

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

БИОТА и СРЕДА

ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

11(3)
2023



ISSN 2782-1978

БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

2023, Т. 11, № 3

Журнал основан в 2011 г., регулярно издаётся с 2014 г. В 2014–2017 гг. именовался «Биота и среда заповедников Дальнего Востока» (ISSN 2227-149X); в 2018–2020 гг. – «Биота и среда заповедных территорий» (ISSN 2618-6764).

Учредители: ФГБУ «Дальневосточное отделение Российской академии наук» (ДВО РАН) и ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН).

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Главный редактор – В. В. Богатов, академик РАН, д-р биол. наук, ДВО РАН, Владивосток

Заместитель главного редактора – А. А. Гончаров, член-корреспондент РАН, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Заместитель главного редактора – Л. А. Прозорова, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Российские члены редколлегии:

Ш. Р. Абдуллин, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

В. Ю. Баркалов, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Е. А. Беляев, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

А. В. Богачева, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Л. Я. Боркин, канд. биол. наук, ЗИН РАН, Санкт-Петербург

М. Л. Бурдуковский, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Е. А. Жарикова, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

И. В. Картавцева, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

В. М. Локтионов, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

М. В. Павленко, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Н. Г. Разжигаева, д-р геогр. наук, ТИГ ДВО РАН, Владивосток

Т. Я. Ситникова, д-р биол. наук, ЛИН СО РАН, Иркутск

С. Г. Сурмач, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Р. С. Сурмач (редактор английского языка), ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Н. К. Христофорова, д-р биол. наук, ДВФУ, ТИГ ДВО РАН, Владивосток

В. Ю. Цыганков, д-р биол. наук, ДВФУ, Владивосток

Г. Н. Челомина, д-р биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

М. В. Черепанова, канд. геол.-минерал. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Е. Н. Чернова, канд. биол. наук, ТИГ ДВО РАН, ДВФУ, Владивосток

С. А. Шабалин, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

В. М. Шулькин, д-р геогр. наук, ТИГ ДВО РАН, Владивосток

Д. Ю. Щербаков, д-р биол. наук, ИГУ, ЛИН СО РАН, Иркутск

В. В. Якубов, канд. биол. наук, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток

Иностранные члены редколлегии:

Ю. Мории, д-р наук (PhD), Университет Киото, Киото, Япония

Т. Накано, д-р наук (PhD), Университет Киото, Киото, Япония

К. К. Нго, д-р наук (DSc.), Институт тропической биологии ВАНТ, Хошимин, Вьетнам

С. Чива, д-р наук (DSc.), Университет Тохоку, Центр изучения Северо-Восточной Азии, Сендай, Япония

Т. Сайто, д-р наук (PhD), Университет им. Масарика, Брно, Чехия

Д. Слат, д-р наук (PhD), Общество охраны дикой природы (WCS), Нью-Йорк, США

ISSN 2782-1978

BIOTA and ENVIRONMENT of NATURAL AREAS

SCIENTIFIC PEER-REVIEWED JOURNAL

2023, VOL. 11, NO. 3

The journal was founded in 2011, began to be regularly published from 2014. In 2014–2017 the journal was named *Biodiversity and Environment of Far East Reserves* (ISSN 2227-149X); during 2018–2020 – *Biodiversity and Environment of Protected Areas* (ISSN 2618-6764).

Founders: Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences and Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (FSCEATB FEB RAS).

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Viktor V. Bogatov, Academician of the Russian Academy of Sciences, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Deputy editor-in-chief – Andrey A. Gontcharov, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Deputy editor-in-chief – Larisa A. Prozorova, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Russian members of the editorial board:

Shamil R. Abdullin, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Vyacheslav Yu. Barkalov, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Evgeny A. Beljaev, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Anna V. Bogacheva, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Leo J. Borkin, Zoological Institute RAS, St. Petersburg

Maksim L. Burdukovskii, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Elena A. Zharikova, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Irina V. Kartavtseva, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Valery M. Loktionov, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Marina V. Pavlenko, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Nadezhda G. Razjigaeva, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok

Tatiana Ya. Sitnikova, Limnological Institute SB RAS, Irkutsk

Sergey G. Surmach, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Rada S. Surmach, (editor of the English text), FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Nadezhda K. Khristoforova, Far Eastern Federal University, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok

Vasilii Yu. Tsygankov, Far Eastern Federal University, Vladivostok

Galina N. Chelomina, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Marina V. Cherepanova, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Elena N. Chernova, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Far Eastern Federal University, Vladivostok

Sergey A. Shabalin, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Vladimir M. Shulkin, Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok

Dmitry Yu. Sherbakov, Limnological Institute SB RAS, Irkutsk

Valentin V. Yakubov, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

Foreign members of the editorial board:

Satoshi Chiba, Tohoku University, Center for Northeast Asian Studies, Sendai, Japan

Yuta Morii, Kyoto University, Kyoto, Japan

Takafumi Nakano, Kyoto University, Kyoto, Japan

Xuan Quang Ngo, Institute of Tropical Biology VAST, Ho Chi Minh, Vietnam

Takumi Saito, Masaryk University, Brno, Czech Republic

Jonathan C. Slaght, Wildlife Conservation Society, New York, USA

© Дальневосточное отделение Российской академии наук, 2023

© ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2023



БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

2023, Т. 11, № 3

СОДЕРЖАНИЕ

ФЛОРА

- Авраменко А. С., Черепанова М. В.** Виды рода *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) в неогеновой диатомовой флоре Южного Приморья 5
- Galanina I. A., Yakovchenko L. S., Davydov E. A., Skirin F. V., Kharpukhaeva T. M., Skirina I. F.** *Rinodina bischoffii* (Physciaceae, lichenized Ascomycota) – a new species for the south of the Russian Far East from Primorsky Krai and Sakhalin 20
-

ФАУНА

- Мысленков А. И., Волошина И. В., Шурыгина А. А., Керли Л. Л.** Местобитания, распространение и численность амурской рыси *Lynx lynx stroganovi* и дальневосточного лесного кота *Prionailurus bengalensis euptilura* в Лазовском заповеднике и национальном парке «Зов тигра» (Приморский край, Дальний Восток России) 27
- Петров Е. А., Купчинский А. Б.** «Мирное» поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) на береговых лежбищах 53
-

ЭКОЛОГИЯ

- Орехова Т. П., Пуртова Л. Н., Киселёва И. В.** Качество семян сосны корейской *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. и почвенные условия её произрастания на Верхне-уссурийском лесном стационаре (Приморский край) 75
-

ИСТОРИЯ НАУКИ

- Жарикова Е. А., Голодная О. М.** Вклад Николая Максимовича Костенкова (9.10.1938–15.11.2017) в развитие почвоведения на Дальнем Востоке России 88

BIOTA and ENVIRONMENT of NATURAL AREAS

2023, VOL. 11, NO. 3



CONTENTS

FLORA

- Avramenko A. S., Cherepanova M. V.** The species of *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) in the Neogene diatom flora of Southern Primorsky Krai 5
- Galanina I. A., Yakovchenko L. S., Davydov E. A., Skirin F. V., Kharpukhaeva T. M., Skirina I. F.** *Rinodina bischoffii* (Physciaceae, lichenized Ascomycota), a new species for the Southern Russian Far East from Primorsky Krai and Sakhalin Island 20
-

FAUNA

- Myslenkov A. I., Voloshina I. V., Shurygina A. A., Kerley L. L.** Habitats, distribution and abundance of the Amur lynx, *Lynx lynx stroganovi*, and the Far Eastern leopard cat, *Prionailurus bengalensis euptilura*, in the Lazovsky Nature Reserve and the Zov Tigra National Park (Primorsky Krai, Russian Far East) 27
- Petrov E. A., Kupchinsky A. B.** Calm behavior of the Baikal seal, *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788), on coastal rookeries 53
-

ECOLOGY

- Orekhova T. P., Purtova L. N., Kiseleva I. V.** Korean pine, *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.: seed quality and soil conditions for growth at the Verkhneussuriysky Forest Station (Primorsky Krai, Russia) 75
-

HISTORY OF SCIENCE

- Zharikova E. A., Golodnaya O. M.** Contribution of Nikolai Maksimovich Kostenkov (9.10.1938–15.11.2017) to soil science development in the Russian Far East 88

УДК 561.261.1:551.782(571.63)

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_1

<https://elibrary.ru/izhzjv>

Виды рода *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) в неогеновой диатомовой флоре Южного Приморья

Александра Сергеевна Авраменко[✉], Марина Валерьевна Черепанова

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Владивосток, 690022, Российская Федерация

[✉]Автор-корреспондент, e-mail: avramenko@biosoil.ru

Получена 8 июня 2023 г.; принята к публикации 19 июля 2023 г.

Аннотация. Проведена инвентаризация таксономического состава вымершего пресноводного рода *Alveolophora* Moisseeva et Nevretdinova в неогеновых отложениях Южного Приморья. Изучение створок представителей рода с помощью сканирующей электронной микроскопии изменило выводы в предыдущих работах: в исследованных отложениях встречены только два вида – *A. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva в среднемиоценовых и *A. tscheremissinovae* Khursevich в среднемиоценовых и плиоценовых, вместо четырёх, указываемых ранее. Уточнён диагноз *A. tscheremissinovae*. Установлено, что данные таксоны никогда не встречаются в древних сообществах вместе, что позволило сделать заключение об их различной экологической толерантности. Относительно узкое стратиграфическое распространение этих диатомей позволяет использовать их в качестве видов-индикаторов возраста отложений, что может быть применено при актуализации диатомовой зональной схемы неогена Приморского края.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, неоген, морфологическая изменчивость, *Alveolophora*, Aulacoseiraceae, Bacillariophyta.

The species of *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) in the Neogene diatom flora of Southern Primorsky Krai

Aleksandra S. Avramenko[✉], Marina V. Cherepanova

Federal Scientific Center of the Far East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

[✉]Corresponding author, e-mail: avramenko@biosoil.ru

Received 8 June 2023; accepted 19 July 2023

Abstract. An inventory of the fossil taxonomic composition of the extinct freshwater *Alveolophora* Moisseeva et Nevretdinova in the Neogene deposits of Southern Primorsky Krai has been carried out. The study of the valves using scanning electron microscopy significantly changed the conclusions of previous researchers. Only two species were found in the studied deposit, *A. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva in the Middle Miocene and *A. tscheremissinovae* Khursevich in the Middle Miocene and Pliocene, instead of the four previously indicated. The descriptions of *A. tscheremissinovae* have been amended. It has been established that these taxa never occur together in fossil communities, which led to the conclusion about their different ecological tolerance. The relatively narrow stratigraphic distribution of the taxa allows for using them as indicator species for the age of the deposits. That information can be used to update the diatom zonal scheme of the Neogene in Primorsky Krai.

Key words: diatoms, Neogene, morphological variability, *Alveolophora*, Aulacoseiraceae, Bacillariophyta.

Введение

Alveolophora Moisseeva et Nevretdinova, 1990 – вымерший род пресноводных планктонных диатомовых водорослей (Моисеева, Невретдинова 1990), входящий в семейство Aulacoseiraceae Crawford, объединяющее ещё несколько ископаемых родов: *Eosira* Wolfe et Eklund, 2005, *Pseudoaulacosira* Lupikina et Khursevich ex Usoltseva et Houk, 1991 и *Miosira* Krammer, Lange-Bertalot et Schiller, 1997, известных из эоценовых и миоценовых отложений (Wolfe, Eklund 2005; Козыренко и др. 2008).

Единственным дожившим до настоящего времени родом этого семейства является существующий с позднего мела (Ambwani et al. 2003; Siver et al. 2018) род *Aulacoseira* Thwaites, 1848, таксоны которого широко распространены по всему миру в планктоне пресных озер и крупных рек с разнообразными экологическими условиями (Козыренко и др. 2008; Edgar 2003).

Вымершие роды имели более узкое географическое распространение: *Eosira* известна только в Канаде (Wolfe, Edlund 2005); *Miosira* – в Турции и Центральной Германии (Servant-Vildary et al. 1986, Krammer et al. 1997); *Pseudoaulacoseira* – в Белоруссии, Забайкалье и на Камчатке (Козыренко и др. 2008). По предположению Р. Герсонда и Д. М. Харвуда (Gersonde, Harwood 1990), семейство Aulacoseiraceae могло произойти от морского рода диатомей *Archepyrgus* Gersonde et Harwood, 1990. Одним из древних родов, таксоны которого стали осваивать пресные континентальные водоёмы, наряду с *Aulacoseira*, мог быть и род *Eoseira*, описанный из озёрных эоценовых отложений Северной Америки (Wolfe, Edlund 2005).

Род *Alveolophora* также рассматривается в группе первопоселенцев в подобных биотопах (Usoltseva et al. 2013), что делает его интересным с точки зрения понимания происхождения, расселения и последующей эволюции семейства Aulacoseiraceae. В настоящий момент этот род включает 11 видов и одну разновидность (Hoban 2023). Главной их особенностью является наличие таких структурных элементов, как альвеолы и псевдоальвеолы, а также рёбра. Альвеолы представляют собой открытые камеры с отверстиями разной формы, тогда как псевдоальвеолы не имеют отверстий и открыты вовнутрь створки полностью. Боковые перегородки между псевдоальвеолами (рёбра) бывают как продольными, так и поперечными (Моисеева, Невретдинова 1990; Usoltseva et al. 2013; Usoltseva 2022).

Представители рода *Alveolophora* были распространены с позднего эоцена до плиоцена только в северном полушарии (Стрельникова, Цой 2008). Таксоны рода отмечены (рис. 1): в Приморском крае – г. Синий Утес (Лихачева и др. 2009), береговые разрезы оз. Ханка (Лихачева и др. 2009; Usoltseva et al. 2008; Likhacheva et al. 2021), вблизи с. Тереховка (Лихачева и др. 2009), оз. Тони, на северной границе края (Моисеева 1971; Usoltseva 2022); возвышенность Ямато, Японское море (Цой, Шастина 1999; Tsoy 2017); р. Топта, Хабаровский край (Моисеева 1971); Западная Камчатка (Козыренко и др. 2008); Пенжинская губа (Моисеева, Невретдинова 1990; Usoltseva, Titova 2019); Забайкалье (Расказов и др. 2007; Черняева и др. 2007; Козыренко и др. 2008); Прибайкалье (Козыренко и др. 2008; Усольцева и др. 2019; Usoltseva, Khursevich 2013); оз. Байкал (Кузьмин и др. 2009; Khursevich, Fedenya 2006); Белоруссия (Козыренко и др. 2008); Словакия (Ognjanova-Rumenova, Pipik 2015); Болгария (Temniskova-Topalova, Ognjanova-Rumenova 1997); штат Невада, США (Usoltseva et al. 2013).

Таксономия рода *Alveolophora* имеет сложную историю, обусловленную поиском корректных диагностических критериев таксонов (Usoltseva, Titova 2019). Сначала его представители были отнесены к роду *Melosira* Agardh, 1824 (Моисеева 1971), затем переведены в род *Aulacoseira* (Simonsen 1979; Моисеева, Невретдинова 1991). В 1990 г. по предложению А. И. Моисеевой и Т. Л. Невретдиновой четыре вида с нехарактерными для *Aulacoseira* морфологическими признаками были объединены в новый род *Alveolophora* Moisseeva et Nevretdinova, 1990. Согласно принятой российскими диатомологами систематике Bacillariophyta (Козыренко и др. 2008) эти таксоны были включены в новый род *Miosira* Krammer, Lange-Bertalot et Schiller, 1997, но последующее изучение морфологии видов, вошедших в этот род,

а также вновь обнаруженных диатомей со сходными признаками (Usoltseva 2022; Usoltseva, Titova 2019; Usoltseva et al. 2013, 2018, 2022), позволило вернуть их в род *Alveolophora*. Номенклатурные сложности при исследовании этого рода с помощью световой микроскопии (СМ), скорее всего, связаны с зачастую небольшими размерам створок, а также схожестью с древними представителями рода *Aulacoseira*, с которыми они, как правило, встречаются в одних ископаемых сообществах. Для диатомовых водорослей обоих родов характерны цилиндрические панцири, соединенные в колонии с помощью соединительных шипов, наличие шейки, кольцевой борозды и кольцевидной диафрагмы (Round et al. 1990; Козыренко и др. 2008; Wolfe, Edlund 2005; Tudesque et al. 2021).

Ещё одной проблемой, затрудняющей процесс исследования, является материал, используемый для получения створок. Изучая современную популяцию, мы



Рис. 1. Схема распространения представителей рода *Alveolophora*: 1 – г. Синий Утес, 2 – оз. Ханка, 3 – с. Тереховка, 4 – возв. Ямато, 5 – оз. Тони, 6 – р. Топта, 7 – Западная Камчатка, 8 – Пенжинская губа, 9 – Забайкалье, 10 – Прибайкалье, 11 – оз. Байкал, 12 – Белоруссия, 13 – Словакия, 14 – Болгария, 15 – США, Невада.

Fig. 1. Distribution of the genus *Alveolophora*: 1 – Siniy Utes, Primorsky Krai, 2 – Lake Khanka, Primorye, 3 – Terekhovka, Primorye, 4 – Yamato Rise, the Sea of Japan, 5 – Tony Lake, Primorye, 6 – Toppta River, Khabarovsk Region, 7 – Western Kamchatka, 8 – Penzhina Bay, 9 – Transbaikalia, 10 – Baikal Region, 11 – Lake Baikal, 12 – Belarus, 13 – Slovakia, 14 – Bulgaria, 15 – USA, Nevada.

Условные обозначения (legend):

A. ar. – *A. areolata* (Moisseeva) Moisseeva, *A. bif.* – *A. bifaria* Nevretdinova et Moisseeva, *A. jous.* – *A. jouseana* (Moisseeva) Moisseeva, *A. khr.* – *A. khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva, *A. ts.* – *A. tcheremissinovae* Khursevich, *A. ant.* – *A. antiqua* (Moisseeva) Moisseeva, *A. baic.* – *A. baicalensis* Khursevich et Fedenya, *A. baicalensis* f. *curvata* Khursevich et Fedenya, *A. rob.* – *A. robusta* (Khursevich) Usoltseva et Khursevich, *A. brad.* – *A. bradburyi* Usoltseva, Kociolek et Khursevich, *A. nev.* – *A. nevadica* Usoltseva, Kociolek et Khursevich, *A. amer.* – *A. americana* Usoltseva, Kociolek et Khursevich.

▨ – поздний эоцен(?)–ранний миоцен (Late Eocene(?)–Early Miocene), ○ – ранний миоцен (Early Miocene), ● – средний миоцен (Middle Miocene), ● – поздний миоцен (Late Miocene), ▲ – плиоцен (Pliocene).

знаем, что перед нами один и тот же таксон. В ископаемых образцах анализируется совокупность таксонов, сформировавшаяся иногда в течение нескольких сотен или даже тысяч лет, и включающая зачастую наряду с инситуальными аллохтонными створками, доставленными к месту захоронения из разных биотопов. Причём довольно часто участие диагностируемого вида в диатомовом комплексе весьма незначительно. Тем не менее применение сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) для исследования морфологических особенностей створок позволило на уровне изучения ультраструктурных элементов осуществить корректную видовую диагностику диатомей этого рода (Моисеева, Невретдинова 1990; Usoltseva, Titova 2019; Usoltseva 2022; Usoltseva et al. 2022).

В связи с тем, что многие виды рода *Alveolophora* имеют узкий возрастной диапазон распространения, они представляют значительный интерес при разработке диатомовых биостратиграфических шкал (Пушкарь, Короткий 1985; Лихачева и др. 2009). Поэтому корректная идентификация таксонов помогает не только в установлении возраста отложений, но и в изучении географического распространения и эволюции этого рода.

Целью настоящего исследования стало детальное изучение с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии встреченных в среднемиоценовых и плиоценовых отложениях Южного Приморья двух видов – *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva, 2018 и *A. tscheremissinovae* Khursevich, 1994.

Материалы и методы

Из туфодиатомитов новокачалинской свиты (западный берег оз. Ханка, рис. 2) изучено два вида *Alveolophora*: *A. khursevichiae* и *A. tscheremissinovae*. Общая предполагаемая мощность свиты – ~200 м, прослоев туфодиатомитов – от 4 до 19 м.

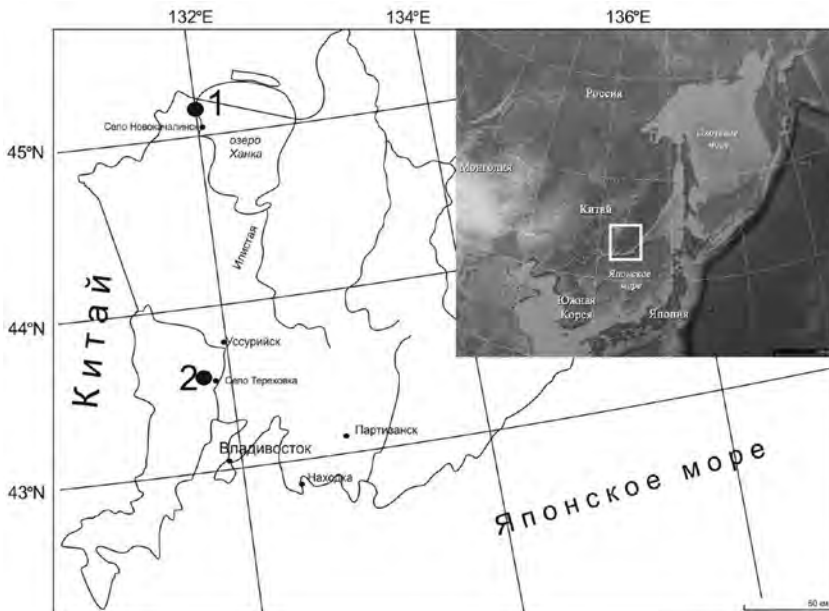


Рис. 2. Карта района исследования и места отбора проб (●): 1 – западный берег озера Ханка, 2 – вблизи с. Тереховка (Приморский край, Дальний Восток России).

Fig. 2. Map of the study area and sample collecting sites (●): 1 – Lake Khanka’s west coast; 2 – surroundings of Terekhovka (Primorsky Krai, Russian Far East).

Отложения содержат отпечатки листьев, облиственные побеги, фруктификации, споры и пыльцу. Среднемиоценовый возраст свиты (15.97–11.63 млн л.) установлен радиоизотопными методами (Павлюткин и др. 1993), он согласуется с результатами, полученным по микро-, макроостаткам (Павлюткин, Петренко 2010) и диатомеям (Лихачева и др. 2009). Пробы для исследования были отобраны из разрезов L-03/2 (45°09'14.3" N и 132°00'23.3" E), L-04/1 (45°09'11.8" N и 132°00'12.6" E), L-02 (45°08'50.8" N, 132°00'54.5" E) и П-519 (45°08'25.14" N и 132°01'15.32" E). Диатомеи из последнего разреза были изучены впервые. Всего исследовано 35 проб из разрезов L-03/2, L-04/1 и L-02, отобранных В. С. Пушкарем и О. Ю. Лихачёвой (Дальневосточный геологический институт ДВО РАН) во время полевых исследований в 2008–2011 гг. (Лихачева и др. 2009; Likhacheva et al. 2021), и 3 пробы из разреза П-519, предоставленных В. М. Поповым.

Из туфодиатомитов шуфанского горизонта (2 км к северо-западу от с. Тереховка, рис. 2), залегающего между двумя потоками базальтов, изучена *A. tscheremissinovae*. Общая мощность горизонта составляет 47.5 м, туфодиатомитов – от 1.8 до 6.0 м. Возраст отложений – плиоцен, 5.3–2.58 млн л. (Павлюткин, Петренко 2010; Лихачева и др. 2009). Всего было исследовано 11 проб из разреза А-11/3 (43°39'15" N и 131°52'34" E), отобранных авторами в 2022 г.

Техническая обработка образцов осуществлялась по общепринятой методике с применением перекиси водорода (Диатомовые водоросли 1974). Изучение диатомей проводилось в световых микроскопах Amplival Carl Zeiss и Axioskop 40 Carl Zeiss на покровном стекле 18x18 мм при увеличении $\times 1\,000$ с иммерсионной жидкостью, а также в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Carl Zeiss Merlin при увеличении до $\times 50\,000$ в Центре коллективного пользования «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Всего было изучено 100 створок *A. tscheremissinovae* из среднемиоценовых и плиоценовых отложений и 50 створок *A. khursevichiae* из среднемиоценовых отложений. Для определения вариативности основных морфологических признаков (диаметр, высота загиба створок) изученных таксонов был проведен дескриптивный статистический анализ (Закс 1976), позволивший рассчитать их средние арифметические значения, стандартное отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV) (табл.).

В работе использована систематика рода *Alveolophora* согласно Algaebase (Hoban 2023).

Результаты

В исследованном материале было установлено два вида рода *Alveolophora*.

1. *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva (рис. 3).

Створки круглые, 6.6–17.0 мкм в диаметре (табл.). Лицевая часть створки с беспорядочно расположенными ареолами: могут быть одиночными, в виде кольца у края или располагаться по всей поверхности. Поверхность лицевой части створки с гранулами по всей поверхности или по периферии. Створки низкоцилиндрические, загиб створки 2.2–5.0 мкм высотой, с прямыми двойными рядами ареол, 10 двойных рядов в 10 мкм (20 рядов в 10 мкм); в каждом ряду 4–6 ареол (20 в 10 мкм в ряду). Шейка низкая (0.6 мкм) с небольшими ребрышками. Ареолы округлые, диаметром 0.15 мкм. Наружные отверстия двугубых выростов расположены между ареолами первого ряда, образуя широкую ареолу. Кольцевидная диафрагма глубокая, редко узкая. Иногда можно наблюдать широкие створки с узкой кольцевидной диафрагмой. Двугубые выросты сидячие, расположены по кольцу в основании перегородок.

Табл. Морфометрические данные створок среднемиоценовых и плиоценовых представителей рода *Alveolophora* Южного Приморья: \pm – стандартная ошибка среднего, σ – среднеквадратичное отклонение, Cv – коэффициент вариации.

Table. Morphometric data of valves of the Middle Miocene and Pliocene representatives of the *Alveolophora* in Southern Primorye: \pm is standard error of the mean, σ is standard deviation, Cv is coefficient of variation.

Вид Species	Число створок Valves number	Диаметр створок (мкм) Valve diameter (μm)					Высота загиба створок (мкм) Valve mantle height (μm)				
		Мин. Min.	Макс. Max.	Среднее значение Mean	σ	Cv, %	Мин. Min.	Макс. Max.	Среднее значение Mean	σ	Cv, %
Средний миоцен (новокачалинская свита) Middle Miocene											
<i>Alveolophora khursevichiae</i>	50	6.6	17.0	10.7 \pm 0.5	3.2	30.2	2.2	5.0	3.8 \pm 0.1	0.7	18.6
<i>A. tscheremissinovae</i>	50	7.2	17.39	11.2 \pm 0.2	1.9	16.7	0.87	4.0	2.6 \pm 0.1	0.7	25.8
Плиоцен (шуфанский горизонт) Pliocene											
<i>A. tscheremissinovae</i>	50	12.2	19.2	15.9 \pm 0.3	2.0	12.3	2.38	4.1	3.5 \pm 0.1	0.5	14.4
Средний миоцен-плиоцен Middle Miocene-Pliocene											
<i>A. tscheremissinovae</i> , общая совокупность	100	7.2	19.22	13.1 \pm 0.3	3.0	22.7	0.87	4.1	2.8 \pm 0.1	0.7	26.2

Альвеолы с продольными (10–12 в 10 мкм) ребрышками (costae) на внутренней поверхности мантии створки. Соединительные шипы короткие, лопатковидные.

Стратиграфическое и географическое распространение: средний миоцен (новокачалинская свита), разрезы L-02 и П-519, западный берег оз. Ханка.

2. *A. tscheremissinovae* Khursevich (рис. 4).

Панцирь низкоцилиндрический. Створки толстостенные, плоские, круглые, диаметром 7.2–19.22 мкм, высотой загиба 0.87–4.0 мкм (табл.). Ареолы в прикраевой зоне лицевой части створки в радиальных рядах, 8 в 10 мкм, выражены слабо. В центральной зоне ареолы отсутствуют. Радиальные ряды ареол в узких (3–4 ряда) секторах, разделенных прямыми ребровидными утолщениями. Двугубые выросты в виде изогнутой или прямой трубки, (3–7 на створке) образуют кольцо в прикраевой или центральной зоне лицевой части створки. В периферической зоне створки присутствуют слабо выраженные псевдосепты. Загиб створок состоит из ареол в прямых вертикальных рядах, 14–18 рядов в 10 мкм, 2 ареолы в каждом ряду. Соединительные шипы короткие, лопатковидные, расположены на границе лицевой части створки и загиба.

Стратиграфическое и географическое распространение: средний миоцен (новокачалинская свита), разрезы L-03/2, L-04/1, западный берег оз. Ханка; плиоцен (шуфанский горизонт), разрез А-11/3, 2 км от с. Тереховка.

Обсуждение

Первые сообщения о представителях рода *Alveolophora* из Приморского края принадлежат А. И. Моисеевой (1971), указавшей на присутствие в крае *Melosira*

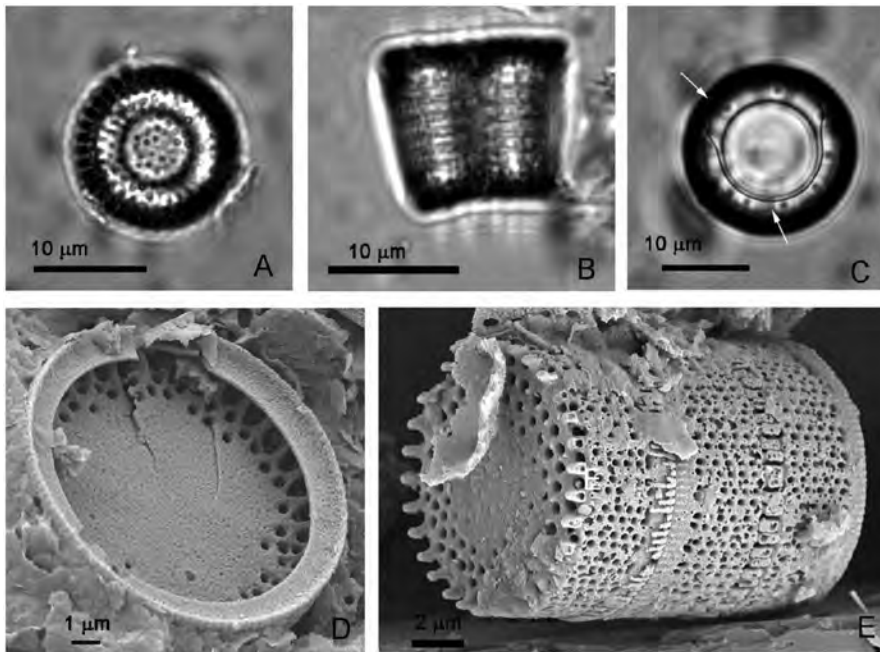


Рис. 3. *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva: А – наружная поверхность лицевой части створки и кольцевидная диафрагма; В – створки с загиба; С – кольцевидная диафрагма, 9 двугубых выростов (стрелки); D – внутренняя поверхность лицевой части створки; E – наружная поверхность створки с загиба (А–D – разрез П-519, E – L02, средний миоцен; А–С – СМ, D–E – СЭМ).

Fig. 3. *Alveolophora khursevichiae* Usoltseva, Pushkar et Likhacheva: A – valve in external view and ringleist; B – mantle in girdle view; C – valve view with 9 rimoportulae along one ringleist (arrows); D – valve in internal view; E – valves in external view (A–D are from the cross section П-519, E is from L02, Middle Miocene; A–C are taken with LM, D–E with SEM).

jouseana Moisseeva, 1971 в миоценовых отложениях оз. Тони (бассейн р. Самарга) и *M. areolata* Moisseeva, 1971 в плиоценовых осадках в районе с. Галёнки. Позднее оба этих вида, уже перенесённые в род *Alveolophora* (Моисеева, Невретдинова 1990), были встречены В. С. Пушкарём и М. В. Черепановой в ранне-среднемиоценовых диатомовых комплексах Приханкайской низменности (Павлюткин, Петренко 2010). О. Ю. Лихачёва и В. С. Пушкарь (Лихачева и др. 2009) на основе изучения диатомей из раннемиоценовых отложений горы Синий Утес (Приморский край) обнаружили в них ещё один вид – *A. bifaria* Nevretdinova et Moisseeva, 1990. О. Ю. Лихачёвой с соавторами (Лихачева и др. 2009; Likhacheva et al. 2021) в отложениях среднего миоцена Приханкайской низменности и плиоцена в районе с. Тереховка помимо трёх перечисленных таксонов была найдена *A. tscheremissinovae* (на тот момент в составе рода *Miosira*). И наконец, в 2018 г. таксономическое разнообразие рода *Alveolophora* в Приморье было пополнено ещё одним видом – *A. khursevichiae*, встреченным в среднемиоценовых отложениях Приханкайской низменности (Usoltseva et al. 2018). Таким образом, к началу наших исследований, согласно литературным данным, род *Alveolophora* в Приморье был представлен пятью видами, участвующими в формировании миоценовых и плиоценовых диатомовых комплексов: *A. bifaria*, *A. jouseana*, *A. khursevichiae*, *A. areolata*, *A. tscheremissinovae*.

