3. Trophic niche breadth (Levins' index *B*) of the Lesser Spotted Eagle and Common Buzzard in the three study areas (1 – Rossony, 2 – Gorodok, 3 – Shumilino)
Рис. 3. Ширина трофической ниши (индекс Левинса) малого подорлика и канюка на трех исследованных участках (1 – Россоны, 2 – Городок, 3 – Шумилино)

overlap index varied among study areas and was highest in Rossony (0.925), intermediate in Gorodok (0.747), and lowest in Shumilino (0.650) (Fig. 3).

For Lesser Spotted Eagle, the dominant prey in the three study areas was *Microtus* spp. (45.7% of prey objects in Rossony, 65.0% in Gorodok, and 64.0% in Shumilino). In Common Buzzard, the contribution of *Microtus* spp. was lower and more variable, and the role of bank voles and birds was proportionally greater.

Table 3. Grouped diet composition of Lesser Spotted Eagle and Common Buzzard in the three study areas

Таблица 3. Группированный состав рациона малого подорлика и канюка на трех стационарах

Area	Species	*n*	Invertebrates	Fish	Amphibians	Reptiles	Mammals	Birds	Levins B	Morisita overlap
Rossony	*Buteo buteo*	85	12.0 / 0.2	2.0 / 1.4	4.0 / 4.1	0 / 0	70.0 / 67.6	12.0 / 26.8	6.98	0.925
	Aquila pomarina	70	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 0	100.0 / 100.0	0 / 0	3.62	—
Gorodok	*Buteo buteo*	140	8.6 / 0.1	2.9 / 2.3	2.9 / 1.6	0 / 0	62.9 / 52.1	22.9 / 43.9	5.44	0.747
	Aquila pomarina	60	0 / 0	0 / 0	0 / 0	0 / 0	96.7 / 97.8	3.3 / 2.2	2.23	—
Shumilino	*Buteo buteo*	175	32.6 / 0.8	1.4 / 1.6	6.9 / 8.2	0 / 0	47.9 / 62.6	11.1 / 26.9	5.10	0.650
	Aquila pomarina	100	3.0 / 0.1	0 / 0	1.0 / 0.8	1.0 / 0.1	95.0 / 99.0	0 / 0	2.33	—

Notes. Values are percentage of prey objects / percentage of biomass, *n* – number of prey items.

Примечания. Приведены доля объектов добычи / доля биомассы, %; *n* – число объектов добычи.

Small mammals

The abundance of *Microtus* voles in dry meadows increased from Rossony to Gorodok and reached its highest level in Shumilino. In April 2005 the corresponding values were 3.2, 6.1, and 15.6 individuals per 100 trap-nights. In forest habitats, *Clethrionomys glareolus* predominated in all three areas.

This pattern is consistent with the observed breeding-density gradient of Lesser Spotted Eagle, but because vole abundance was measured only once, the comparison should be regarded as exploratory. It nevertheless indicates that the most open landscape also offered the highest spring abundance of the eagle's main prey group (Fig. 4).

Reproduction

Average clutch size of Lesser Spotted Eagle was 1.6 ± 0.5 eggs; fledgling production averaged 0.9 ± 0.4 fledglings per territorial pair and 1.0 per successful pair. Breeding success was 86.7%.

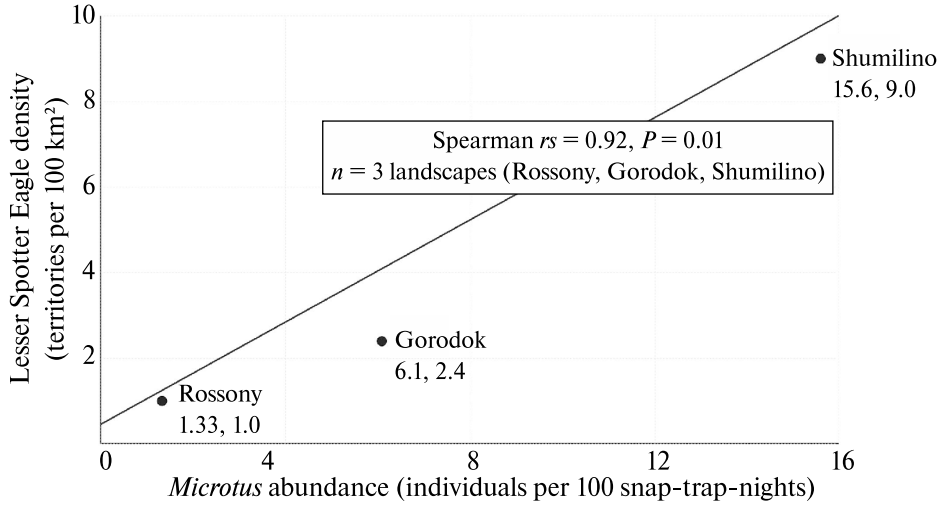


Fig. 4. Relationship between the abundance of field voles (*Microtus* spp.) in dry meadows and the breeding density of the Lesser Spotted Eagle

Рис. 4. Численность полевок рода *Microtus* на сухих лугах и плотность гнездования малого подорлика

Table 4. Abundance of principal small mammals in key habitats of the three study areas (individuals per 100 trap-nights, April 2005)

Таблица 4. Численность основных видов мелких млекопитающих в ключевых местообитаниях трех стационаров (особей на 100 ловушко-суток, апрель 2005 г.)

Habitat / species	Rossony	Gorodok	Shumilino
Dry meadow, *Microtus* spp.	3.2	6.1	15.6
total small mammals	3.2	6.9	17.4
Spruce or mixed forest, *C. glareolus*	1.6–2.9	3.8–5.5	2.7–4.2
Black alder swamp, *C. glareolus*	2.9	4.4	3.8

In Common Buzzard, average clutch size was 1.9 ± 0.4 eggs, fledgling production averaged 1.5 ± 0.4 fledglings per pair, and breeding success was about 85%. The two species thus showed similarly high breeding success within the study period.

DISCUSSION

The revised results support a clear difference between the two species in landscape association. Lesser Spotted Eagle was most numerous in the most open study area, whereas Common Buzzard reached its highest density in landscapes with a greater proportion of spruce, secondary small-leaved and black-alder forest habitats. This pattern agrees with earlier regional observations that the eagle is strongly linked to meadow–forest mosaics, while the buzzard uses a broader set of forest and edge habitats (Ivanovsky et al., 1999, 2001).

The diet data also indicate greater trophic specialization in Lesser Spotted Eagle. In all three study areas the eagle relied mainly on *Microtus* voles, whereas Common Buzzard used a wider prey spectrum and regularly included birds and forest rodents. Such differences in prey spectrum are consistent with the broader ecological plasticity of the buzzard reported in previous studies of Belarusian raptors and with the general distinction between meadow-foraging and forest-edge foraging strategies.

At the same time, the present data do not allow a rigorous demonstration of direct interspecific competition or of specific mechanisms reducing that competition. The study covers only three years, prey trapping was conducted once, and some station-specific dietary summaries for Lesser Spotted Eagle had to be reconstructed from archived field records. Therefore, the safest conclusion is that both species differed in spatial distribution and in the breadth of the prey spectrum, while the interpretation of these patterns in terms of competition should remain cautious.

The April 2005 small-mammal data suggest that the open Shumilino landscape offered the highest early-season abundance of *Microtus*, which is in line with the higher density of Lesser Spotted Eagle there. This correspondence is biologically plausible, but it should be treated as a regional pattern rather than as a formal statistical proof of prey-driven regulation. Additional multi-year trapping data would be needed to test this relation more rigorously.

In practical terms, the study indicates that the conservation of Lesser Spotted Eagle in northern Belarus is likely to depend on the persistence of meadow–forest mosaics and sufficiently productive vole-rich grasslands, whereas the conservation of Common Buzzard requires maintenance of landscapes with a complex mosaic of spruce stands, secondary small-leaved forests and black-alder swamps rather than simplification into uniform plantations. These inferences follow directly from the observed density and diet differences, but broader management implications should be viewed as tentative regional recommendations rather than as universal rules. These recommendations should be considered against the background of ongoing changes in forest use and structure in the region.

REFERENCES

1. Böhme G. Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt–Universität zu Berlin, Mathematik. Naturwissenschaften. 1977. V. 26. P. 283–300.
2. Fedushin A.V., Dolbik M.S. Birds of Belarus [Ptitsy Belarusi]. Minsk: Nauka and Tekhnika Publ. 1967. 519 p. (In Russ.).
3. Gill F.B., Donsker D., Rasmussen P.C. (Eds.) IOC World Bird List (v. 13.2). 2023. https://www.hbw.com/ioc
4. Görner M., Hackethal H. Säugetiere Europas. Radebeul, Leipzig: Neumann Verlag. 1988. 369 p.
5. Ivanovsky V.V., Bashkirov I.V., Shamovich D.I. Der Schreiadler in Weißrussland. Ornithologische Mitteilungen. 1999. V. 51. № 8. P. 405–407.
6. Ivanovsky V.V., Bashkirov I.V., Shamovich D.I. Über die Lebensweise weißrussischer Mäusebussarde. Ornithologische Mitteilungen. 2001. V. 53. № 1. P. 8–11.

7. Krebs C. Ecological Methodology. 2nd ed. New York: Addison-Wesley Education Publishers Inc. 1998. 620 p.
8. Levins R. Evolution in changing environments. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 1968. 295 p.
9. März R. Gewöll- und Rupfungskunde. Berlin: Akademie Verlag. 1987. 398 p.
10. Morisita M. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E. 1959. V. 3. P. 65–80.
11. Pavlovsky E.N. (Ed.) Mammals of USSR fauna. Part 1 [Mlekopitayushchie fauny SSSR. Chast' 1]. Moscow–Leningrad: Academy of Science of USSR. 1963. 639 p. (In Russ.)
12. Pikulik M.M., Bakharev V.A., Kosov S.V. Reptiles of Belarus [Presmykayushchiesya Belarusi]. Minsk: Nauka and Tekhnika Publ. 1988. 190 p. (In Russ.)
13. Pucek Z. Keys to Vertebrates of Poland: Mammals. Warsaw: Polish Scientific Publishers. 1981. 367 p.
14. Sidorovich V.E. Mustelids in Belarus: Evolutionary biology, demography and biocoenotic relationships [Mustelidy Belarusi: Evolyutsionnaya biologiya, demografiya i biogenoticheskie svyazi]. Minsk: Zolotoi Ulei Publ. 1997. 279 p. (In Russ.)
15. Sidorovich V.E., Shamovich D.I., Solovey I.A., Lauzhel G.O. Dietary variations of the Ural Owl *Strix uralensis* in the transitional mixed forest of northern Belarus with implications for the distribution differences. Ornis Fennica. 2003. V. 80. P. 145–158.
16. Sidorovich V.E., Anisimova E.I., Sidorovich N.V. et al. Structure of small mammal communities (Rodentia, Insectivora) as prey of vertebrate predators in different ecosystems of northern Belarus [Struktura assotsiatsii melkikh mlekopitayushchikh (Rodentia, Insectivora) kak zhertv pozvonochnykh khishchnikov v raznotypnykh ekosistemakh severnoi Belarusi] // Vestsi NAN Belarusi. 2001. № 1. P. 99–110. (In Russ.)
17. Sidorovich V.E., Solovey I.A., Pikulik M.M., Lauzhel G.O. Landscape differences in the structural organization of small mammal and predator communities in transzonal forest complexes [Landshaftnye razlichiya strukturnoi organizatsii soobshchestva melkikh mlekopitayushchikh i khishchnikov–ikh potrebitelei v transzonal'nykh lesnykh kompleksakh] // Vestsi NAN Belarusi. 2003a. № 3. P. 84–98. (In Russ.)
18. Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3rd ed. New York: W. H. Freeman. 1995. 887 p.
19. Solovey I.A., Sidorovich V.E., Pikulik M.M., Martsinkevich G.I. Assessment of landscape structure in Poozerya in relation to environmental carrying capacity for vertebrate animals [Otsenka struktury landshaftov Poozer'ya v svyazi s ekologicheskoi emkost'yu sredy obitaniya pozvonochnykh zhivotnykh]. Vestsi NAN Belarusi. 2001. № 4. P. 89–96. (In Russ.)
20. Teerink B.J. Hair of West-European Mammals. Cambridge: Cambridge University Press. 1991. 224 p.
21. Tikhomirova L.L., Sidorovich V.E., Adamovich S.G. Structure of small mammal communities in mixed forest complexes of central Belarus [Struktura assotsiatsii melkikh mlekopitayushchikh smeshannykh lesnykh kompleksov tsentral'noi Belarusi]. Vestsi NAN Belarusi. 2001. № 2. P. 127–131. (In Russ.)

Сведения об авторах

Дмитрий Иванович Шамович — кандидат биологических наук; биолог, специалист по экотуризму, ландшафтный заказник «Красный Бор», Республика Беларусь
e-mail: dshamovich@tut.by

Владимир Валентинович Ивановский — доктор биологических наук, доцент; профессор, Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины, Республика Беларусь
e-mail: ivanovski.46@mail.ru
https://orcid.org/0000-0003-1030-7113

Андрей Валерьевич Зиновьев — доктор биологических наук, доцент; заведующий кафедрой зоологии и физиологии, Тверской государственный университет, Российская Федерация
e-mail: Zinovev.AV@tversu.ru
https://orcid.org/0000-0001-8074-615X

About the authors

Dmitry I. Shamovich — PhD in Biological Sciences; biologist, ecotourism specialist, Krasny Bor Landscape Reserve, Republic of Belarus
e-mail: dshamovich@tut.by

Vladimir V. Ivanovsky — Grand PhD in Biological sciences, Associate Professor; Professor, Vitebsk State Academy of Veterinary Medicine, Republic of Belarus
e-mail: ivanovski.46@mail.ru
https://orcid.org/0000-0003-1030-7113

Andrei V. Zinoviev — Grand PhD in Biological sciences, Associate Professor; Head of the Department of Zoology and Physiology, Tver State University, Russian Federation
e-mail: Zinovev.AV@tversu.ru
https://orcid.org/0000-0001-8074-615X

Поступила в редакцию 23.06.2026
После доработки 29.06.2026
Принята к публикации 08.07.2026

Received June 23, 2026
Revised June 29, 2026
Accepted July 8, 2026

УДК 599.742.21-22:591.431.4

DOI: 10.7868/S3034545626080087

Оригинальная статья

Морфотипическая характеристика первого нижнего моляра (m1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae)

Д.О. Гимранов

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

e-mail: djulfa250@rambler.ru

Аннотация. Изучено строение первого нижнего моляра (m1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*U. maritimus*) медведей, выделено 9 признаков, обладающих полиморфизмом, приведены их описания. Обнаружена географическая закономерность в изменчивости количества бугорков и гребней m1 материковых *U. arctos* с запада на восток. Среди островных популяций *U. arctos* четкие географические закономерности в распределении морфотипов не выявлены. Зуб m1 у бурого и белого медведей является одним из самых изменчивых зубов, для него характерна высокая степень асимметрии. Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения m1 по пяти признакам. Зуб m1 у *U. maritimus* достаточно редуцирован, что связано с хищничеством. Зуб, редуцируясь, утрачивает второстепенные бугорки на тригониде и талониде, сокращается количество гребней, становится массивнее протоконид. Это отчетливо характеризует тенденцию к гиперкарнивории.

Ключевые слова: изменчивость, зубы, морфотипы, моляр, бурый медведь, белый медведь, видовая дифференциация

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 122021000095-0).

Благодарности. Автор признателен коллективу Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова, коллективу лаборатории териологии Зоологического института РАН, а также заведующему музеем ИЭРиЖ УрО РАН Н.Г. Ерохину, сотруднику лаборатории филогении и фауногенеза ИСиЭЖ СО РАН Д.Е. Тараненко за помощь при работе с коллекционным материалом. Выражается благодарность T. Amano, R. Masuda, Y. Amaike и T. Akiyama (Hokkaido University) за помощь в организации и проведении исследований в Японии (остров Хоккайдо). Авторы также признательны кураторам коллекционных фондов музеев Японии: F. Takaya и M. Kato (Botanic Garden, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University), K. Omote (Hokkaido Museum), D. Natsuki (Graduate School of Humanities and Sociology the University of Tokyo) и T. Murakami (Shiretoko Museum) и директору Shiretoko Museum Mr.M. Yamanaka.

Ссылка для цитирования: *Гимранов Д.О.* Морфотипическая характеристика первого нижнего моляра (m1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал / Russian Journal of Zoology. 2026. Том 105. № 8. С. 111–132. https://doi.org/10.7868/S3034545626080087

© Гимранов Д.О., 2026

DOI: 10.7868/S3034545626080087 Original Article

Morphotypic Characteristics of the First Lower Molar (m1) of Brown (*Ursus arctos*) and Polar (*Ursus maritimus*) Bears (Carnivora, Ursidae)

D.O. Gimranov

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

e-mail: djulfa250@rambler.ru

Abstract. The structure of the first lower molar (m1) of brown (*Ursus arctos*) and polar (*U. maritimus*) bears has been studied, and nine polymorphic characters have been identified and described. A geographical pattern was found in the variability of the number of m1 cusps and ridges in mainland *U. arctos* from the west to the east. No clear geographical patterns were observed in the distribution of morphotypes among the island populations of *U. arctos*. The m1 tooth in brown and polar bears is one of the most variable teeth and is characterized by a high degree of asymmetry. A brown bear can be reliably differentiated from a polar bear based on the m1 on 5 characteristics. The m1 tooth in *U. maritimus* is rather reduced, which is associated with predation. The reduced tooth loses the secondary cusps on the trigonid and talonid, the number of ridges decreases, and the protoconid becomes more massive. This clearly characterizes the tendency towards hypercarnivory.

Keywords: brown bear, molar, morphotypes, polar bear, species differentiation, teeth, variability

Funding. The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 122021000095-0).

Acknowledgements. The author is grateful to the staff of the Zoological Museum of the Lomonosov Moscow State University, the staff of the Laboratory of Theriology of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, as well as the head of the Museum of the IPAE Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, N.G. Erokhin, and the staff of the Laboratory of Phylogeny and Faunogenesis of the Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, D.E. Taranenko, for their help in working with collectible material. Thanks are expressed to T. Amano, R. Masuda, Y. Amaike and T. Akiyama (Hokkaido University) for their help in organizing and conducting research in Japan (Hokkaido Island). The authors are also grateful to the curators of the collection funds of museums in Japan: F.N. Takaya and M. Kato (Botanic Garden, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University), K. Omote (Hokkaido Museum), D. Natsuki (Graduate School of Humanities and Sociology at The University of Tokyo) and T. Murakami (Shiretoko Museum) and to the Director of the Shiretoko Museum, Mr.M. Yamanaka.

For Citation: Gimranov D.O. Morphotypic Characteristics of the First Lower Molar (m1) of Brown (*Ursus arctos*) and Polar (*Ursus maritimus*) Bears (Carnivora, Ursidae). *Zoologicheskiy zhurnal / Russian Journal of Zoology*. 2026. Vol. 105, no. 8, pp. 111–132. (In Russ.) https://doi.org/10.7868/S3034545626080087

Настоящая публикация является продолжением серии работ по изучению изменчивости зубов современных бурого (*Ursus arctos* (L., 1758)) и белого (*U. maritimus* (Phipps, 1774)) медведей. Ранее нами опубликованы результаты исследования изменчивости резцов, четвертых премоляров (P4, p4), первого верхнего моляра (M1) и второго верхнего моляра (M2) медведей (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018, 2021, 2024). В этой работе внимание будет уделено нижнему первому моляру (m1). На сегодняшний день работ, посвященных изучению изменчивости зубов крупных наземных Carnivora, достаточно мало. Без детального анализа изменчивости дентальных структур невозможно проводить корректные сравнения зубов современных животных с ископаемыми образцами. Без изучения особенностей строения зубов современных таксонов затруднительно интерпретировать изменения зубов, происходившие в эволюционном масштабе времени. Из всех элементов скелета, вероятно, зубы чаще всего сохраняются менее поврежденными в ископаемом состоянии.

© Gimranov D.O., 2026

Направленная специализация и как следствие широкий спектр питания медведей рода *Ursus* обусловливает значительную дифференциацию их зубов. Резцы достаточно развитые, имеют сложную морфологию, сильно стираются и активно участвуют в обработке пищи (Гимранов, Косинцев, 2017). Клыки, судя по их стертости у разных возрастных групп, почти не участвуют в обработке пищи (наблюдение автора). Первые премоляры (P1–3/p1–3) на верхней и нижней челюстях редуцированы (Барышников, 2007). P4 редуцирован, но при этом имеет достаточно много варьирующих структур на коронке в виде стилей и конулей (Гимранов, 2018). Нижний премоляр p4, напротив, достаточно развит, на нем имеются разнообразные кристы и бугорки, варьирующие в разной степени (Гимранов, 2018), особенно p4 развит и «моляризован» у пещерных медведей (Sotnikova et al., 2025). Верхние моляры M1 и M2 у представителей рода *Ursus*, в отличие от нижних моляров, более консервативны. Разнообразие и изменчивость признаков максимальна у нижних моляров пещерных медведей (Rabeder, 1999). У бурого и белого медведей детальную характеристику одонтологических признаков нижних моляров с привлечением больших выборок не проводили.

Бурый медведь обитает почти во всех природных зонах Голарктики, населяет разнообразные биотопы, тяготея к лесам, имеет широкий спектр питания. В противоположность ему белый медведь имеет циркумполярный ареал, обитатель дрейфующих и паковых льдов, островных и материковых морских побережий (Барышников, 2007). *U. maritimus* характеризуется низким географическим и генетическим разнообразием (Hailer et al., 2012; Wiig et al., 2019; Clendenin et al., 2025). Будучи близким родственником бурого медведя, белый медведь имеет выраженную морфологическую специализацию черепа, зубов и конечностей (Барышников, 2007; Slater et al., 2010). Эти признаки у *U. maritimus* развивались в течение достаточно короткого промежутка времени, т.к. обособление *U. maritimus* от линии *U. arctos* произошло сравнительно недавно в рамках последнего миллиона лет (Lindqvist et al., 2010; Hailer et al., 2012; Bidon et al., 2014). Однако согласно результатам некоторых недавних исследований, период дивергенции составил 1.6–0.2 млн лет, что было обусловлено сложным процессом разделения видов и влиянием интрогрессии (Cahill et al., 2018; Lan et al., 2022). Рацион белого медведя составляют преимущественно крупные морские позвоночные – ластоногие. Об упрощении зубов *U. maritimus* при переходе к мясоедству свидетельствуют колющий, хищнического вида P4 (Гимранов, 2018), упрощение (потеря стилей) M1 (Гимранов, 2021) и упрощение M2 (потеря стилей и конулей, слабые цингулюмы, неразвитые протокон и талон). Таким образом, бурый и белый медведи являются удобными модельными видами, на которых возможно проводить разностороннее исследование изменчивости одонтологических признаков. Ранее нами был сделан обзор литературных источников об изменчивости зубов у представителей рода *Ursus* (Гимранов, Косинцев, 2017). Он далеко не всеобъемлющий, однако бóльшая часть источников приведена. Основной вывод, который можно сделать из анализа источников, состоит в том, что ранее детального анализа строения зубов и описания изменчивости одонтологических структур у представителей рода *Ursus* не проводилось, за исключением изучения изменчивости зубов большого пещерного медведя *U. spelaeus* sensu lato (Rabeder, 1999). Задачи настоящего исследования – описание морфологии первого нижнего моляра (m1) у бурого и белого медведей, составление морфотипических схем, вычисление показателя усложненности коронки зуба и описание видовых диагностических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы краниологические коллекции Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Музея ИЭРиЖ УрО РАН, зоологического музея ТомГУ, коллекционных фондов ИСиЭЖ СО РАН, The Hokkaido University Museum (Саппоро, Япония), Hokkaido Museum (Саппоро, Япония), Department of Archaeology, the University of Tokyo (Токоро, Япония), Shiretoko Museum (Шари, Япония). Наглядное географическое распределение изученных выборок медведей приведено в работе по изменчивости резцов (Гимранов, Косинцев, 2017, рис. 1). Приведенное ниже количество изученных особей может отличаться от данных, представленных в табл. 2, 3, 4, т.к. особи, имеющие разные морфотипы на правом и левом зубе, из анализа исключались. Отдельно случаи асимметрии упоминаются в рубриках Результаты и Обсуждение.