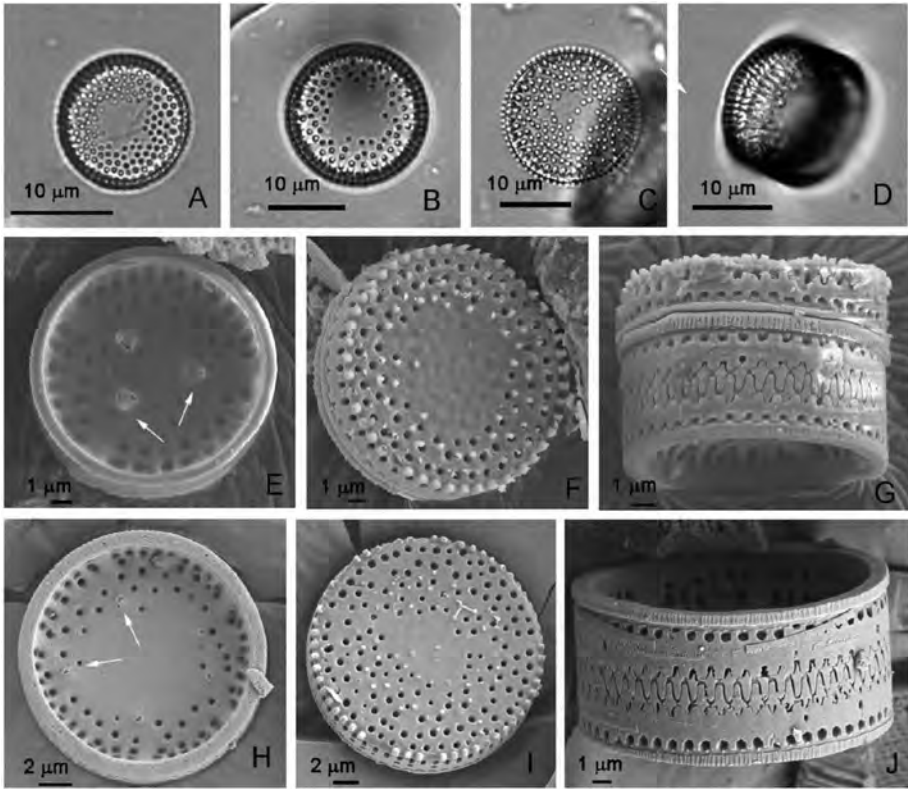


Рис. 4. *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich: А–С – наружная поверхность лицевой части створки; D – две створки соседних панцирей со стороны внутренней поверхности одной из них; E, H – внутренняя поверхность створки, двугубые выросты (стрелки); F, I – наружная поверхность створки; G–J – наружная поверхность створки с загиба (A, E–G – L-03/2, средний миоцен, B–D, H–J – A-11/3, плиоцен; A–D – СМ, E–J – СЭМ).

Fig. 4. *Alveolophora tscheremissinovae* Khursevich: A–C – valves in external view; D – two valves of an adjacent mantle from the internal view of one of them; E, H – valves in internal view, rimoportulae (arrows); G–J – valves in external view (A, E–G are from L-03/2, Middle Miocene, B–D, H–J are from A-11/3, Pliocene; A–D taken with LM, E–J with SEM).

Всестороннее изучение представителей рода *Alveolophora* в среднемиоценовых отложениях показало, что *A. bifaria* в соответствующих образцах не встречена. Тем самым было подтверждено мнение О. Ю. Лихачёвой с соавторами (2009) о приуроченности данного таксона к синеутёсовской свите (начало раннего миоцена) и его исчезновении в Приморье на границе раннего и среднего миоцена. Нами также не обнаружены *A. jouseana* и *A. areolata*: ни в отложениях Приханкайской низменности, ни в районе с. Тереховки, хотя ранее сообщалось, что данные виды установлены в миоценовых (синеутёсовская, нежинская, новокачалинская свиты) отложениях. Причём, согласно данным О.Ю. Лихачевой с соавторами (2009), *A. jouseana* вымирает в среднем миоцене, а *A. areolata* – на границе среднего и позднего миоцена. Вместе с тем, А. И. Моисеевой (1971) *A. areolata* была идентифицирована ещё и в плиоценовых (шуганский горизонт) отложениях. Эти эволюционные события в истории рода легли в основу обоснования диатомовых зон биостратиграфической шкалы (Лихачева и др. 2009).

Проведённые нами исследования позволяют говорить о распространении в неогене Южного Приморья пока только двух видов рода *Alveolophora*: *A. khursevichiae* в среднем миоцене и *A. tscheremissinovae* в среднем миоцене и плиоцене.

Детальное изучение морфологии створок этих двух видов показало, что основные параметры (диаметр и высота загиба створки), характерные для *A. khursevichiae* из приморских местонахождений, полностью соответствуют видовому диагнозу (Usoltseva et al. 2018). Полученный нами высокий коэффициент вариации диаметра створок ($C_v=30.2\%$) указывает на значительную вариабельность этого признака внутри изученной совокупности створок этого вида: диаметр изменяется от 6.6 до 17 мкм (среднее значение – 10.7 ± 0.5 мкм), стандартное (среднеквадратичное) отклонение 3.2 мкм (табл.).

В то же время диапазон изменения диаметра и высоты загиба створок *A. tscheremissinovae* значительно расширен. Согласно типовому диагнозу, диаметр данного вида изменяется от 10 до 24 мкм, высота – от 1 до 3 мкм (Козыренко и др. 2008). Полученные данные (табл.) показывают изменения диаметра от 7.2 до 19.22 мкм (среднее значение – 13.1 ± 0.3 мкм), высоты загиба – от 0.87 до 4.1 мкм (среднее значение – 2.8 ± 0.1 мкм). Коэффициенты вариации (C_v), как диаметра, так и высоты загиба (22.7% и 26.2%, соответственно) демонстрируют довольно высокую изменчивость этих параметров. Причём створки из более древних отложений имели большую вариабельность диаметра ($C_v=16.7\%$), высоты загиба ($C_v=25.8\%$), а также различное размещение на створках двугубых выростов – в прикраевой или центральной зоне (рис. 4Е). У плиоценовых створок эти показатели оказались более постоянными: C_v диаметра – 12.3%, C_v загиба створки – 14.4%, а кольцо двугубых выростов было приурочено только к прикраевой зоне створки (рис. 4Н). Во всём исследованном материале не были обнаружены створки с максимальным, согласно типовому диагнозу, количеством двугубых выростов – 12 (Козыренко и др. 2008). У приморских диатомей их число изменялось от 3 до 7, и более стабильное их число было у плиоценовых створок – 5–7. К сожалению, определить форму этих выростов в исследованном материале не удалось из-за их разрушения.

Особенность морфологии *A. khursevichiae* – двойные ряды ареол на загибе створок. Подобный признак характерен также для *A. bifaria* и *A. areolata* (рис. 5). Эти два вида обнаружены в более древних отложениях: в позднем эоцене(?)–раннем миоцене Пенжинской губы (Usoltseva, Titova 2019), раннем миоцене подводной возвышенности Ямато (Японское море) (Tsoy 2017) и г. Синий утес Приморского края (Лихачева и др. 2009). Это наблюдение, а также отсутствие данных видов в исследованном материале, позволяет предположить, что такие таксоны могли быть предковыми формами для более молодой *A. khursevichiae*, обнаруженной в средне-миоценовых отложениях (Usoltseva et al. 2018; наст. работа).

Анализ распространения *A. khursevichiae* и *A. tscheremissinovae* в различных местонахождениях: на Витимском плато, в Прибайкалье, Тункинской котловине (Козыренко и др. 2008) и в разных разрезах Южного Приморья, показал, что данные виды, хотя и имеют широкое географическое распространение, не встречаются в ископаемых сообществах совместно. Это может свидетельствовать о том, что каждый из этих таксонов обладает свойственной только ему экологической толерантностью по отношению к факторам среды. Подтверждением может служить экологическая структура ископаемого сообщества из плиоценовых отложений, в котором была обнаружена *A. tscheremissinovae* совместно с обитателями литоральной зоны озёр: *Ellerbeckia arenaria* (Moore ex Ralfs) Dorofeyuk & Kulikovskiy,

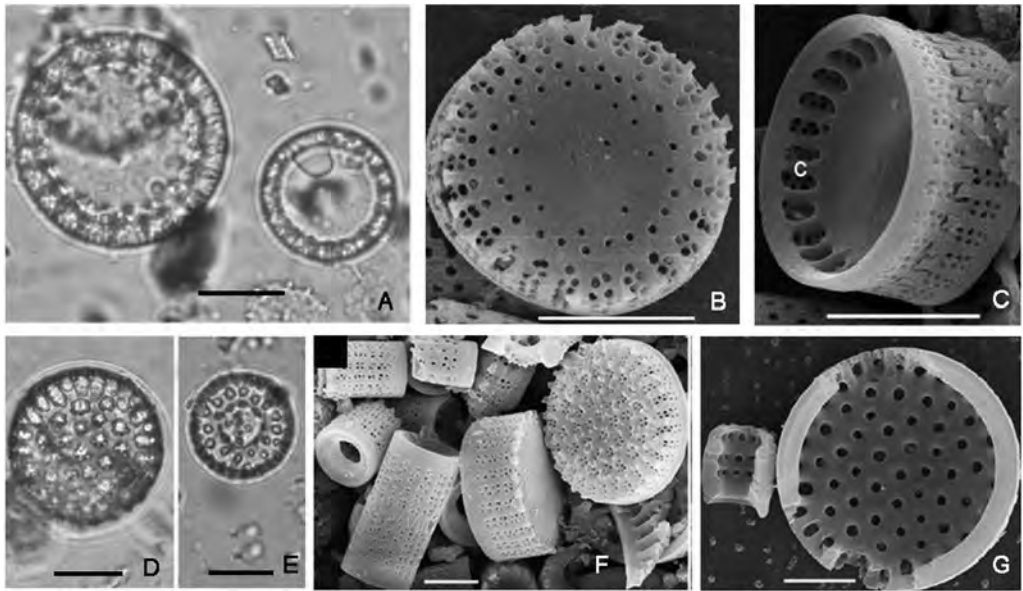


Рис. 5. *Alveolophora areolata* (A–C) и *A. bifaria* (D–G) поздний эоцен (?) – ранний миоцен, Пенжинская губа, Дальний Восток России (Usoltseva 2022): А – наружная поверхность лицевой части створки, В – ареолы на наружной поверхности лицевой части створки; С – ареолы и ребра (с) на внутренней поверхности лицевой части створки; D–E – наружная поверхность створок с загиба; F – наружная поверхность створок с загиба, видна вариабельность как высоты загиба, так и диаметра створок; G – наружная поверхность створки с загиба (A, D–E – LM, B–C, F–G – SEM). Фотографии по М. В. Усольцевой (Usoltseva 2022).

Fig. 5. *Alveolophora areolata* (A–C) and *A. bifaria* (D–G), Upper Eocene (?) – Early Miocene, Penzhina Bay, Russian Far East, (Usoltseva 2022): A – internal view, B – valve in external view showing areolae; C – internal view of valve showing areolae and costae (c); D–E – valves in external view; F – valves in external view showing variability of height and diameter; G – valve face showing in internal views (A, D–E taken with LM, B–C, F–G with SEM). Photos after M. V. Usoltseva (2022).

2012 и представителями рода *Tetracyclus* Ralfs, 1843. В то время как в одновозрастном сообществе, выделенном из разреза, расположенном на некотором удалении от обнажения А-11/3, с доминированием представителей рода *Aulacoseira*, которые могут свидетельствовать об условиях обитания в профундальной зоне довольно большого озера, *A. tscheremissinova* отсутствовала вовсе.

Стратиграфическое распространение *Alveolophora* показывает, что этот род, просуществовавший около 45 млн л., был в геологическом отношении короткоживущим, по сравнению с родом *Aulacoseira* из того же семейства. Появившись, предположительно, в позднем олигоцене, *Alveolophora* достигает своего расцвета в миоцене и вымирает в плиоцене.

Для оценки темпов эволюции часто прибегают к определению скорости таксономической дифференциации, определяемой по количеству таксонов, появляющихся в единицу времени (Красилов 1977). Для рода *Alveolophora* данная скорость в эоцене составила 0.13 вид/млн л., раннем миоцене – 0.4 вид/млн л., среднем миоцене – 0.45 вид/млн л. и позднем миоцене – 0.63 вид/млн л., что может свидетельствовать о постепенном увеличении темпов видообразования (рис. 6).

Появившись в олигоцене, в районе современной Пенжинской губы (Охотское море), по-нашему мнению, представители рода *Alveolophora* в миоценовое время

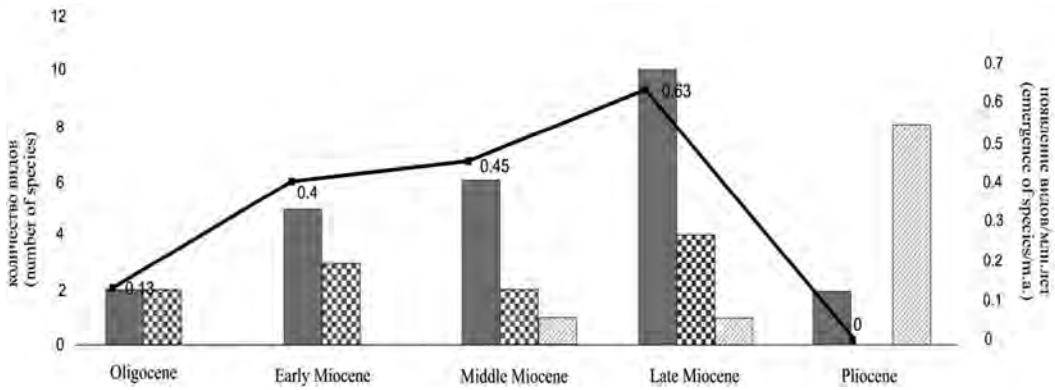


Рис. 6. Темпы эволюции в роду *Alveolophora*: ■ – всего видов, ▨ – появление новых видов, ▩ – вымирание видов, ◆ – скорость таксономической дифференциации.

Fig. 6. The rates of evolution in the *Alveolophora*: ■ – all species, ▨ – emergence of new species, ▩ – species extinction, ◆ – rate of taxonomic differentiation.

стали распространяться на юг Дальнего Востока (Камчатка, Приморский и Хабаровский края, возвышенность Ямато в Японском море) и в район Байкальской рифтовой зоны (Витимское плато, Тункинская котловина, оз. Байкал). В среднем миоцене они заселяют водоёмы Европы (Белоруссия, Словакия и Болгария), и позднее (конец миоцена) новые виды рода были зафиксированы в западной части Северной Америки (рис. 1).

Шесть из 11 видов *Alveolophora* имеют небольшой интервал своего существования и, скорее всего, являются эндемиками с узкими ареалами, характерными для определённых местообитаний: *A. khursevichiae* встречается только в среднем миоцене на западном берегу оз. Ханка; *A. antiqua* (Moisseeva) Moisseeva, 1990 – в раннем-среднем миоцене на Витимском плато и позднем миоцене в оз. Байкале; *A. baicalensis* Khursevich & Fedenya, 2006 и *A. baicalensis* f. *curvata* Khursevich & Fedenya, 2006 – в позднем миоцене оз. Байкал; *A. robusta* (Khursevich) Usoltseva & Khursevich, 2013 – в среднем-позднем миоцене на Витимском плато; *A. bradburyi* Usoltseva, Kociolek & Khursevich, 2013, *A. nevadica* Usoltseva, Kociolek & Khursevich, 2013 и *A. americana* Usoltseva, Kociolek & Khursevich, 2013 – в позднем миоцене западной части Северной Америки (рис. 1).

Миоценовая эпоха считается важным этапом в эволюции диатомей в целом (Лихачева и др. 2009; Sereno 2016). Именно в это время представители данной группы водорослей начинают активно заселять пресноводные водоёмы. Такую вспышку развития диатомей определяла их идеальная природа с высокими скоростями размножения и положением на самом нижнем уровне трофических пирамид (Arhonditsis et al. 2003; Авраменко, Пушкарь 2023). В это время появляется множество новых таксономических групп разного ранга, среди которых род *Alveolophora*. Триггером его активного развития стал климат, благоприятствующий развитию разветвлённой озёрно-речной сети. В Пенжинском районе уже с эоцена субтропический климат определял формирование богатых растительных ассоциаций, впоследствии обеспечивших процессы углеобразования, а большое количество атмосферных осадков обусловило формирование многочисленных озерных и озерно-болотных водоемов, приуроченных к обширным окраинно-материковым межгорным впадинам, в которых развивались диатомеи. Свидетельством высокой продуктивности последних

являются диатомиты, обнаруженные в Шестаковском разрезе в усть-пенжинской толще (Аблаев 1985). В Приморском крае в миоцен-плиоценовое время реконструировался муссонный климат (Лихачева и др. 2009), также способствовавший формированию густой сети озёр в регионе. Развитие диатомовых водорослей в то время шло настолько активно, что обеспечило формирование мощных толщ диатомитов, которое поддерживалось ещё и активным вулканизмом (Авраменко, Пушкарь 2023).

Эволюция рода *Alveolophora*, как показывает анализ их распространения во времени и пространстве, шла по пути географического видообразования, обусловленного, прежде всего, различными преградами (географическими, климатическими) на пути расселения альвеолофор, и обеспечивала эндемизм многих представителей рода. С другой стороны, необходимо отметить проявление «следов генетической памяти», которое является «...наиболее простым решением при адаптации организмов к сходным с прошлыми экологическим условиям...» (с. 144, Красилов 1977), и выражается в повторении некоторых предковых морфологических признаков у потомков. Так, у *A. tscheremissinovaе* двугубые выросты стали размещаться ближе к центру, как у древней *A. areolata*; у *A. bifaria* двугубые выросты расположены в прикраевой зоне створки, как у представителей рода *Aulacoseira*, известного с мелового периода. Двойные ряды ареол на загибе створок у *A. tscheremissinovaе* также были характерны для древних *A. areolata* и *A. bifaria*. Этот обнаруженный у *Alveolophora* феномен «сохранения генетической памяти» не является уникальным, т. к. под разными названиями отмечался и в других группах организмов, например, у ранне-каменноугольных тетракораллов Северо-Востока России (Оноприенко 2005).

Заключение

Изучение представителей рода *Alveolophora* с помощью СЭМ позволило установить в неогеновой диатомовой флоре Южного Приморья только два вида: *A. khursevichiae* в среднемиоценовых и *A. tscheremissinovaе* в среднемиоценовых и плиоценовых отложениях, вместо четырёх, о которых сообщалось предшественниками. Отсутствие других видов в исследованных отложениях может быть объяснено следующими причинами: 1) были изучены образцы, отобранные из других горизонтов осадков, сформировавшихся в несколько иных экологических условиях, не удовлетворяющих их требованиям к среде обитания; 2) раннее изучение большей части материала проводилось в СМ (Моисеева 1971), а исследований в СЭМ (Лихачева и др. 2009) было недостаточно для более точной диагностики таксонов.

Исследование морфологии створок установленных таксонов показало, что основные параметры, характерные для *A. khursevichiae* из приморских местонахождений, полностью соответствуют типовому диагнозу, в то время как диапазон изменения диаметра и высоты створок *A. tscheremissinovaе* значительно расширен.

Анализ собственных и литературных данных позволил сделать выводы о широком географическом распространении представителей рода по планете и связанным с ним эндемизме многих выявленных к настоящему времени таксонов, обусловленном препятствиями разного рода на пути расселения альвеолофор. Отмечается также узкий стратиграфический диапазон распространения в отложениях, как самого рода, так и отдельных его представителей, что позволяет использовать данные таксоны в качестве видов-индексов (индикаторов) диатомовых зон биостратиграфических шкал, построенных по диатомеям. Вместе с тем только детальное изучение с помощью электронной микроскопии позволит проводить объективную

диагностику створок диатомей и дальнейшее использование установленных таксонов для актуализации стратиграфических построений.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031500274-4). Авторы благодарны сотрудникам Дальневосточного геологического института ДВО РАН д. г. н. В. С. Пушкарю, д. г.-м. н. Б. И. Павлюткину, к. г.-м. н. О. Ю. Лихачевой и И. А. Чекрыжову, а также С. В. Коваленко (АО Дальневосточного ПГО Росгеология) за предоставленный материал и оказанное содействие в сборе образцов. Мы выражаем особую благодарность В. М. Казарину (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

Литература (References)

- Аблаев А. Г.** 1985. Флоры Корякско-Камчатской области и вопросы стратиграфии континентального кайнозоя. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 80 с. (**Ablaev A. G.** 1985. Flora of the Koryak-Kamchatka Region and issues of continental Cenozoic stratigraphy. Vladivostok: FESC AS USSR, 80 pp. [In Russian].)
- Авраменко А. С., Пушкарь В. С.** 2023. Вспышки численности диатомовых водорослей в неогеновых озерах Приморского края: причины и последствия // *Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН*. № 1. С. 44–55. (**Avramenko A. S., Pushkar V. S.** 2023. Diatom blooms in Neogene lakes of Primorsky Krai: causes and consequences. *Bulletin of the North-East Science Center* 1: 44–55. [In Russian].) <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2023-1-44-55>.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 1.* 1974. – Ленинград: Наука. 403 с. (*The diatoms of the USSR. Fossil and recent. Vol. 1.* Leningrad: Nauka, 403 p. [In Russian].)
- Закс Л.** 1976. Статистическое оценивание. Пер. с нем. В. Н. Варыгина. – М.: Статистика. 598 с. (**Sachs L.** 1976. Statistical estimation. Translated from German by V. N. Varygin. Moscow: Statistics, 598 pp. [In Russian].)
- Козыренко Т. Ф., Стрельникова Н. И., Хурсевич Г. К., Цой И. Б., Жаковщикова Т. К., Мухина В. В., Ольштынская А. П., Семина Г. И.** 2008. Диатомовые водоросли России и сопредельных стран. Ископаемые и современные. Том II, вып. 5. – Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета. 171 с. (**Kozyrenko T. F., Strelnikova N. I., Khursevich G. K., Tsoy I. B., Yakovschikova T. K., Mukhina V. V., Olshtynskaja A. P., Semina G. I.** 2008. The Diatoms of Russia and Adjacent Countries Fossil and Recent. Vol. II, Issue 5. St. Petersburg: St. Petersburg University Press, 171 pp. [In Russian].)
- Крашилов В. А.** 1977. Эволюция и биостратиграфия. – М.: Наука. 256 с. (**Krassilov V. A.** 1977. Evolution and biostratigraphy. Moscow: Nauka, 256 pp. [In Russian].)
- Кузьмин М. И., Хурсевич Г. К., Прокopenко А. А., Феденя С. А., Кабанов Е. Б.** 2009. Центрические диатомовые водоросли позднего кайнозоя озера Байкал: морфология, систематика, стратиграфическое распространение, этапность развития (по материалам глубоководного бурения). – Новосибирск: ГЕО. 374 с. (**Kuzmin M. I., Khursevich G. K., Prokopenko A. A., Fedenya S. A., Kabanov E. B.** 2009. Centric Diatoms in Lake Baikal during the Late Cenozoic: Morphology, Systematics, Stratigraphy, and Stage of Development (Based on the Deep Cores of the Baikal Drilling Project). Novosibirsk: GEO, 374 pp. [In Russian].)
- Лихачева О. Ю., Пушкарь В. С., Черепанова М. В., Павлюткин Б. И.** 2009. Зональная диатомовая шкала и основные геобиологические события неогена Приморья // *Вестник ДВО РАН*. № 4. С. 64–72. (**Likhacheva O. Yu., Pushkar V. S., Cherepanova M. V., Pavlyutkin B. I.** 2009. Zonal diatom scale and the major geobiological events of Primorye Neogene. *Vestnik DVO RAN* 4: 64–72 [In Russian].)
- Моисеева А. И.** 1971. Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края // Труды ВСЕГЕИ. Новая серия. Т. 171. – Ленинград: Недра. 152 с. (**Moisseeva A. I.** 1971. Atlas of the Neogene diatoms of Primorsky Krai. In: Trudy VSEGEI. Novaya seriya. Vol. 171. Leningrad: Nedra, 152 pp. [In Russian].)
- Моисеева А. И., Невретдинова Т. Л.** 1990. Новое семейство и род пресноводных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) // *Ботанический журнал*. Т. 75. № 4. С. 539–544. (**Moisseeva A. I., Nevretdinova T. L.** 1990. The new family and genus of fresh water diatom algae (Bacillariophyta). *Botanicheskii Zhurnal* 75(4): 539–544. [In Russian].)
- Онопrienко Ю. И.** 2005. Раннекаменноугольные рогозы Северо-Востока России: проблемы морфологии, систематики, эволюции. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 175 с. (**Onoprienko Yu. I.**

2005. The Early Carboniferous Rugose Corals North-East of Fussia: Problems of Morphology, Systematics and Evolution. Magadan: NESCFEB RAS, 175 pp. [In Russian.]
- Павлюткин Б. И., Ганзей С. С., Пушкарь В. С., Петренко Т. И.** 1993. Палеоботаническая характеристика и радиометрическое датирование неогеновых отложений Южного Приморья // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 1. № 6. С. 40–47. (**Pavlyutkin B. I., Ganzey S. S., Pushkar V. S., Petrenko T. I.** 1993. Paleobotany characterization and radiometric dating of the Neogene deposits of Southern Primorye. *Stratigraphy and Geological correlation* 1(6): 40–47.)
- Павлюткин Б. И., Петренко Т. И.** 2010. Стратиграфия палеоген-неогеновых отложений Приморья. – Владивосток: Дальнаука. 164 с. (**Pavlyutkin B. I., Petrenko T. I.** 2010. Stratigraphy of Paleogene-Neogene sediments in Primorye. Vladivostok: Dalnauka, 164 pp. [In Russian].)
- Пушкарь В. С., Короткий А. М.** 1985. Зональная биостратиграфия континентального верхнего кайнозоя Сихотэ-Алиня // Стратиграфия кайнозоя Дальнего Востока. Тезисы науч.-практической конференции РМСК Востока СССР 16–21 сентября 1985, г. Владивосток. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 22–23. (**Pushkar V. S., Korotkiy A. M.** 1985. Zonal biostratigraphy of the continental Upper Cenozoic of the Sikhote-Alin. In: Stratigraphy of the Cenozoic of the Far East. Abstracts of the scientific-practical conference of the RMSC of the East of the USSR 16–21 September. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the Academy of Sciences of the USSR, pp. 22–23. [In Russian].)
- Рассказов С. В., Лямина Н. А., Черняева Г. П., Лузина И. В., Руднев А. Ф., Резанов И. Н.** 2007. Стратиграфия кайнозоя Витимского плоскогорья: феномен длительного рифтогенеза на юге Восточной Сибири. Новосибирск: ГЕО. 193 с. (**Rasskazov S. V., Lyamina N. A., Chernyaeva G. P., Lusina I. V., Rudnev A. F., Resanov I. N.** 2007. Cenozoic stratigraphy of the Vitim Plateau: phenomenon of long rifting in the south of East Siberia. Novosibirsk: GEO, 193 pp. [In Russian].)
- Цой И. Б., Шастина В. В.** 1999. Кремнистый микропланктон неогена Японского моря (диатомеи, радиолярии). – Владивосток: Дальнаука. 241 с. (**Tsoy I. B., Shastina V. V.** 1999. Siliceous microplankton of Neogene in the Sea of Japan (diatoms and radiolarians). Vladivostok: Dalnauka, 241 pp. [In Russian].)
- Черняева Г. П., Лямина Н. А., Рассказов С. В., Резанов И. Н., Савинова В. В.** 2007. Биостратиграфия и условия накопления средне- и верхнемиоценовой вулканогенно-осадочной толщи Джиллиндинской впадины Западного Забайкалья // *Геология и геофизика*. Т. 48. № 4. С. 460–471. (**Chernyaeva G. P., Lyamina N. A., Rasskazov S. V., Resanov I. N., Savinova V. V.** Biostratigraphy and sedimentation environments of the Miocene volcanosedimentary stratum in the Dzhilinda Basin, Western Transbaikalia. *Russian Geology and Geophysics* 48(4): 460–471. [In Russian].)
- Ambwani K., Sahni A., Kar R. K., Dutta D.** 2003. Oldest known non-marine diatoms (*Aulacoseira*) from the uppermost Cretaceous Deccan Intertrappean beds and Lameta Formation of India. *Revue de micropaléontologie* 46: 67–71. [https://doi.org/10.1016/S0035-1598\(03\)00011-4](https://doi.org/10.1016/S0035-1598(03)00011-4)
- Arhonditsis G., Eleftheriadou M., Karydis M., Tsiertsis G.** 2003. Eutrophication risk assessment in coastal embayments using simple statistical models. *Marine Pollution Bulletin* 46: 1174–1178. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00165-6](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00165-6)
- Cermeno P.** 2016. The geological story of marine diatoms and the last generation of fossil fuels. *Perspectives in Phycology* 3(2): 53–60. <https://doi.org/10.1127/pip/2016/0050>.
- Edgar S. M.** 2003. Phylogeny of *Aulacoseira* (Bacillariophyta): Ph.D. thesis. The University of Texas. Austin, 367 pp.
- Gersonde R., Harwood D. M.** 1990. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 Site 693 (Weddell Sea). Part 1: Vegetative cells. In: Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. Vol. 113. Texas: College Station, pp. 365–402. <https://doi.org/10.2973/odp.proc.sr.113.127.1990>
- Hoban M.** in Guiry M. D. et Guiry G. M. 31 July 2019. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 05 June 2023.
- Krammer K., Lange-Bertalot H., Schiller W.** 1997. *Miosira rhoenana* n. gen. n. sp. (Bacillariophyceae) aus miozänen limnischen Sedimenten der Rhön im Vergleich mit anderen zentrischen Diatomeen. *Paläontologische Zeitschrift* 71: 5–18.
- Likhacheva O. Yu., Avramenko A. S., Usoltseva M. V., Pushkar V. S.** 2021. Freshwater centric diatoms from Middle Miocene deposits of the Khanka Depression, Primorye Territory (Far East of Russia). *Botanica Pacifica* 10(2): 3–19. <https://doi.org/10.17581/bp.2021.10212>
- Ognjanova-Rumenova N., Pipík R.** 2015. Stratigraphic and taxonomic significance of siliceous microfossils collected from the Turiec Basin, Western Carpathians (Slovakia). *Acta Botanica Croatica* 74(2): 345–361. <https://doi.org/10.1515/botcro-2015-0023>

- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G.** 1990. The diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge University Press, 747 pp.
- Servant-Vildary S., Paucheler J., Semelin B.** 1988. Miocene Lacustrine Diatoms from Turkey. In: Proceeding of the 9th Diatom Symposium. 24–30 August 1986. Bristol, United Kingdom. Bristol: Biopress Ltd., pp. 165–180.
- Siver P. A., Velez M., Cliveti M., Binda P.** 2018. Early freshwater diatoms from the Upper Cretaceous Battle Formation in western Canada. *Palaios* 33: 525–534. <https://doi.org/10.2110/palo.2018.045>
- Temniskova-Topalova D., Ognjanova-Rumenova N.** 1997. Description, comparison and biostratigraphy of the nonmarine Neogene diatom floras from Southern Bulgaria. *Geologica Balcanica* 27(1–2): 57–81. <https://doi.org/10.52321/GeolBalc.27.1-2.57>
- Tsoy I. B.** 2017. Early Miocene diatom flora from the Yamato. *Diatom Research* 32(3): 277–293. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2017.1367726>
- Tudesque L., Le Cohu R., Van de Vijver B.** 2021. The diatom flora of the Tonle Sap Lake in Cambodia: Centrobacillariophycidae – inventory and description of five new taxa including *Praecyslostephanos* gen. nov. *Diatom Research* 36(3): 185–235. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2021.1983467>
- Wolfe A. P., Edlund M. B.** 2005. Taxonomy, phylogeny and paleoecology of *Eoseira wilsonii* gen. et sp. nov., a Middle Eocene diatom (Bacillariophyceae: Aulacoseiraceae) from lake sediments at Horsefly, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 42: 243–257. <https://doi.org/10.1139/e04-051>
- Usoltseva M. V.** 2022. Morphological variability of *Alveolophora jouseana* (Bacillariophyta) from type material. *Phytotaxa* 533(4): 194–204. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.533.4.2>
- Usoltseva M. V., Kociolek J. P., Khursevich G. K.** 2013. Three new species of *Alveolophora* (Aulacoseiraceae) from Miocene fossil deposits in western North America. *Phycologia* 52: 109–117. <https://doi.org/10.2216/12-022.1>
- Usoltseva M., Likhacheva O., Pushkar V., Avramenko A.** 2018. *Alveolophora khursevichiae* sp. nov. from the Miocene sediments of Khanka Lake (Far East). *Nova Hedwigia* 147: 27–33. <https://doi.org/10.1127/nova-suppl/2018/004>
- Usoltseva M., Titova L.** 2019. Morphological variability in *Alveolophora areolata* (Moisseeva) Moisseeva and *Alveolophora bifaria* Nevretdinova et Moisseeva. *Diatom Research* 34 (1): 39–47. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2019.1586777>
- Usoltseva M., Titova L., Hassan A., Rasskazov S., Morozov A.** 2022. Morphological variability of *Alveolophora antiqua* from a freshwater Early Miocene paleolake in the Barguzin Valley (Baikal Rift Zone). *Diversity* 14(12): 1075. <https://doi.org/10.3390/d14121075>
- Simonsen R.** 1979. The Diatom system: ideas on phylogeny. *Bacillaria* 2: 9–71.

УДК 582.29: 502.3 (571.63)

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_2

<https://elibrary.ru/kxdqmd>

***Rinodina bischoffii* (Physciaceae, lichenized Ascomycota), a new species for the Southern Russian Far East from Primorsky Krai and Sakhalin Island**

Irina A. Galanina^{1✉}, Lidia S. Yakovchenko¹, Evgeny A. Davydov², Fedor V. Skirin³,
Tatyana M. Kharpukhaeva⁴, Irina F. Skirina³

¹*Federal Scientific Center of the East Asian Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russian Federation*

²*Altai State University, Barnaul, 656049, Russian Federation*

³*Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russian Federation*

⁴*Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, 670047, Russian Federation*

✉ *Corresponding author, e-mail: gairka@yandex.ru*

Received 14 August 2023; accepted 31 August 2023

Abstract: The calcicolous lichen *Rinodina bischoffii* is reported for the first time in the southern part of the Russian Far East from Primorsky Krai and Sakhalin Island. The species was collected on calcareous rocks in four localities. The paper provides data on morphology, anatomy, ecology, distribution and differences of *Rinodina bischoffii* from the closely related species based on the studied material. In addition, the verified localities of the species from Republic of Buryatia and Republic of Sakha (Yakutia) are given. The species is reported for the first time in the Okinsky District of Buryatia.

Key words: Sikhote-Alin Range, lichenized fungus, calcicolous species, saxicolous species, new records, biodiversity, biogeography, temperate East Asia.

***Rinodina bischoffii* (Physciaceae, лишенизированные Ascomycota) – новый вид для юга Дальнего Востока России из Приморского края и Сахалина**

Ирина Александровна Галанина^{1✉}, Лидия Сергеевна Яковченко¹,
Евгений Александрович Давыдов², Федор Владимирович Скирин³,
Татьяна Михайловна Харпухаева⁴, Ирина Федоровна Скирина³

¹*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690041, Российская Федерация*

²*Алтайский государственный университет, Барнаул, 656049, Российская Федерация*

³*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, 690041, Российская Федерация*

⁴*Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, 670047, Российская Федерация*

✉ *Автор-корреспондент, e-mail: gairka@yandex.ru*

Получена 14 августа 2023 г.; принята к публикации 31 августа 2023 г.

Аннотация. Кальцефильный лишайник *Rinodina bischoffii* приводится впервые для юга Дальнего Востока России из Приморского края и Сахалина. Вид собран на кальцийсодержащих породах в четырех местонахождениях. В статье размещены данные о морфологии, анатомии, экологии, распространении и отличиях *Rinodina bischoffii* от близких видов на основе изученных образцов. Кроме этого, приведены подтвержденные местонахождения вида в республике Бурятия и республике Саха (Якутия). *Rinodina bischoffii* впервые описываются для Окинского района Бурятии.

Ключевые слова: хр. Сихотэ-Алинь, лишенизированные грибы, кальцефильные виды, эпилитные виды, флористические находки, биоразнообразие, биogeография, умеренная Восточная Азия.

Introduction

Rinodina (Ach.) Gray is the largest genus of Physciaceae comprising ca. 300 species worldwide (Sheard 2010; Wijayawardene et al. 2022). The representatives of the genus are characterized by crustose to squamulose thalli, lecanorine apothecia, one-septate brown ascospores mostly with thickenings of inner wall, and *Lecanora*-type asci. The genus has cosmopolitan distribution occurring on various substrates: wood, tree bark, soil, mosses, plant debris and rocks (Sheard 2010).

The group of saxicolous *Rinodina* is of particular interest. Saxicolous *Rinodina* species are well studied in Europe (Mayrhofer, Poelt 1979; Mayrhofer 1984; Mayrhofer, Moberg 2002). A monograph of the genus in North America published by J. W. Sheard (2010) includes 42 saxicolous species of the 111 species recorded to date (Sheard 2018). In Russia, 21 saxicolous *Rinodina* species are reported from Kaliningrad Oblast to Chukotka Autonomous Okrug and Kamchatka Krai (Mayrhofer 1984; Bredkina et al. 1992; Tchabanenko 1999, 2002; Kotlov 2008; Sedel'nikova 2007; Sheard et al. 2017; Davydov et al. 2021; Galanina et al. 2021, 2022). The most important diagnostic character of the genus *Rinodina* is the spore type. The common spore types among the saxicolous *Rinodina* species are the *Bicincta*-, *Bischoffii*-, *Dirinaria*-, *Mischoblastia*-, *Pachysporaria*-, *Physcia*-, *Physconia*-type. In Russia, only a group with the *Bischoffii*-type of spores is present among saxicolous *Rinodina* species. Determining the spore type in *Rinodina* is a difficult task due to the numerous kinds of wall thickenings which often get confused during identification. Therefore, revision of saxicolous *Rinodina* is needed in order to clarify the actual species distribution in Russia.

Rinodina bischoffii (Hepp) A. Massal. is a common and widespread calcicolous species occurring predominantly on calcareous rocks, rarely on basic siliceous rocks, on walls, roofing tiles etc. both in sun-exposed and shaded conditions. It is widely distributed in the temperate zone from low elevations to mountains and the Arctic, recorded from 20 to 3075 m. a. s.l. (Kaschik 2006; Kotlov 2008; Sheard 2010; Nimis et al. 2018). In Russia the species is widely distributed from the European part to Siberia, including the Arctic (e. g., Andreev et al. 1996; Kristinsson et al. 2010; Kotlov 2008).

In the Russian Far East the species is only known from Wrangel Is. (Andreev et al. 1996). The species was reported from the Republic of Buryatia (Buryatia) including Kurumkansky and Bauntovsky Districts and from the Barguzinsky Ridge (Budaeva 2000; Kharpukhaeva 2013; Kharpukhaeva, Lishtva 2020). In the Republic of Sakha (Yakutia) *Rinodina bischoffii* was found on Zemlya Bunge Island (New Siberian Islands) and in Anabarsky District (Makarova 1985; Makarova et al. 1988).

As a result of the herbarium material revision the first author revealed the first localities of *Rinodina bischoffii* in the southern part of the Russian Far East (A checklist... 2010) in Primorsky Krai and Sakhalin Oblast. In addition, the verified localities of the species from Buryatia and Yakutia are given. The species is reported here for the first time in the Okinsky District of Buryatia. The purpose of this paper is to report, illustrate and discuss this new record. The study is a part of a revision of the *Rinodina* genus in Russia and Northeast Asia in general.

Materials and Methods

Sampling and phenotypic studies

The herbarium material was collected from limestone outcrops in the lowlands of the central and southern Sikhote-Alin Range in Primorsky Krai near Dalnegorsk, Partizansk (Lozovy Ridge (Chandalaz)), Novitskoe (Novitskoe rock outcrop) in 2008, 2011, 2017

as well as Vaida Mt. on Sakhalin Island in 2019. The localities are marked in Figure 1. The review of the distribution, natural conditions and lichenological studies of limestone outcrops in the southern part of the Russian Far East is given in Yakovchenko et al. (2020, 2023) and Davydov et al. (2023). In addition, the materials from three administrative districts of Buryatia and one district of Yakutia collected in 1981, 2004, 2005, 2009, 2017 were studied. The specimens examined were deposited in the herbariums of Russia: ALTB, SASY, VGEO, VLA, and UUH. Materials were identified by the first author in the Laboratory of Botany of the Federal Scientific Center of Biodiversity FEB RAS. Cross-sections of apothecia and thalli were made by hand with a razor blade and observed after mounting in water using a stereomicroscope (Zeiss Stemi 2000-C) and a compound microscope (Zeiss Axioplan 2). Photos were taken by Axiocam ERc5s. Measurements of ascospores are presented as percentiles (5–)25–75(–95) μm length \times breadth, thus excluding outliers. Lichen substances of some species were studied by spot-tests using potassium hydroxide solution (K), sodium hypochlorite solution (C), 1,4-Phenylenediamine (P), and iodine (I), and by thin-layer chromatography (TLC) in solvent systems A, B, and C (Orange et al. 2001). The protocol of Meyer & Printzen (2000) was used to characterize the epihyemium pigments. The distance from localities was measured by air using Google Earth (www.earth.google.com).



Fig. 1. The revealed localities of the *Rinodina bischoffii* in Primorsky Krai and Sakhalin Island.

Рис. 1. Выявленные местонахождения *Rinodina bischoffii* в Приморском крае и на Сахалине.

Results and Discussion

Rinodina bischoffii (Hepp) A. Massal.

The studied Far Eastern specimens of *Rinodina bischoffii* possess an inconspicuous, often endolithic thallus consisting of small gray areoles up to 0.1 mm in diameter, apothecia

up to 0.5 mm in diameter with the brown-black, flattened to slightly convex disc, permanent thalline margin (Fig. 2.), hymenium interspersed by oil droplets, *Bischoffii*-type ascospores of Type A development, $(14.5-16.5-18.0(-20.0) \times (8.0-10.0-11.5(-13.0) \mu\text{m}$, with a broad pigmented band around the septum and without torus, (Fig. 3.). No conidia were seen in the studied specimens. The epihymenial pigment belongs to *arnoldiana*-brown. All spot tests were negative and no substances were detected by the thin-layer chromatography which was consistent with the available descriptions (Mayrhofer, Moberg 2002; Sheard 2010).

The Far Eastern material of *Rinodina bischoffii* fit into the descriptions well, however, apothecial discs were slightly convex and did not develop into hemispheres as reported by Sheard (2010) who considered *Rinodina bischoffii* a highly polymorphic species. We also noted the variability in the degree of thallus development from endolithic to epilithic. In addition, we observed dark pigmented thalline margins almost concolorous with the disc in the material from Buryatia. In addition, it was noted that the hymenium may contain a small amount of oil, and sometimes oil droplets were absent. This agrees with the opinion of J. Sheard (2010) that the species is very polymorphic in this trait.

The closest species, *Rinodina immersa* (Körb.) J. Steiner is considered a synonym of *R. bischoffii* (Sheard 2010) based on the interspersed hymenium and similar morphology.

Fig. 2. *Rinodina bischoffii*: endolithic thallus consisting of small gray areoles, apothecia with the brown-black, flattened to slightly convex disc, and permanent thalline margin. Scale bar: 0.5 mm.

Рис. 2. *Rinodina bischoffii*: слоевище эндолитное, состоящее из мелких серых ареол, апотеции с коричнево-черным, плоским до слегка выпуклого диском, с постоянным слоевищным краем. Масштабная линейка – 0.5 мм.

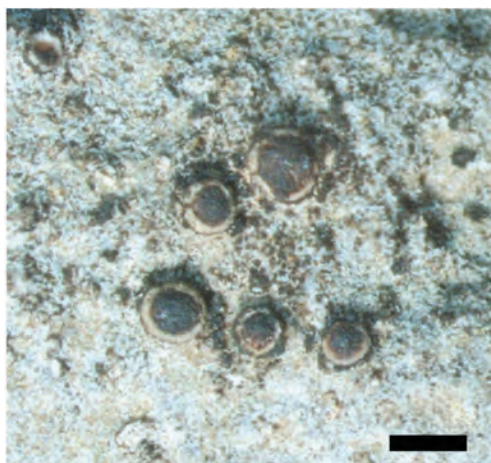
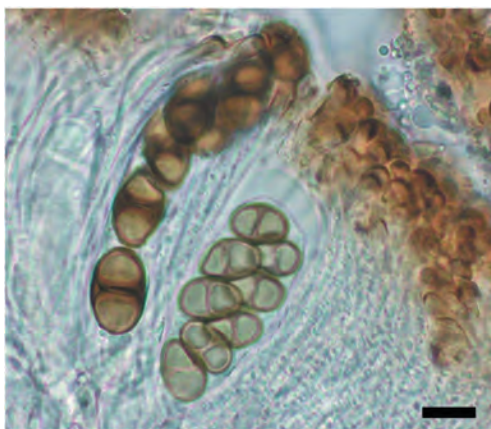


Fig. 3. *Bischoffii*-type spores of *Rinodina bischoffii*: immature spores within the ascus, note the *Physconia*-like lumina of Type A development, and the lack of a torus; in the mature spores note the broad pigmented band around the septum, and the absence of torus; the dark brown epihymenium is composed of expanded apical cells of paraphyses with the dark brown pigment (*arnoldiana*-brown); oil drops are located along the paraphyses in the hymenium. Scale bar: 10 μm .

Рис. 3. Споры *Bischoffii*-типа: незрелые споры светло-коричневые, расположенные внутри сумки, имеют *Physconia*-подобную люмину типа развития А и отсутствие торуса; в структуре зрелых темно-коричневых спор хорошо видна широкая пигментированная полоса вокруг перегородки, отсутствует торус; темно-коричневый эпигимений, сложенный расширенными апикальными клетками парафиз с темно-коричневым пигментом (*арнольдiana*-коричневый); капли масла расположены вдоль парафиз в гимении. Масштабная линейка – 10 мкм.



R. bischoffii is similar to *R. guzzinii* Jatta but the latter species has a more developed thallus and larger ascospores (21–22 µm long) broadly rounded at the ends while the ascospores of *R. bischoffii* (16–18 µm long) and ellipsoidal at the ends. Morphologically similar species, *R. castanmelodes* H. Mayrhofer & Poelt differs by its well-developed thallus which is almost lobed at the edges, larger apothecia (up to 0.9 mm) and the ascospores broadly rounded at the ends. M. Giralt (2010) considered *R. castanmelodes* a variety of *R. bischoffii*. Finally, the Arctic species, *R. calcigena* (Th. Fr.) Lynge has larger broadly ellipsoid ascospores (19–20 µm long) and a rapidly disappearing thin canal (immature colorless spores look bipolar). A pigmented belt around the septum is visible only in mature ascospores (Sheard 2010).

In the southern part of the Russian Far East *Rinodina bischoffii* occurs on sun-exposed surfaces of calcareous rocks at the elevations 387–1935 m. The species was found in four localities in Primorsky Krai and Sakhalin Island at latitude between 43° to 49° and at a maximum distance of about 1100 km from each other. The nearest locality in Bauntovsky District of Buryatia is about 2000 km and 2200 km NW from newly reported localities in the Primorsky Krai and Sakhalin Island respectively. The species is also reported from Ningxia, China (Joshi et al. 2014) with the distance ca. 2500 km SW from the nearest locality in Primorsky Krai. The Yakutian locality of *Rinodina bischoffii* is situated ca. 3400 km NNW from the most remote Far Eastern locality in Primorsky Krai. The species might be found in suitable conditions within East Asia.

Specimens examined: Russia, Primorsky Krai, Partizansky District, at 15 km SW of the Partizansk, Lozovyi Ridge (Chandalaz) on the top, S exposure, Chertov Utyes cliff, limestone outcrops in a sparse broad-leaved forest with a predominance of *Quercus mongolica*, 43°01'44" N, 133°01'39" E, elev. 750 m, on calcareous rocks, 07 VII 2008, leg. L. S. Yakovchenko 1264 (ALTB), (VLA 3227, 3228, 3229); near Novitskoe, Pad Pryamaya River valley, Novitskoye rock outcrop, at the top, meadow with carbonate rocks, 43°03'26.84" N, 133°13'25.2" E, elev. 387 m, on calcareous rock, 14 III 2017, leg. F. V. Skirin (VGEO 35018); Dalnegorsk District, 2.5 km N from Dalnegorsk, Partizanskaya Mt., limestone outcrop, lower part of the slope, 44°35'17" N, 135°33'17" E, elev. 380 m, on calcareous rocks, 15 IX 2011, leg. L. S. Yakovchenko 1260 (ALTB); Sakhalin Oblast, Smirnykhovsky District, 47 km E of Smirnykh, Vaida Mountain, NW slope at the headwaters of Vitnitsa River, left bank, limestone rock outcrops, 49°52'49" N, 143°28'02" E, elev. 700 m, on calcareous rocks, 11 VIII 2019, leg. E. A. Davydov 18115, 18071 (ALTB).

Additional specimen examined: Russia, Buryatia, Okinsky District, at the border with the Tukinsky District, Lake Okinskoe, shrub-sedge tundra, 51°55'02.9" N, 100°39'53.1" E, elev. 1935 m, on rock, 15 VI 2005, leg. T. M. Kharpukhaeva (UUH); Kurumkansky District, Ikatsky Ridge, Ikat River valley, S slope, carbonate rock outcrops, 54°25'15.3" N, 111°22'17.9" E, elev. 1000 m, on calcareous rock, 17 VIII 2017, leg. T. M. Kharpukhaeva (UUH); *ibid.*, Dzherginsky Reserve, Dzhirga River valley, left bank opposite the confluence of the Valukochen River, carbonate rocks, on calcareous rock, 09 VII 2004, leg. T. M. Kharpukhaeva (UUH L-174-00730, was determined as *Rinodina calcigena*); Bauntovsky District, Ikatsky Ridge, Verkhnyaya Tzypa River basin, S slope in the Bugarikta River valley, carbonate rock outcrops in the steppe, 54°57' N, 112°04' E, elev. 1292 m, on calcareous rock, 11 VIII 2009, leg. T. M. Kharpukhaeva (UUH L-01284, L-00879, was determined as *Rinodina calcigena*); Yakutia, Anabarsky District, 800 m SW of Saskylakh, herbaceous-willow larch sparse forest in the burnt area, on the S slope, 71°57'12.4" N, 114°04'33.8" E, elev. 507 m, on calcareous rock, 11 VIII 1981, leg. Perfiljeva (SASY L-1981-08-11/42-5).

Acknowledgments

We are very grateful to Dr. J. W. Sheard, a monographer of the genus *Rinodina* in North America, for consultations in the study of *Rinodina*. The research was done using equipment of the Instrumental Centre of Biotechnology and Gene Engineering of FSC of Biodiversity FEB RAS. The research of I. A. Galanina and L. S. Yakovchenko was carried out within the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 121031000117-9). The research of T. M. Kharpukhaeva was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 121030900138-8).

References (Литература)

- A checklist of the lichen flora of Russia*. 2010. St. Petersburg: Nauka, 194 pp. [In Russian]. (*Список лишенофлоры России*. 2010. СПб.: Наука. 194 с.)
- Andreev M. P., Kotlov Y., Makarova I.** 1996. Checklist of Lichens and Lichenicolous Fungi of the Russian Arctic. *Bryologist* 99: 137–169. <https://doi.org/10.2307/3244545>
- Bredkina L. I., Dobrysh A. N., Makarova I. I., Titov A. N.** 1992. To the lichen flora of Kunashir Island (Kuril Islands). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 28: 90–94. [In Russian]. (**Бредкина Л. И., Добрыш А. А., Макарова И. И., Титов А. Н.** 1992. К флоре лишайников острова Кунашир (Курильские острова) // *Новости систематики низших растений*. Т. 28. С. 90–94.)
- Budaeva S. E.** 2000. [Lichens of Buryatia]. Ulan-Ude: Izd-vo BГУ, 144 pp. [In Russian]. (**Будаева С. Э.** 2000. Лишайники Бурятии. – Улан-Удэ: изд-во БГУ. 144 с.)
- Davydov E. A., Yakovchenko L. S., Galanina I., Paukov A., Frolov I., Ahti T.** 2021. New records of lichens from the Russian Far East. III. Lichens of coastal habitats. *Turczaninowia* 24(1): 25–36. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.1.4>
- Davydov E. A., Ryzhkova P. Yu., Frolov I. V., Galanina I. A., Yakovchenko L. S.** 2023. New records of lichens from the Russian Far East. IV. The lichens of limestone outcrops of the southern part of the Russian Far East. *Acta Biologica Sibirica* (in press).
- Galanina I. A., Sheard J. W., Konoreva L. A.** 2022. A new saxicolous species, *Rinodina jacutica* (Physciaceae, lichenized Ascomycota) from the Republic of Sakha (Yakutia), Russia. *Phytotaxa* 564(1): 121–126. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.564.1.10>
- Galanina I. A., Yakovchenko L. S., Zheludeva E. V., Ohmura Y.** 2021. The genus *Rinodina* (Physciaceae, lichenized Ascomycota) in the Magadan Region (Far East of Russia). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 55(1): 97–119. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.97>
- Joshi S., Jayalal U., Oh S.-O., Li X.-R., Jia R.-L., Hur J.-S.** 2014. New records of lichens from Shapotou area in Ningxia of Northwest China. *Mycosystema* 33(1): 167–173. <https://doi.org/10.13346/j.mycosystema.120279>
- Kaschik M.** 2006. Taxonomic studies on saxicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized Ascomycetes, Physciaceae) in the Southern Hemisphere with emphasis in Australia and New Zealand. *Bibliotheca Lichenologica* 93: 1–162.
- Kharpukhaeva T. M.** 2013. Finds of new and rare lichens in Republic of Buryatia. *Botanicheskii Zhurnal* 98(3): 364–371. [In Russian]. (**Харпухаева Т. М.** 2013. Находки новых и редких видов лишайников для Республики Бурятия // *Ботанический журнал*. Т. 98. № 3. С. 364–371.)
- Kharpukhaeva T. M., Lishtva A. V.** 2020. Materials on the lichen flora of the Bauntovsky District of the Republic of Buryatia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 54(1): 149–164. [Харпухаева Т. М., Лиштва А. В. Материалы к лишенофлоре Баунтовского района Республики Бурятия // *Новости систематики низших растений*, 2020. Т. 54. № 1. С. 149–164. [In Russian].) <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.149>
- Kotlov Yu. V.** 2008. [Genus *Rinodina* (Ach.) Gray. Handbook of the lichens of Russia. Vol. 10]. St. Petersburg: Nauka, pp. 309–359. [In Russian]. (**Котлов Ю. В.** 2008. Род *Rinodina* (Ach.) Gray. Определитель лишайников России. Т. 10. – СПб.: Наука. С. 309–359.)
- Kristinsson H., Zhurbenko M., Hansen E. S.** 2010. Panarctic checklist of lichens and lichenicolous fungi. *CAFF Technical Report* 20: 1–120.
- Makarova I. I.** 1985. New species for the lichen flora of Yakutia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 22: 178–180. [In Russian]. (**Макарова И. И.** 1985. Новые виды для лишенофлоры Якутии // *Новости систематики низших растений*. Т. 22. С. 178–180.)
- Makarova I. I., Perfiljeva V. I., Nikolin E. G.** 1988. To the lichen flora of the Novosibirskie Islands. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 25: 127–134. [In Russian]. [**Макарова И. И., Перфильева В. И., Николин Е. Г.** 1988. К флоре лишайников Новосибирских островов. *Новости систематики низших растений* 25: 127–134.)

- Mayrhofer H.** 1984. Die saxicolen Arten der Flechtengattungen *Rinodina* und *Rinodinella* in der Alten Welt. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 55: 327–493.
- Meyer B., Printzen C.** 2000. Proposal for a standardized nomenclature and characterization of insoluble lichen pigments. *The Lichenologist* 32(6): 571–583. <https://doi.org/10.1006/lich.2000.0294>
- Nadyeina O., Grube M., Mayrhofer H.** 2010. A contribution to the taxonomy of the genus *Rinodina* (Physciaceae, lichenized Ascomycotina) using combined ITS and mtSSU rDNA data. *The Lichenologist* 42(5): 521–531. <https://doi.org/10.1017/S0024282910000186>
- Nimis P. L., Hafellner J., Roux C., Clerc P., Mayrhofer H., Martellos S., Bilovitz P. O.** 2018. The lichens of the Alps – an annotated checklist. *MycKeys* 31: 1–634. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.31.23568>
- Orange A., James P. W., White F. J.** 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. London: British Lichen Society, 101 pp.
- Sedelnikova N. V.** 2007. [Lichens of Altai and Kuznetskoye Highlands]. Novosibirsk: Nauka, 175 pp. [In Russian]. (Седельникова Н. В. 2007. Лишайники Алтая и Кузнецкого Нагорья. – Новосибирск: Наука. 175 с.)
- Sheard J. W.** 2010. The lichen genus *Rinodina* (Ach.) Gray (Lecanoromycetidae, Physciaceae) in North America, North of Mexico. Ottawa: NRC Research Press, 246 pp.
- Sheard J. W.** 2018. A synopsis and new key to the species of *Rinodina* (Ach.) Gray (Physciaceae, lichenized Ascomycetes) presently recognized in North America. *Herzogia* 31(1): 395–423. <https://doi.org/10.13158/hei.31.1.2018.395>
- Sheard J. W., Ezhkin A. K., Galanina I. A., Himelbrant D. E., Kuznetsova E., Shimizu A., Stepanchikova I., Thor G., Tønsberg T., Yakovchenko L. S., Spribille T.** 2017. The lichen genus *Rinodina* (Physciaceae, Caliciales) in northeastern Asia. *The Lichenologist* 49(6): 617–672. <https://doi.org/10.1017/S0024282917000536>
- Tchabanenko S. I.** 1999. [Study of the vegetation cover of the Russian Far East. Works of Botanical Gardens of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences]. Vol. 1. Vladivostok: Dalnauka, 221–228 pp. [In Russian]. (Чабаненко С. И. 1999. Лишайники Курильского заповедника (остров Кунашир) // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока. Труды ботанических садов ДВО РАН. Т. 1. – Владивосток: Дальнаука. С. 221–228.)
- Tchabanenko S. I.** 2002. [Checklist of the lichen flora of the South of the Russian Far East]. Vladivostok: Dalnauka, 232 pp. [In Russian]. (Чабаненко С. И. 2002. Конспект флоры лишайников юга Российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука. 232 с.)
- Wijayawardene N. N., Hyde K. D., Dai D. Q., Sánchez-García M. et al.** 2022. Outline of Fungi and fungus-like taxa 2021. *Mycosphere* 13(1): 53–453. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/13/1/2>
- Yakovchenko L., Davydov E. A., Paukov A., Ohmura Y.** 2020. *Porpidinia brevispora*, a new species and the second representative of the genus *Porpidinia* (Lecideaceae, Lecanorales) from the Russian Far East. *Phytotaxa* 459(1): 75–80. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.459.1.8>
- Yakovchenko L. S., Davydov E. A., Ryzhkova P. Yu.** 2023. The genus *Placolecis* (Catillariaceae, Lichenized Ascomycota) in Russia. *Turczaninowia* 25 (in press).

УДК 599.742.7

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_3

<https://elibrary.ru/sdcccfsf>

Местообитания, распространение и численность амурской рыси *Lynx lynx stroganovi* и дальневосточного лесного кота *Prionailurus bengalensis euptilura* в Лазовском заповеднике и национальном парке «Зов тигра» (Приморский край, Дальний Восток России)

Александр Иванович Мысленков^{1✉}, Инна Вадимовна Волошина¹, Анастасия Алексеевна Шурыгина², Линда Ли Керли¹

¹Объединённая дирекция Лазовского заповедника и национального парка «Зов тигра», Приморский край, Лазо, 692980, Российская Федерация

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, 119992, Российская Федерация

✉ Автор-корреспондент, e-mail: myslenkov@mail.ru

Получена 6 июня 2023 г.; принята к публикации 29 августа 2023 г.

Аннотация. Многолетние наблюдения за состоянием популяций крупных хищников являются основой экологического мониторинга. Целью исследования было изучение распространения и численности двух совместно обитающих видов семейства кошачьих на охраняемых природных территориях южного Сихотэ-Алиня – в Лазовском заповеднике и национальном парке «Зов тигра». Приведены ГИС-карты распространения амурской рыси *Lynx lynx stroganovi* и дальневосточного лесного кота *Prionailurus bengalensis euptilura* в Лазовском заповеднике по десятилетиям XX и XXI вв. и итоговые карты за 60 лет. Установлено, что рысь обитает почти равномерно по всей территории заповедника и парка, а кот предпочитает местообитания, расположенные ближе к побережью Японского моря и на удалении от побережья – в долинах рек. Проанализированы результаты зимнего маршрутного учёта следов обоих видов кошачьих за последние 60 лет. Обобщены данные фотоловушек о распределении и индексах обилия рыси и кота для заповедника и национального парка, а также отдельно для скально-лесных местообитаний в течение 2015–2021 гг. Средняя плотность популяции рыси в Лазовском заповеднике составляла в этот период 1.9 особи на 100 км², а в национальном парке – 3.3 особи на 100 км². Плотность популяции кота и в заповеднике, и в национальном парке составляла 20 особей на 100 км².

Ключевые слова: амурская рысь, дальневосточный лесной кот, местообитание, распространение, плотность популяции, индекс обилия, фотоловушки, моделирование местообитаний, программа MaxEnt, Лазовский заповедник, национальный парк «Зов тигра».

Habitats, distribution and abundance of the Amur lynx, *Lynx lynx stroganovi*, and the Far Eastern leopard cat, *Prionailurus bengalensis euptilura*, in the Lazovsky Nature Reserve and the Zov Tigra National Park (Primorsky Krai, Russian Far East)

Alexander Ivanovich Myslenkov^{1✉}, Inna Vadimovna Voloshina¹, Anastasia Alekseevna Shurygina², Linda Lee Kerley¹

¹Joint Administration of the Lazovsky Nature Reserve and the Zov Tigra National Park, Lazo, Primorsky Krai, 692980, Russian Federation

²Moscow State University named after M. V. Lomonosov, Moscow, 119992, Russian Federation

✉ Corresponding author, e-mail: myslenkov@mail.ru

Received 6 June 2023; accepted 29 August 2023

Abstract. Analysis of long-term data of the population status of large predators is the most important environmental monitoring task in all protected areas. The aim of the study was to investigate the distribution and abundance of two cohabiting feline species in protected areas in southern Sikhote-Alin: the Lazovsky Nature Reserve and the Zov Tigra National Park. GIS maps of the distribution of the lynx and the Far Eastern leopard cat in the reserve during the 20th and 21st centuries and the final maps for 60 years are given. It has been established that the lynx inhabits the reserve and the national park quite evenly, while the leopard cat prefers habitats closer to the coast of the Sea of Japan, and at a distance from the coast, in river valleys.

The results of winter route counts of these two species over 60 last years are analyzed. The camera trap data showing the distribution and the relative abundance index of the lynx and the Far Eastern forest cat are summarized for 2015–2021 both in the reserve and in the national park in general, and separately in the rocky forest habitats. The average density of the lynx in the reserve is estimated at 1.9 individuals per 100 km² and 3.3 individuals per 100 km² in the national park. The density of the cat in the reserve and the park is the same and equals to 20 individuals per 100 km².

Key words: Amur lynx, Far Eastern leopard cat, habitat, distribution, density, abundance index, camera trap, habitat modeling, MaxEnt program, Lazovsky Nature Reserve, Zov Tigra National Park.

Введение

Многолетние наблюдения за состоянием популяций крупных хищников и обработка массива полученных данных является важнейшей задачей экологического мониторинга на особо охраняемых природных территориях (ООПТ). На Дальнем Востоке России к объектам такого мониторинга среди прочих видов принадлежат амурская рысь (см. фото на обложке) *Lynx lynx stroganovi* Hepther, 1969 (syn. *neglectus* Stroganov, 1962) и дальневосточный лесной кот *Prionailurus bengalensis euptilura* Elliot, 1871.

Амурская рысь, обитающая в Приморье и Приамурье, занимает обширный ареал в пределах лесной зоны Дальнего Востока. В публикациях по рыси в основном рассматриваются вопросы, связанные с хозяйственным значением этого промыслового животного и его ролью в биоценозах. Состояние изученности разнообразных аспектов биологии рыси подробно изложено в имеющихся сводках (Матюшкин и др. 2003; Юдин, Юдина 2019). Однако большая часть публикаций освещает исследование подвида только в Хабаровском крае и Амурской области. На южном Сихотэ-Алине известны лишь единичные исследования (Маковкин 1999; Сутырина и др. 2005; Поддубная и др. 2022). Особенно недостаточно сведений о местообитаниях и численности подвида в Приморском крае.

Дальневосточный лесной кот в южных и юго-западных районах Приморского края обитает почти повсеместно. На восточных склонах Сихотэ-Алиня он занимает в основном предгорья, поэтому его ареал представляет собой полосу в несколько десятков километров вдоль побережья Японского моря, постепенно сужающуюся к северу. Посвященные коту публикации немногочисленны, биология изучена недостаточно, больше всего информации приводится в работе В. Г. Юдина (Юдин 2015). Но об особенностях обитания кота в южном Сихотэ-Алине имеются лишь две публикации (Kerly, Borisenko 2013; Волошина и др. 2022a). Поэтому возникла острая потребность в современных сведениях о численности вида, что особенно актуально в свете предполагаемого изменения его природоохранного статуса. Дальневосточный лесной кот был включён в Красную книгу Приморского края (2005) по 4 категории, как вид, о котором недостаточно информации для оценки состояния его популяции. В последнее время выдвинуты предложения об изменении категории статуса редкости с 4 на 2 (вид, сокращающийся в численности) и внесении кота в Красную книгу Российской Федерации (Уфыркина и др. 2022). Однако для такого решения не было предоставлено достаточного обоснования.