Локалитеты изученных особей (черепов) бурого медведя объединялись в крупные выборки. Кавказ горный (n = 26): Азербайджанская республика (n = 2), Грузия (n = 1), Республика Абхазия (n = 2), Республика Дагестан (n = 1), Карачаево-Черкесская Республика (n = 8), Республика Северная Осетия–Алания (n = 3), Чеченская Республика (n = 1), без локалитета (n = 8); Кавказ равнинный (n = 59): Республика Адыгея (n = 34), Краснодарский край (n = 25); Центр европейской части России (n = 16): Костромская обл. (n = 4), Московская обл. (n = 1), Смоленская обл. (n = 4), Тверская обл. (n = 6), Ярославская обл. (n = 1); Север европейской части России (n = 80): Архангельская обл. (n = 5), Вологодская обл. (n = 10), Ленинградская

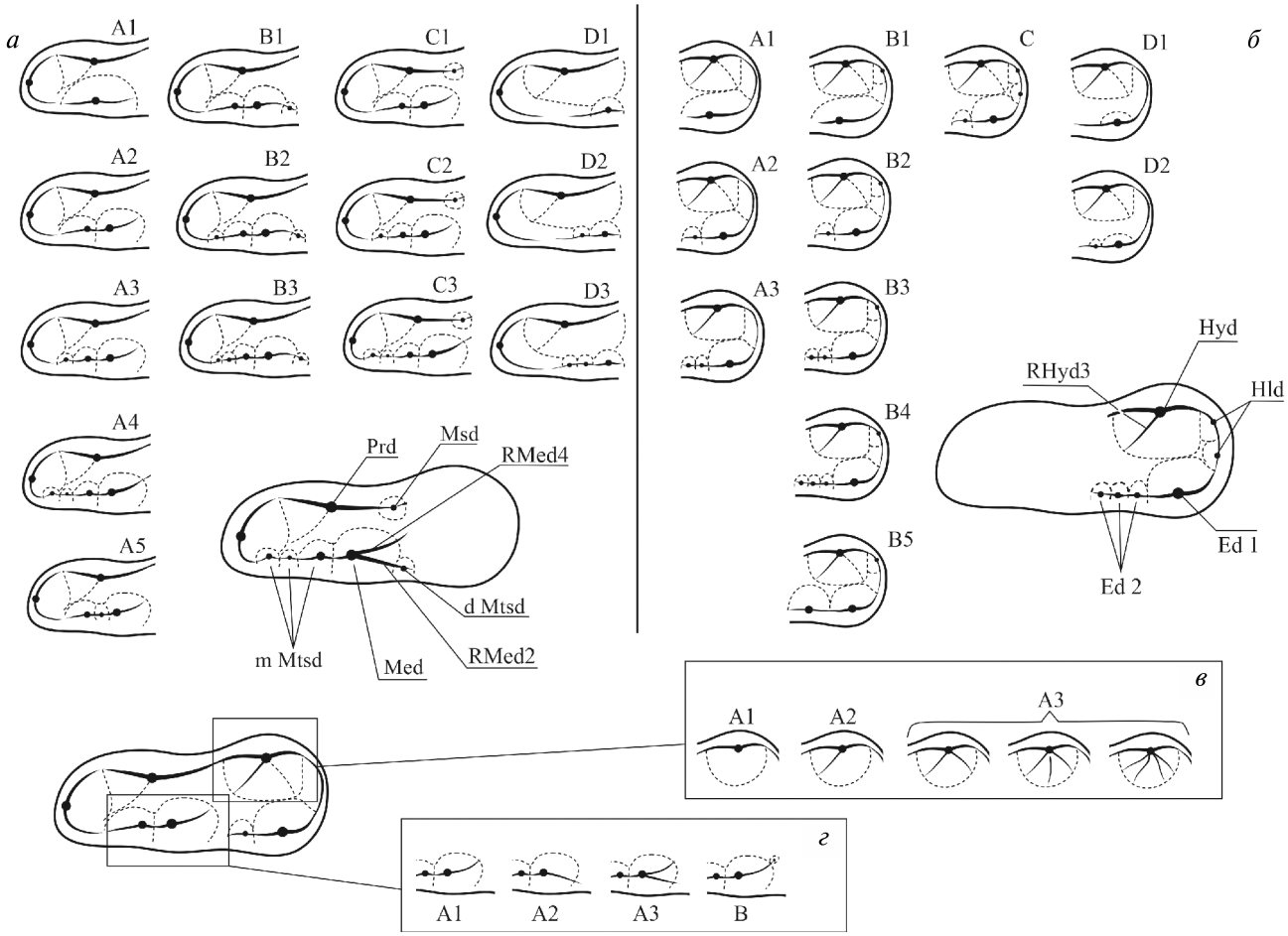


Рис. 1. Морфотипы m1 бурого и белого медведей (название элементов зуба см. табл. 1): *а* – тригонид, *б* – талонид, *в* – внутренние гребни гипоконида, *г* – дистальные гребни метаконида; Prd – протоконид, Med – метаконид, m Mtsd – мезиальный метастилид, d Mtsd – дистальный метастилид, Msd – мезоконид, RMed2 – дистальный гребень 2 метаконида, RMed4 – дистальный гребень 4 метаконида, Hyd – гипоконид, Hld – гипоконулид, RHyd3 – внутренние гребни гипоконида, Ed 1 – энтоконид 1, Ed 2 – энтоконид 2

Fig. 1. Morphotypes m1 of brown and polar bears (see Table 1 for the name of the tooth characters): *а* – trigonid, *б* – thalonid, *в* – internal ridges of hypoconid, *г* – distal ridges of metaconid; Prd – protoconid, Med – metaconid, m Mtsd – mesial metastylid, d Mtsd – distal metastylid, Msd – mesoconid, RMed2 – distal crest 2 metaconides, RMed4 – distal crest 4 metaconides, Hyd – hypoconid, Hld – hypoconid, RHyd3 – internal ridges of hypoconid, Ed 1 – entoconid 1, Ed 2 – entoconid 2

обл. (n = 38), Мурманская обл. (n = 6), Новгородская обл. (n = 10), Псковская обл. (n = 8), Республика Карелия (n = 1), без локалитета (n = 2); Урал южный (n = 13): Республика Башкортостан (n = 11), Оренбургская обл. (n = 1), без локалитета (n = 1); Урал северный и средний (n = 66): Коми (n = 31); Свердловская обл. (n = 15); Пермская обл. (n = 4), Тюменская обл. (n = 3), Ханты-Мансийский автономный округ (n = 3), Ямало-Ненецкий автономный округ (n = 1), Урал северный без локалитета (n = 4), Урал средний без локалитета (n = 2), Урал без локалитета (n = 3); западная Сибирь (n = 49): Новосибирская обл. (n = 2), Томская обл. (n = 23), Тюменская обл. (n = 24); Алтай (n = 20): Республика Алтай (n = 20); Юго-Восточная Сибирь (n = 15): Иркутская обл. (n = 13), Республика Тыва (n = 1), Республика Бурятия (n = 1); Центральная Сибирь (n = 17): Красноярский край (n = 17); Восточная Сибирь (n = 14): Республика Саха (n = 9), Магаданская обл. (n = 3), Чукотский автономный округ (n = 2); Приморье (n = 15): Приморский край (n = 15); Камчатка (n = 109): Камчатский край (n = 109); острова Дальнего Востока (n = 7): Сахалинская обл. (n = 7); Япония (n = 163): западная часть острова Хоккайдо (n = 36), центральная часть острова Хоккайдо (n = 46), восточная часть острова Хоккайдо (n = 54), без локалитета остров Хоккайдо (n = 27). Общая выборка по виду 669 особи.

Локалитеты и число изученных особей (черепов) белого медведя: группа «Ямал» (n = 35) включает в себя экземпляры из Архангельской обл. (n = 19) и Ямало-Ненецкий автономный округ (n = 16); группа «Таймыр» (n = 64) состоит из экземпляров, собранных с севера Красноярского края (n = 64); группа «Сибирь (северо-восток)» (n = 58) включает в себя экземпляры с севера Республики Саха (n = 24) и из Чукотского автономного округа (n = 34), группа «Северный Ледовитый океан» состоит из экземпляров не имеющих локалитетов (n = 30). Общая выборка по виду 187 особей.

Характеристика выделенных морфотипов приведена в табл. 1. При описании морфотипов m1 обращали внимание на количество, размеры и форму как главных, так и второстепенных бугров (рис. 1), на наличие, развитость и направление гребней метаконида и гипоконида. При описании структуры коронки m1 большинство названий признаков использовалось согласно Rabeder (Rabeder, 1999, 2009) и Барышников (2007), с некоторыми изменениями, касающимися преметакона по Jiangzuo (Jiangzuo et al., 2019). Показатель усложненности, рассчитанный на основе частоты встречаемости простых и сложных морфотипов (Rabeder, 1999), выражается как множество частоты встречаемости морфотипа (w) и соответствующего ему фактора (f), суммированное по зубу [=Σ(wi * fi)] (формула приведена в оригинальном виде из первоисточника (Rabeder, 1999)). Значение фактора для каждого морфотипа приведено в табл. 1. Разделение выборок по полу не производилось. В наших предыдущих работах было установлено, что статистически значимые различия между самцами и самками отсутствуют (Гимранов, 2018). Выборки черепов острова Хоккайдо сгруппированы в соответствие с группами, выделенными на основании молекулярно-генетических данных (Hirata et al., 2013). Статистическая оценка различий в долях морфотипов между материковыми и островными популяциями бурого медведя, а также между двумя видами медведей проводилась с помощью критерия χ^2. Для характеристики различий между выборками медведей применен метод главных компонент, рассчитанный на основе матрицы показателей усложненности зубов. Расчет значений χ^2 и главных компонент проведен с использованием пакета PAST (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфотипы тригонида m1

Строение тригонида в материковых популяциях *U. arctos* в целом достаточно сходное (табл. 2). Наиболее изменчивыми признаками являются наличие и расположение мезиальных метастилидов (m Mtsd, рис. 1). Доминирующим морфотипом является A2 (48.8%), характеризующийся одним метастилидом, субдоминирующими морфотипами являются A3 (15.2%) и A5 (22.6%), характеризующиеся двумя метастилидами. Внутри материковых популяций по частоте встречаемости морфотипов A3 и A5 наблюдается некоторая закономерность в долготном градиенте. Морфотип A2 имеет наибольшую частоту на западе (77%, Кавказ), в европейской части России, на Урале и в Сибири частота морфотипа A2 колеблется от 47 до 58%, на востоке материка достигает своего минимума (29%, Камчатка).

Несмотря на то, что в популяциях *U. arctos* острова Хоккайдо также доминирующим морфотипом выступает A2 (43.2%), субдоминантные морфотипы различаются. Ими выступают морфотипы A5 (18.9%), C2 (16.2%) и C3 (18.2%). Последние два морфотипа встречаются у материкового бурого медведя с частотой 2.1–2.5%. Морфотипы C2 и C3 характеризуются наличием мезиоконида (Msd, рис. 1). В популяциях *U. arctos* острова Хоккайдо разнообразие морфотипов ниже (7 морфотипов), чем у популяций, населяющих материковую часть (11 морфотипов). Между материковыми и островными популяциями бурого медведя получены значимые статистические различия в соотношении морфотипов тригонида (табл. 5).

Морфотипическое разнообразие тригонида у *U. maritimus* существенно ниже, чем у *U. arctos*. Для *U. maritimus* отмечено только 3 варианта строения тригонида, тогда как у *U. arctos* их 11 (табл. 3). У белого медведя встречаются только морфотипы группы D (D1, D2 и D3), у бурого медведя морфотипы группы D не отмечены. Морфотипы группы D характеризуются редуцированным состоянием метаконидного комплекса, что выражается в уменьшении массивности метаконида и метастилидов на фоне увеличенного протоконида. По этому признаку эти два вида медведей можно различать (табл. 5). У *U. maritimus* во всех выборках доминирует морфотип D2 (64.7–73.4%) с одиночным метастилидом, субдоминантом является морфотип D1 (26.6–35.3%), без метастилида. Морфотип D3 редок (5.3%) у белых медведей, населяющих северо-восток Сибири, у медведей с Ямала и Таймыра он отсутствует.

Морфотипы талонида m1

Для материковых *U. arctos* выделено 9 вариантов строения талонида m1 (табл. 3). На Кавказе доминирует морфотип A2 (50.9–59.3%), субдоминантами являются морфотипы A1 (7.3–14.8%) и B2 (14.8–30.9%). Группы морфотипов A и B различаются наличием гипоконулида (Hld, рис. 1). Внутри себя эти группы различаются наличием,

Таблица 1. Характеристика выделенных морфотипов m1 бурого и белого медведей

Table 1. Characteristics of the selected m1 morphotypes of brown and polar bears

Часть зуба	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
Тригонид	A1	1	Имеется одиночный большой, массивный метаконид (Med)
	A2	2	Имеется среднего размера метаконид (Med) и крупный мезиальный метастилид (m Mtsd)
	A3	3	Имеется среднего размера метаконид (Med), два мезиальных метастилида (m Mtsd), задний метастилид крупнее переднего
	A4	4	Имеется среднего размера метаконид (Med), три мезиальных метастилида (m Mtsd), задний метастилид крупнее двух передних
	A5	3	Имеется среднего размера метаконид (Med), крупный мезиальный метастилид (m Mtsd) и маленького размера метастилид между буграми
	B1	3	Имеется среднего размера метаконид (Med) и крупный мезиальный метастилид (m Mtsd). Также имеется дистальный метастилид (d Mtsd)
	B2	4	Имеется среднего размера метаконид (Med), два мезиальных метастилида (m Mtsd), задний метастилид крупнее переднего. Также имеется дистальный метастилид (d Mtsd)
	B3	5	Имеется среднего размера метаконид (Med), три мезиальных метастилида (m Mtsd), задний метастилид крупнее двух передних. Также имеется дистальный метастилид (d Mtsd)
	C1	3	Имеется среднего размера метаконид (Med), крупный мезиальный метастилид (m Mtsd) и мезоконид (Msd)
	C2	4	Имеется среднего размера метаконид (Med), два мезиальных метастилида (m Mtsd), задний метастилид крупнее переднего. Также имеется мезоконид (Msd)
	C3	5	Имеется среднего размера метаконид (Med), три мезиальных метастилида (m Mtsd), задний метастилид крупнее двух передних. Также имеется мезоконид (Msd)
	D1	2	Имеется одиночный маленький метаконид (Med). Протоконид (Prd) большой, массивный
	D2	3	Имеется одиночный маленький метаконид (Med) и меньшего размера мезиальный метастилид (m Mtsd). Протоконид (Prd) большой, массивный
	D3	4	Имеется одиночный маленький метаконид (Med) и меньшего размера два мезиальных метастилида (m Mtsd). Протоконид (Prd) большой, массивный
Талонид	A1	1	Имеется большой, массивный энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd)
	A2	2	Имеется средних размеров энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), и небольшой энтоконид 2 (Ed 2)
	A3	3	Имеется средних размеров энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), и двойной энтоконид 2 (Ed 2), уступающий в размерах энтокониду 1
	B1	2	Имеется большой, массивный энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), и гипоконулид (Hld)
	B2	3	Имеется средних размеров энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), небольшой энтоконид 2 (Ed 2) и гипоконулид (Hld)
	B3	4	Имеется средних размеров энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), двойной энтоконид 2 (Ed 2), уступающий в размерах энтокониду 1 и гипоконулид (Hld)

Таблица 1. Окончание / **Table 1.** End

Часть зуба	Морфотип	Фактор	Характеристика морфотипа
	B4	5	Имеется средних размеров энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), тройной энтоконид 2 (Ed 2), уступающий в размерах энтокониду 1, и гипоконулид (Hld)
	B5	3	Имеется средних размеров энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), равный ему по размеру энтоконид 2 (Ed 2), и гипоконулид (Hld)
	C	4	Имеется средних размеров энтоконид 1 (Ed 1), примыкающий к гипокониду (Hyd), небольшой энтоконид 2 (Ed 2) и двойной гипоконулид (Hld)
	D1	1	Имеется маленький энтоконид 1 (Ed 1), не примыкающий к гипокониду (Hyd)
	D2	2	Имеется маленький энтоконид 1 (Ed 1), не примыкающий к гипокониду (Hyd), и энтоконид 2 (Ed 2), уступающий в размерах энтокониду 1
Внутренние гребни гипоконида	A1	1	Внутренние гребни гипоконида (RHyd3) отсутствуют
	A2	2	Имеется один внутренний гребень гипоконида (RHyd3)
	A3	3	Имеются от двух до четырех внутренних гребней гипоконида (RHyd3)
Дистальные гребни метаконида	A1	1	Дистальный гребень 4 метаконида (RMed4) направлен к внутреннему гребню гипоконида (RHyd3)
	A2	1	Дистальный гребень 2 метаконида (RMed2) направлен к энтокониду 2 (Ed 2)
	A3	2	Имеются дистальные гребни 2 (RMed2) и 4 (RMed4) метаконида
	B	2	Дистальный гребень 4 метаконида (RMed4) направлен к внутреннему гребню гипоконида (RHyd3) и имеет маленький бугорок в своей дистальной части

Примечание. Фактор – показатель усложненности коронки зуба. Фактор по: Г. Рабедер (1999).
Note. The Factor is an indicator of the complexity of the tooth crown. Factor by: G. Rabeder (1999).

количеством и массивностью энтоконидов (Ed, рис. 1). На севере европейской части России у бурых медведей существенно преобладает морфотип B2 (80.3%). Тенденция преобладания усложненного гипоконулидом морфотипа B2 сохраняется в западной Сибири и на Алтае (68.1% и 73.7%), также в этих регионах отмечена высокая частота редкого морфотипа B3 (10.6% и 15.8%). На Урале у бурых медведей доминируют морфотипы A2 и B2 (46.9% и 42.2%). На Камчатке доминантным морфотипом является B2 (55.6%), субдоминантным A2 (30.1%). Таким образом, наблюдается смена доминирующего морфотипа в направлении с запада на восток и некоторая тенденция в увеличении частоты более сложных вариантов строения талонида материковых *U. arctos*.

Для *U. arctos*, обитающих на Хоккайдо, выделено 5 вариантов строения талонида m1 (табл. 3). Морфотип C (1.8%), характеризующийся двумя гипоконулидами, является уникальным для островных популяций и нигде больше не отмечен. У *U. arctos*, обитающих на Хоккайдо, существенно доминирует морфотип B2 (81.5–88.9%), закономерностей в частоте встречаемости морфотипов талонида у островных бурых медведей не обнаружено. Между материковыми и островными популяциями бурого медведя получены значимые статистические различия в соотношении морфотипов тригонида (табл. 5).

Морфотипическое разнообразие талонида у *U. maritimus* значительно ниже, чем у *U. arctos*. Для *U. maritimus* установлено только 3 варианта строения талонида (табл. 3). У белого медведя отмечены морфотип B2 и морфотипы группы D, у бурого медведя морфотипы группы D не отмечены. Морфотипы группы D характеризуются редуцированным состоянием энтоконидного комплекса, что выражается в уменьшении массивности энтоконидов и появлении промежутка между этими бугорками и гипоконидом. По этому признаку два исследуемых вида

Таблица 2. Число и частоты морфотипов тригонида m1

Table 2. The number and frequencies of trigonide m1 morphotypes

Вид	Географическая область		A1	A2	A3	A4	A5	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3	*N*
U. arctos	Кавказ горный	*n*	0	20	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	26
		%	0.0	76.9	0.0	0.0	19.2	0.0	0.0	0.0	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Кавказ равнинный	*n*	0	38	0	1	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49
		%	0.0	77.6	0.0	2.0	20.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Центр европейской части России	*n*	0	7	0	0	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	13
	Север европейской части России	*n*	0	34	0	2	22	0	0	0	4	3	2	0	0	0	67
		%	0.0	50.7	0.0	3.0	32.8	0.0	0.0	0.0	6.0	4.5	3.0	0.0	0.0	0.0	
	Средний и Северный Урал	*n*	1	24	0	4	17	1	0	2	1	1	0	0	0	0	51
		%	2.0	47.1	0.0	7.8	33.3	2.0	0.0	3.9	2.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Южный Урал	*n*	0	3	0	1	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	11
	Западная Сибирь	*n*	0	20	0	3	13	0	3	0	0	2	1	0	0	0	42
		%	0.0	47.6	0.0	7.1	31.0	0.0	7.1	0.0	0.0	4.8	2.4	0.0	0.0	0.0	
	Алтай	*n*	0	11	1	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19
		%	0.0	57.9	5.3	5.3	31.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Центральная Сибирь	*n*	0	5	0	0	5	0	0	0	0	2	1	0	0	0	13
	Юго-Восточная Сибирь	*n*	0	7	0	0	7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	15
		%	0	46.7	0	0	46.7	0.0	0.0	0.0	6.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Восточная Сибирь	*n*	0	7	2	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	13
	Приморье	*n*	0	7	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13
	Острова Дальнего Востока	*n*	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
	Камчатка	*n*	3	28	54	11	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	98
		%	3.1	28.6	55.1	11.2	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	

Таблица 2. Окончание / **Table 2.** End

Вид	Географическая область		A1	A2	A3	A4	A5	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3	*N*
	Общее:	*n*	4	212	66	24	98	1	3	2	11	9	4	0	0	0	434
		%	0.9	48.8	15.2	5.5	22.6	0.2	0.7	0.5	2.5	2.1	0.9	0.0	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (запад)	*n*	0	12	0	0	4	0	0	0	6	8	1	0	0	0	31
		%	0	38.7	0.0	0.0	12.9	0.0	0.0	0.0	19.4	25.8	3.2	0.0	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (центр)	*n*	1	19	0	0	7	0	0	0	5	9	0	0	0	0	41
		%	2.4	46.2	0.0	0.0	17.1	0.0	0.0	0.0	12.2	22.1	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (восток)	*n*	0	19	0	3	14	0	0	0	6	8	0	0	0	0	50
		%	0.0	38.0	0.0	6.0	28.0	0.0	0.0	0.0	12.0	16.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо*	*n*	0	14	0	0	3	0	0	0	7	2	0	0	0	0	26
		%	0.0	53.8	0.0	0.0	11.5	0.0	0.0	0.0	26.9	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Общее:	*n*	1	64	0	3	28	0	0	0	24	27	1	0	0	0	148
		%	0.7	43.2	0.0	2.0	18.9	0.0	0.0	0.0	16.2	18.2	0.7	0.0	0.0	0.0	
	Общее по виду:	***n***	**5**	**276**	66	27	126	1	3	2	35	36	5	0	0	0	582
		%	0.9	47.4	11.3	4.6	21.6	0.2	0.5	0.3	6.0	6.2	0.9	0.0	0.0	0.0	
U. maritimus	Ямал	*n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	22	0	34
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	35.3	64.7	0.0	
	Таймыр	*n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	47	0	64
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26.6	73.4	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	*n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	37	3	57
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	29.8	64.9	5.3	
	Северный Ледовитый океан*	*n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	20	1	29
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	27.6	69.0	3.4	
	Общее по виду:	***n***	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	54	126	4	184
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	29.3	68.5	2.2	

Примечания. * – локалитет не указан; *N* и *n* – число экземпляров.

Notes. * – the locality is not specified; *N* and *n* are the number of instances.