Предсказательная аналитика – это класс методов анализа данных, концентрирующийся на прогнозировании будущего поведения объектов и субъектов с целью принятия оптимальных решений. Одно из прикладных направлений этой методики – предиктивное пространственное моделирование, основанное на анализе параметров окружающей среды, которое в настоящее время находит широкое применение в экологии и эпидемиологии млекопитающих. Современное программное

обеспечение позволяет провести анализ взаимосвязи между точками регистрации животных и характеристиками окружающей среды, определяющими её пригодность для конкретного вида. Чаще всего для этого применяется программа максимальной энтропии MaxEnt, картографическая основа для которой формируется в GIS и ESRI ArcMap (Phillips et al. 2006).

Цель данной работы – выявление особенностей обитания, распространения и численности двух совместно обитающих видов семейства кошачьих – амурской рыси и дальневосточного лесного кота (далее рыси и кота) – в Лазовском заповеднике и национальном парке «Зов тигра» с использованием программ GIS-9, ESRI ArcMap 10.6 и MaxEnt на основании данных, собранных за последние 60 лет наблюдений.

Район исследований

Лазовский заповедник расположен в южной части горной страны Сихотэ-Алинь с координатами 42°49'–43°23' N и 133°42'–134°12' E. Заповедник состоит из участка материковой суши площадью 120948 га и двух небольших островов в Японском море – Петрова (36 га) и Бельцова (14 га). Хребет Заповедный разделяет заповедник на две части: континентальную и приморскую. Преимущественный рельеф в заповеднике – это низкогорье высотой 300–700 м над уровнем моря. Наивысшая точка – г. Черная (1379 м). Леса покрывают 98% территории заповедника.

Национальный парк «Зов тигра» создан в 2008 г., а в 2014 г. он был административно объединён с Лазовским заповедником. Парк расположен севернее Лазовского заповедника с координатами 45°20'00" N и 134°40'00" E и не имеет с ним общих границ. Основными элементами сильно расчленённого рельефа парка являются участок южной части осевого хребта Сихотэ-Алинь, горная система горы Облачная, верхняя часть бассейна р. Милоградовка, верховья р. Уссури, а также северная часть бассейна истоков р. Киевка. В парке наиболее высокими вершинами считаются горы Облачная (1855.1 м), Снежная (1682.8 м) и Сестра (1671.6 м). Южные и юго-восточные склоны осевого хребта имеют большую крутизну и более сложное строение вследствие глубокой расчленённости его многочисленными реками и ручьями. Северные и северо-западные склоны более пологие и менее расчленены. Леса покрывают 96% территории национального парка.

Материалы и методы

Методика работ с программами GIS-9, ESRI ArcMap 10.6 и MaxEnt

С 2003 года нами заложены основы геоинформационной системы (ГИС) заповедника и последовательно проводится ГИС-анализ распространения для каждого вида млекопитающего. С 1961 года в Лазовском заповеднике ведётся картотека визуальных встреч и следов животных. Все карточки наблюдений собраны в таблицы в программе Excel, и встречи оцифрованы так, что каждая из них имеет координаты. Встречи объединены по десятилетиям, и на основании этого материала построены ГИС-карты в программе ESRI ArcMap 10.6. Опубликованы пока только карты распространения тигра, волка, рукокрылых, харзы и дальневосточного лесного кота (Волошина и др. 2014; Волошина и др. 2021; Волошина и др. 2022b). Эти карты мы считаем основой знаний по распространению и обилию млекопитающих в заповеднике, то есть базой для последующих исследований.

Обработку полученных данных проводили при помощи программы максимальной энтропии MaxEnt (Phillips et al. 2006). Суть этой программы заключается в том, что слой данных (точки встреч с определённым видом животного) сохраняется

не как текстовый файл в программе Excel, а как файл CSW. Этот слой помещается в программную таблицу. Также в таблицу заносятся самые разнообразные слои ГИС окружающей среды, такие как нормализованный дифференцированный вегетационный индекс (NDVI), тип леса, температура, влажность, высота над уровнем моря (srtm), сетка троп, дорог и др. Всего в программу можно вложить от 2 до 20 разнообразных факторов среды, однако, все они должны быть привязаны к исследуемой площади, в данном случае к космическому снимку заповедника.

Для обработки данных в программу MaxEnt была загружена ГИС-карта лесов заповедника в определённом масштабе. Значения температуры и влажности взяты с сайта Мирового климата (Hijmans et al. 2005), где имеются специальные выборки для биологических исследований. Этим выбором всего 19, кроме специальных файлов по температуре и влажности. Все файлы отформатированы с расширением asc.

Программа MaxEnt моделирует состояние популяции в заданный период времени выявляет воздействующие на неё факторы среды. В результате работы программы создаётся схематическая карта распространения рыси и кота в ООПТ и графики, которые представляют собой работающую модель. Некоторые из графиков показывают процент влияния каждого слоя или фактора окружающей среды на функционирование модели. Полученная карта – это результат взаимодействия основного слоя точек встреч вида и всех введённых параметров окружающей среды. Она имеет несколько цветов, где интенсивный синий цвет выделяет неблагоприятные для вида площади на исследуемой территории, а интенсивный зелёный, жёлтый и оранжевый цвета показывают хорошие и отличные условия для существования вида. Диаграмма, построенная по результатам применения метода jackknife (складной нож), показывает роль и влияние каждого параметра в сравнении с другими параметрами среды.

Методика сбора материала при помощи сети фотоловушек

В работе анализируются результаты, полученные при обработке регистраций животных фотоловушками. Имеется два набора данных: с фотоловушек, установленных на тигра, и с фотоловушек, установленных на копытных. В рамках исследования тигров на Дальнем Востоке России была установлена сеть из 88 станций фотоловушек без приманки (цифровые камеры Bushnell Trophy Cam и Seelock 308) по всей территории заповедника (1210 км²) и национального парка (845 км²), которые фотографировали также рысей и котов (Керли, Борисенко 2010; Мысленков и др. 2015). Станции фотоловушек были разнесены на расстояние 5–10 км друг от друга по лесным дорогам и тропам в местах, часто посещаемых тиграми. Одни и те же станции использовались в течение всего периода исследования.

Другая сеть фотоловушек была размещена в характерных местах обитания горала *Naemorhedus caudatus* Milne-Edwards, 1867 – на сопках Туманная и Горал на скалах восточного макросклона отрогов хребта Заповедный, который спускается к Японскому морю. Эти скально-лесные местообитания регулярно посещались котом и рысью. Кроме этого, камеры стояли на специальном профиле в 2–4 км от предыдущих камер: 10 камер были установлены на трансекте, пересекающей долину р. Просёлочная поперёк. Расстояние между камерами составляло 500 м, Камеры размещались случайным образом, но избегали троп, водопоев и других мест концентрации животных. В этом случае использовались цифровые камеры Bushnell Trophy Cam разных моделей и Reconyx HC 600, а основным объектом регистраций оказался пятнистый олень *Cervus nippon* Temminck, 1838.

Независимые фотографии определялись как сделанные с промежутком не менее 1 час, или если отдельные особи могли быть идентифицированы (Romero-Muñoz et al. 2010). Для оценки обилия рыси и kota вычислялся относительный индекс обилия RAI (Relative Abundance Index) – количество подходов на 100 камеро/суток (далее – индекс обилия). Индекс обилия содержит некоторую информацию о численности животных (Rowcliffe et al. 2008). Есть исследования, показывающие высокую корреляцию между его значениями и оценками плотности населения. Можно предположить, что с увеличением численности вида возрастает вероятность обнаружения животных фотоловушками, в результате чего растёт индекс обилия (Rovero 2009). Однако индекс обилия не учитывает вероятность обнаружения, которая зависит от вида животного, скорости его передвижения, поведения, температуры и влажности среды, а также условий расположения фотоловушки. Индекс обилия отражает плотность популяции животных лишь в том случае, если он откалиброван для каждой локации (места установки фотоловушки), временного периода, вида животного и условий съёмки.

Результаты и обсуждение

История исследований рыси и kota в Лазовском заповеднике

Первый очерк, посвящённый рыси на территории заповедника, имеется в отчёте Г. Ф. Бромлея за 1944–1949 гг. Г. Ф. Бромлей описывает, что для своих переходов рысь часто выбирает плотные сугробы, тянущиеся вдоль отрогов хребта. Этот факт мы неоднократно наблюдали в Сихотэ-Алинском заповеднике в урочище Абрек. Рысь предпочитала снежные надувы, следуя по водоразделу от горы Абрек до бухты Уполномоченного (Мысленков, Волошина 1989). Г. Ф. Бромлей также приводит промеры трёх рысей, убитых охотниками, и упоминает два выводка рысей 1945 г. у бухты Угловая и 1948 г. у бухты Заря. Питание рыси обсуждается в публикации Л. И. Маковкина (Маковкин 1999). База визуальных встреч и следов в заповеднике непрерывно ведётся с 1963 года по настоящее время (табл. 1) и содержит 302 наблюдения. С 2011 г. в базу данных начали добавлять встречи взрослых и детёнышей, зафиксированные фотоловушками.

В отчёте Г. Ф. Бромлея за 1944–1949 гг. приводятся также и первые сведения о коте в Лазовском заповеднике. Этот автор приводит примеры трёх котов, убитых охотниками (один самец и две самки). Г. Ф. Бромлей считал, что местообитания kota тесно связаны с режимом снежного покрова. Кот всегда был редок на хребте Та-Чиндчжан (ныне хребет Заповедный), Г. Ф. Бромлею за пять лет работы удалось увидеть только одиночные следы котов. Тем не менее картотека визуальных встреч и следов подвида существует с 1958 г. После выпадения снега и сильного ветра кот обычно дожидается значительного уплотнения наста, который начинает «держаться» kota на поверхности снега. В. Г. Юдин упоминает, что кот может после снегопада просидеть восемь дней в дупле, не спускаясь на снег (Юдин 1984).

Таким образом, база данных по рыси и коту содержит примерно одинаковое количество наблюдений каждого вида (табл. 1). При описании наблюдения указываются дата, место, пол и возраст животного, число особей в группе, особенности внешнего вида и детали поведения. Для работы в ГИС-программах точки регистраций, нанесённые на карту, оцифровывали, определяя их географические координаты и преобразовывая в шейп-файлы.

Первая публикация о котках Лазовского заповедника появилась в результате обработки данных с фотоловушек на тигра *Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844)

Табл. 1. Количество наблюдений по рыси и коту в ЛГПЗ* по десятилетиям в XX и XXI вв.
Tab. 1. The number of observations of lynx and cat in the LSNR by decades of the 20th and 21st centuries.

Десятилетие Decade	Количество наблюдений по рыси No. of lynx records	Количество оцифрованных точек регистраций по рыси No. of digitized points for lynx	Количество наблюдений по коту No. of leopard cat records	Количество оцифрованных точек регистраций по коту No. of digitized points for leopard cat
1958–1960	Нет данных	Нет данных	4	4
1961–1970	17	15	8	5
1971–1980	27	27	14	10
1981–1990	28	27	13	13
1991–2000	28	26	21	16
2001–2010	71	71	41	37
2011–2020	130	113	240	208
2021–2023	63	60	15	15
Итого:	364	339	356	308

* Лазовский государственный природный заповедник (Lazovsky Nature Reserve).

за 2011–2012 гг. (Kerley, Borisenko 2013). Вторая публикация описывает результаты вскрытия 14 погибших котов и анализ концентрации ртути в их шерсти (Салькина и др. 2022). Третья работа посвящена распространению кота и 60-летней истории его заповедной популяции (Волошина и др. 2022a). Почти все публикации о рысях Приморского края касаются Сихотэ-Алинского заповедника, и лишь две работы посвящены численности и генетике рыси Лазовского заповедника и окружающих территорий (Поддубная и др. 2022; Krojerová-Prokešová et al. 2022).

Распространение рыси и кота в Лазовском заповеднике в 1960-е гг.

За период первого десятилетия 1961–1970 гг. в базу данных внесены 17 наблюдений рыси, из которых оцифровано 15 точек регистраций визуальных встреч или следов. Анализ карты точек встреч рыси, построенной на основании координат 15 точек, показал, что распределение встреч не было сплошным, а представлено в виде сгущения точек в отдельных местах заповедника, которые мы называем очагами регистрации животного (далее – очагами). Концентрации точек вокруг посёлков отсутствовали. Отмечено всего 8 очагов, где концентрировались точки встреч рыси (рис. 1А). Максимальный очаг рыси был сосредоточен вокруг р. Егеревка Беневская и нижнего течения р. Беневка. Второе крупное поселение рыси было приурочено к водораздельному хребту от оз. Заря до бухты Просёлочная.

За этот же период сделано 14 наблюдений кота (рис. 1В). Кот обнаружен на Сухом и Каменном ключах и в бассейне р. Соколовка, пол и возраст не распознан. Впервые зарегистрирован факт размножения кота, т. к. в районе села Черноручье по ключу Сесюга 8.09.1964 г. отмечен котёнок.

Распространение рыси и кота в Лазовском заповеднике в 1970-е гг.

За период 1971–1980 гг. в базе данных зарегистрировано 27 наблюдений рыси, из которых оцифровано 25 точек встреч. Анализ карты встреч, построенной на основании координат 25 точек, показал, что в это десятилетие количество очагов

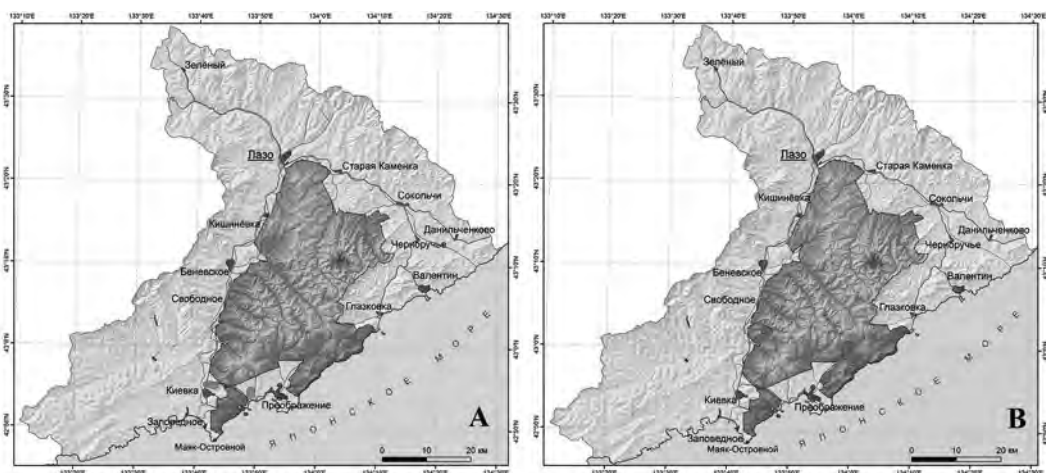


Рис. 1. Карты очагов регистраций рыси (А) и kota (В) в 1960-е годы. Закрашенные участки показывают области регистрации животных.

Fig. 1. Maps of the sighting areas of the lynx (A) and the cat (B) in the 1960s. The colored plots show the animal sighting areas.

увеличилось до 10, но расширение их произошло только у границы ООПТ по р. Егеревка Беневская и по долинам притоков Киевки: по р. Свободинка и по ключу Сухой (рис. 2А). Отмечена концентрация точек вокруг села Сокольчи вблизи заповедной территории. В феврале 1974 и 1979 гг. отмечены следы двух рысей, что соответствует периоду гона данного вида.

В 1970-е гг. количество визуальных встреч kota не уменьшилось, но его следов оказалось больше (рис. 2В). Кот отмечен в 14 точках, преимущественно в нижнем течении р. Соколовка, в Папоротниковой пади, по ключам Сухой, Каменный и в селе Киевка. Три kota погибли в капканах. Таким образом, определено преимущественное обитание подвида на побережье Японского моря (см. на рис. 2В наиболее крупный очаг).

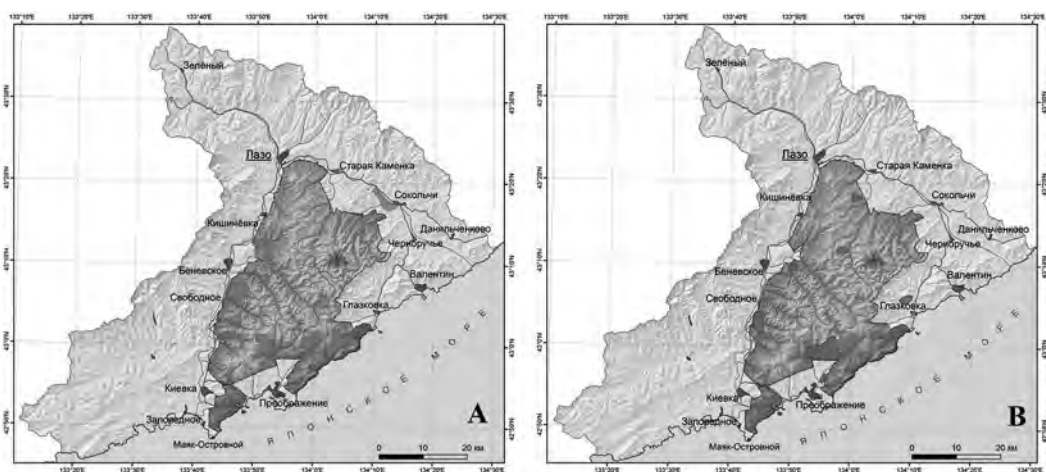


Рис. 2. Карты очагов регистраций рыси (А) и kota (В) в 1970-е годы. Закрашенные участки показывают области регистрации животных.

Fig. 2. Maps of the sighting areas of the lynx (A) and the cat (B) in the 1970s. The colored plots show the animal sighting areas.

Распространение рыси и кота в Лазовском заповеднике в 1980-е гг.

За период 1981–1990 гг. в базе данных имеется 28 наблюдений рыси, из которых оцифровано 27. В июле 1982 г. обнаружен рысёнок в бассейне р. Соколовка, в ноябре 1984 г. дважды распознаны по следам самки с детёнышами на сопке Туманная и в бассейне р. Киевка (Глубокий ключ). Анализ карты точек встреч, построенной нами на основании координат 27 точек, показал, что в это десятилетие количество очагов увеличилось до 11, но расширился только очаг вдоль р. Просёлочная и на сопке Туманная (рис. 3А).

Остальные наблюдения были фрагментарными за исключением бассейна р. Свободинка. В феврале 1989 г. (период гона) по следам было отмечено три рыси. За это десятилетие произошли две визуальные встречи рыси – одна на р. Просёлочная, а вторая в урочище Оленевод на Сальниковом ключе, где рысь 1 октября 1989 г. подошла к дому, еле волоча ноги, и через некоторое время умерла.

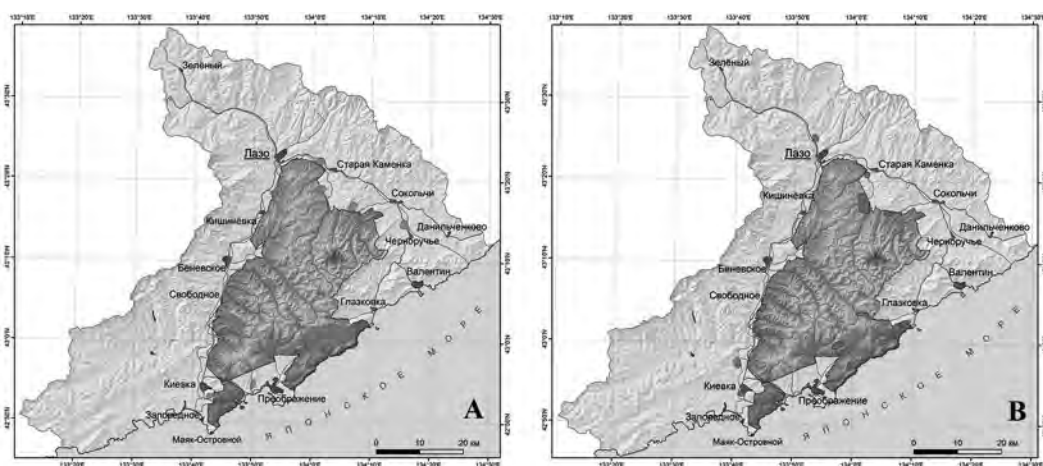


Рис. 3. Карты очагов регистраций рыси (А) и кота (В) в 1980-е годы. Закрашенные участки показывают области регистрации животных.

Fig. 3. Maps of the sighting areas of the lynx (A) and the cat (B) in the 1980s. The colored plots show the animal sighting areas.

В 1980-е гг. кот в заповеднике отмечен в 13 точках, все оцифрованы. Области встреч кота продолжали оставаться фрагментарными (рис. 3В). Кот встречался в нижних частях притоков р. Киевка: на ключах Сухой и Каменный и на р. Валуновка. Количество встреч кота по р. Соколовка уменьшилось. Впервые отмечена гибель кота под машиной, так как количество автотранспорта в эти годы увеличилось. Дикий котёнок отмечен у кордона Америка 18 августа 1983 г.

Распространение рыси и кота в Лазовском заповеднике в 1990-е гг.

За период 1991–2000 гг. в базу данных внесены 28 наблюдений по рыси, из которых оцифровано 26. Впервые количество очагов рыси снизилось с 11 до 9. Не регистрировались встречи следов рыси по р. Просёлочная, визуальных встреч также не отмечено. Анализ карты точек встреч, построенной на основании координат 26 точек, показал, что в это десятилетие количество очагов уменьшилось, но расширился очаг по р. Перекатная и в урочище Америка (рис. 4А). Очаг регистраций у села Соколычи сместился в сторону ключа Сесюга. Существенных изменений распределения численности рыси и кота в это десятилетие не отмечено.

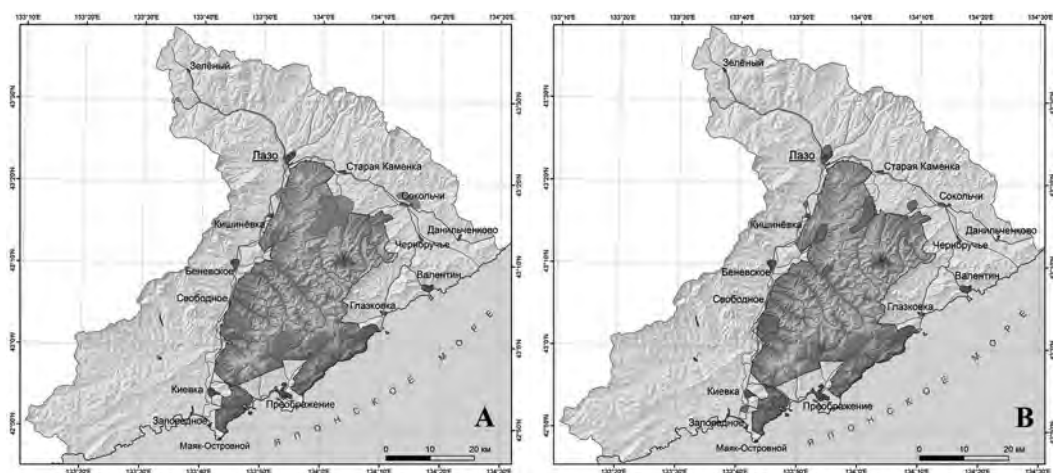


Рис. 4. Карты очагов регистраций рыси (А) и кота (В) в 1990-е годы. Закрашенные участки показывают области регистрации животных.

Fig. 4. Maps of the sighting areas of the lynx (A) and the cat (B) in the 1990s. The colored plots show the animal sighting areas.

За период 1990-х годов в базе данных имеется 16 оцифрованных точек встреч кота, но они сконцентрированы в других частях заповедника по сравнению с предыдущим десятилетием (рис. 4В). Исчез очаг кота по нижнему течению р. Соколовка, зато очаг вокруг ключей Сухой и Каменный увеличился. Впервые зафиксированы факты нападения котом на курятники в районе села Лазо и поедания кота тигром, трижды отмечена гибель котом в капканах и на дорогах.

Существенных изменений распределения численности рыси и кота в это десятилетие не отмечено. В противоположность этому факту история распространения тигра в 1990-е годы изобилует многочисленными случаями его истребления (Волошина и др. 2014).

Распространение рыси и кота в Лазовском заповеднике в 2000-е гг.

За период 2001–2010 гг. в базе данных имеется 71 наблюдение рысей, из которых все оцифрованы. Рост количества наблюдений обусловлен появлением первых плёночных фотоловушек. Анализ карты точек встреч, построенной нами на основании координат 71 точки, показал, что в это десятилетие количество очагов увеличилось до 14, причём район обитания по р. Перекатная расширился, участок на р. Соколовка удлинился, а по р. Беневка рысь распространилась до половины длины русла (рис. 5А). Появились участки обитания вокруг села Лазо, а также у ключа Партизанский вне заповедника. Всего за это десятилетие отмечено 12 визуальных встреч, несколько с автомашин и с вертолётa, несколько зафиксированы фотоловушками. Самки с двумя детёнышами отмечены в октябре 2008 г. и в январе 2010 г.

В это десятилетие наблюдения по коту участились в два раза, оцифровано 37 точек встреч (рис. 5В). Восстановился очаг по р. Соколовка, сделаны наблюдения вдоль р. Кривая вне заповедника, увеличилась концентрация точек вокруг сёл Лазо и Каменка. Необходимо отметить, что численность кота в Лазовском р-не выросла, т. к. участились посещения им населённых пунктов, и зафиксировано восемь случаев гибели животного в капканах и на дорогах. Впервые в 2010 г. появились фотографии кота в фотоловушках. Всего за 10 лет отмечено пять самцов, две самки и один детёныш, сбитый машиной.

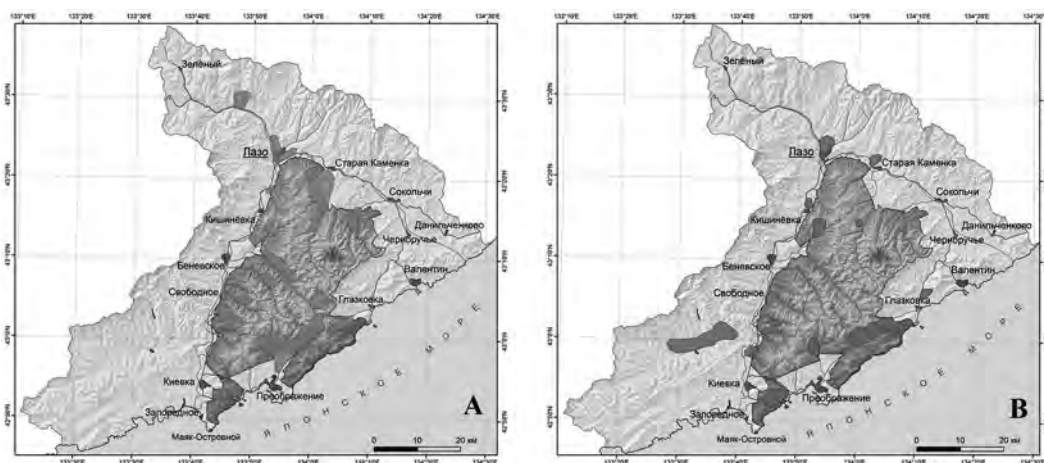


Рис. 5. Карты очагов регистраций рыси (А) и kota (В) в 2000-е годы. Закрашенные участки показывают области регистрации животных.

Fig. 5. Maps of the sighting areas of the lynx (A) and the cat (B) in the 2000s. The colored plots show the animal sighting areas.

Распространение рыси и kota в Лазовском заповеднике в 2010-е гг.

За период 2011–2020 гг. в базе данных имеется 130 точек регистрации рыси, из которых оцифрованы 113. Рост наблюдений обусловлен появлением первых цифровых фотоловушек. Анализ карты точек регистрации, построенной нами на основании координат этих 113 точек, показал рост числа очагов до 17. Очаги по рекам Беневка и Валуновка растянулись вдоль русел, а очаги по рекам Просëлочная и Соколовка слились в единую площадь (рис. 6А). Это стало следствием того, что вдоль р. Беневка были расставлены фотоловушки, и они увеличили количество фиксации точек присутствия рыси вдоль реки. Кроме того, в заповеднике ежегодно регистрировались один или два выводка рысят: в 2017 (2 рысёнка), 2018 г. (2), 2019 г. (2), и 2021 г. (1).

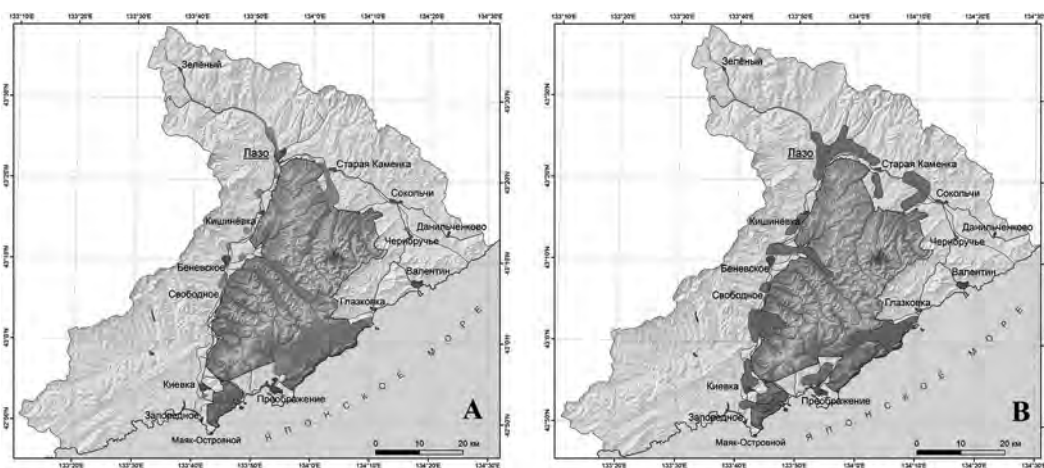


Рис 6. Карты очагов регистраций рыси (А) и kota (В) в 2010-е гг. Закрашенные участки показывают области регистрации животных.

Fig. 6. Maps of the sighting areas of the lynx (A) and the cat (B) in the 2010s. The colored plots show the animal sighting areas.

В 2010-е гг. количество наблюдений за котом существенно выросло (рис. 6В). Из 240 наблюдений оцифровано 208, в том числе 104 полученных с помощью фотоловушек. Фотоловушкой на сопке Туманная 29.07.2015 г. отмечен выводок (кошка и четыре котёнка), а 9.07.2017 г. ещё один (кошка и три котёнка). Кошка с пятью котятами замечена 13.06.2019 г. у трассы недалеко от села Бенеvское. В Петровской пади 5.07.2019 г. у шлагбаума обнаружены три диких котёнка без матери. Эти наблюдения показывают некоторый рост числа выводков. За 10 лет среднее число котят в выводке составило 3.9. Сходные сведения – 3.36 котёнка на выводок – приводятся у В. Г. Юдина (2015).

Также выросла частота посещений котом сёл Лазо и Каменка с целью добычи кур. Всего за 10 лет в населённых пунктах было убито шесть котов, хотя в капкан не попался ни один в связи с прекращением промысла. Под колёсами транспорта погибли ещё 10 котов. Таким образом, образовался большой сплошной очаг кота от села Лазо до села Каменка. Похищения кур отмечены в сёлах Киевка, Бенеvское и в посёлке Преображение. Очаг по р. Соколовка существенно расширился за счёт увеличения встреч на побережье. Возник большой очаг по р. Бенеvка. Участок обитания между Сухим и Каменным ключами тоже расширился.

Очаги регистраций рыси с 1961 по 2021 гг. в Лазовском заповеднике и моделирование мест обитания при помощи программы MaxEnt

Наложение на карту всех оцифрованных точек за 60 лет показало, что популяция рыси в заповеднике не имеет сплошного распределения по территории (рис. 7А). При анализе распространения вида по десятилетиям выявлены отличия в распределении очагов регистрации на территории заповедника. Но и обобщённая картина распределения встреч рыси за весь период наблюдений в заповеднике не показала сплошного обитания вида. Высокогорья по хребту Заповедный не входят в местообитания рыси.

За все годы регистраций в базе данных имеется 364 наблюдения за локальной популяцией рыси в Лазовском заповеднике. Мы не смогли применить программу MaxEnt для анализа материала по десятилетиям, так как было собрано мало точек присутствия вида, поэтому рабочие модели были построены для $n = 203$ и $n = 105$. Было отобрано пять параметров температуры, четыре параметра влажности, тип леса и речная сеть. Анализ этой модели представлен на рисунке 7В.