Таблица 3. Число и частоты морфотипов талонида m1

Table 3. Number and frequency of morphotypes of talonid m1

Вид	Географическая область		A1	A2	A3	B1	B2	B3	B4	B5	C	D1	D2	*N*
U. arctos	Кавказгорный	*n*	4	16	0	2	4	1	0	0	0	0	0	27
		%	14.8	59.3	0.0	7.4	14.8	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Кавказ равнинный	*n*	4	28	1	3	17	2	0	0	0	0	0	55
		%	7.3	50.9	1.8	5.5	30.9	3.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Центр европейской части России	*n*	1	2	0	1	9	0	0	0	0	0	0	13
	Север европейской части России	*n*	0	6	1	7	61	1	0	0	0	0	0	76
		%	0.0	7.9	1.3	9.2	80.3	1.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Средний и Северный Урал	*n*	2	30	0	1	27	3	0	1	0	0	0	64
		%	3.1	46.9	0.0	1.6	42.2	4.7	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	
	Южный Урал	*n*	1	2	0	0	9	1	0	1	0	0	0	13
	Западная Сибирь	*n*	0	7	0	1	32	5	1	1	0	0	0	47
		%	0.0	14.9	0.0	2.1	68.1	10.6	2.1	2.1	0.0	0.0	0.0	
	Алтай	*n*	1	0	0	1	14	3	0	0	0	0	0	19
		%	5.3	0.0	0.0	5.3	73.7	15.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Центральная Сибирь	*n*	0	4	0	1	8	0	0	0	0	0	0	13
	Юго-Восточная Сибирь	*n*	0	0	0	3	11	0	0	0	0	0	0	14
	Восточная Сибирь	*n*	0	5	0	1	7	1	0	0	0	0	0	14
	Приморье	*n*	0	9	0	0	3	1	0	0	0	0	0	13
	ОстроваДальнего Востока	*n*	0	1	1	0	3	2	0	0	0	0	0	7
	Камчатка	*n*	1	33	1	0	60	5	0	0	0	0	0	100
		%	1.0	32.4	1.0	0.0	58.7	4.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	

Таблица 3. Окончание / **Table 3.** End

Вид	Географическая область		A1	A2	A3	B1	B2	B3	B4	B5	C	D1	D2	*N*
	Общее:	*n*	14	143	4	21	264	25	1	3	0	0	0	475
		%	2.9	30.1	0.8	4.4	55.6	5.3	0.2	0.6	0.0	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (запад)	*n*	0	0	0	4	32	0	0	0	0	0	0	36
		%	0	0	0	11.1	88.9	0	0	0	0	0	0	
	Остров Хоккайдо (центр)	*n*	0	0	0	5	41	0	0	0	0	0	0	46
		%	0	0	0	10.9	89.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (восток)	*n*	0	3	0	4	44	1	0	0	2	0	0	54
		%	0.0	5.6	0.0	7.4	81.5	1.9	0.0	0.0	3.7	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо*	*n*	0	0	0	2	24	0	0	0	1	0	0	27
		%	0.0	0.0	0.0	7.4	88.9	0.0	0.0	0.0	3.7	0.0	0.0	
	Общее:	*n*	0	3	0	15	141	1	0	0	3	0	0	163
		%	0.0	1.8	0.0	9.2	86.5	0.6	0.0	0.0	1.8	0.0	0.0	
	Общее по виду:	***n***	**14**	**146**	**4**	**36**	**405**	**26**	**1**	**3**	**3**	**0**	**0**	**638**
		%	**2.2**	**22.9**	**0.6**	**5.6**	**63.5**	**4.1**	**0.2**	**0.5**	**0.5**	**0.0**	**0.0**	
U. maritimus	Ямал	*n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	25	35
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	28.6	71.4	
	Таймыр	*n*	0	0	0	0	1	0	0	0	0	11	52	64
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	17.2	81.3	
	Сибирь (северо-восток)	*n*	0	0	0	0	2	0	0	0	0	11	45	58
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	3.4	0.0	0.0	0.0	0.0	19.0	77.6	
	Северный Ледовитый океан*	*n*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	21	30
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	30.0	70.0	
	Общее по виду:	***n***	**0**	**0**	**0**	**0**	**3**	**0**	**0**	**0**	**2**	**41**	**143**	187
		%	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	21.9	76.5	

Примечания. * – локалитет не указан; *N* и *n* – число экземпляров.

Notes. * – the locality is not specified; *N* and *n* are the number of instances.

Таблица 4. Число и частоты морфотипов гребней гипоконида и метаконида m1

Table 4. Number and frequency of morphotypes of the ridges of hypoconid and metaconid m1

Вид	Географическая область		Внутренние гребни гипоконида			*N*	Дистальные гребни метаконида				*N*
			A1	A2	A3		A1	A2	A3	B	
U. arctos	Кавказ горный	*n*	0	0	19	19	18	5	1	0	24
		%	0.0	0.0	100.0		75.0	20.8	4.2	0.0	
	Кавказ равнинный	*n*	0	3	40	43	41	9	2	0	52
		%	0.0	7.0	93.0		78.8	17.3	3.8	0.0	
	Центр европейской части России	*n*	0	2	8	10	8	5	1	0	14
	Север европейской части России	*n*	0	3	67	70	56	17	3	0	76
		%	0.0	4.3	95.7		73.7	22.4	3.9	0.0	
	Средний и Северный Урал	*n*	0	6	37	43	30	22	3	1	56
		%	0.0	14.0	86.0		53.6	39.3	5.4	1.8	
	Южный Урал	*n*	0	3	7	10	4	5	1	1	11
	Западная Сибирь	*n*	0	5	27	32	21	19	0	0	40
		%	0.0	15.6	84.4		52.5	47.5	0.0	0.0	
	Алтай	*n*	0	0	9	9	7	5	0	0	12
	Центральная Сибирь	*n*	0	0	10	10	7	4	0	0	11
	Юго-Восточная Сибирь	*n*	0	2	3	5	8	3	0	0	11
	Восточная Сибирь	*n*	0	1	9	10	8	5	0	0	13
	Приморье	*n*	0	3	5	8	5	4	0	0	9
	Острова Дальнего Востока	*n*	0	3	1	4	3	1	0	0	4
	Камчатка	*n*	0	17	44	61	46	24	5	0	75
		%	0.0	27.9	72.1		61.3	32.0	6.7	0.0	
	Общее:	*n*	0	48	286	334	262	128	16	2	408
		%	0.0	14.4	85.6		64.2	31.4	3.9	0.5	

Таблица 4. Окончание / **Table 4.** End

Вид	Географическая область		Внутренние гребни гипоконида			*N*	Дистальные гребни метаконида				*N*
			A1	A2	A3		A1	A2	A3	B	
	Остров Хоккайдо (запад)	*n*	1	6	25	32	26	8	1	0	35
		%	3.13	18.8	78.1		74.3	22.9	2.86	0.0	
	Остров Хоккайдо (центр)	*n*	0	2	39	41	31	9	0	0	40
		%	0.0	4.9	95.1		77.5	22.5	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо (восток)	*n*	0	5	37	42	39	9	0	0	48
		%	0.0	11.9	88.1		81.3	18.8	0.0	0.0	
	Остров Хоккайдо*	*n*	0	2	25	27	24	3	0	0	27
		%	0.0	7.4	92.6		88.9	11.1	0.0	0.0	
	Общее:	*n*	1	15	126	142	120	29	1	0	150
		%	0.7	10.6	88.7		80.0	19.3	0.7	0.0	
	Общее по виду:	***n***	**1**	**63**	**412**	476	382	157	17	2	558
		%	**0.2**	**13.2**	**86.6**		**68.5**	**28.1**	**3.0**	**0.4**	
U. maritimus	Ямал	*n*	1	23	7	31	25	4	5	0	34
		%	3.2	74.2	22.6		73.5	11.8	14.7	0.0	
	Таймыр	*n*	1	38	14	53	53	3	7	0	63
		%	1.9	71.7	26.4		84.1	4.8	11.1	0.0	
	Сибирь (северо-восток)	*n*	0	43	9	52	39	5	14	0	58
		%	0.0	82.7	17.3		67.2	8.6	24.1	0.0	
	Северный Ледовитый океан*	*n*	0	18	3	21	17	3	9	0	29
		%	0.0	85.7	14.3		58.6	10.3	31.0	0.0	
	Общее по виду:	***n***	**2**	**122**	**33**	**157**	**134**	**15**	**35**	**0**	**184**
		%	**1.3**	**77.7**	**21.0**		72.8	8.2	19.0	0.0	

Примечания. * – локалитет не указан; *N* и *n* – число экземпляров.

Notes. * – the locality is not specified; *N* and *n* are the number of instances.

Таблица 5. Статистический уровень различий между частотами морфотипов m1 медведей, оценка критерием χ^2

Table 5. Statistical level of differences between the frequencies of m1 morphotypes of bears, assessed by criterion $\chi 2$

Отделы зуба	Вид	χ^2	*P*	df	*N*
Тригонид	*U. arctos* (материк*)	41.82	<0.0001	10	434
	U. arctos (остров Хоккайдо)				148
	U. arctos	200.07	<0.0001	13	585
	U. maritimus				184
Талонид	*U. arctos* (материк)	43.57	<0.0001	8	475
	U. arctos (остров Хоккайдо)				163
	U. arctos	193.9	<0.0001	10	638
	U. maritimus				187
Внутренние гребни гипоконида	*U. arctos* (материк)	1.33	0.51433	2	334
	U. arctos (остров Хоккайдо)				142
	U. arctos	86.57	<0.0001	2	476
	U. maritimus				157
Дистальные гребни метаконида	*U. arctos* (материк)	7.35	0.0615	3	408
	U. arctos (остров Хоккайдо)				150
	U. arctos	23.08	0.0001	3	558
	U. maritimus				184

Примечания. *в группу «материк» включена также выборка бурого медведя с островов Дальнего Востока.

Notes. *The “mainland” group also includes a sample of brown bears from the islands of the Far East.

медведей можно различать (табл. 6). У *U. maritimus* во всех выборках доминирует морфотип D2 (70.0–81.3%) с двумя энтоконидами, субдоминантом является морфотип D1 (17.2–30.0%), с одним энтоконидом. У белых медведей, обитающих на Ямале, наблюдается некоторое преобладание более простых вариантов строения талонида m1, в отличие от медведей Таймыра и северо-востока Сибири.

Морфотипы внутренних гребней гипоконида m1

У бурых и белых медведей выделено 3 варианта рельефа внутренней поверхности гипоконида (рис. 1). Морфотип A1 характеризуется отсутствием внутренних гребней гипоконида (Rhyd3), морфотип A2 – наличием одного гребня, морфотип A3 – наличием двух и более гребней. Для *U. arctos* Кавказа, центра и севера европейской части России характерна высокая частота встречаемости морфотипа A3 (93.0–100.0%). На Урале, в Сибири и на Камчатке доля морфотипа A2 возрастает и составляет от 14.0 до 27.9% (табл. 4). Таким образом, по долготному градиенту наблюдается некоторая закономерность в увеличении частоты морфотипов гребней гипоконида у материковых бурых медведей. Этому не противоречит достаточно высокая частота морфотипа A2 у медведей с Хоккайдо (11.9–27.9%). Однако в целом распределение частот морфотипов внутренних гребней гипоконида m1 достаточно сходно у материковых и островных *U. arctos* и не обнаруживает значимых статистических различий (табл. 5).

У бурых медведей, населяющих материк, не отмечено отсутствие внутренних гребней гипоконида (морфотип A1). Однако морфотип A1 редко встречается у медведей с Хоккайдо и у белого медведя. Для *U. maritimus* характерны значительное преобладание морфотипа A2 с одним гребнем (71.7–85.7%) и низкая частота морфотипа A3 (14.3–26.4%). По этому признаку можно различать 2 вида медведей (табл. 5). У *U. maritimus*, населяющего Ямал и Таймыр, частота морфотипа A3 (22.6–26.4%) несколько выше, чем у *U. maritimus*, обитающего на северо-востоке Сибири (17.3%).

Морфотипы дистальных гребней метаконида m1

У бурых и белых медведей выделено 4 варианта строения дистальных гребней метаконида (рис. 1). Морфотип A1 характеризуется наличием дистального гребня 4 (RMed4), который направлен к внутреннему гребню гипоконида. Морфотип A2 характеризуется дистальным гребнем 2 (RMed2), направленным к энтокониду. Морфотип A3 характеризуется наличием дистальных гребней 2 и 4, морфотип B отличается наличием маленького бугорка в дистальной части RMed4.

Для *U. arctos* Кавказа и севера европейской части России характерна высокая частота морфотипа A1 (73.7–78.8%). На Урале, Сибири и Камчатки доля морфотипа A1 снижается и составляет от 52.5

до 61.3% (табл. 4). Таким образом, как и в распределении частот морфотипов гребней гипоконида, наблюдается некоторая закономерность в долготном градиенте у материковых бурых медведей. Однако у медведей с Хоккайдо наблюдается достаточно высокая доля морфотипа A1 (74.3–88.9%). В целом распределение частот морфотипов дистальных гребней метаконида m1 достаточно сходно у материковых и островных *U. arctos* и не обнаруживает значимых статистических различий (табл. 5).

У бурых медведей морфотипы A3 и B очень редки. Для *U. maritimus* морфотип A3 является субдоминантным (11.1–31.0%), а морфотип B не встречен. В связи с этим получены значимые статистические различия между видами (табл. 5). У *U. maritimus*, населяющего Ямал и северо-восток Сибири, частота морфотипа A1 не такая высокая (67.2–73.5%), как у белых медведей, населяющих Таймыр (84.1%).

Асимметричность морфотипов m1

Среди почти 690 исследованных особей *U. arctos* зафиксировано 118 случаев, когда морфотипы различались на правом и левом m1, что составляет 17% (табл. 6). При этом только 30 подобных случаев зафиксировано у медведей, населяющих Хоккайдо (5.9%). Подавляющее большинство асимметричных морфотипов у бурого медведя (103 особи, 20.3%) связано с вариантами строения тригонида. У *U. maritimus* отмечена асимметрия только морфотипов тригонида у двух особей (0.4%). Асимметрия в строении талонида у *U. arctos* зафиксирована в материковых популяциях в 14 случаях (2.8%). Асимметрия в строении внутренних гребней гипоконида у обсуждаемых видов не отмечена. Отмечен единожды (0.2%) случай асимметрии морфотипов дистальных гребней метаконида у *U. arctos*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Географическая изменчивость m1 у бурого медведя

В направлении с запада на восток у материковых *U. arctos* наблюдается некоторая тенденция в усложнении тригонида (табл. 7, рис. 2). Достаточно простые варианты строения тригонида m1 встречаются чаще у медведей Кавказа, наиболее усложненные в европейской части России, на Урале, в западной Сибири и на Камчатки. Средний показатель усложненности тригонида отмечен у бурых медведей Алтая, юго-восточной Сибири и Приморья. Тенденции усложнения тригонида в долготном градиенте (с запада на восток) соответствуют

Таблица 6. Количество асимметричных морфотипов отделов m1 бурого и белого медведей

Table 6. Number of asymmetric morphotypes of m1 divisions of brown and polar bears

Отделы зуба	Вид	*N*	*n*	%
Тригонид	*U. arctos* (материк)	507	73	14.4
	U. arctos (остров Хоккайдо)	178	30	5.9
	U. arctos	688	103	20.3
	U. maritimus	186	2	0.4
Талонид	*U. arctos* (материк)	489	14	2.8
	U. arctos (остров Хоккайдо)	163	0	0.0
	U. arctos	652	14	2.8
	U. maritimus	187	0	0.0
Внутренние гребни гипоконида	*U. arctos* (материк)	334	0	0.0
	U. arctos (остров Хоккайдо)	142	0	0.0
	U. arctos	476	0	0.0
	U. maritimus	157	0	0.0
Дистальные гребни метаконида	*U. arctos* (материк)	409	1	0.2
	U. arctos (остров Хоккайдо)	150	0	0.0
	U. arctos	559	1	0.2
	U. maritimus	184	0	0.0

Примечания. *N* – общее число исследованных особей, *n* – число особей с ассиметричными морфотипами.
Notes. *N* is the total number of individuals studied, *n* is the number of individuals with asymmetric morphotypes.

Таблица 7. Показатель усложненности m1 бурого и белого медведей

Table 7. Index complexity m1 of brown and polar bears

Вид	Географическая область	Часть зуба				Средний балл по частям зуба		
		1	2	3	4	1–4	1–2	3–4
U. arctos	Кавказ горный	223.1	207.4	300.0	104.2	208.7	215.3	202.1
	Кавказ равнинный	224.5	232.7	293.0	103.8	213.5	228.6	198.4
	Север европейской части России	262.7	284.2	295.7	103.9	236.6	273.5	199.8
	Средний и северный Урал	266.7	250.0	286.0	107.1	227.5	258.4	196.6
	Западная Сибирь	276.2	297.9	284.4	100.0	239.6	287.1	192.2
	Алтай	247.4	300.0			273.7	273.7	
	Юго-восточная Сибирь	253.3	260.0			256.7	256.7	
	Камчатка	276.4	264.5	272.1	106.7	229.9	270.5	189.4
	Приморье и острова ДВ	252.9	265.0	250.0	100.0	217.0	259.0	175.0
	Среднее по материку:	**253.7**	**262.4**	**283.0**	**103.7**	**225.7**	**258.1**	**193.4**
	Остров Хоккайдо (запад)	293.5	288.9	275.0	102.9	240.1	291.2	189.0
	Остров Хоккайдо (центр)	270.7	289.1	295.1	100.0	238.7	279.9	197.6
	Остров Хоккайдо (восток)	284.0	292.6	288.1	100.0	241.2	288.3	194.1
	Остров Хоккайдо (без локалитета)	253.8	296.3	292.6	100.0	235.7	275.1	196.3
	Среднее по острову:	**275.5**	**291.7**	**287.7**	**100.7**	**238.9**	**283.6**	**194.2**
	Среднее по виду:	**260.4**	**271.4**	**284.7**	**102.6**	**235.3**	**265.9**	**193.7**
U. maritimus	Ямал	264.7	171.4	219.4	114.7	192.6	218.1	167.1
	Таймыр	273.4	184.4	224.5	111.1	198.4	228.9	167.8
	Сибирь (северо-восток)	275.4	184.5	217.3	124.1	200.3	230.0	170.7
	Без локалитета	275.9	170.0	214.3	131.0	197.8	223.0	172.7
	Среднее по виду:	**272.4**	**177.6**	**218.9**	**120.2**	**197.3**	**225.0**	169.6

Примечания. 1 – тригонид, 2 – талонид, 3 – внутренние гребни гипоконида, 4 – дистальные гребни метаконида. Расположение частей зуба см. на рис. 1.

Notes. 1 – trigonid, 2 – thalonid, 3 – inner ridges of hypoconid, 4 – distal ridges of metaconid. The location of the tooth parts is shown in Fig. 1.

показатели усложненности m1 медведей с Хоккайдо, у которых они достаточно высокие. Однако внутри острова закономерность в увеличении усложненности тригонида с запада на восток не наблюдается. Более усложненные тригониды характерны для медведей, обитающих на западе и востоке острова, менее усложнены зубы встречаются у медведей, обитающих в центральной части острова. При этом медведи с Хоккайдо в среднем имеют более усложненный тригонид m1, в отличие от материковых популяций.

Талонид m1 также имеет некоторую тенденцию в усложнении с запада на восток в популяциях *U. arctos* (табл. 7, рис. 2). У медведей Кавказа талонид имеет достаточно простое строение, а у медведей, обитающих на севере европейской части России, в западной Сибири и на Алтае, талонид максимально усложнен. Средние значения усложненности талонида отмечены для медведей северного и среднего Урала, юго-восточной Сибири, Камчатки и Приморья. У медведей с Хоккайдо талонид, как и тригонид, имеет высокие показатели усложненности. В среднем эти показатели значительно превосходят таковые у материковых медведей. Внутри острова Хоккайдо несколько обособляются медведи, обитающие на востоке, в связи с максимальной усложненностью талонида m1.

Обратная по отношению с предыдущими тенденция в усложнении m1 наблюдается в строении внутренних гребней гипоконида. У материковых *U. arctos* наиболее усложненные морфотипы гипоконида характерны для животных, обитающих на Кавказе, европейской части России и на Урале. Гипокониды с простым строением преобладают у медведей, населяющих Камчатку. Медведи западной Сибири и Приморья имеют среднюю степень усложненности гипоконида m1. У медведей с Хоккайдо гипоконид, как и талонид и тригонид,

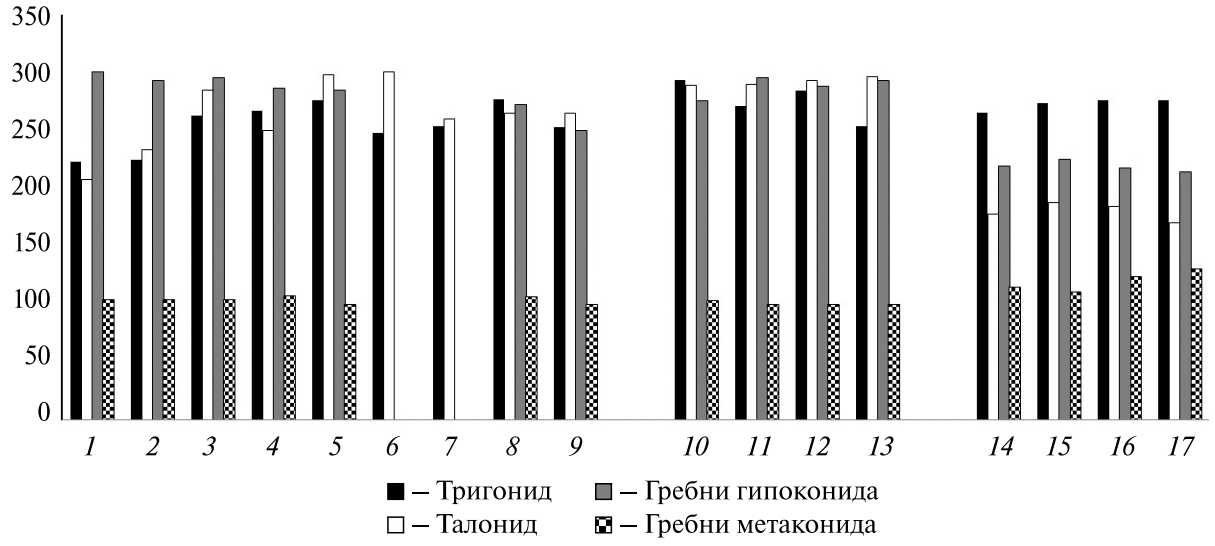


Рис. 2. Уровень усложненности m1 в выборках бурого медведя и белого медведя. Бурый медведь: *1* – Кавказ горный, *2* – Кавказ равнинный, *3* – Север европейской части России, *4* – Урал северный и средний, *5* – южный Урал, *6* – западная Сибирь, *7* – Алтай, *8* – Юго-Восточная Сибирь, *9* – Камчатка, *10* – Приморье и острова ДВ, *11* – остров Хоккайдо (запад), *12* – остров Хоккайдо (центр), *13* – остров Хоккайдо (восток), *14* – остров Хоккайдо (без точного локалитета). Белый медведь: *15* – Ямал, *16* – Таймыр, *17* – Сибирь (северо-восток). По вертикальной оси – значение показателя усложненности

Fig. 2. Complexity level m1 in the samples of brown bear and polar bear. Brown bear: *1* – the Mountain Caucasus, *2* – the plain Caucasus, *3* – The North of the European part of Russia, *4* – the northern and Middle Urals, *5* – the southern Urals, *6* – western Siberia, *7* – Altai, *8* – Southeastern Siberia, *9* – Kamchatka, *10* – Primorye and islands of the Far East, *11* – island of Hokkaido (west), *12* –island of Hokkaido (center), *13* – island of Hokkaido (east), *14* – island of Hokkaido (without exact locality). Polar bear: *15* – Yamal, *16* – Taimyr, *17* – Siberia (northeast). Black is trigonide, white is talonide, gray is hypoconide ridges, checkerboard is metaconide ridges. On the vertical axis is the value of the complexity indicator

имеют высокие показатели усложненности. Внутри острова несколько обособляются медведи, обитающие на западе, в связи с низким значением показателя усложненности. В целом медведи Хоккайдо по усложненности гипоконида превосходят материковые популяции.

Также обратная тенденция в усложнении m1 наблюдается в строении дистальных гребней метаконида. У материковых *U. arctos* наиболее усложненные морфотипы гребней метаконида характерны для животных, обитающих на Кавказе, европейской части России и на Урале. Гипокониды с простым строением преобладают у медведей, населяющих Камчатку и западную Сибирь. Однако достаточно высокий показатель усложненности имеют медведи, обитающие в Приморье. У медведей с Хоккайдо дистальные гребни метаконида, в отличие от остальных исследуемых частей зуба, имеют достаточно простое строение. Внутри острова несколько обособляются медведи, обитающие на западе, в связи с более высоким значением показателя усложненности. В целом медведи Хоккайдо по усложненности дистальных гребней метаконида уступают материковым популяциям.