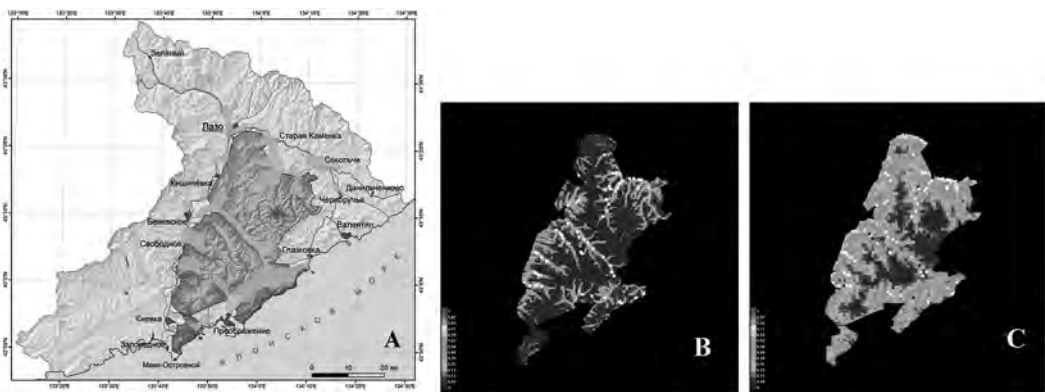


Рис. 7. Очаги регистраций рыси в Лазовском заповеднике за 60 лет (А). Рабочая модель MaxEnt по 10 переменным ($n=203$) без результатов с фотоловушек (В). Рабочая модель MaxEnt по 4 переменным ($n=105$) без результатов с фотоловушек (С).

Fig. 7. Sighting areas of the lynx in the Lazovsky Reserve for 60 years (A). MaxEnt working model for 10 variables ($n=203$) without the camera trap data (B). MaxEnt working model for 4 variables ($n=105$) without the camera traps data (C).

Необходимо отметить, что самым значимым температурным параметром оказалась среднегодовая температура (BIO1 = Annual Mean Temperature), а самым значимым по влажности – осадки во влажную четверть года (BIO16 = Precipitation of Wettest Quarter). Очень важно также наличие рек, сопряжённое с использованием для передвижения льда рек. Предпочтительное передвижение тигра зимой по льду рек и ключей давно замечено не только в Лазовском заповеднике, но и по всему ареалу в Сихотэ-Алине. Как оказалось, не только тигр, но и рысь выбирает речные долины независимо от того, какая растительность здесь доминирует. На Среднем Сихотэ-Алине рысь связана, прежде всего, с поясом горной темнохвойной тайги. На втором по значению для жизни этого хищника месте в Лазовском заповеднике оказывается самый нижний пояс – приморский лугово-березняково-дубравный. Рысь, в отличие от тигра, реже ходит вдоль крупных речных долин, предпочитая пересекать их и подниматься на склоны и гребни (Матюшкин, Вайсфельд 2003).

Применив метод кроссвалидации (перекрёстной проверки) и используя только четыре параметра окружающей среды, мы получили более мягкую модель с доминированием зелёного и жёлтого цветов, где большое количество мест обитания пригодно для проживания рыси (рис. 7С). Тем не менее высокогорья в обеих моделях остаются интенсивно синего цвета, что указывает на малую пригодность этих мест обитания для рыси в пределах хребта Заповедный. Исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике с применением радиослежения показало, что для рыси оптимальны высоты до 400 м над уровнем моря. Свыше 800 м наблюдались лишь единичные заходы (Сутырина и др. 2005).

При анализе процентного вклада переменных и его важности для популяции рыси на первое место вышла среднегодовая температура (BIO1) – 37.9% вклад при максимальной важности 48.3%. Вторым по значимости фактором оказалась максимальная температура самого тёплого месяца года (BIO5 = Max Temperature of Warmest Month) – 24.2 и 26.7%. Неважными оказались средняя температура самой холодной четверти года (BIO11 = Mean Temperature of Coldest Quarter) и индекс растительности (NDVI).

Очаги регистраций кота с 1958 по 2021 гг. в Лазовском заповеднике и моделирование мест обитания при помощи программы MaxEnt

Объединение всех точек регистрации кота на территории заповедника показало, что за 60 лет вырисовывается практически сплошная область встреч по долине р. Киевка с ответвлениями в притоки: реки Беневка, Валуновка, Свободинка, ключи Сухой и Каменный. Верховья р. Киевка также имеют сплошную область встреч кота в виде ленты с ответвлениями в ключи Стариков и Широкий. Очаг на побережье вдоль р. Соколовка расширился и включил в себя бассейн р. Просёлочная (рис. 8А).

Рабочие модели в программе были построены для $n = 293$. Было отобрано пять параметров температуры, четыре параметра влажности, типы лесов и речная сеть. Необходимо отметить, что значимых температурных параметров не выявлено, а в качестве наиболее важного определилось количество осадков в самую влажную четверть года (BIO16 = Precipitation of Wettest Quarter). Наличие рек, в отличие от рыси, оказалось неважным для кота (10%). Однако высокогорья во всех моделях также интенсивно синего цвета (рис. 8В), что показывает на непригодность этих мест обитания и для кота на хребте Заповедном. Вторым по значимости фактором была сумма ежегодных осадков (BIO12 = Annual Precipitation) и вовсе незначимым – индекс растительности (NDVI). Результирующая карта (рис. 8В) убедительно показывает, что лучшие места обитания кота расположены на побережье Японского моря.

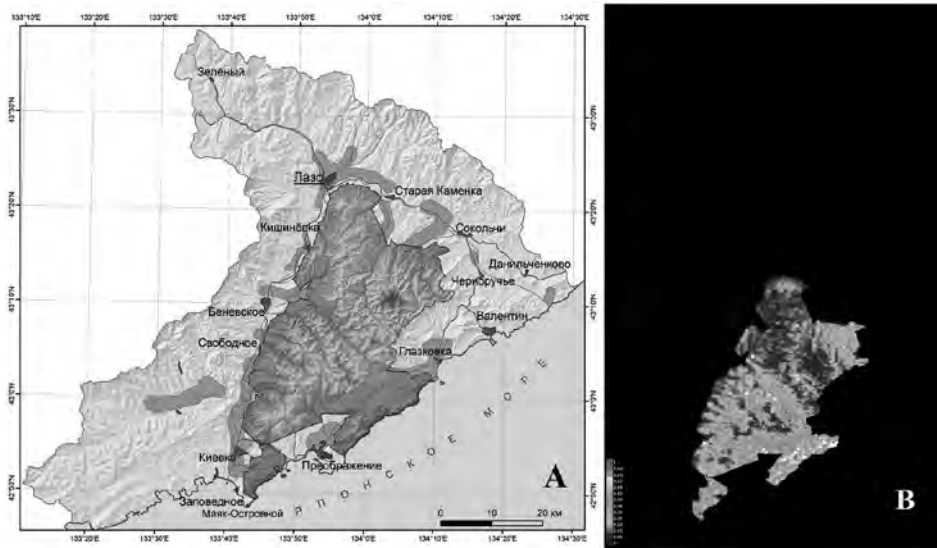


Рис. 8. Очаги регистраций кота в Лазовском заповеднике за 60 лет (А). Рабочая модель MaxEnt с учётом температуры, влажности, типов леса и речной сети (n=293) без результатов с фотоловушек (В).

Fig. 8. Sighting areas of the leopard cat in the Lazovsky Nature Reserve for 60 years (А). MaxEnt working model accounting for temperature, humidity, types of forest and river network (n=293) without the camera traps data (В).

Анализ типов леса для рыси и кота в Лазовском заповеднике

На территории заповедника преобладают дубово-широколиственные леса, и лишь небольшая часть верхнего пояса гор относится к темнохвойно-лесной растительности. На основании лесоустройства 1980–1981 гг. сотрудник ТИГ ДВО РАН С. М. Краснопеев подготовил классификацию и векторную карту лесов, которая отражена в данной работе. Всего выделено 22 основных типа леса, но программой моделирования использовано только 12 (рис. 9): пихтово-еловые леса (№ 4), кедрово-еловые леса (№ 5), широколиственно-кедровые леса (№ 6), дубовые леса (№ 11), липовые леса (№ 12), белоберёзовые леса (№ 13), жёлтоберёзовые леса (№ 14), чёрноберёзовые леса (№ 15), ивовые леса (№ 16), ясенёво-ильмовые леса (№ 19), осиновые леса (№ 20), ольховые леса (№ 21); отдельно выделены открытые пространства (№ 0).

Для рыси максимально значимыми были ивовые, ясенёво-ильмовые и ольховые леса (вклад до 80%). Мало посещает рысь дубовые леса, а все типы берёзовых лесов часто (менее 40%), несколько чаще широколиственно-кедровые леса (около 50%) и еще чаще выходит на открытые пространства (до 65%), так как любит россыпи и невысокие хребты (рис. 9А).

Для кота максимально значимыми были ивовые, ясенёво-ильмовые и кедрово-еловые леса (65–90% в разные десятилетия). Он редко посещает дубовые и все типы берёзовых лесов (менее 10%) в отличие от широколиственно-кедровых (около 50%) и почти никогда не выходит на безлесные открытые пространства – каменистые россыпи, сенокосы (менее 5%) (рис. 9В). Однако, по нашим наблюдениям, кот охотно посещает луга, заросли камышей и высокотравье, которые не были введены в параметры программы.

Для сравнения с рысью приводятся диаграммы использования типов леса маньчжурским зайцем *Lepus mandshuricus* Radde, 1861 (рис. 9 С) и зайцем-беляком *Lepus*

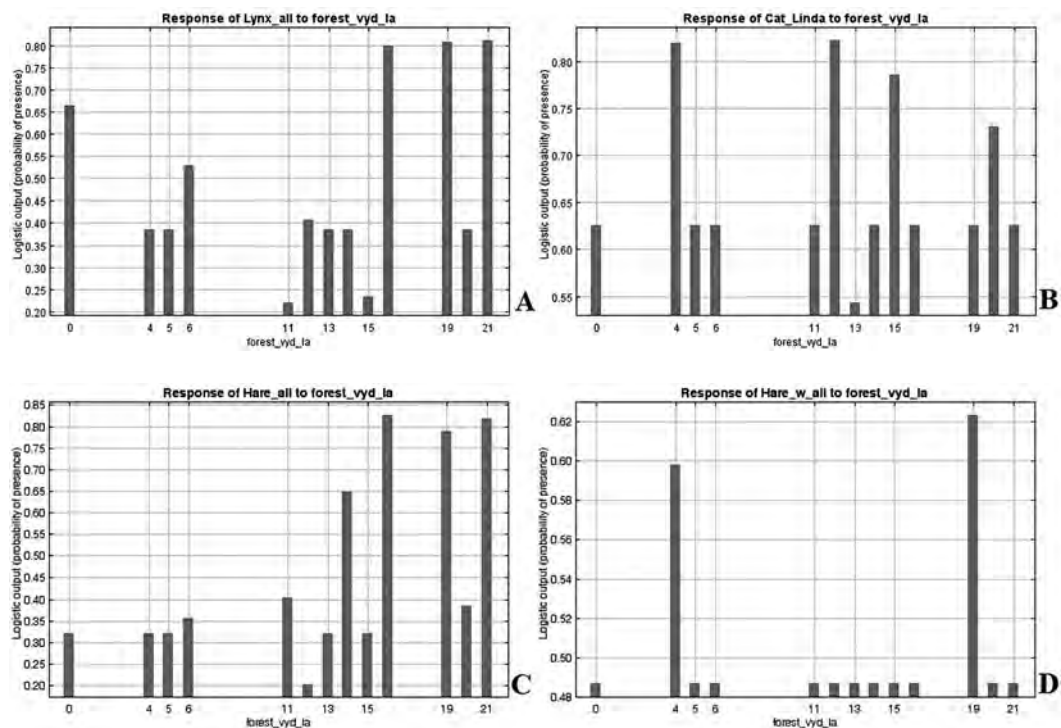


Рис. 9. Диаграммы использования типов леса для рыси (А), кота (В), маньчжурского зайца (С) и зайца-беляка (D) за 60 лет (типы лесов см. в тексте).

Fig. 9. Diagrams of the types of forest used by lynx (A), and leopard cat (B), Manchurian hare (C), and mountain hare (D) for 60 years (forest types listed in the text).

timidus Linnaeus, 1758 (рис. 9D), которые становятся её жертвами. Анализ обитания в различных типах леса рыси и двух видов зайцев показывает, что сходство наблюдается только между маньчжурским зайцем и рысью. Очевидно, что заяц-беляк не является основным кормовым объектом рыси в Лазовском заповеднике.

Индексы обилия рыси и кота в Лазовском заповеднике и национальном парке «Зов тигра»

За период с 2015 по 2021 гг. 39 фотоловушками на сопках Туманная, Горал и в долине р. Просёлочная отработано 43 563 камеро/суток. За эти семь лет зарегистрированы 21 подход рыси и 344 – кота (табл. 2).

На рисунке 10 показана динамика индекса обилия кота в этих трёх местообитаниях. Обилие кота колебалось по годам на сопке Туманная от 0.3 до 3.1, среднее – 0.96; на сопке Горал от 0 до 3.0, среднее – 1.13; в бассейне р. Просёлочная от 0 до 0.2, среднее – 0.11.

За тот же период 2015–2021 гг. 88 фотоловушками на тигра в Лазовском заповеднике отработано 33 294 камеро/суток и зарегистрировано 506 подходов котов (табл. 3) и 155 подходов рысей (табл. 5). В это время в национальном парке стояло 26 фотоловушек на меньшей площади, чем в заповеднике; отработано 17 010 камеро/суток и зарегистрировано 263 коты (табл. 4) и 290 подходов рысей (табл. 6). Необходимо отметить, что если в крутых скальных местах обитания индекс обилия кота поднимался от 0.3 до 3.1 и выше, то естественно было бы предположить, что колебания этого же индекса будут иметь ещё большую амплитуду в целом для

Табл. 2. Результаты регистраций подходов рыси и кота в фотоловушках на сопках Туманная, Горал и в долине р. Просёлочная в 2015–2021 гг.

Tab. 2. Camera trap records of lynx and leopard cat on Tumannaya Mt., Goral Mt. and in the Proselochnaya River valley in 2015–2021.

Год Year	Камера/ сутки Camera trap nights	Регистрации рыси Lynx records	Регистрации кота Leopard cat records	Индекс обилия рыси Lynx RAI	Индекс обилия кота Leopard cat RAI
2015	11 947	2	104	0,02	0,9
2016	10 564	0	57	0	0,5
2017	7336	5	23	0,1	0,3
2018	6515	10	50	0,2	0,8
2019	2586	4	97	0,2	3,8
2020	2432	0	5	0	0,2
2021	2183	0	8	0	0,4
Итого (Total)	43 563	21	344		

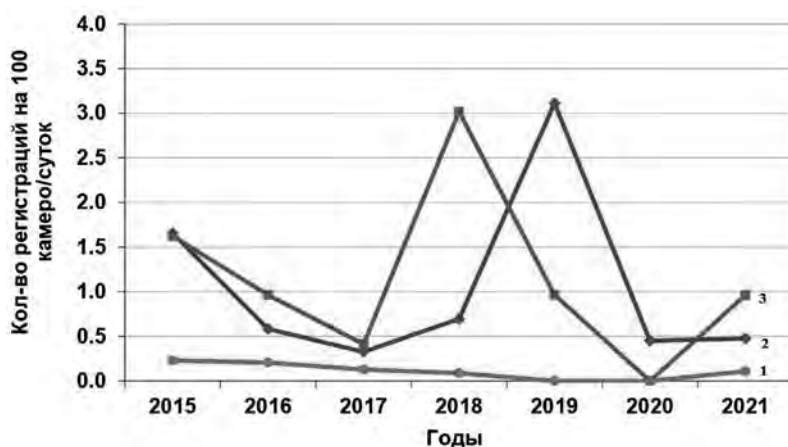


Рис. 10. Динамика индекса обилия кота в трёх прибрежных местообитаниях заповедника: р. Просёлочная – 1, сопка Туманная – 2, сопка Горал – 3.

Fig. 10. RAI dynamics of the leopard cat in three coastal habitats of the reserve: Proselochnaya River – 1, Tumannaya Mt. – 2, Goral Mt. – 3.

заповедника. На самом деле в заповеднике индекс обилия кота колебался за семь лет от 0.82 до 2.43, а в национальном парке – от 0.45 до 3.17 (рис. 11). Более сильные колебания индекса обилия в парке объясняются преобладанием встреч кота в долине р. Милоградовка над встречами в бассейне р. Усури. Единственный выводок в национальном парке зарегистрирован фотоловушкой в верховьях р. Милоградовка в 2015 г.

Несколько другие соотношения получены для популяций рыси в заповеднике и в парке. Необходимо отметить, что рысь практически никогда не исследовалась с точки зрения прилова в фотоловушках, зато в заповеднике имеются результаты учётов следов рыси на постоянных маршрутах за 60 лет. По сравнению с котом индекс обилия рыси в заповеднике значительно более стабильный, и он колебался от 0.3 до 0.8 (рис. 12). Наименьшим он был на побережье Японского моря на сопках

Табл. 3. Результаты регистраций коты фотоловушками на тигра в 2015–2021 гг. в Лазовском заповеднике.

Tab. 3. Camera trap (set up for tiger) records of the leopard cat in 2015–2021 in the Lazovsky Nature Reserve.

Год Year	Количество камеро/суток Camera trap nights	Количество фотографий коты No. of leopard cat photos	Количество регистраций коты Leopard cat records	Количество сфотографированных особей коты No. of photographed leopard cat ind.	Объем работ (камеро/суток /100 км ²) Effort of work (camera trap nights /100 km ²)	Индекс обилия (регистрации /100 камеро/суток) RAI (records/100 camera trap nights)
2015	4890	340	89	89	556	1.82
2016	4941	179	53	53	557	1.07
2017	4941	154	37	37	557	0.75
2018	4941	419	98	98	557	1.98
2019	4941	476	120	121	557	2.43
2020	4320	266	55	55	557	1.27
2021	4320	238	54	56	557	1.25
Итого (Total)	33 294	2072	506	509	3898	

Табл. 4. Результаты регистраций коты фотоловушками на тигра в 2015–2021 гг. в национальном парке.

Tab. 4. Camera trap (set up for tiger) records of the leopard cat in 2015–2021 in the Zov Tигра National Park.

Год Year	Количество камеро/суток Camera trap nights	Количество фотографий коты No. of leopard cat photos	Количество регистраций коты Leopard cat records	Количество сфотографированных особей коты No. of photographed leopard cat ind.	Объем работ (камеро/суток /100 км ²) Effort of work (camera trap nights /100 km ²)	Индекс обилия (регистрации /100 камеро/суток) RAI (records/100 camera trap nights)
2015	2430	115	36	40	523	1.48
2016	2430	24	11	11	523	0.45
2017	2430	68	20	20	523	0.82
2018	2430	73	20	20	523	0.82
2019	2430	124	36	36	523	1.48
2020	2430	299	82	82	523	3.17
2021	2430	180	58	58	523	2.39
Итого (Total)	17 010	883	263	267	3661	

Туманная, Горал и в долине реки Просёлочная. В национальном парке индекс обилия рыси имеет большую амплитуду (от 0.4 до 3.3) за счёт того, что в бассейне р. Уссури есть постоянно размножающиеся самки, и семейные подходы к фотоловушкам значительно более часты. Это подтверждается данными, проиллюстрированными на картах (рис. 13).

График численности следов рыси на 10 км маршрута (рис. 14) не совпадает с динамикой численности рыси по данным фотоловушек, потому что учёт следов проводится однократно в зимнее время (зимний маршрутный учёт – ЗМУ), а учёт

Табл. 5. Результаты регистраций рыси фотоловушками на тигра в 2015–2021 гг. в Лазовском заповеднике.

Tab. 5. Camera trap (set up for tiger) records of the lynx in 2015–2021 in the Lazovsky Nature Reserve.

Год Year	Количество камеро/суток Camera trap nights	Количество фотографий рыси No. of lynx photos	Количество регистраций рыси Lynx records	Количество сфотографированных особей рыси No. of photographed lynx ind.	Объем работ (камеро/суток /100 км ²) Effort of work (camera trap nights /100 km ²)	Индекс обилия (регистрации /100 камеро/суток) RAI (records/100 camera trap nights)
2015	4890	85	17	17	556	0.35
2016	4941	20	5	5	557	0.10
2017	4941	54	13	14	557	0.26
2018	4941	132	33	36	557	0.67
2019	4941	131	31	31	557	0.63
2020	4320	184	27	28	557	0.63
2021	4320	146	29	30	557	0.67
Итого (Total)	33 294	752	155	161	3898	

Табл. 6. Результаты регистраций рыси фотоловушками на тигра в 2015–2021 гг. в национальном парке.

Tab. 6. Camera trap (set up for tiger) records of the lynx in 2015–2021 in the Zov Tigr National Park.

Год Year	Количество камеро/суток Camera trap nights	Количество фотографий рыси No. of lynx photos	Количество регистраций рыси Lynx records	Количество сфотографированных особей рыси No. of photographed lynx ind.	Объем работ (камеро/суток /100 км ²) Effort of work (Camera trap nights /100 km ²)	Индекс обилия (регистрации /100 камеро/суток) RAI (records/100 camera trap nights)
2015	2430	146	33	33	523	1.36
2016	2430	44	11	12	523	0.45
2017	2430	137	29	29	523	1.19
2018	2430	346	38	53	523	1.56
2019	2430	173	48	49	523	1.98
2020	2430	338	78	83	523	3.21
2021	2430	266	53	58	523	2.18
Итого (Total)	17 010	1450	290	317	3661	

фотоловушками осуществляется в течение всего года. Рысь зарегистрирована в заповеднике в 37.5% камер от установленных, а в парке – в 80.7% камер. Кот зарегистрирован в заповеднике в 48.1% камер, а в парке – в 30%. По результатам ЗМУ количество следов рыси в Лазовском заповеднике с 2002 по 2021 гг. колебалось от 0 до 1.15 на 10 км маршрута, и в среднем составило 0.48. При расчёте по формуле ЗМУ средняя плотность популяции равняется 1.9 особей на 100 км². Этот показатель хорошо согласуется с плотностью популяции рыси в центральной части Сихотэ-Алинского заповедника – 0.6–1.4 на 100 км² (Матюшкин и др. 2003).

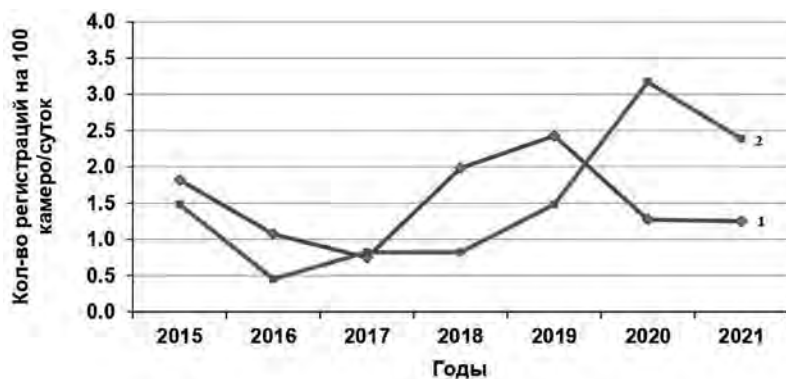


Рис. 11. Соотношение индексов обилия кота в заповеднике (1) и национальном парке (2).

Fig. 11. The RAI ratio of the leopard cat in the reserve (1) and in the national park (2).

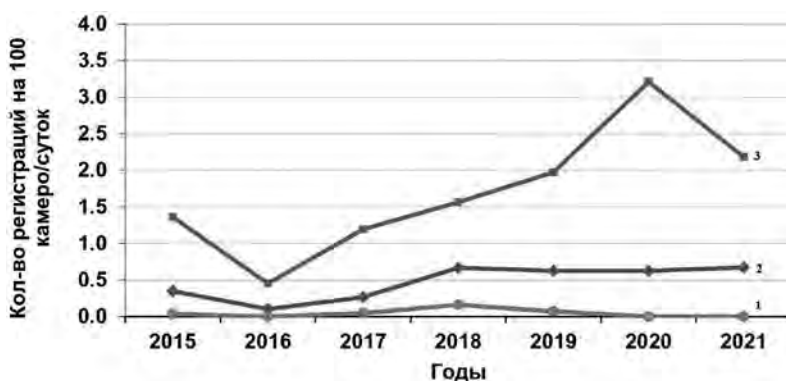


Рис. 12. Соотношение индексов обилия рыси на побережье Японского моря (1), на континентальных территориях в заповеднике (2) и в национальном парке (3).

Fig. 12. The ratio of the relative abundance index of lynx on the Sea of Japan coast (1), in the inland areas of the nature reserve (2) and national park (3).

Сравнение индексов обилия кота и рыси в заповеднике за один и тот же период с 2015 по 2021 гг. говорит о том, что численность кота в заповеднике гораздо больше, чем рыси. Последнего вида стабильно мало, т. к. индекс его обилия колебался в небольших пределах (от 0.1 до 0.8), в отличие от индекса обилия кота (от 0.7 до 2.4) (рис. 15).

Что касается национального парка, то индексы обилия рыси и кота здесь различаются незначительно (рис. 16). Однако существуют различия в пространственном распределении этих видов. На северо-западном макросклоне Сихотэ-Алиня в бассейне р. Усури преобладает рысь, а на юго-восточном макросклоне в бассейне р. Милоградовка – кот.

На рисунке 17 видно, что в период 2015–2021 гг. показатели ЗМУ рыси изменялись синхронно в заповеднике и парке, за исключением 2021 г. Изменения показателей индекса обилия соответствовали ЗМУ, т. е., когда по ЗМУ отмечался подъем численности, индекс обилия показывал уменьшение, и наоборот. В то же время индексы

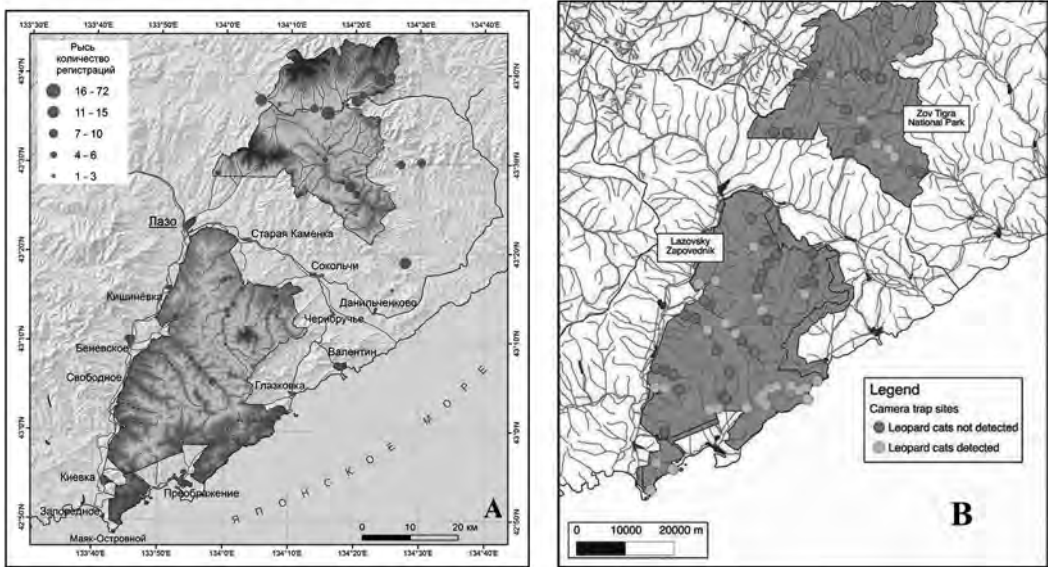


Рис. 13. Распределение рыси по данным фотоловушек в заповеднике и в национальном парке (А). Распределение встреч кота по данным фотоловушек на двух территориях (В).

Fig. 13. The distribution of lynx records based on camera traps data in the reserve and in the national park (A). The distribution of leopard cat records on camera traps in both territories (B).

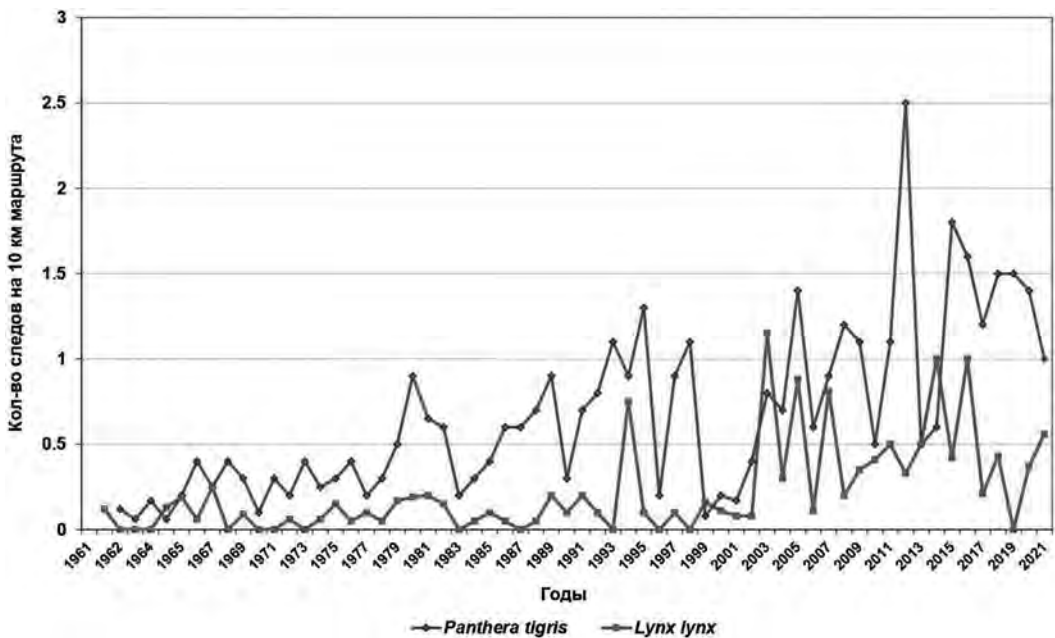


Рис. 14. Изменение количества следов тигра и рыси за 60 лет мониторинга в заповеднике.

Fig. 14. Changes in the density of tiger and lynx tracks (10 km) during 60 years of monitoring in the reserve.

обилия изменялись синхронно в заповеднике и парке, за исключением 2020 г., когда отмечен резкий подъем в парке, а в заповеднике численность не менялась на протяжении трёх лет. Таким образом, наблюдается сходная динамика численности в парке и заповеднике. Отмечается существенное различие в показателях численности рыси между заповедником и национальным парком. Это же видно на карте посещения

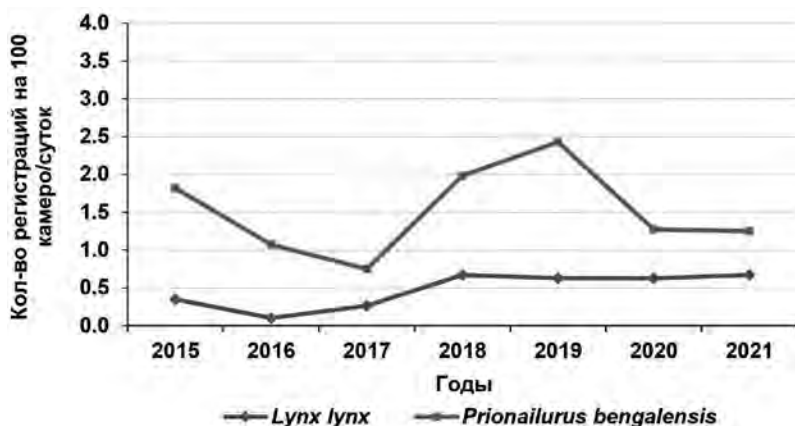


Рис. 15. Динамика индексов обилия рыси и кота в заповеднике.
 Fig. 15. Dynamics of the abundance index of lynx and cat in the Reserve.

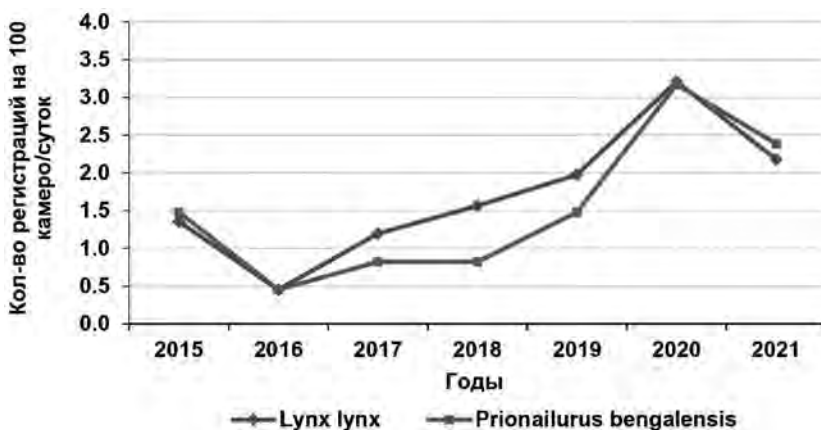


Рис. 16. Динамика индексов обилия рыси (1) и кота (2) в национальном парке.
 Fig. 16. Dynamics of the abundance index of lynx (1) and cat (2) in the national park.

фотоловушек рысью (рис. 13): в заповеднике от 1 до 10 посещений каждой камеры, а в парке до 70 визитов на одну камеру (!).