Суммируя показатели усложненности по каждому отделу m1, мы можем оценить распределение среднего балла по зубу среди исследуемых выборок (табл. 7, средний балл по части зуба 1–4). В материковых популяциях *U. arctos* наиболее простые зубы встречаются у животных на Кавказе и в Приморье, более усложненные – в остальных регионах. Среди популяций *U. arctos*, обитающих на Хоккайдо, нет существенных различий по среднему баллу усложненности m1. Можно только отметить, что у медведей с острова Хоккайдо этот показатель выше, чем у медведей с материковой части. Как было показано выше, наблюдается «отрицательная корреляция», или разнонаправленная взаимосвязь между усложнением коронки зуба дополнительными бугорками и усложнением коронки дополнительными гребнями. С запада на восток наблюдается усложнение зуба, связанное с наличием дополнительных бугорков, в то время как в этом же направлении наблюдается упрощение коронки, связанное с наличием гребней. В связи с этим важно рассмотреть средний балл усложнения по тригониду и талониду отдельно от среднего балла усложнения по гребням гипоконида и метаконида. Это также оправдано тем, что из-за малочисленности выборок некорректно оценивать

Таблица 8. Собственные значения главных компонент и их объясненная дисперсия

Table 8. Eigenvalues of the main components and their explained variance

Главная компонента (ГК)	Собственное значение	Общая дисперсия,%
ГК 1	3214.29	81.29
ГК 2	634.19	16.04
ГК 3	89.44	2.26
ГК 4	16.11	0.41

средний балл усложненности по зубу в отсутствие показателей по гребням гипоконида и метаконида в случае с выборками с Алтая и юго-восточной Сибири.

Анализируя отдельно степень усложненности m1 бугорками (талонид и тригонид) и гребнями (гипоконида и метаконида) в исследуемых выборках *U. arctos*, мы отмечаем наличие выраженной географической изменчивости. Она заключается в том, что на Кавказе и Дальнем Востоке медведи имеют слабо усложненные бугорками m1, в отличие от животных, обитающих в остальных районах Европы и Азии (табл. 7, средний балл по 1–2). В противоположность этому на Кавказе, в европейской части России и на Урале медведи имеют наиболее усложненный гребнями гипоконида и метаконида m1, в отличие от животных, обитающих в Сибири и на Дальнем Востоке (табл. 7, средний балл по 3–4). Среди популяций *U. arctos*, обитающих на Хоккайдо, подобных закономерностей в усложненности m1 не установлено. Однако сохраняется общая закономерность разнонаправленности процессов усложнения зуба бугорками и гребнями. Медведи из центральной части острова Хоккайдо имеют наименее усложненные зубы бугорками, в то время как для них характерна наибольшая степень усложненности зубов гребнями.

Анализируя матрицу показателей усложненности m1 (табл. 7) методом главных компонент, мы получили собственные значения главных компонент и их дисперсии (табл. 8). На рис. 3 мы наблюдаем дистанцированную от материковых бурых медведей группу бурых медведей Хоккайдо

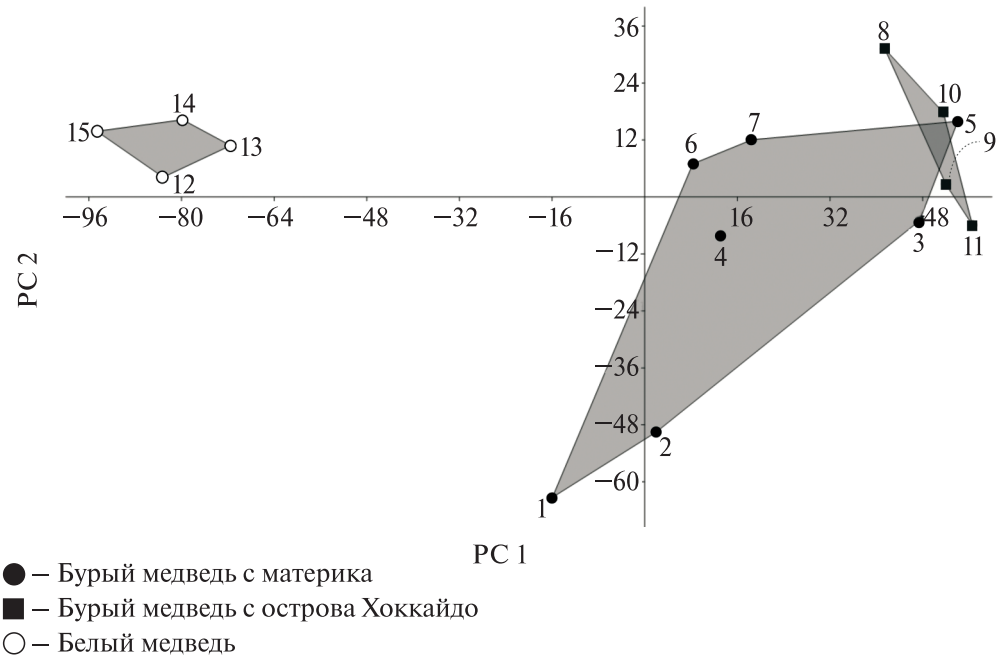


Рис. 3. Распределение выборок медведей в пространстве первых двух ГК. Бурый медведь: 1 – Кавказ горный, 2 – Кавказ равнинный, 3 – Север европейской части России, 4 – Урал северный и средний, 5 – западная Сибирь, 6 – Приморье, 7 – Камчатка, 8 – остров Хоккайдо (запад), 9 – остров Хоккайдо (центр), 10 – остров Хоккайдо (восток), 11 – остров Хоккайдо (без точного локалитета). Белый медведь: 12 – Ямал, 13 – Таймыр, 14 – Сибирь (северо-восток), 15 – Северный ледовитый океан (без точного локалитета)

Fig. 3. Distribution of bear samples in the space of the first two PC. The black circle is a brown bear from the mainland, the square is a brown bear from Hokkaido Island, the white circle is a polar bear. Brown bear: 1 – the Caucasus mountains, 2 – the Caucasus plains, 3 – The North of the European part of Russia, 4 – the Northern and Middle Urals, 5 – western Siberia, 6 – Primorye, 7 – Kamchatka, 8 – Hokkaido Island (west), 9 – Hokkaido Island (center), 10 – Hokkaido Island (east), 11 – Hokkaido Island (without exact locality). Polar bear: 12 – Yamal, 13 – Taimyr, 14 – Siberia (northeast), 15 – Arctic Ocean (without exact locality)

(выборки под номерами 8–11). Логично смотрится расположение выборок с Кавказа (1 и 2), которые наиболее дистанцированы от остальных материковых популяций. Выборки с европейской части России (3) и Урала (4) находятся в нижней части правого сектора графика, тогда как выборки из Сибири (5), Приморья (6) и Камчатки (7) в верхней части. Это косвенно указывает на межпопуляционные различия у бурых медведей в долготном градиенте среды. В целом полученные данные согласуются с молекулярно-генетическими и краниометрическими данными, на основе которых продемонстрированы межпопуляционные различия у бурых медведей (Барышников, 2007, 2010; Барышников, Пузаченко, 2009; Korsten et al., 2009; Lindqvist et al., 2010; Hirata et al., 2013).

Ранее нами изучена морфотипическая изменчивость I1–2, P4, p4, M1 и M2 у бурых медведей (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018, 2021, 2024). Было установлено, что наибольшая усложненность зубов характерна для бурых медведей, обитающих на Хоккайдо. По результатам настоящей работы можно заключить, что это справедливо и для m1. Также ранее нам удалось установить некоторую географическую закономерность в изменчивости строения коронок резцов (Гимранов, Косинцев, 2017) и M2 (Гимранов, 2024) у *U. arctos*. Выраженные географические закономерности в изменчивости строения коронок P4, p4 и M1 у бурых медведей не установлены (Гимранов, 2018, 2021). В случае с m1 можно отметить наличие географической изменчивости.

Как было сказано выше, у *U. arctos* зафиксировано 17% асимметричных морфотипов m1 (табл. 6). Асимметрия в тригониде составила 20.3%, в талониде 2.8%, в гребнях метаконида 0.2%. Ранее нами отмечалась очень низкая (менее 1%) степень асимметрии в строении резцов (Гимранов, Косинцев, 2017). Асимметрия в строении M1 у бурых медведей не обнаружена (Гимранов, 2021). Однако степень асимметрии в строении M2 составляет у *U. arctos* 1.4% (Гимранов, 2024). Самая высокая степень асимметрии из всех ранее изученных зубов отмечена для P4 и составляет 4.5%, тогда как асимметрия p4 достаточно слабая и составляет 0.8% (Гимранов, 2018). Таким образом, зафиксированная нами степень асимметрии в строении коронки m1 у бурых медведей является самой высокой из всех изученных зубов этого вида.

Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения m1. Дифференцирующими признаками на тригониде являются развитый метаконидный комплекс: массивный метаконид с наличием метастилидов и мезоконида. Дифференцирующими признаками на талониде являются развитый энтоконидный комплекс: массивный энтоконид 1 и разнообразный по строению и количеству энтоконид 2 и гипоконулиды. Также дифференцирующим признаком выступает многочисленность (больше одного) гребней на внутренней части гипоконида.

Географическая изменчивость m1 у белого медведя

В направлении с запада на восток у *U. maritimus* тенденций в усложнении тригонида не наблюдается. Медведи, обитающие на Ямале, несколько отличаются от других менее усложненным тригонидом (табл. 7, рис. 2). Также у белого медведя не наблюдается тенденций в географической изменчивости талонида m1. Медведи, обитающие на Ямале, в незначительной степени отличаются от других медведей менее усложненным талонидом (табл. 7, рис. 2). Нами не установлено какой-либо закономерности у *U. maritimus* в изменчивости гребней гипоконида и метаконида. Медведи, обитающие на Таймыре, отличаются от других более усложненным гипоконидом (табл. 7, рис. 2). Медведи северо-востока Сибири несколько отличаются от остальных выборок усложнением гребней дистального отдела метаконида (табл. 7, рис. 2). В целом (средний балл) по общему показателю усложненности всех отделов m1 у *U. maritimus* с Ямала имеют менее усложненные зубы (табл. 7, средний балл по 1–4). Анализируя отдельно степень усложненности m1 бугорками (талонид и тригонид) можно заключить, что медведи с Ямала имеют менее усложненный m1 (табл. 7, средний балл по 1–2). Медведи северо-востока Сибири имеют несколько более усложненный гребнями гипоконида и метаконида m1, в отличие от животных, обитающих на Ямале и Таймыре (табл. 7, средний балл по 3–4).

Анализируя показатели усложненности m1 методом главных компонент, мы наблюдаем значительное (максимальное) обособление, дистанцирование выборок *U. maritimus* (12, 13, 14, 15) от выборок бурых медведей (рис. 3). Это связано в первую очередь со значительной разницей в строении m1 между видами. Внутри своей группы выборки белых медведей располагаются очень близко и почти равноудаленно друг от друга. Этот факт напрямую связан с низкой изменчивостью m1 у белых медведей. Полученные данные согласуются с молекулярно-генетическими данными, согласно которым у белых медведей межпопуляционные различия и изменчивость достаточно низкие (Барышников, 2007; Hailer et al., 2012; Wiig et al., 2019; Clendenin et al., 2025).

Нами изучена морфотипическая изменчивость I1–2, P4, p4, M1 и M2 у белых медведей (Гимранов, Косинцев, 2017; Гимранов, 2018, 2021, 2024). Было установлено, что среди верхних резцов наибольшим усложнением отличается I1 у медведей, обитающих на северо-востоке Сибири. Первый нижний резец

i1 несколько усложнен у *U. maritimus*, обитающих на Ямале. Второй нижний резец i2 и третий нижний резец i3 имеют тенденцию к увеличению усложненности с запада на восток. Среди премоляров наиболее усложненные P4 характерны для *U. maritimus* обитающих на Таймыре, а p4 – для *U. maritimus* обитающих на северо-востоке Сибири. Наиболее усложненный M1 чаще встречается у белых медведей Ямала, а наименее усложненный – у белых медведей Таймыра. Каких-либо различий в усложненности M2 среди выборок белых медведей не наблюдается. В рамках настоящего исследования отметим только, что *U. maritimus* обитающие на Ямале, имеют менее усложненный m1. Таким образом, можно констатировать отсутствие общей закономерностей в усложненности изученных зубов у белых медведей. Для этого вида характерны слабые различия показателя усложненности между регионами по отдельным зубам.