Основные биотопы рыси хорошо совпадают с биотопами маньчжурского зайца. Программа MaxEnt распределила все точки встреч зайца по типам леса; всего, кроме открытых пространств, заяц встретился в 12 типах леса; самым значимым типом леса оказался № 6 – широколиственно-кедровые леса (свыше 55%), а вторым по значимости № 16 – ивовые леса (50%) (рис. 9С). Таким образом, независимое исследование распространения маньчжурского зайца при помощи программы MaxEnt выявило совпадение биотопов рыси и зайца. Однако доказательств, что этот вид является доминирующим в питании рыси в Лазовском заповеднике, нет. В базе данных заповедника с 1963 по 2021 гг. перечислено семь достоверных добыч рысью пятнистых оленей, три добычи косули *Capreolus pygargus* Pallas, 1771 и только два маньчжурского зайца. Л. И. Маковкин опубликовал анализ 127 проб экскрементов рыси, где 46.8% остатков относятся к шести видам копытных, населяющих Лазовский заповедник (Маковкин 1999). Как выяснилось, доминирующей добычей рыси

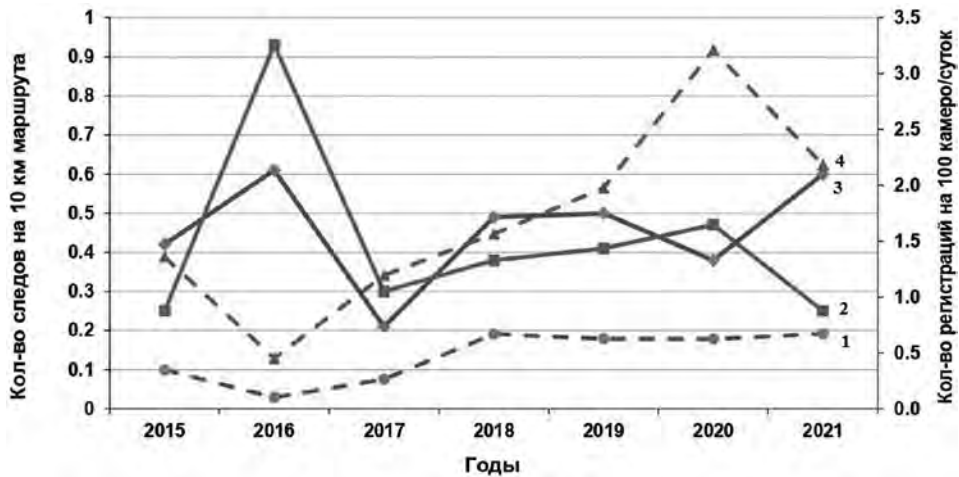


Рис. 17. Сравнение индексов обилия рыси по ЗМУ и фотоловушкам: индекс обилия в заповеднике – 1, ЗМУ в парке – 2, ЗМУ в заповеднике – 3, индекс обилия в парке – 4.
Fig. 17. Comparison of lynx abundance indexes from winter track counts (WTC) and camera traps: nature reserve RAI: 1, national park WTC: 2, nature reserve WTC: 3, national park RAI: 4.

в Лазовском заповеднике 2015–2021 гг. были самки и молодые косули, а также некрупные пятнистые олени. Необходимо отметить, что выводок рысей съедает зайца сразу, а косулю в два приёма (Матюшкин 1974). Как правило, от зайца мало что остаётся: лапки, куски шкуры, содержимое желудка, иногда обломки крупных костей. Поэтому вероятность найти задавленного рысью зайца крайне мала.

В 1970-е гг. в Сихотэ-Алинском заповеднике в урочище Абрек обитало три рыси (Мысленков, Волошина 1989). Из пяти горалов, погибших от хищников, две самки погибли от рыси. Одну старую самку горала рысь задавила в пещере на скалах и тащила вверх по склону 100 м до зарослей кустарника, где её и съела. Есть информация, что на Дальнем Востоке главными объектами жизнеобеспечения рыси являются заяц-беляк, косуля, кабарга *Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758 и, в меньшей степени, тетеревиные птицы и грызуны. Некоторые виды могут играть более существенную роль на отдельных территориях, например, пятнистый олень и маньчжурский заяц в южной части ареала (Юдин, Юдина 2019). На Среднем Сихотэ-Алине в Сихотэ-Алинском заповеднике косуля занимает 50.9% в питании рыси, изюбрь *Cervus elaphus xanthopygus* Milne-Edwards, 1867–20%, кабарга – 11.3%, пятнистый олень – 3.7%, заяц – 2.8%, горал – 1.9%, лисица *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758–0.9% и рябчик *Tetrastes bonasia* Linnaeus, 1758–8.5% (Сутырина и др. 2005). Таким образом, основные жертвы рысей на Сихотэ-Алине в пределах Приморского края – это копытные, а не зайцы.

Рассмотренные карты распространения двух видов хищных млекопитающих в Лазовском заповеднике свидетельствуют как о сходстве, так и о биотопических различиях в распространении этих видов. Метод изучения распространения животных путём нанесения точек присутствия вида на карту заповедника показал, что для получения представления о характере распределения по территории и о местообитаниях анализа трёхсот точек регистрации за 60 лет вполне достаточно. Для сравнения, по амурскому тигру за этот же период в заповеднике проанализировано 2490 точек присутствия вида (Волошина и др. 2014). Это позволило воссоздать

изменения распространения и увидеть подъёмы и спады численности тигра на протяжении 60 лет. ЗМУ по рыси показал постоянное присутствие вида на территории заповедника, но при этом встречалось не более одного следа на 10 км маршрута. По дальневосточному лесному коту нет ежегодных показателей, так как в течение двух десятилетий (1981–2000 гг.) кот не отмечался на зимних маршрутах (Волошина и др. 2022а).

Применение метода фотоловушек позволило резко увеличить количество регистраций каждого вида во многом за счёт ночных фотоснимков. Такой материал ранее отсутствовал в базах данных. Кроме того, метод фотоловушек даёт возможность оценить обилие вида, используя показатель встреч на 100 камеро/суток, и от него перейти к численности вида на конкретной территории. Возможность сравнения двух методов представилась только для рыси, так как для кота показатели ЗМУ были неполными. На рисунке 17 кривая индекса обилия рыси в парке в 2016 г. снижается к минимальному значению 0.45, тогда как по следам получен пик численности рыси в парке – 0.9. Точно так же и в заповеднике в 2016 г. минимум индекса обилия – 0.1 и максимальный показатель по следам – 0.6. После 2017 г. кривые уже не так резко колеблются и более или менее синхронны. Зато в 2020 г. индекс обилия в парке достигает максимального значения, а в заповеднике сильно снижается. Таким образом, метод ЗМУ даёт доказательства присутствия вида на данной территории, хотя количество пересечений следов колеблется, в значительной мере, в зависимости от качества снега и от квалификации учётника. Кроме того, ЗМУ не применим к коту и некоторым другим млекопитающим, следы которых трудно распознаются или отмечаются нерегулярно. Получение изображений в фотоловушках даёт меньше шансов ошибиться с определением вида млекопитающего, поэтому этот метод более точен, чем ЗМУ. В статье Н. Я. Поддубной с соавторами (Поддубная и др. 2022) приводятся обобщённые результаты фиксации рысей фотоловушками на тигра в заповеднике и национальном парке, проведённые другой командой исследователей на тех же территориях за те же семь лет. В период 2015–2021 гг., по их данным, индекс обилия рыси на обеих территориях (Лазовский заповедник и национальный парк «Зов тигра») колебался от 0 до 0.18, в среднем составляя 0.11. По нашим результатам, в те же годы индекс обилия колебался от 0.28 до 1.92, в среднем составляя 1.08. В нашем случае было затрачено 50 304 камеро/суток, а другой командой – 41 745 камеро/суток. Поэтому считаем, что количество и расстановка самих фотокамер на станциях имеет большое значение для анализа частоты регистраций вида. Индекс обилия рыси за эти семь лет постоянно рос – существенно в парке и немного в заповеднике. Необходимо также отметить, что на морском побережье на сопке Туманная индекс обилия рыси был чрезвычайно низок в эти годы (рис. 12), и увеличился только тогда, когда взрослый самец тигра ушёл с данного участка.

Определить плотность популяции и общую численность кота труднее, чем рыси, т. к. из-за особенностей зимнего образа жизни к коту невозможно применить формулы расчёта плотности по результатам ЗМУ. Можно рассчитать плотность популяции вида по данным фотоловушек без индивидуального распознавания животных (Rowcliffe et al. 2008), но нужна длина суточного хода кота, неизвестная для территории России. Поэтому для расчёта плотности мы использовали указанное для Китая значение длины суточного хода 2.3 км (Chen et al. 2016). При этом средний показатель индекса обилия кота в Лазовском заповеднике за 7 лет составил 1.51 на 100 камеро/суток. С учётом среднего размера группы в 1.05 особей можно рассчитать, что указанный индекс обилия соответствует плотности населения 2.0 особи на 10 км² при длине

суточного хода 2.3 км. Сведения о плотности популяции кота в Надеждинском р-не Приморского края в 1–2 особи на 10 км² (Уфыркина и др. 2022), вполне согласуются с нашими данными, так как на охраняемой территории плотность животных вполне может быть несколько выше.

Таким образом, колебания индекса обилия в заповеднике и в парке, как для рыси, так и для кота существенно различаются для каждого ООПТ. Соотношения численности этих видов на одной территории также различны: в заповеднике всегда больше кота, чем рыси, а в парке рысь преобладает в бассейне р. Уссури, но на всей территории парка динамика индекса обилия колеблется почти синхронно с тенденцией изменения плотности населения кота.

Выводы

1. Впервые проанализированы особенности распределения амурской рыси и дальневосточного лесного кота в Лазовском заповеднике на основании данных, собранных за последние 60 лет.

2. Рысь наблюдалась почти по всей территории заповедника, а кот преимущественно занимал участки, близкие к побережью Японского моря.

3. В результате применения программы многофакторного анализа и предиктивного пространственного моделирования MaxEnt показано, что доминирующее значение для популяции амурской рыси имеет среднегодовая температура – 37.9% при максимальной важности 48.3%.

4. Очень важным для рыси оказался фактор рек, что связано с использованием в зимний период льда рек для передвижения. Выяснилось, что не только тигр, но и рысь предпочитает речные долины для маршрутов независимо от того, какая растительность доминирует в этих долинах.

5. Для кота значимых температурных параметров не выявлено. Наиболее важным оказался фактор количества осадков во влажную четверть года.

6. ГИС-карта распространения кота, а также модель MaxEnt показывают, что лучшие места обитания кота находятся на побережье Японского моря на сопках и в долинах рек на континентальных участках. В высокогорьях кот не отмечен.

7. Наиболее популярными для обитания рыси являются ивовые, ясенёво-ильмовые и ольховые леса. Их значимость достигает 80%. Мало посещает рысь дубовые леса, а значимость всех типов берёзовых лесов менее 40%. Значимость широколиственно-кедровых лесов едва превышает 50%, а открытых пространств достигает 65%, т. к. рысь часто использует россыпи.

8. Для кота наиболее значимы ивовые, ясенёво-ильмовые и кедрово-еловые леса (65–90% в разные десятилетия). Значимость всех типов берёзовых лесов обычно менее 10%. Значимость широколиственно-кедровых лесов едва превышает 50%. Кот крайне редко выходит на открытые пространства (менее 5%), но в последние 10 лет выходы на дороги и в посёлки участились.

9. Применение фотоловушек показало важность этого метода для выяснения особенностей распределения рыси и кота на территории ООПТ и для оценки их обилия. Стало возможным вычисление индекса обилия в зависимости от количества регистраций животных фотоловушками, что позволило охарактеризовать динамику показателей обилия по годам и сравнивать между собой два обсуждаемых ООПТ.

10. В целом, в Лазовском заповеднике индекс обилия рыси за последние семь лет колебался от 0.3 до 0.8, что значительно стабильнее, чем у кота: от 0.8 до 2.4.

11. Регистрация следов рыси и кота за 60 лет мониторинга ЗМУ в заповеднике показала, что этот метод учёта применим для констатации присутствия и выявления особенностей пространственного распределения, но мало пригоден для вычислений численности хищных видов млекопитающих. В Лазовском заповеднике дальневосточный лесной кот может несколько лет подряд не отмечаться на учётных маршрутах.

12. Анализ изменений показателей обилия обоих видов по фотоловушкам и ЗМУ за последние семь лет говорит о больших перепадах показателей относительной численности по годам и о сходной динамике численности в Лазовском заповеднике и в национальном парке «Зов тигра». Среднюю плотность популяции рыси в заповеднике мы оцениваем в 1.9 особи на 100 км², и в национальном парке – 3.3 особи на 100 км². Плотность популяции кота в заповеднике и парке одинакова и составляет 20 особей на 100 км².

Благодарности

Большая благодарность профессору университета Висконсин города Мэдисон (University of Wisconsin-Madison) Валкеры Раделофу (V. C. Radeloff), руководителю лаборатории Lab Forest and Wildlife Ecology, за помощь в работе с моделями MaxEnt. Неоценимую помощь по подготовке карт троп заповедника оказала А. Р. Лошкарёва, сотрудница корпорации «Прозрачный мир», которая подготовила карту маршрутов. Спасибо старшему научному сотруднику ТИГ ДВО РАН к. м. н. С. М. Краснопееву, который подготовил и предоставил на основании лесоустройства Лазовского заповедника векторную карту лесов, которая использовалась при анализе станций млекопитающих.

Литература (References)

- Бромлей Г. Ф.** 1949. Млекопитающие хребта Та-Чинджан. Архив Лазовского заповедника, отчёт 1944–1949 гг. 436 с. (**Bromley G. F.** 1949. [Mammals of the Ta-Chindzhan Range]. Arkhiv Lazovskogo zapovednika, Otchet 1944–1949, 436 pp. [In Russian].)
- Волошина И. В., Мысленков А. И., Зибер А., Раделофф В. К.** 2014. Моделирование местообитаний тигра *Panthera tigris*, и волка *Canis lupus* в южном Сихотэ-Алине // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных: материалы Международной научно-практической конференции (г. Владивосток, 25–27 ноября 2014 г.). – Владивосток: Рея. С. 40–52. (**Voloshina I. V., Myslenkov A. I., Ziber A., Radeloff V. K.** 2014. [Modeling the habitats of the tiger *Panthera tigris*, and the wolf *Canis lupus* in the southern Sikhote-Alin. In: Habitats, migrations and other movements of wild animals: materials of the International Scientific and Practical Conference (Vladivostok, November 25–27, 2014)]. Vladivostok: Reya, pp. 40–52. [In Russian].)
- Волошина И. В., Мысленков А. И., Шурыгина А. А.** 2021. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Сихотэ-Алиня // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. Вып. 29. С. 194–209. (**Voloshina I. V., Myslenkov A. I., Shurygina A. A.** 2021. Chiroptera (Chiroptera, Vespertilionidae) of the Sikhote-Alin. *Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve* 29: 194–209. [In Russian].)
- Волошина И. В., Мысленков А. И., Шурыгина А. А.** 2022a. Местообитания и распространение бенгальского кота *Prionailurus bengalensis* Kerr, 1792 в Лазовском заповеднике // Биоразнообразие, состояние и динамика природных и антропогенных экосистем России. Материалы II Всероссийской научно-практической конференции (Комсомольск-на-Амуре, 09 декабря 2022 г.). – Комсомольск-на-Амуре: АмГПУ. С. 3–18. (**Voloshina I. V., Myslenkov A. I., Shurygina A. A.** 2022a. [Habitat and distribution of the Bengal cat *Prionailurus bengalensis* Kerr, 1792 in the Lazovsky Nature Reserve. In: Biodiversity, state and dynamics of natural and anthropogenic ecosystems in Russia: materials of the II All-Russian Scientific and Practical Conference]. Komsomolsk-on-Amur, pp. 3–18. [In Russian].)
- Волошина И. В., Мысленков А. И., Шурыгина А. А.** 2022b. Местообитания, распространение и плотность харзы *Martes flavigula* Boddaert, 1785 в Лазовском заповеднике // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Том 9. Сборник статей IX Всероссийской (национальной) научно-практической конференции 6–8 октября 2022, Сочи. С. 120–132. – Сочи: Донской издательский центр. С. 120–132. (**Voloshina I. V., Myslenkov A. I., Shurygina A. A.** 2022b. [Habitats, distribution and density of the *Martes flavigula* Boddaert, 1785 in

- the Lazovsky Nature Reserve. In: Sustainable development of specially protected natural areas. Volume 9. Collection of articles of the IX All-Russian (national) scientific and practical conference October 6–8, 2022, Sochi. pp. 120–132]. Sochi: Donskoi izdatel'skii tsentr, pp. 120–132. [In Russian.]
- Керли Л. Л., Борисенко М. Е.** 2010. Исследование амурского тигра на территории Лазовского заповедника и прилегающего охотхозяйства «Медведь» с помощью фотоловушек // Состояние особо охраняемых природных территорий Дальнего Востока. – Владивосток: Русский остров. С. 110–119. (**Kerly L. L., Borisenko M. E.** 2010. [Study of the Amur tiger in the territory of the Lazovsky Nature Reserve and the adjacent hunting land «Medved» using camera traps. In: State of specially protected natural areas of the Russian Far East]. Vladivostok: Russkii Ostrov, pp. 110–119. [In Russian].)
- Матюшкин Е. Н.** 1974. Рысь. – М.: Лесная промышленность. 64 с. (**Matyushkin E. N.** 1974. [Lynx]. – М.: Lesnaya Promyshlennost', 64 pp. [In Russian].)
- Матюшкин Е. Н., Вайсфельд М. А., Данилов П. И.** и др. 2003. Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. – М.: Наука. 523 с. (**Matyushkin E. N., Vaisfeld M. A., Danilov P. I.** et al. 2003. The Lynx. Regional features of ecology, use and protection. M.: Nauka, 523 pp. [In Russian].)
- Мысленков А. И., Волошина И. В.** 1989. Экология и поведение амурского горала. – М.: Наука. 128 с. (**Myslenkov A. I., Voloshina I. V.** 1989. [Ecology and behavior of the Amur goral]. M.: Nauka, 128 pp. [In Russian].)
- Маковкин Л. И.** 1999. Материалы по питанию рыси на юге Приморья // IV Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток, 20–14 сентября 1999 г. – Владивосток: Дальнаука. С. 102–103. (**Makovkin L. I.** 1999. [Materials on lynx feeding patterns in the south of Primorsky Krai. In: The 4th Far Eastern conference on conservation. Vladivostok, September 20–14, 1999]. Vladivostok: Dalnauka, pp. 102–103. [In Russian].)
- Мысленков А. И., Керли Л. Л., Волошина И. В., Борисенко М. Е., Борисенко М. М.** 2015. Изучение млекопитающих с помощью фотоловушек. – Владивосток: Русский Остров. 80 с. (**Myslenkov A. I., Kerly L. L., Voloshina I. V., Borisenko M. E., Borisenko M. M.** 2015. [Studying mammals with camera traps]. Vladivostok: Russkii Ostrov, 80 pp. [In Russian].)
- Поддубная Н. Я.** 1995. Насекомоядные, зайцеобразные, грызуны и трофически связанные с ними хищные млекопитающие лесов восточных склонов южного Сихотэ-Алиня. – Череповец: Изд-во Череповецкого государственного педагогического института им. А. В. Луначарского. 123 с. (**Poddubnaya N. Ya.** 1995. [Insectivores, lagomorphs, rodents and predatory mammals trophically related to them in the forests of the eastern slopes of the southern Sikhote-Alin]. Cherepovets: Izd-vo Cherepovetskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta im. A. V. Lunacharskogo, 123 pp. [In Russian].)
- Поддубная Н. Я., Салькина Г. П., Никандрова В. А., Смирнова А. А.** 2022. Рысь *Lynx lynx* в зоне высокого биоразнообразия юго-восточного Сихотэ-Алиня // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Том 9: Сборник статей IX Всероссийской (национальной) научно-практической конференции (6–8 октября 2022, Сочи). – Сочи, Донской издательский центр. С. 341–346. (**Poddubnaya N. Ya., Salkina G. P., Nikandrova V. A., Smirnova A. A.** 2022. [Lynx *Lynx lynx* in the zone of high biodiversity of the southeastern Sikhote-Alin. In: Sustainable development of specially protected natural areas. Volume 9: Collection of articles of the IX All-Russian (national) scientific and practical conference (October 6–8, 2022, Sochi)]. Sochi: Donskoi izdatel'skii tsentr, pp. 341–346. [In Russian].)
- Салькина Г. П., Поддубная Н. Я., Никандрова В. А., Беляев А. Н., Еремин Д. Ю., Смирнова А. А.** 2022. Роль дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euptilurus* Elliot, 1871) в транспорте ртути в экосистеме // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии. XI съезд Териологического общества при РАН. Материалы конференции с международным участием 14–18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 302. (**Salkina G. P., Poddubnaya N. Ya., Nikandrova V. A., Belyaev A. N., Eremin D. Yu., Smirnova A. A.** 2022. [The role of the Far Eastern leopard cat (*Prionailurus bengalensis euptilurus* Elliot, 1871) in the transport of mercury in the ecosystem. In: Mammals in a changing world: actual problems of theriology. The 11th Congress of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences. Proceedings of the International Conference, March 14–18, 2022, Moscow, IPPE RAS]. M.: KMK Scientific Press, pp. 302. [In Russian].)
- Сутырина С В., Гудрич Д. М., Микелл Д. Г.** 2005. Рысь в Сихотэ-Алинском заповеднике // Результаты охраны и изучения природных комплексов Сихотэ-Алиня. // Материалы международной

- научно-практической конференции, посвящённой 70-летию со дня образования Сихотэ-Алинского государственного заповедника, Терней, Приморский край, 20–23 сентября 2005 г. – Владивосток: Приморполиграфкомбинат. С. 333–341. (Sutyryna S. V., Goodrich D. M., Mikell D. G. 2005. [Lynx in the Sikhote-Alin Nature Reserve. In: Results of the protection and study of the natural systems of the Sikhote-Alin. Materials of the international scientific-practical conference dedicated to the 70th anniversary of the formation of the Sikhote-Alin State Reserve, Terney, Primorsky Krai, September 20–23, 2005]. – Vladivostok: Primorpoligrafkombinat, pp. 333–341. [In Russian].)
- Сутырина С. В., Райли М. Д., Гудрич Д. М., Серёдкин И. В., Микелл Д. Г. 2013. Оценка популяции амурского тигра с помощью фотоловушек. – Владивосток: Дальнаука. 156 с. (Sutyryna S. V., Riley M. D., Goodrich D. M., Seredkin I. V., Mikell D. G. 2013. [Assessment of the Amur tiger abundance using camera traps]. Vladivostok: Dalnauka, 156 pp. [In Russian].)
- Уфьркина О. В., Беклемишева В. Р., Гончарук М. С., Керли Л., Графодатский А. С., Перельман П. Л. 2022. О необходимости внесения дальневосточного лесного кота *Prionailurus bengalensis euptilura* в Красные книги Приморского края и Российской Федерации // Биота и среда природных территорий. № 3. С. 21–35. (Ufyrkina O. V., Beklemisheva V. R., Goncharuk M. S., Kerley L., Graphodatsky A. S., Perelman P. L. The Far Eastern leopard cat *Prionailurus bengalensis euptilura* needs to be in the Red Data Books of Primorsky Krai and Russian Federation. *Biodiversity and Environment of Natural Areas* 3: 21–35. [In Russian].) https://doi.org/10.25221/2782-1978_2022_3_3
- Юдин В. Г. 1984. Carnivora – Хищные // Млекопитающие Дальнего Востока СССР. Определитель. – М.: Наука. С. 216–316. (Yudin V. G. 1984. [Carnivora – Predators // Mammals of the Far East of the USSR]. *Opredelitel'*. М.: Nauka, pp. 216–316. [In Russian].)
- Юдин В. Г. 2015. Дальневосточный лесной кот. – Владивосток: Дальнаука. 442 с. (Yudin V. G. 2015. [Far Eastern leopard cat]. Vladivostok: Dalnauka, 442 pp. [In Russian].)
- Юдин В. Г., Юдина Е. В. 2019. Рысь Дальнего Востока России. – Владивосток: ТИГ ДВО РАН. 424 с. (Yudin V. G., Yudina E. V. 2019. [Lynx of the Russian Far East]. Vladivostok: PGI FEB RAS, 424 pp. [In Russian].)
- Chen M. T., Liang Yu.J., Kuo C. C., Pei K. J. 2016. Home ranges, movements and activity patterns of leopard cats (*Prionailurus bengalensis*) and threats to them in Taiwan. *Mammal Study* 41: 77–86. <https://doi.org/10.3106/041.041.0204>
- Hijmans R., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land Areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Kerley L. L., Borisenko M. M. 2013. New locations for the leopard cat in the Russian Far East. *Cat news* 59: 20–22.
- Krojerová-Prokešová J., Gajdárová B., Reiners T. E., Bolechová P., Kleven O., Koubek Petr., Nowak C., Ozoliņš J., Tām B., Voloshina I., Vallo P. 2022. *Ex situ* versus *in situ* Eurasian lynx populations: implications for successful breeding and genetic rescue // *Conservation Genetics*. <https://doi.org/10.1007/s10592-022-01494-y>
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190: 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Romero-Muñoz A., Maffei L., Cuéllar E., Noss A. J. 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 26(3): 303–311. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000052>
- Rovero F., Marshall A. R. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46: 1011–1017. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01705.x>
- Rowcliffe J. M., Field J., Turvey S. T., Carbone C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition // *Journal of Applied Ecology* 45: 1228–1236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x>

УДК 599: 574.3

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_4

<https://elibrary.ru/sxnrnl>

«Мирное» поведение байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) на береговых лежбищах

Евгений Аполлонович Петров[✉], Александр Борисович Купчинский
Байкальский музей Сибирского отделения РАН, Листвянка, Иркутская область,
664520, Российская Федерация

[✉] Автор-корреспондент, e-mail: evgen-p@yandex.ru

Получена 3 мая 2023 г.; принята к публикации 19 июня 2023 г.

Аннотация. На основании изучения видеоматериалов, полученных при съёмке стационарной камерой в течение нескольких сезонов на одном из основных береговых лежбищ (о-в Долгий, Ушканьи острова, оз. Байкал), проведён анализ «мирного» (комфортного, неагрессивного) поведения байкальской нерпы *Pusa sibirica*. Впервые для вида составлена этограмма «мирного» поведения, включающая 16 основных поведенческих позиций. Приведены описания и примеры использования основных поведенческих паттернов, даны некоторые количественные оценки их применения. Проведено сравнение поведения байкальской нерпы с поведением других тюленей (преимущественно сем. Phocidae). «Мирное» существование на лежбище занимает значительную часть дневного бюджета времени байкальской нерпы, а потребность в полноценном отдыхе является одной из основных мотиваций формирования береговых лежбищ.

Ключевые слова: байкальская нерпа, *Pusa sibirica*, береговые лежбища, мирное поведение, комфортное поведение.

Calm behavior of the Baikal seal, *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788), on coastal rookeries

Evgeniy A. Petrov[✉], Alexander B. Kupchinsky

Baikal Museum of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Listvyanka, Irkutsk Oblast, 664520, Russian Federation

[✉] Corresponding author, e-mail: evgen-p@yandex.ru

Received 3 May 2023; accepted 19 June 2023

Abstract. We carried out an analysis of calm (comfortable, non-aggressive) behavior of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) based on the study of video materials shot with a stationary camera for several seasons on one of the main coastal rookeries (Dolgiy Island, Ushkan Islands, Lake Baikal). An ethogram of calm behavior, including 16 main patterns, was compiled for this species for the first time. We provide descriptions and examples of the main behavioral patterns, as well as some quantitative estimates of their application. The Baikal seal behavior is compared with behavior of other seals (mainly of the Phocidae family). Peaceful coexistence on rookeries takes up a significant part of the Baikal seal's daily time budget, and the need for proper rest is one of the main motivations for the formation of coastal rookeries.

Key words: Baikal seal, *Pusa sibirica*, coastal rookeries, calm behavior, comfortable behavior.

Введение

Исследование поведения животных в дикой природе актуально и ценно не только само по себе, но важно и для понимания хода эволюции, поскольку, если «в результате естественного отбора развивается приспособительное поведение, то формы поведения современных животных должны содействовать их выживанию» (Тинберген 1969, с. 174).

Большинство настоящих тюленей (Pinnipedia) значительную часть года обитают в водной среде, рассредоточиваясь по ареалу, и только на время деторождения и линьки выходят на твёрдый субстрат, где образуют массовые залёжки, существующие более или менее продолжительный период. Первый серьёзный исследователь байкальской нерпы *Pusa sibirica* (Gmelin, 1788) Т. М. Иванов считал, что «нет

такого периода в годичном цикле этих животных, когда нельзя было бы обнаружить более или менее крупных скопищ тех или иных возрастных групп зверей» (Иванов 1938, с. 28), что подразумевает общение животных. У байкальской нерпы не существует репродуктивных лежбищ, но во время линьки формируются ледовые залёжки, на которых некоторое время (необходимое для смены волосяного покрова) должны пребывать абсолютно все животные, составляющие популяцию. Вторым местом, где байкальская нерпа общается со своими сородичами, являются береговые лежбища. Однако несмотря на обитание во внутреннем водоёме с относительно небольшой акваторией байкальская нерпа в период отсутствия льда ведёт преимущественно пелагический образ жизни и проводит на суше значительно меньше времени, чем другие виды настоящих тюленей. Потребность в твёрдом субстрате в летне-осеннее время возникает у относительно небольшой части популяции. Тем не менее за сезон береговые лежбища посещают тысячи животных, а в условиях глобального потепления климата и смягчения ледового режима роль и значение берега в годовом цикле байкальской нерпы увеличилась (Petrov et al. 2021; Петров и др. 2021).

Описанию поведения ушастых тюленей (Otariidae) на береговых лежбищах посвящено много публикаций, но изучались, главным образом, их сексуальные, репродуктивные и родительские отношения (Jacobs et al. 2008; Gerber et al. 2010; French et al. 2011; Bohórquez-Herrera et al. 2014). О поведении настоящих тюленей (Phocidae) известно значительно меньше, причём львиная доля публикаций относится к северному морскому слону *Mirounga angustirostris* Gill, 1866 (Christenson, Burney 1978; Voeuf et al. 2011) – весьма далёкому от байкальской нерпы виду. «Мирное» поведение других видов настоящих тюленей на береговых лежбищах описано фрагментарно. Например, указывали, что поведение островного тюленя (*Phoca vitulina insularis* Allen, 1902) и ларги (*Phoca largha* Pallas, 1811) на Командорских островах практически ничем не отличается (Лисицына, Бурдин 2006). Эти тюлени очень чуткие и занимают удалённые от берега камни и бенч, а при малейшей опасности «скатываются» в море. Во время прилива их лёжки постепенно затапливаются, и тогда тюлени, не ушедшие в море, сначала лежат на боку с приподнятыми вверх головой и сложенными вместе задними лапами. Потом в более глубокой воде они принимают позу, прекрасно их маскирующую, – погружают в воду передний и задний конец тела, оставляя на поверхности круглую пятнистую спину, похожую на окатанный валун (Лисицына, Бурдин 2006). В монографии о ларге в разделе «Комфортное поведение» И. В. Волошина описала её позы сна на твёрдом субстрате и в воде, позы почёсывания, дефекацию на твёрдом субстрате, ориентировочные реакции на берегу, а также оборонительные реакции на суше и в воде (Волошина 2007), которые вряд ли подходят под понятие «комфорт».

Публикаций о поведении близкородственных видов тюленей (нерп: кольчатой *Phoca hispida* Schreber, 1775, ладожской *Pusa hispida ladogensis* Nordquist, 1899, сайменской *Pusa hispida saimensis* и каспийской *Pusa caspica* (Gmelin, 1788) мы не нашли, за исключением малоинформативных тезисов, в которых затрагивается агонистическое поведение ладожской кольчатой нерпы (Агафонова и др. 2003), и оценивается уровень осторожности этого вида (т. е. доли ориентировочных реакций и отдыха в бюджетах активности, без цифровых данных) (Агафонова, Соколовская 2018а, б). Поведение байкальской нерпы на береговых лежбищах, в сущности, также не описано (Иванов 1938; Петров 2009); единственная публикация по теме, написанная на основе анализа видеоматериалов, дала общую картину поведения нерп

на лежбище на о-ве Долгий, но не смогла отразить всё многообразие темы (Petrov et al. 2022)¹.

В литературе по этологии чаще упоминают комфортное поведение, как синоним «мирного» времяпрепровождения (поведения), однако, это не одно и то же. **Комфортное поведение** обеспечивает устранение состояния дискомфорта, которое возникает по разным причинам – в результате антисанитарного состояния тела (в данном случае паразиты, травмы); неравномерной нагрузки отдельных частей тела, возникающей при продолжительном однообразном положении тела; влияния неблагоприятных погодных явлений и в результате социальной активности животных (Фабри 2003). Под **«мирным» времяпрепровождением (поведением)** мы понимаем практически все поведенческие паттерны, не относящиеся к агрессивному поведению. Таким образом, комфортное поведение, направленное на получение удовольствия через обустройство своего удобства, является составной частью «мирного» поведения. Исследование, игра, передвижение, даже праздное времяпрепровождение (idle) на лежбище гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus* Erxleben, 1777) не отнесены к комфортному поведению (Kovacs, Innes 1990). Из 11 форм поведенческих реакций животных, выделяемых этологами (Теребова, Лапшин 2016), пять можно отнести к «мирному» времяпрепровождению. Это комфортное поведение (терморегуляция, выделение, поддержание чистоты тела), исследовательское, игровое, сон и социальное поведение, в частности, общение между особями посредством различных сигналов. Логично предположить, что байкальские нерпы выходят на лежбища не только ради завершения линьки, но и чтобы отдохнуть и выспаться. Релаксационная функция береговых лежбищ в кратком виде описана (Petrov et al. 2022).

Цель настоящей работы – составить этограмму и дать подробное описание наиболее часто наблюдаемых элементов «мирного» – то есть заведомо не относящегося к агрессивному – поведения нерпы на летних лежбищах, которое (так же как агрессивное) является основным элементом группового (социального) поведения животных и выполняет важную социальную функцию.

Материалы и методы

Основным методом изучения поведения животных в дикой природе являются полевые наблюдения. Для нашего исследования мы использовали видеоматериалы, полученные в течение 2011–2021 гг. на одном из главных лежбищ байкальской нерпы, расположенном на северном конце о-ва Долгий (Ушканьи острова, оз. Байкал). Методика проведения видеосъёмок подробно описана (Пастухов, Фиалков 2011; Фиалков и др. 2013), а физико-географическая характеристика района исследования и описание лежбища даны в работе (Купчинский и др. 2021). Съёмка проводилась ежедневно с 6 до 21 ч независимо от погодных условий. Видеосъёмка первоначально предназначалась для показа по интернету в режиме онлайн (<http://bm.isc.irk.ru>), она осуществлялась в разных режимах, но чаще всего объектив камеры двигался от одного края лежбища к другому, снимая преимущественно панорамные виды. Продолжительность видеозаписей составила тысячи часов (около 800–1000 часов за один сезон), и они послужили материалами для других публикаций. Но в данном случае мы использовали только сцены, снятые крупным планом, т. е. 1–3-х минутные эпизоды, общая продолжительность которых составила около 105 ч, а общая численность

¹ В цитируемой работе допущена ошибка в названии острова, он назван Тонкий, но правильное название – Долгий.

животных, участвующих в этих сценах – несколько сотен (точнее сказать нельзя, поскольку какие-то особи попадали в кадр неоднократно). Изучение видеоматериалов проводили методом срезов – значимые сцены поведения нерп переводили в стоп-кадры и анализировали.

При анализе материалов мы опирались на методические рекомендации (Попов, Ильченко 1990; Емельянов, Гусев 2007). Поскольку поведение нерп зависит от характера субстрата, при анализе мы выделяли две экологические разности – отдельно проводили анализ поведения нерп на окружённой водой скале под названием Камушек, имеющей относительно плоскую поверхность большой площади, на которой одновременно могли поместиться до 50 особей, и поведения нерп на небольших скалах (камнях), выступающих из воды в литоральной зоне и служащих субстратом для небольшого количества животных (рис. 1). Эти камни чаще всего малопригодны для длительного времяпрепровождения, во всяком случае неудобные для лежания в силу своего рельефа. При обработке материала, где было возможно, использовали стандартные методы вариационной статистики (Exell). В тексте приведены m_x – среднее арифметическое значение, $\pm SE$ – стандартная ошибка, и n – количество измерений или животных.

Результаты и обсуждение

В результате исследований мы составили этограмму «мирного» поведения байкальской нерпы, включающую 16 основных позиций: 1. Плавание, исследовательское поведение. 2. Вылезание на субстрат. 3. Сон (в положении лёжа, глаза закрыты). 4. Отдых без сна (покой) (в положении лёжа, глаза обычно зажмурены). 5. Ориентация (расположение) на лёжке. 6. Сканирование. 7. Чесание собственного тела. 8. Чесание сородича, соседа по залёжке. 9. Потягивание (растяжка тела). 10. Зевание. 11. Использование других животных и посторонних предметов. 12. Игровое поведение. 13. Поведение, связанное с терморегуляцией. 14. Добровольный уход с лёжки в воду. 15. Отряхивание (стряхивание излишков воды). 16. Демонстрации намерений. Ниже приведена характеристика каждого из перечисленных паттернов, многие из которых обычно относят к комфортному поведению. К. Э. Фабри подчёркивал, что комфортное поведение служит уходу за телом животного и может рассматриваться как ритуал манипулирования (с той разницей, что объектом манипулирования является не посторонний предмет, а собственное тело) (Фабри 2003). Фабри выделяет такие категории комфортных движений как очищение тела, потряхивание, почёсывание, катание по субстрату, купание (в воде, песке и т. д.), однако сон, отдых рассматривает отдельно.

1. Плавание и исследовательское (поисковое) поведение. Поисковое поведение нерп начинается, когда животное, находящееся в акватории озера, «принимает решение» отправиться к местам отдыха, к берегу. На наших материалах видно, как одиночные или в составе небольших разреженных групп животные приближаются к острову «с моря». В пределах видимости камеры они обычно спокойно плывут в поверхностном слое воды, совершая кратковременные (на несколько первых десятков секунд) и мелководные ныряния, преодолевая отрезки пути между ныряниями в надводном положении. Подойдя к периферии лежбищного участка (дно уже хорошо просматривается), нерпы довольно долго и внимательно осматривают (сканируют) дальние (морские) камни, курсируя вдоль береговой линии на большом удалении (до 100 м). Потом отдельные особи проникают на лежбищный участок и также основательно изучают камни и скалы, спокойно плавая между ними.

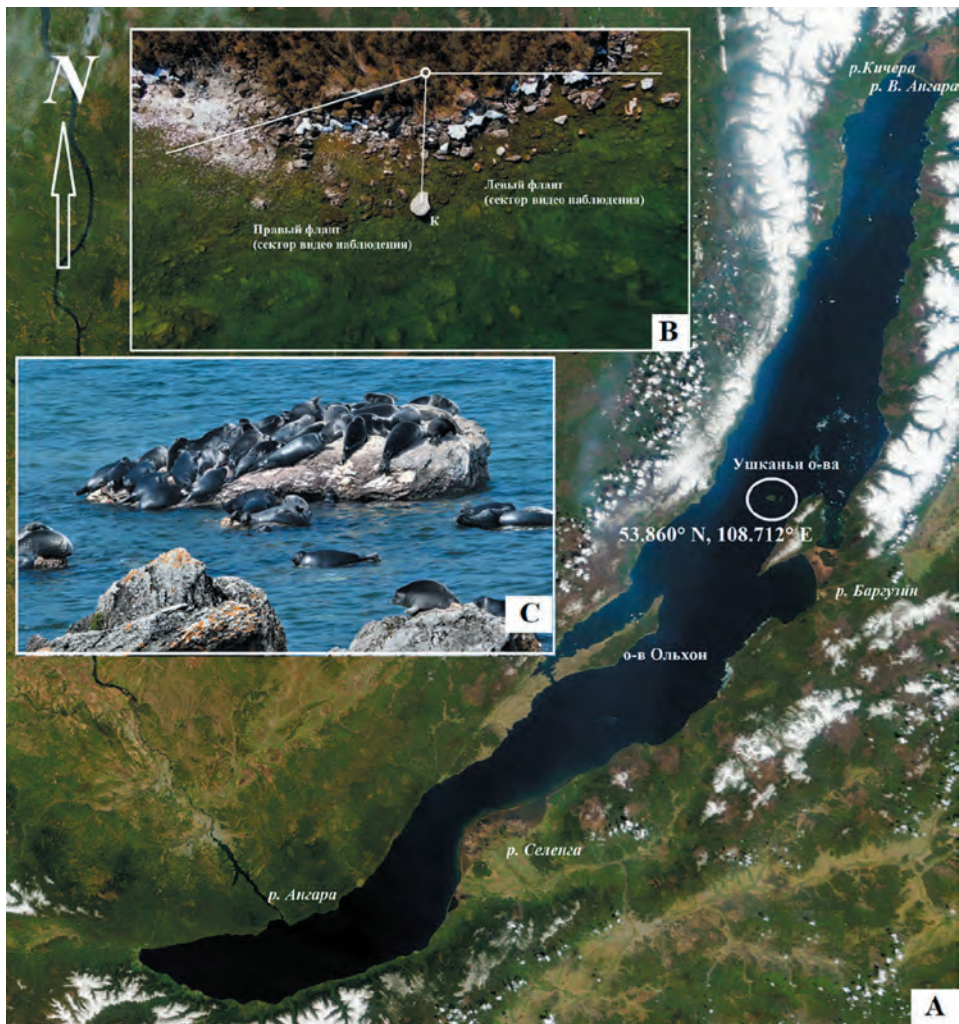


Рис. 1. Озеро Байкал: А – местоположение Ушканьих островов (в кружке; sputnik.irk.ru); В – лежбище на северо-западном мысу о-ва Долгий, на котором велась видеозапись (обозначены сектора видеонаблюдения, скала Камушек, место установки камеры) (фото БПЛА с высоты 100 м); С – скала Камушек и несколько камней меньшего размера, вид с северо-восточной стороны (фото К. М. Иванова).

Fig. 1. Lake Baikal: А – Location of the Ushkan Islands (circled; sputnik.irk.ru); В – view of the haul-out site on the northwestern cape of Dolgiy Island, where the video was recorded (video angles, Kamushek rock, camera installation site are noted) (UAV photo at a height of 100 m); С – Kamushek rock and several smaller rocks, viewed from the northeast side (photo by K. M. Ivanov).

Вынырнув, нерпа осматривает небольшой сектор перед собой и снова ныряет, в 2–3 м снова выныривает и осматривается и так далее. Но, если нерпа выныривает столбиком (с глубины, то есть когда нерпа приплыла под водой), она осматривается, поворачиваясь на 360°. Нерпа никогда не вылезет на камень, предварительно не обследовав облюбованное место особо тщательно, если на камне ещё нет сорочичей. С этой целью она не спеша оплывает камень, а если он высокий, то старается заглянуть на него с верхней точки, для чего принимает вертикальное положение, вытягивая шею и высовываясь из воды иногда на $\frac{3}{4}$ длины тела (бывает виден пупок).

После окончательного выбора места нерпа начинает вылезать на камень (завершающая фаза этой формы поведения).

2. Вылезание на субстрат всегда происходит с приложением физической силы, а потому успех этого действия определяется, кроме прочего, и физическими параметрами особи. Самое замечательное в этом процессе – не использование передних конечностей (что сохраняет когти для более важных занятий в зимний период) (Petrov et al. 2022). Нерпа выбирается на облюбованное место толчками всего тела и с помощью интенсивной «работы» задних конечностей. Помогают этому процессу демпфирующая функция подкожного жира, а также жёсткие волосы, удерживающие тело нерпы на покатоной поверхности (рис. 2С). У нерпы, выбравшейся на камень, обычно учащённое дыхание, как следствие физической работы, но одновременно нерпа, скорее всего, обнюхивает место лёжки и соседей, стремясь их опознать (во всяком случае нерпа глубоко дышит, что видно по широко открываемым ноздрям). Выбравшись на камень, нерпа некоторое время устраивается на нем – либо сразу



Рис. 2. Позы спокойного отдыха (А), характерный рельеф камня, используемого нерпами для залегания (В), пример залёжки на труднодоступном камне (С), поза «поплавка» (D), залегание на полузатопленной скале сложного рельефа (E) и залегание в полуводе на затопленном субстрате (F) (стоп-кадры 2014 и 2020 гг.).

Fig. 2. Postures of calm rest (A), characteristic rock relief used by seals for haul-out (B), an example of a haul-out on a hard-to-reach rock (C), a “float” posture (D), hauling-out on a semi-submerged rock of complex relief (E) and hauling-out in shallow water on a submerged surface (F) (freeze frames, 2014 and 2020).

укладывается, принимая удобную позу для продолжительного лежания, либо – если позволяют размеры камня – перемещается по камню, выбирая место, например, на вершине Камушка (наиболее спокойное место) или ближе к краю (наиболее удобное для побега место).

Места залегания нерп по комфорту разные. Плоские поверхности редки, большинство камней сложного рельефа, «ноздреватые», с острыми гранями и небольшой площади (рис. 2). Нерпе почти всегда требуются усилия, чтобы выбраться на камень, а иногда, и чтобы удержаться на нем. Тем не менее, когда к лежбищу приходят много нерп (привал), все камни оказываются занятыми. Как нерпа достигает намеченной цели во многом зависит от уверенности в себе (которая отражает статус животного), от психологического типа особи (Petrov et al. 2022). Существование индивидуальных различий в поведении тюленей выявлены у диких серых тюленей (*Halichoerus grypus* Fabricius, 1791), в неволе – у обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758) и у калифорнийского морского льва (*Zalophus californianus* Lesson, 1828) (De Vere 2018). Наблюдения за несколькими особями с «метками» (шрамы на теле) показали, что байкальские нерпы, улежавшиеся на камне, до схода в воду по собственному почину проводили на нём от 30 до 370 мин, в среднем более 3 ч ($173 \pm 33,2$ мин, $n = 12$). Случаи, когда нерпа, выбравшись на камень, почему-то не остаётся на нем, а уходит сразу или почти сразу, и когда нерпы, занявшие вершину Камушка, лежат там по полдня, не учитывали.

3. Сон. Регулярный сон является абсолютно необходимым для всех млекопитающих. В данном случае под сном мы понимаем более или менее продолжительное лежание нерпы в одной и той же позе; такое состояние – самый часто наблюдаемый элемент поведения байкальской нерпы на берегу. Сну предшествует подготовка: нужно убедиться в безопасности окружения, подыскать для сна подходящее место и уместиться (то есть принять удобную для конкретных условий лёжки позу).

Многие ластоногие (Pinnipedia), как социальные животные, часто спят вповалку, наваливаясь друг на друга, но для байкальской нерпы подобное поведение не характерно. Его можно наблюдать только при массовом подходе нерп на лежбище (во время привалов), когда мест для лежания недостаточно, и только в крупных залёжках, занимающих относительно большие площади (Камушек, каменистый берег). Но и в этих условиях так спят около 2% животных ($n = 736$), в основном ограничиваясь использованием соседа в качестве «подушки» (рис. 3А, 3D).

Явно предпочтительной позы сна мы не выявили (рис. 3, 4). На относительно плоском и большом Камушке 34% спокойно отдыхающих нерп (по крайней мере, периодически спящих) лежали на животе ($n = 736$), а на каменистой литорали и отдельных камнях сложного рельефа в такой позе лежали только 22% ($n = 443$). На правом боку, когда, как правило, голова не касается субстрата, передние лапы прижаты к телу, задние – вытянуты, реже сомкнуты в «замок», предпочитали лежать, соответственно, 27 и 36% особей, а на левом боку – по 26%.

В расслабленной позе на спине (передние лапы раскинуты в стороны, тело вытянуто) отдыхали всего 4.6% и 3.6% нерп. Это, пожалуй, самая опасная для нерпы поза – в случае необходимости нерпа не может быстро перевернуться и убежать, да и возможностей для сканирования обстановки меньше.

Для сравнения, частота использования основных поз отдыха (сна) секачей сивуча примерно такая же, как у байкальской нерпы. Чаще всего они отдыхают, лёжа на животе в двух позах, реже – лёжа на боку (также в двух вариантах), и совсем редко – лёжа на спине (Крупина, Мамаев 2006). Ларга Японского моря проводит



Рис. 3. Позы сна (отдыха) байкальской нерпы. А – в плотной залежке на Камушке; В – в разреженной залёжке на Камушке; С – на отдельных камнях; D – на камне среднего размера: на боку (2, 7, 7а, 9, 10), типичная поза спящего сеголетка (5), на спине (1), с опорой для головы (8), задние ласты остаются в воде (4) или навесу (7); E – на периферии Камушка (стоп-кадры 2012, 2014 и 2017 гг.).

Fig. 3. Postures of sleep (rest) of the Baikal seal. A – in a dense haul-out on the Kamushek rock; B – in a sparse haul-out on the Kamushek rock; C – on separate rocks; D – on a medium-sized rock: on its side (2, 7, 7a, 9, 10), typical sleeping posture of an underyearling (5), on its back (1), with a support for the head (8), rear flippers remain in the water (4) or canopy (7); E – on the periphery of the Kamushek rock (freeze frames, 2012, 2014 and 2017).

на берегу по 2–3 дня, её позы сна, судя по описанию, заметно отличаются от поз байкальской нерпы. Выделены позы (Волошина 2007): **1.** На боку – передние ласты вытянуты вдоль тела, задние сложены в «замок» (байкальская нерпа редко спит со сложенными задними ластами). **2.** На боку вниз головой – тюлень свисает с камня головой и хвостом, ласты расправлены (в такой позе отдыхают 60–67% зверей, а у байкальской нерпы – в единичных случаях). **3.** На животе – голова поднята, передние ласты прижаты к телу, задние соединены и чуть приподняты (30–35%) (у нерпы голова и задние ласты чаще лежат на субстрате, иногда голова остаётся навесу (рис. 3С)). **4.** Серповидная – голова и задние ласты максимально подняты над субстратом, глаза закрыты (у нерпы практически не наблюдается). **5.** На спине – голова лежит на субстрате, передние ласты прижаты к телу, задние плотно сомкнуты (1–2%), байкальская нерпа на спине спит чаще, но несколько в другой позе.

Довольно большое количество нерп отдыхали в промежуточных (между указанными) позах – на Камушке почти 9%, на других камнях – 11%, что определялось неровностью субстрата. Совершенно ясно, что позы сна (отдыха) определяются в первую очередь рельефом поверхности, плотностью нерп в залёжке, а также

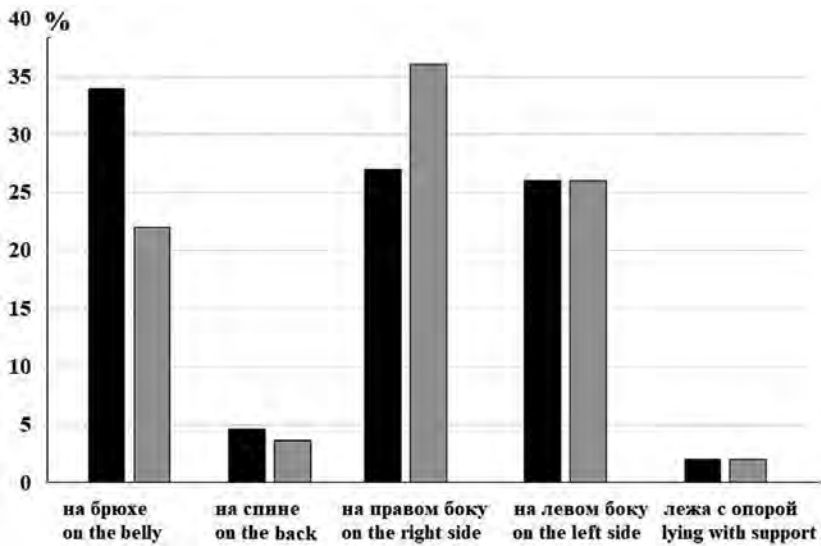


Рис. 4. Частота поз, спящих (отдыхающих) байкальских нерп, залегающих на Камушке (черные столбики), и на камнях небольшой площади (серые столбики), по данным видеонаблюдений.

Fig. 4. The frequency of sleeping (resting) positions of Baikal seals lying on the Kamushek rock (black columns) and on smaller rocks (gray columns) according to video observations.

временем, проводимым нерпой на субстрате. Выбравшиеся на субстрат нерпы долго устраиваются, ворочаются, стараясь принять наиболее удобную позу, очевидно, исходя из рельефа и безопасности. В идеале в такой позе отдельные особи могут находиться несколько часов (в отсутствии конкурентов и опасности), почти не шевелясь, однако, не забывая периодически осматриваться. Бывает, что нерпы принимают весьма замысловатые позы, как по собственному почину, так и приспособляясь к неровной поверхности субстрата. Например, нерпа в центре кадра (рис. 3В) демонстрирует редко встречающуюся позу – спит на левом боку со сложенными «на груди» лапами. На рис. 3Е худой взрослый самец безмятежно спит совершенно в необычной позе. Зафиксировать продолжительность сна по нашим видеозаписям практически невозможно, но максимальное время пребывания отдельных особей на лежке в спокойном положении превышает 10 ч (почти весь световой день). Известно, что тихоокеанские обыкновенные тюлени *Phoca vitulina richardsi* (Gray, 1864), находясь на воде, 69% своего времени спят и 12% времени проводят в состоянии бдительности; но, находясь на прибрежных участках, в состоянии бдительности они проводят больше времени (Sullivan 1979).

Крепче всех спят нерпы, залегающие на вершине Камушка, а также на отдельных камнях, на которых могут поместиться 1–2 крупные нерпы, поскольку таких животных другие особи беспокоят нечасто. В районе лежбища на воде часто можно наблюдать нерп, спящих в положении «столбиком» или «поплавка», при котором тело расположено вертикально в воде, голова, торчащая над водой, убрана в «кожно-жировой мешок», дрейфующее тело удерживается в таком положении за счёт вялых движений задних ластов, но и передние лапы изредка шевелятся (рис. 2D). В таком положении нерпа может спать более 40 мин, а сон бывает очень крепким, о чём свидетельствует случай, когда с борта судна заметили «пльвуна» (т. е. погибшую нерпу), который при попытке подтянуть его багром к борту лодки, метнулся в сторону и нырнул.

4. Отдых без сна (положение покоя) трудно отличить от сонного состояния, поскольку у нерпы глаза закрыты (прикрыты) и в том, и в другом случае (по физиологическим причинам). Отдыхающие, так же как и спящие нерпы, часто лежат в очень неудобных местах (с нашей точки зрения) и вынуждены принимать самые разные позы (рис. 2). Особый случай – использование в качестве субстрата для лежания камней, в той или иной мере затопленных водой (вплоть до полного затопления) (Petrov et al. 2022). Времяпрепровождение на них не выглядит полноценным отдыхом (сном) – тело нерпы может качаться на зыби, нерпе нередко приходится прикладывать определённые усилия, чтобы удерживаться на камне. Однако и от такого времяпрепровождения нерпы явно получают удовольствие (нежатся, потягиваются, жмурятся). К тому же в такой позе у нерп, вероятно, не возникает опасность перегрева. Не совсем понятны мотивы, которыми руководствуется животное, принимая решение залечь в столь неподходящих (как нам представляется) местах. Но частично в воде нерпы лежат, не только когда все сухие места заняты. Находясь нередко наполовину в воде, нерпы чаще всего принимают характерную позу: лёжа на боку, они приподнимают голову и задние лапы (обычно замкнутые в «ключ») (рис. 2F), но не настолько высоко, как это делают ларги при «серповидной» позе (Волошина 2007). Очевидно, что оберегание задних конечностей от намокания, имеет терморегуляторное значение.

По визуальной оценке, сон и отдых у байкальской нерпы занимают значительную часть «лежбищного» времени – для этого, собственно, нерпы и выбирают на берег. Но даже при самом глубоком сне нерпа периодически на несколько секунд поднимает голову и осматривается (смотрите ниже). У взрослых самок серого тюленя на отдых приходилось 86–90% времени, проводимого на репродуктивном лежбище, при этом комфортное поведение занимало всего 1% времени (кормление 2–4%, уход за щенком 1%, движение 1–4%, сексуальные – 1% (Andersen, Harwood 1985). У самок южного морского слона (*Mirounga leonina* Linnaeus, 1758) отдых занимал 82% бюджета времени, кормление – 12% (McCann 1983). Нас настораживает в этих бюджетах ничтожная доля, приходящаяся на агонистические и сексуальные взаимоотношения (по 1% у обоих видов). Но и кормящие самки сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreber, 1776) на береговом лежбище проводили в отдыхе 74% бюджета времени (а самка без потомства – 92%), и только около 4–6% времени заняло комфортное поведение (17% занимал уход за щенком) (Merrick 1987). Чем отличается комфорт от отдыха, не объясняется.

5. Ориентация (расположение) животных на лёжке. Положение тела улежавшихся нерп зависит от нескольких обстоятельств, главное из которых – размер субстрата. На небольших камнях большинство нерп при любой ориентации оказываются головой к воде. Если площадь лёжки большая, то главным обстоятельством становится первенство в залегании. Так, нерпы, первыми попавшие на Камушек, как правило, занимают его вершину и ложатся рядом головой к краю (к воде), чтобы проще было его покинуть. Прибывшие позже довольствуются «вторым ярусом», и ориентация головы может быть разной; нерпы, выбравшиеся на Камушек последними, остаются на периферии, по низкому краю, и, как правило, лежат, уткнувшись головой в верхних соседей. Однако так поступают не все. Есть особи, которые, очевидно, в силу своего «психотипа», стремятся пробраться наверх, иной раз буквально по головам сородичей, вызывая недовольство и беспокойство значительной части залёжки. На фоне отдыха нерпы попутно принимают «солнечные ванны», для чего лежащие нерпы периодически меняют положение, подставляя разные участки

тела солнечным лучам. Большинство нерп на Камушке лежат боком (реже спиной) к солнцу. Такое поведение можно отнести к терморегуляторному, однако оно имеет место быть и в пасмурную погоду, в условиях нейтральных температур.

По наблюдению, даже после незначительного испуга и схода нерп в воду, первыми к камню возвращаются молодые особи (массой до 30 кг), они обследуют Камушек, плавая вокруг, часто резко со всплеском ныряют, будто чего-то испугавшись (возможно, это игровое поведение), пытаются выбраться на сушу, но, если это им удаётся, не сразу остаются на камне – не улежавшись, они вскоре уходят в воду. Так повторяется несколько раз. Животные большего размера возвращаются следом за мелкими особями и почти сразу начинают выбираться на лёжки.

Известно, что тюлени отдыхают и вдали от берега, на открытой воде. Может ли отдых в море заменить отдых на суше? Показано, что 25% серых и 8% обыкновенных тюленей отдыхают в море, проводя за этим занятием более 5% своего времени, из чего авторы исследования делают вывод, что в определённой степени время, проведённое в море и на суше, взаимозаменяемо (Russell et al. 2015). Тем не менее, очевидно, что отдых на суше должен выполнять особую функцию, иначе нет веских причин прерывать добычу пищи в открытом море и совершать порой дальние заплывы, чтобы попасть на берег.

6. Сканирование. Под этим термином понимают любое движение тюленя, увеличивающее его поле зрения (Terhune 1985). У байкальской нерпы сканирование окружающей обстановки сопутствует отдыху (сну) животных, но и прерывает его, то есть эти два паттерна поведения несовместимы. При сканировании чаще всего используется зрение, но иногда нерпа вынуждена немного менять положение тела, чтобы опять-таки лучше разглядеть объект (явление), вызвавший тревогу или любопытство животного. Во время сканирования тюлень в большей или меньшей степени вытягивает шею и поднимает голову, поворачивает её в ту или иную сторону, или даже приподнимает переднюю часть тела и поворачивает голову в разные стороны (рис. 5). Благодаря гибкости шейного отдела, нерпа может осмотреться не только по сторонам, круто поворачивая шею вправо или влево, но и лёжа на животе, заглянуть за спину. Для этого ей приходится задирать голову настолько, что теменная часть почти касается лопаточной области спины. Нерпа может смотреть и «через плечо»: повернув голову вправо, видеть, что творится за спиной слева, и наоборот. Когда на Камушке много нерп, можно наблюдать забавную позу «сидение в кресле» (рис. 5).

По наблюдениям днём, лежащий на Камушке на левом боку самец (массой 40–50 кг) в состоянии «дремоты» (полусна), за 120 с приподнял голову и осмотрелся 19 раз (0.158 раз/с или через каждые 6.3 с). Другая нерпа близкого размера в течение 90 с, не меняя положения тела, подняла голову и осмотрелась 14 раз (0.156 раз/с или через каждые 6.4 с). Осмотру подвергались, как береговая линия, так и водная поверхность, в последнем случае нерпе приходилось приподнимать и запрокидывать голову к спине. Другая особь того же размера, но имеющая ограниченный обзор, поскольку лежала за сородичем, за 180 с осмотрелась только 9 раз (0.05/с или через каждые 20 с), очевидно, полагаясь на бдительность соседа. И всё же такая модель поведения считается отдыхом и/или сном.

Заметив (услышав, учуяв) нечто необычное на берегу, нерпа поднимает голову и начинает осматриваться. Прежде чем принять решение, нерпа может 5–10 с смотреть в одну точку (не меняя положения головы). В другом варианте поведения животное замечает нечто необычное и оценивает его опасность практически одновременно,

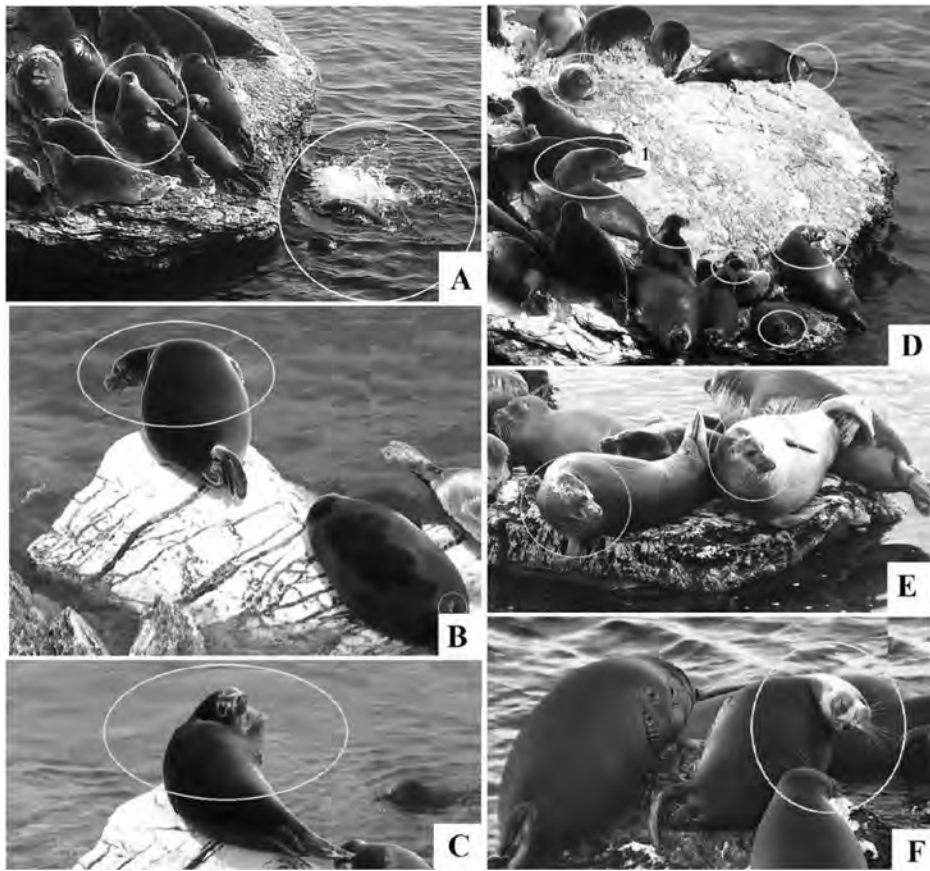


Рис. 5. Зрительное сканирование обстановки: А – поза «сидение в кресле», В – оглядывание через левое плечо, С – оглядывание через правое плечо, внимание на задний план, D – сильный изгиб шеи (1) и другие позы, E – две нерпы удостоверятся в наличии опасности с берега, F – загиб шеи, взгляд за спину (стоп-кадры 2014 и 2017 гг.).

Fig. 5. Visual scanning of the situation: A – “sitting in an armchair” posture, B – looking over the left shoulder, C – looking over the right shoulder, attention to the background, D – strong bending of the neck (1) and other postures, E – two seals verify the presence of danger from the shore, F – bending the neck, looking behind the back (freeze, 2014 and 2017).

очень быстро. В обоих случаях ориентировочно-исследовательская часть поведения завершается активным бегством животных в воду. Прибавим, что тюлени, в том числе и байкальская нерпа, часто одновременно покидают лежбище предположительно потому, что одни особи реагируют на поведение соседей, возможно, благодаря сигналам тревоги, мгновенно запускающим защитно-оборонительные поведенческие стереотипы (Sullivan 1979; Terhune, Almon 1983). Но байкальские нерпы одновременно покидают лежбище не только для того, чтобы избежать опасности. Периодически, обычно ближе к ночному времени, они уходят с лежбища в неизвестном направлении без видимой на то причины.

Тюлени, отдыхающие в составе крупных залёжек, имеют преимущество в виде сокращения времени, затрачиваемого на сканирование (в расчёте на особь), что в итоге повышает бдительность всей группы, гарантируя каждому индивидууму лучшую защиту от опасности, по сравнению с одиночным животным. Одновременно

высвобождается время на другие формы поведения (того же сна). Обыкновенные тюлени в составе больших групп на сканирование тратили от 82% до 27% своего времени с интервалом между сканированиями, составляющим в среднем 20 с. Однако групповое залегание на лёжке имеет и отрицательные стороны. Скученность, кроме очевидного неудобства поз для отдыха и сна, значительно увеличивает уровень беспокойства самих членов этой группы – животные не могут спокойно спать, поскольку любое шевеление одного соседа вызывает реакцию других. В случае паники скученность затрудняет и замедляет сход животных в воду, особенно если они залегают непосредственно на берегу, далеко от уреза воды.