Как было сказано выше, у *U. maritimus* зафиксировано 0.4% асимметричных морфотипов m1 (табл. 6). Асимметрия у этого вида наблюдается только в тригониде m1. Ранее нами отмечались очень низкая (менее 1%) степень асимметрии в строении резцов у белого медведя (Гимранов, Косинцев, 2017) и отсутствие асимметрии в строении M1 (Гимранов, 2021). Однако степень асимметрии в строении M2 составляет у *U. maritimus* 6.7% (Гимранов, 2024). Самая высокая степень асимметрии из всех ранее изученных зубов отмечена для P4 и составляет 23.0%, тогда как асимметрия p4 достаточно слабая и составляет 0.5% (Гимранов, 2018). Отметим, что степень асимметрии в строении P4 и M2 у *U. maritimus* превышает таковую у *U. arctos* почти в 5 раз. Результаты настоящего исследования показывают обратную ситуацию: степень асимметрии в строении m1 у *U. arctos* превышает таковую у *U. maritimus* почти в 43 раза.

Белого медведя можно достоверно дифференцировать от бурого медведя на основе строения m1. Дифференцирующими признаками на тригониде являются редуцированный метаконидный комплекс (маленький метаконид, иногда с одним метастилидом) на фоне массивного, увеличенного протоконида. Дифференцирующими признаками на талониде являются редуцированный энтоконидный комплекс (маленький энтоконид 1, иногда с одним маленьким энтоконидом 2) и не более одного гребня на внутренней поверхности гипоконида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для первого нижнего моляра m1 бурого и белого медведей выделено и описано 9 признаков, обладающих изменчивостью. К таковым относятся массивность протоконида, размер и число бугорков на метакониде, массивность (развитость) метаконидного комплекса, наличие мезоконида, размер и число бугорков на энтокониде, массивность (развитость) энтоконидного комплекса, наличие гипоконулидов, количество дистальных гребней метаконида и количество внутренних гребней гипоконида.

У m1 *U. arctos* мы отмечаем наличие выраженной географической изменчивости. На Кавказе и Дальнем Востоке медведи имеют слабо усложненные бугорками m1, в отличие от животных, обитающих в остальных районах Европы и Азии. Однако на Кавказе, в европейской части России и на Урале медведи имеют наиболее усложненный гребнями гипоконида и метаконида m1. Популяции бурых медведей, обитающие на Хоккайдо, различаются по строению m1. Медведи из центральной части острова Хоккайдо имеют наименее усложненные зубы бугорками, в то время как для них характерна наибольшая степень усложненности зубов гребнями. У *U. maritimus* выраженной географической изменчивости в строении m1 не наблюдается. Для *U. maritimus* характерна низкая морфотипическая изменчивость m1.

Бурого медведя можно достоверно дифференцировать от белого медведя на основе строения m1. У этих видов в значительной степени различаются строение метаконидного и энтоконидного комплексов, а также количество гребней на внутренней части гипоконида.

Медведям *U. maritimus* свойственна редукция элементов коронки всех зубов, связанная с исключительным хищничеством. Нижний первый моляр m1 не является исключением. Зуб утрачивает в первую очередь второстепенные элементы: количество бугорков на метакониде и энтоконидe, гипоконулиды и гребни гипоконида. Наряду с этим у белого медведя увеличивается протоконид. Все эти признаки демонстрируют тенденцию к гиперкарнивории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Барышников Г.Ф.* Медвежьи (Carnivora, Ursidae). Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т.I. Вып. 5. СПб.: Наука, 2007. 541 с.
2. *Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю.* Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, Carnivora) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2009. Т. 313. № 2. С. 25–48.

3. *Барышников Г.*Ф. Изменчивость морфометрических признаков бурого медведя (*Ursus arctos*) Евразии во времени и пространстве // Материалы IV Международной мамонтовой конференции. Якутск. 2010. С. 115–121.
4. *Гимранов Д.*О. Морфотипическая характеристика четвертых премоляров бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. 2018. Т. 97. № 2. С. 205–223.
5. *Гимранов Д.О., Косинцев П.*А. Морфотипическая изменчивость резцов бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 5. С. 547–562.
6. *Гимранов Д.*О. Морфотипическая характеристика первого верхнего моляра (M1) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 7. С. 809–822.
7. *Гимранов Д.*О. Морфотипическая характеристика второго верхнего моляра (M2) бурого (*Ursus arctos*) и белого (*Ursus maritimus*) медведей (Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. 2024. Т. 103. № 8. С. 108–118.
8. *Bidon T., Janke A., Fain S.R. et al.* Brown and polar bear Y chromosomes reveal extensive male-biased gene flow within brother lineages // Mol. Biol. Evol. 2014. V. 31. P. 1353–1363.
9. *Cahill J.A., Heintzman P.D., Harris K. et al.* Genomic evidence of widespread admixture from polar bears into brown bears during the last ice age // Molecular Biology and Evolution. 2018. V. 35(5). P. 1120–1129.
10. *Clendenin H.R., Pollard M.D., Puckett E.E.* Linking measures of inbreeding and genetic load to demographic histories across three species of bears // Evolutionary Applications. 2025. V. 18(7). e70133.
11. *Hailer F., Kutschera V.E., Hallström B.M. et al.* Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage // Science. 2012. V. 336. P. 344–347.
12. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4(1). P. 1–9.
13. *Hirata D., Mano T., Abramov A.V. et al.* Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. P. 1644–1652.
14. *Jiangzuo Q., Liu J., Chen J.* Morphological homology, evolution, and proposed nomenclature for bear dentition // Acta Palaeontologica Polonica. 2019. V. 64(4). P. 693–710.
15. *Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J. et al.*Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: A general demographic model for mammals? // Mol. Ecol. 2009. V. 18. P. 1963–1979.
16. *Lan T., Leppälä K., Tomlin C. et al.* Insights into bear evolution from a Pleistocene polar bear genome // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2022. V. 119(24). e2200016119.
17. *Lindqvist C., Schuster S.C., Sun Y. et al.* Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2010. V. 107(11). P. 5053–5057.
18. *Rabeder G.* Die Evolution des Höhlenbärengebisses // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 1999. V. 11. P. 1–102.
19. *Rabeder G., Pacher M., Withalm G.* Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria) // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. 2009. V. 17. P. 1–135.
20. *Slater G.J., Figueirido B., Louis L.* Biomechanical consequences of rapid evolution in the polar bear lineage // PLoS One. 2010. V. 5(11). e13870.
21. *Sotnikova M.V., Gimranov D.O., Nikolskaia P.P., Pavlova M.V.* Evolutionary trends in the fourth lower premolar of *Ursus rossicus* Borissiak, 1930: Molarisation of p4 in spelaeoid bears // Fossil Imprint. 2025. V. 81(1–2). P. 189–202.
22. *Wiig Ø., Henrichsen P., Sjøvold T. et al.* Variation in non-metrical skull traits of polar bears (*Ursus maritimus*) and relationships across East Greenland and adjacent subpopulations (1830–2013) // Polar Biology. 2019. V. 42(3). P. 461–474.

REFERENCES

1. Baryshnikov G.F. Fauna Rossii i sopredel'nykh stran (Fauna of Russia and Adjacent Countries), vol. 1: Mlekopitayushchie (Mammals), no. 5: Medvezh'i (Carnivora, Ursidae) (Bears (Carnivora, Ursidae)). St. Petersburg: Nauka, 2007. 541 p. (In Russ.).
2. Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y. Craniometrical variability in insular populations of brown bear (*Ursus arctos*, Carnivora) from Hokkaido, Sakhalin and South Kurils. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*. 2009. Vol. 313. Pp. 119–142. (In Russ.)
3. Baryshnikov G.F. Late Pleistocene brown bear (*Ursus arctos*) from the Caucasus. *Russian Journal of Theriology*. 2010. Vol. 9. No. 1. P. 9–17. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.09.1.02
4. Gimranov D.O. Morphotypic characteristics of fourth premolars of brown (*Ursus arctos*) and polar (*Ursus maritimus*) bears (Carnivora, Ursidae). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2018. Vol. 97. No. 2. Pp. 205–223. (In Russ.)
5. Gimranov D.O., Kosintsev P.A. Morphotypic variability of incisors of brown (*Ursus arctos*) and polar (*Ursus maritimus*) bears (Carnivora, Ursidae). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2017. Vol. 96. No. 5. Pp. 547–562. (In Russ.)

6. Gimranov D.O. Morphotypic Characteristics of the First Molar (M1) of the Brown Bear (*Ursus arctos*) and the Polar Bear (*Ursus maritimus*) (Carnivora, Ursidae). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2021. Vol. 100. No. 7. P. 809–822. https://doi.org/ 10.31857/S0044513421050056
7. Gimranov D.O. Morphotypic characteristics of the second upper molar (M2) of the brown (*Ursus arctos*) and polar (*Ursus maritimus*) bears (Carnivora, Ursidae). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2024. Vol. 103. No. 8. Pp. 99–118. (InRuss.) https://doi.org/10.1134/S004451342408010X
8. Bidon T., Janke A., Fain S.R. et al. Brown and polar bear Y chromosomes reveal extensive male-biased gene flow within brother lineages. *Molecular Biology and Evolution*. 2014. Vol. 31. P. 1353–1363. https://doi.org/10.1093/molbev/msu109
9. Cahill J.A., Heintzman P.D., Harris K. et al. Genomic evidence of widespread admixture from polar bears into brown bears during the last ice age. *Molecular Biology and Evolution*. 2018. Vol. 35. No. 5. P. 1120–1129. https://doi.org/10.1093/molbev/msy014
10. Clendenin H.R., Pollard M.D., Puckett E.E. Linking measures of inbreeding and genetic load to demographic histories across three species of bears. *Evolutionary Applications*. 2025. Vol. 18. No. 7. P. e70133. https://doi.org/10.1111/eva.70133
11. Hailer F., Kutschera V.E., Hallström B.M. et al. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage. *Science*. 2012. Vol. 336. P. 344–347. https://doi.org/10.1126/science.1216424
12. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. No. 1. P. 1–9.
13. Hirata D., Mano T., Abramov A.V. et al. Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*. 2013. Vol. 30. P. 1644–1652. https://doi.org/10.1093/molbev/mst077
14. Jiangzuo Q., Liu J., Chen J. Morphological homology, evolution, and proposed nomenclature for bear dentition. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2019. Vol. 64. No. 4. P. 693–710. https://doi.org/10.4202/app.00587.2018
15. Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J. et al. Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: A general demographic model for mammals? *Molecular Ecology*. 2009. Vol. 18. P. 1963–1979. https://doi.org/10.1111/j.1365–294X.2009.04153.x
16. Lan T., Leppälä K., Tomlin C. et al. Insights into bear evolution from a Pleistocene polar bear genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2022. Vol. 119. No. 24. P. e2200016119. https://doi.org/10.1073/pnas.2200016119
17. Lindqvist C., Schuster S.C., Sun Y. et al. Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010. Vol. 107. No. 11. P. 5053–5057. https://doi.org/10.1073/pnas.0914266107
18. Rabeder G. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*. 1999. Vol. 11. P. 1–102.
19. Rabeder G., Pacher M., Withalm G. Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*. 2009. Vol. 17. P. 1–135.
20. Slater G.J., Figueirido B., Louis L. Biomechanical consequences of rapid evolution in the polar bear lineage. *PLoS One*. 2010. Vol. 5. No. 11. P. e13870. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013870
21. Sotnikova M.V., Gimranov D.O., Nikolskaia P.P., Pavlova M.V. Evolutionary trends in the fourth lower premolar of *Ursus rossicus* Borissiak, 1930: Molarisation of p4 in spelaeoid bears. *Fossil Imprint*. 2025. Vol. 81. No. 1–2. P. 189–202. https://doi.org/10.37520/fi.2025.013
22. Wiig Ø., Henrichsen P., Sjøvold T. et al. Variation in non-metrical skull traits of polar bears (*Ursus maritimus*) and relationships across East Greenland and adjacent subpopulations (1830–2013). *Polar Biology*. 2019. Vol. 42. No. 3. P. 461–474. https://doi.org/10.1007/s00300-018-2433-3

Сведения об авторе

Гимранов Дмитрий Олегович – канд. биол. наук, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Российская Федерация
e-mail: djulfa250@rambler.ru
https://orcid.org/0000-0002-9592-5211

About the author

Gimranov Dmitry Olegovich – Ph D. Biol. sciences, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation
e-mail: djulfa250@rambler.ru
https://orcid.org/0000-0002-9592-5211

Поступила в редакцию 17.05.2026
После доработки 12.08.2026
Принята к публикации 20.08.2026

Received May 17, 2026
Revised August 12, 2026
Accepted August 20, 2026