Упомянутые выше особи, кроме осмотра местности, одна за 90 с 2 раза потянулась и расправила задние лапы, 3 раза почесала морду (одним и двумя лапами) и 1 раз зевнула; другая за 180 с 2 раза потянулась, 3 раза зевнула и 6 раз совершила агрессивные действия в адрес соседа (в том числе угрожающий выпад головой). Такое поведение трудно назвать полноценным отдыхом. Байкальская нерпа, спящая на краю Камушка, поднимала голову не менее 4–5 раз в 1 мин и реагировала на шумы, создаваемые водой. Другая нерпа в позе сна поднимала голову каждые 10–11 с, третья – осматривалась каждые 16 с (Petrov et al. 2022).

7. Чесание собственного тела в физиологическом смысле служит для снятия ощущения зуда, возникающего в какой-то части тела, вызванного эктопаразитами (в частности, известны вши *Echinophthirius horridus* var. *baicalensis* Ass, паразитирующие на коже (Иванов 1938)), или другими, не столь очевидными причинами.

Для чесания используются, главным образом, передние лапы, которые у нерпы довольно короткие, но благодаря подвижности лопаточно-плечевого пояса (и шейного отдела) и гибкости тела, нерпа может достать лапой почти до любого участка туловища (рис. 6). Чесание (почёсывание) – самый часто наблюдаемый элемент активного поведения байкальской нерпы на берегу. Чаще всего нерпа чесала себя в области головы (52% зарегистрированных актов, $n = 100$), причём на морду (нос, «мырку») приходилось 27% чесаний, на лоб и верх головы, соответственно, 6 и 4%, и на затылок («за ухом») – 15%. На шейный отдел направлено 32% чесаний (19% – на шею со стороны спины, и 13% – на горло и подбородок), и совсем мало (8%) – на остальное туловище, включая подмышки (2%), области живота (4%), груди (1%) и спины (1%). Ещё 8% всех чесаний – это почёсывания передних лап друг о друга (когда нерпа одним передним лапой чешет ладонь или тыльную сторону кисти другого лапы). В предыдущей работе (Petrov et al. 2022) даны несколько иные оценки, в частности из 104 зарегистрированных актов чесания собственного тела на голову пришлось 71% чесаний (36% на нос и «мырку», 19% – на затылок и 16% – на лоб). Шее были адресованы только 7% чесаний, остальные участки тела (плечо, лопатка, крестец, грудь и бока) чесались редко (5–2%), и только почёсывание «руки об руку» наблюдалось столь же часто (7%), как указано выше. Поскольку, как интенсивность (частота) чесаний, так и адресация чесаний на тот или иной участок тела зависят от ряда обстоятельств (прежде всего, от интенсивности заражения эктопаразитами, численности животных с ранами и кожными заболеваниями, а также от физиологического состояния животных/линька), то в разные годы мы будем иметь разную картину.

Чесание собственного тела отмечено и для других настоящих тюленей, но весьма фрагментарно. Например, в отношении ларги сведения ограничиваются утверждением, что при сухом волосяном покрове она передними лапами чешет морду, бока, а задние лапы почти не принимают участия в почёсывании (у байкальской нерпы

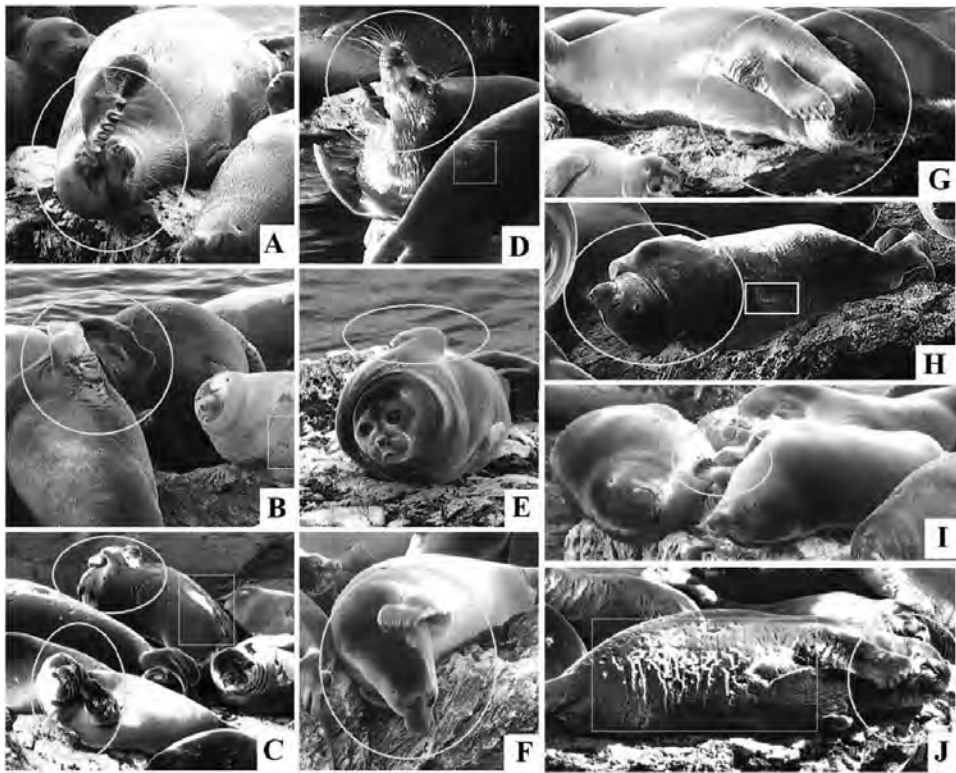


Рис. 6. Некоторые разновидности чесания собственного тела у байкальской нерпы: А, G – чесание морды (мырки, носа); В, С – чесание затылка; D, H, J – чесание шеи и нижней челюсти; E – чесание спины; F – чесание шеи со стороны спины; I – чесание «рука об руку»; в белых квадратах – ранения и болячки на теле (различного генезиса) (стоп-кадры 2017, 2020, 2021 гг.).

Fig. 6. Some types of body scratching in Baikal seals: A, G – scratching the muzzle (nose); B, C – scratching the back of the head; D, H, J – scratching the neck and lower jaw; E – back scratching; F – scratching the neck from the back; I – scratching “hand in hand”; injuries and sores on the body (of various genesis) are marked by white rectangles: (freeze frames, 2017, 2020, and 2021).

они никогда не используются), и что почёсывание – это уход за шерстью и кожным покровом на воздухе (Волошина 2007). Возможно, «самочесание» можно рассматривать как уход за кожно-волосным покровом. Однако волосной покров у настоящих тюленей, по крайней мере, у байкальской нерпы, не нуждается в особом уходе. Короткие волосы смазаны секретом сальных желёз, они относительно гидрофобные, и, по сути, всегда чистые². Даже во время интенсивной линьки байкальские нерпы редко демонстрируют поведение, которое обычно интерпретируют как движения телом, ускоряющее выпадение отмерших волос, или для удовлетворения необходимости почесать большие участки тела. К тому же в отличие от той же ларги, байкальская нерпа не испражняется на лежбищах (но мочеиспускание наблюдается). Фекалии

² Весной 1993 г. в северной части Байкала нерповщики добыли с плавающих льдов несколько щенков-сеголеток, обычных по экстерьеру, но сильно испачканных «нефтепродуктами». Тогда этот уникальный случай мы рассценили как результат какого-то антропогенного воздействия. Позже на Байкале нашли источники и зафиксировали выбросы нефти со дна озера, и стало ясно, что нерпы «выкупались» в одном из углеводородных пятен, достигших поверхности. 7 июля 1993 г. такую же запачканную нерпу мы наблюдали на береговом лежбище Ушканьих островов.

нерп в большом количестве обнаруживаются на дне на лежбищных участках около мест залегания. У ларги после 2–3 ч сна на лежбище происходит дефекация, при этом тюлени часто бывают перепачканы экскрементами (Волошина 2007).

8. Чесание сородича, соседа по залёжке у животных, живущих группами, распространено широко (Фабри 2003). Этот самый типичный способ общения байкальских нерп на лежбище напоминает уход за шерстью и кожей у наземных млекопитающих, но в данном случае, рассматривать его как элемент груминга, мы бы не стали. Взаимный груминг играет важную роль в осуществлении тактильных коммуникаций. Нерпы тоже чешут не только сами себя. Чаще они чешут (или почёсывают) соседей по залёжке. Объектами чесания чаще всего служат бока респондента, реже – крестцовая область и ещё реже – собственно спина. Чесание с умеренным давлением на кожные покровы, наблюдаемое время от времени практически у всех нерп, лежащих на твёрдом субстрате, несомненно, доставляет удовольствие респонденту, но грань между комфортным чесанием и агрессивным царапанием очень тонкая. Есть ли в подобных действиях физиологическая необходимость, или такое поведение досталось в наследство от предков, не совсем понятно. Судя по частоте применения, такое поведение имеет социальный характер и более практичные функции чесания разной интенсивности, используемые животными для достижения каких-то явных целей, мы рассмотрели раньше (Petrov et al. 2022). Почёсывания соседа присущи молодым и неполовозрелым особям, во всяком случае, взрослые самцы (секачи, аргалы) этим занятием почти не увлекаются. Вероятно, имеет значение статус индивидуума, хотя внешне яркого выражения иерархии мы не наблюдаем.

9. Потягивание (растяжка тела) у млекопитающих направлено на восстановление и улучшение кровообращения в мышцах и вызывает у животных чувство комфорта и удовольствия. Интенсивное потягивание тела наблюдается у спящих и отдыхающих нерп, у которых от продолжительного однообразного положения тела возникает и накапливается дискомфорт (рис. 7). У этих нерп тело буквально вытягивается (головной отдел вперёд, задний – назад), а задние лапы очень часто расправляются в виде веера. Случаются и другие типы потягивания, при котором нерпы демонстрируют поразительную гибкость тела.

10. Зевание нередко сопровождает потягивание тела (рис. 7А, 7С). Непроизвольный, очень глубокий вдох, обычно осуществляется с широким раскрытием пасти (расширяется полость рта и горла); затем следует резкий выдох со специфическим звуком. За счёт глубокого вдоха напрягаются мышцы шеи, рта и морды, и улучшается кровоток, в первую очередь, в головном мозге. Зевать нерпа может и без потягивания тела. Добавим, что зевание нередко относят к мимике, и что в некоторых обстоятельствах зевание выполняет роль угрожающего сигнала.



Рис. 7. Позы сна (отдыха), потягивание (растяжка тела, А, В) часто сопровождается глубокой зевотой (А, С) (стоп-кадры 2014 г.).

Fig. 7. Postures of sleep (rest), stretching (stretching the body, А, В) are often accompanied by deep yawning (А, С) (freeze frames, 2014).

11. Использование других животных и посторонних предметов. Недавно описан новый поведенческий элемент, который можно с натяжкой интерпретировать как способ ухода за телом. Нерпа, находясь в воде, чесала спину о край камня, выступающего из воды (Петров и др. 2021), вероятно, пытаясь унять зуд. Такую картину мы наблюдали только у одной особи всего два раза в течение 30 мин, поэтому такое поведение, конечно, следует считать редким. С точки зрения зоопсихологии, чесание нерпой спины о камень, скорее всего, можно рассматривать как приобретение нового навыка.

Как упоминалось ранее, при большой скученности в залёжках можно наблюдать, как одна нерпа кладёт голову на другую нерпу (словно на «подушку»), но это случается не часто. Ещё реже одна нерпа кладёт на другую задние лапы, или «обнимает» соседа передними лапами. На Камушке (в соответствии с его рельефом) при высокой плотности залегания нерпы нередко «сажаются в кресло», чтобы увеличить сектор обзора, облакачиваясь на тела соседей всей передней частью тела, при этом «лицо» всегда обращено в сторону берега (рис. 3А, 5А).

12. Игровое поведение у байкальской нерпы наблюдается только в воде, и в игре участвуют только молодые особи. У многих животных игра часто включает в себя притворные стычки и драки. Мы наблюдали необычный способ быстрого плавания крупной нерпы в поверхностном слое воды. Оно напоминало плавание дельфина с той разницей, что нерпы при горизонтальном плавании вдоль лежбища обнажали около $\frac{1}{3}$ тела, а не выпрыгивали из воды целиком. Плавание по поверхности «дельфином» очень редкое явление, возможно, это игровой элемент (рис. 8). Единственный раз на видео попала сцена, как нерпа преследовала плывущую утку (28.06.2021 г.), хотя различные водоплавающие птицы попадали в кадр достаточно часто. Чем завершилось преследование – неизвестно (объекты удалились из сектора обзора), но мы расценили этот феномен, как игру. В отличие от байкальской нерпы, ладожская нерпа довольно часто нападает на водоплавающих, но все наблюдаемые нападения были неудачными, и тюлени, напугав птиц, не повторяли попыток и не преследовали даже птенцов, и это поведение расценили как игровое (Агафонова 2008).

В литературе описано поведение байкальских нерп (в том числе взрослых) – первых в сезоне посетителей береговых лежбищ – которое можно расценить как игровое поведение (Иванов 1938), однако мы ничего подобного не наблюдали.

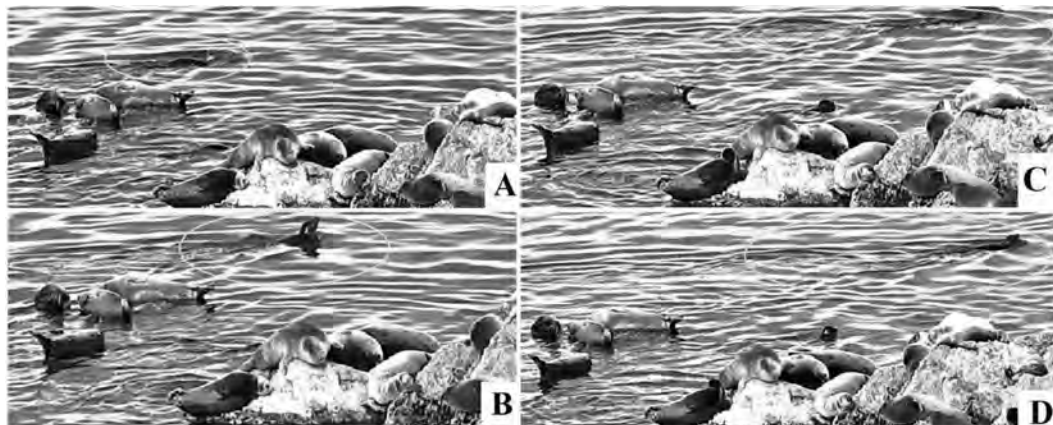


Рис. 8. Последовательные кадры плавания стилем «дельфин» (стоп-кадры июнь 2020 г.).
Fig. 8. Dolphin-style swimming (freeze frames, June 2020).

13. Поведение, связанное с терморегуляцией. Находясь длительное время на воздухе, температура которого летом и ранней осенью значительно выше, чем температура воды, нерпа может испытывать дискомфорт, чаще всего, страдать от излишнего тепла. Не говоря о соответствующих физиологических реакциях, регулирование температуры тела достигается разными способами, как правило, очень простыми. 1. **Выбор места нахождения** по отношению к солнцу (тень, солнцепёк) и ветру (вершина Камушка наиболее обдуваемое место, а лёжки на берегу – напротив, самые защищённые от ветра). 2. Периодическая **смена положения тела** относительно солнца (переворачивание с боку на бок, подставляя более холодный бок солнцу, опускание головы в воду). 3. **Расправление задних лап** (подобно вееру), или наоборот, их **смыкание** в «замок». 4. **Помахивание расправленными лапами** (как добавление к 3 – для увеличения съёма тепла). 5. **Сход в воду (купание)** – то есть покидание лёжки для смены тёплой среды обитания на более холодную. 6. **Понижение общей активности.** Все эти действия имеют физиологическую основу, но объем данной статьи не позволяет останавливаться на этом вопросе.

Часть животных залегает на более или менее затопленных камнях-лёжках. Зачастую это вынужденное поведение, обусловленное высоким уровнем воды, но нередко таких нерп можно наблюдать и при низком уровне. При этом часть тела находится в воде или омывается, и нерпа, наверное, редко испытывает перегрев, но и в этом случае она часто меняет положение тела, подставляя под лучи солнца мокрый бок. У некоторых особей сразу после вылезания на лёжку (на стадии «укладывания») наблюдается **холодовая дрожь** – начинают дрожать мышцы шеи, потом дрожь распространяется на мышцы туловища и передних лап. Дрожь наблюдали нечасто, возможно, потому что крупных планов видеосъёмки немного. Она способна за несколько минут повысить величину теплопродукции в несколько раз за счёт её прироста, возникающего при сокращении мышц (Иванов 1984; Слоним 1984).

14. Уход с лёжки в воду у байкальской нерпы обычно не вызывает трудностей. Нерпа на суше практически беззащитна, очень осторожна и боязлива – при малейшем намёке на опасность моментально убегает в воду. Но и этот поведенческий акт может быть, как минимум, двоякого рода, то есть у животного как бы есть выбор, определяемый уровнем раздражений, исходящих от биологически значимых объектов. Можно различить добровольный, относительно спокойный сход в воду, и паническое убегание от опасности (реальной или мнимой). Под **добровольным сходом** мы подразумеваем уход нерпы с лёжки, когда не понимаем причину схода. Когда нерпа сходит в воду по собственному почину, то делает это не спеша, как бы взвешивая каждое своё движение и, похоже, «нюхая воду», в которую ей предстоит попасть. Такие уходы обычно не сопровождаются лишним шумом. При этом, судя по скорости ротации залёжек, добровольные или полудобровольные сходы при «содействии» других нерп с лёжек происходят довольно часто.

Если нерпы покинули лёжки, чего-то испугавшись, то оказавшись в воде, они почти сразу выныривают и осматриваются, и, не обнаружив источник опасности (а нередко он для большинства животных остаётся неизвестным), буквально через 10–30 с начинают возвращаться на Камушек, особенно те особи, которые успели «улежаться» до бегства. Но после панического схода испуганные нерпы, отплыв от лежбищ на 10–30 м, «замирают» под водой и, выждав 1–2 мин, начинают возвращаться к своим покинутым камням. Возвращение на другие камни, находящиеся в прибрежной зоне, происходит тоже быстро. С каменистого пляжа, как эвакуация животных, так и их возвращение, происходят заметно медленнее. Практически все

наблюдаемые нами паники у байкальской нерпы были вызваны человеком, при этом у обитателей лежбища никакого «привыкания» к каким-то факторам беспокойства не наблюдали, в отличие от ладожской нерпы, у которой отмечено снижение порога реакции, например, на звук мотора (Агафонова, Соколовская 2018а). Отметим, лежбище на о-ве Долгий в летний сезон посещают многочисленные туристы, которые регулярно привносят в жизнь нерп определённый дискомфорт. В частности, почти ежедневно по несколько раз нерп спугивают, обычно они относительно быстро возвращаются, но нередко уходят с лежбища, иногда насовсем. Несомненно, слишком частый фактор беспокойства имеет негативные последствия, в том числе и в поведенческом аспекте. Например, в результате «общения» туристов с гренландскими тюленями на репродуктивном лежбище, самки тратили значительно больше времени на бдительность (сканирование) и меньше времени на кормление своих детёнышей (Kovacs, Inness 1990). Или, если тюленям не дают возможности проводить время на лежбище, то впоследствии они увеличивают время пребывания на берегу, компенсируя неиспользованное время лежания (Brasseur et al. 1996). Если портится погода (начинается дождь, расходится волна и т. п.) нерпы покидают залёжки, но далеко не сразу – дождь должен стать продолжительным и достаточно сильным, волна достаточно высокой, чтобы доставать лежащих животных, а к туманам и ветру (без волны) нерпы индифферентны.

15. Отряхивание (стряхивание) излишков воды – это поведенческие реакции, направленные на ускорение высушивания волосяного покрова. Выбираясь на сушу, нерпа редко стряхивает излишки воды с тела – с коротких волос она стекает сама, и кожно-волосяной покров очень быстро высыхает, благодаря значительному и быстрому увеличению кровотока в периферических тканях (Петров 2009). Но когда сухую нерпу, лежащую на камне, сородич обливает водой, ей это не нравится – она зажмуривается, отворачивает голову и даже меняет положение всего тела. Нерпа может стряхивать воду, не успевшую намочить волосы, приподнимая переднюю часть тела и потряхивая головой и шеей. Довольно часто можно наблюдать, как вынырнувшая нерпа вытягивает шею и интенсивно трясёт головой, напоминая этим движения человека, вытряхивающего воду из ушей. Возможно, это не только внешнее сходство – хотя ушные отверстия у нерпы во время подводного плавания надёжно закрыты, небольшое количество воды, возможно, иногда остаётся в ушных ямках, и перед открытием ушного прохода необходимо освободиться от этой воды. Сивучи, выходя из воды на сушу, также отряхиваются и/или принимают вертикальную позу, чтобы ускорить высыхание шерсти (Крупина, Мамаев 2006).

16. Демонстрации намерений у байкальской нерпы играют важную роль при агрессивном поведении (Petrov et al. 2022), однако, их можно рассматривать и как одну из сторон мирно взаимодействующих животных, поскольку цель всевозможных демонстраций – предупредить или разрешить назревающий конфликт мирным путём, то есть сохранить покой (комфорт). Примером яркой демонстрации двойного назначения являются **расправленные вибриссы** (когда вибриссы топорщатся в разные стороны). Этот часто используемый паттерн служит зрительным сигналом для респондента при агрессивном поведении, но применяется и при **знакомстве** с соседом, и при **обследовании** потенциальной лёжки. В исследовании поведения самок гренландского тюленя на лежбище (на льду) демонстрации включены в социальное поведение и выделены как одно из пяти форм мирного поведения. Ещё к таковому отнесены: праздное времяпрепровождение (*idle*), комфортные движения

(*comfort movements*), передвижение по субстрату (*locomotion*) и тревога (*alert*) (Kovacs, Inness 1990).

Заключение

Повседневное «мирное», несвязанное с агрессией, поведение байкальской нерпы на береговых лежбищах достаточно разнообразное и мало отличается от поведения других настоящих тюленей. Исходя из анализа видеонаблюдений, проведённых на одном из массовых лежбищ на о-ве Долгий (Ушканьи острова), выделены 16 базовых паттернов, из которых некоторые имеют несколько вариантов. К таковым отнесены: 1. Плавание, исследовательское поведение. 2. Вылезание на субстрат. 3. Сон (в положении лёжа, глаза закрыты). 4. Отдых без сна (покой) (в положении лёжа, глаза обычно зажмурены). 5. Ориентация (расположение) на лёжке. 6. Сканирование. 7. Чесание собственного тела. 8. Чесание сородича, соседа по залёжке. 9. Потягивание (растяжка тела). 10. Зевание. 11. Использование других животных и посторонних предметов. 12. Игровое поведение. 13. Поведение, связанное с терморегуляцией. 14. Уход с лёжки в воду. 15. Отряхивание (стряхивание излишков воды). 16. Демонстрации намерений.

Имеющиеся отличия от других видов настоящих тюленей, вероятно, связаны не только с разными размерами животных, но и с особенностями самого характера залегания байкальской нерпы на твёрдом субстрате в тёплое время года. Например, если каспийская нерпа использует песчаные пляжи, то байкальская нерпа их избегает. Если ряд тюленей на лежбищах выдерживают некую дистанцию, то нерпа этого не делает, и так далее. Свою роль, возможно, играет и факт отсутствия наземных хищников, которые могли бы напасть на тюленей вне воды (впрочем, как и летающих). Байкальская нерпа для залёжек использует почти исключительно камни и скалы, имеющиеся, как правило, в неширокой прибрежной зоне, и крупные камни (глыбы) на береговой линии, доступные нерпе при высоком уровне воды. Непосредственно на коренной берег нерпы не выходят, за исключением островных лежбищ. Отсюда и некоторые различия в поведении тюленей.

Благодарности

Авторы благодарят технический персонал музея, обеспечивающий проведение видеосъемок на Ушканьих островах и их архивацию.

Работа выполнена на бюджетное финансирование в рамках проекта № 121032900077–4 «Экологическая диагностика изменений некоторых элементов биогеоценозов территории Восточной Сибири».

Литература (References)

- Агафонова Е. В. 2008. Некоторые аспекты взаимоотношений ладожской кольчатой нерпы (*Phoca hispida ladogensis*) и птиц // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам V Международной конференции, Одесса, Украина, 14–18 октября 2008 г. – Одесса: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 33–35. (Agafonova E. V. 2008. Some aspects of the interactions of the Ladoga ringed seal (*Phoca hispida ladogensis*) and birds. In: Marine Mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers based on the materials of the V International Conference, Odessa, Ukraine, October 14–18, 2008. Odessa: RPO “Marine Mammal Council”, pp. 33–35. [In Russian and English].)
- Агафонова Е. В., Соколовская М. В., Шахназарова В. Ю. 2003. Агонистическое поведение ладожской кольчатой нерпы (*Phoca hispida ladogensis*) на летних залежках // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: материалы III Международного симпозиума 16–20 июня 2002, г. Сортавала, Республика Карелия, Россия. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 7–10. (Agafonova E. V., Sokolovskaya M. V., Shakhnazarova V. Yu. 2003. [Agonistic behavior of the Ladoga ringed seal (*Phoca hispida ladogensis*) on summer haulouts]. In: Population dynamics

- of game animals in Northern Europe: proceedings of the III International Symposium, June 16–20, 2002, Sortavala, Republic of Karelia, Russia. Petrozavodsk: KRC RAS, 7–10 pp. [In Russian].)
- Агафонова Е. В., Соколовская М. В.** 2018а. Уровень осторожности ладожской кольчатой нерпы (*Pusa hispida ladogensis*) на летних релаксационных залежках разного типа // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: тезисы докладов VII Международного симпозиума, 24–28 сентября 2018 г., г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 8–9. (**Agafonova E. V., Sokolovskaya M. V.** 2018а. [The level of caution of the Ladoga ringed seal (*Pusa hispida ladogensis*) on summer resting haul-outs of various types]. In: Dynamics of the game animals populations in Northern Europe: books of abstracts of the VII International Symposium, September 24–28, 2018, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia. Petrozavodsk: KRC RAS, pp. 8–9. [In Russian].)
- Агафонова Е. В., Соколовская М. В.** 2018б. Долговременные изменения в поведении ладожской кольчатой нерпы на залежках на островах Валаамского архипелага // X Международная конференция «Морские млекопитающие Голарктики», посвящённая памяти А. В. Яблокова, г. Архангельск, 29 октября–02 ноября 2018 г. – Архангельск: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 12–14. (**Agafonova E. V., Sokolovskaya M. V.** 2018b. Long-term changes in the behavior of the Ladoga ringed seal on haulouts on the islands of the Valaam Archipelago. In: X International Conference “Marine Mammals of the Holarctic”, dedicated to the memory of A. V. Yablokov, Arkhangelsk, October 29–November 02, 2018. Arkhangelsk. RPO “Marine Mammal Council”, pp. 12–14. [In Russian].)
- Волошина И. В.** 2007. Береговые тюлени Японского моря. Владивосток: Русский остров. 304 с. (**Voloshina I. V.** 2007. Coastal seals of the Sea of Japan. Vladivostok: Russkiy Ostrov, 304 pp. [In Russian].)
- Емельянов А. В., Гусев А. А.** 2007. Практикум по изучению экологии и этологии животных в условиях неволи. – Тамбов: Изд-во ТГУ им. Г. Р. Державина. 45 с. (**Emelyanov A. V., Gusev A. A.** 2007. [Workshop on the study of ecology and ethology of animals in captivity]. – Tambov: Izd-vo TGU im. G. R. Derzhavina, 45 pp. [In Russian].)
- Иванов Т. М.** 1938. Байкальская нерпа, её биология и промысел // *Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете*. Т. 8. Вып. 1/2. С. 1–119. (**Ivanov T. M.** 1938. [Baikal seal, its biology and sealing]. *Izvestiya Biologo-geograficheskogo NII pri Vostochno-Sibirskom gosudarstvennom universitete* 8 (1/2): 1–119. [In Russian].)
- Иванов К. П.** 1984. Гомеотермия и энергетика гомеотермного организма. Физиология терморегуляции. –Л.: Наука. С. 7–28. (**Ivanov K. P.** 1984. [Homeothermy and energetics of a homeothermic organism. Physiology of thermoregulation]. Leningrad: Nauka, pp. 7–28. [In Russian].)
- Крупина Е. Г., Мамаев Е. Г.** 2006. Позы сивучей (*Eumetopias jubatus*) при комфортном поведении // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам четвёртой международной конференции, Санкт-Петербург, Россия, 10–14 сентября 2006 г. – СПб.: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 281–284. (**Krupina E. G., Mamaev E. G.** 2006. Postures of Steller sea lions in rest behavior. In: Marine mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers after the fourth International Conference, Saint-Petersburg, September 10–14, 2006. St. Petersburg: RPO “Marine Mammal Council”, pp. 281–284. [In Russian and English].)
- Купчинский А. Б., Петров Е. А., Овдин М. Е.** 2021. Первый опыт применения дистанционного мониторинга берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // *Биота и среда природных территорий*. № 2. С. 77–94. (**Kupchinsky A. B., Petrov E. A., Ovdin M. E.** 2021. First attempt at remote monitoring the Baikal seal’s (*Pusa sibirica* Gm.) coastal rookery. *Biota and Environment of Natural Areas* 2: 77–94. [In Russian].) https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_2_6
- Лисицына Т. Ю., Бурдин А. М.** 2006. Межвидовые взаимоотношения в сообществе морских млекопитающих северного побережья острова Беринга (Командорские острова) // Морские млекопитающие Голарктики: сборник научных трудов по материалам четвёртой международной конференции, Санкт-Петербург, Россия, 10–14 сентября 2006 г. – СПб.: РОО «Совет по морским млекопитающим». С. 316–319. (**Lisitsyna T. Yu., Burdin A. M.** 2006. Interspecific interaction in the community of marine mammals of the northern coast of Bering Island (Commander Islands). In: Marine Mammals of the Holarctic. Collection of scientific papers after the fourth International Conference, Saint-Petersburg, September 10–14, 2006. St. Petersburg: RPO “Marine Mammal Council”, pp. 316–319. [In Russian and English].)
- Пастухов В. В., Фялков В. А.** 2011. Удаленный мониторинг в режиме реального времени на Ушканьих островах озера Байкал как современный метод исследования байкальской нерпы

- (*Phoca sibirica* Gmelin) // Байкальский зоологический журнал. № 1(6). С. 5–9. (Pastukhov V. V., Fialkov V. A. 2011. [Realtime remote monitoring on the Ushkan Islands of Lake Baikal as a modern method for studying the Baikal seal (*Phoca sibirica* Gmelin)]. *Baikal Zoological Journal* 1: 5–9. [In Russian].)
- Петров Е. А.** 2009. Байкальская нерпа. – Улан-Удэ: ИД «Экос». 176 с. (Petrov E. A. 2009. [Baikal seal]. Ulan-Ude: Ekos, 176 pp. [In Russian].)
- Петров Е. А., Купчинский А. Б., Фиалков В. А.** 2021. К вопросу о значении береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gm.) в условиях потепления климата // *Международный научно-исследовательский журнал*. № 3(105). Ч. 2. С. 42–47. (Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A. 2021a. [On the issue of the importance of coastal rookeries in the life of the Baikal seal (*Phoca sibirica* Gm.) in a warming climate]. *International Research Journal* 3(part 2): 42–47. [In Russian].) <https://doi.org/10.23670/IRJ.2021.105.3.032>
- Попов С. В., Ильченко О. Г.** 1990. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. – Москва: Московский ордена Трудового Красного Знамени Зоологический парк. 40 с. (Popov S. V., Pchenko O. G. 1990. [Guidelines for ethological observations of captive mammals.]. Moscow: Moscow Order of the Red Banner of Labor Zoological Park, 40 pp. [In Russian].)
- Слоним А. Д.** 1984. Температура среды обитания и эволюция температурного гомеостаза. Физиология терморегуляции. – Л.: Наука. С. 378–440. (Slonim A. D. 1984. [Environmental temperature and evolution of temperature homeostasis. Physiology of thermoregulation]. L.: Nauka, pp. 378–440. [In Russian].)
- Теребова С. В., Лапшин Л. В.** 2016. Основы этологии животных. – Уссурийск: ФГОУ ВО ПГСХА. 285 с. (Terebova S. V., Lapshin L. V. 2016. [Fundamentals of Animal Ethology]. Ussuriysk: FGOU VO PGSHA, pp. 285. [In Russian].)
- Тинберген Н.** 1969. Поведение животных (пер. с англ., под ред. К. Фабри). – М.: Мир. 192 с. (Tinbergen N. 1969. Animal behavior (ed. C. Fabry). Moscow: Mir, 192 pp. [In Russian].)
- Фабри К. Э.** 2003. Основы зоопсихологии (6-е издание). – М.: УМК «Психология». 464 с. (Fabry K. E. 2003 [The basics of zoopsychology (6-th edition)]. Moscow: UMK “Psikhologiya”, 464 pp. [In Russian].)
- Фиалков В. А., Бадардинов А. А., Кузеванова Е. Н., Егранов В. В.** 2013. Совершенствование метода дистанционного мониторинга за флорой и фауной ООПТ Байкальской природной территории // *Вестник ИрГСХА*. Вып. 57. Ч. 2. С. 149–155. (Fialkov V. A., Badardinov A. A., Kuzevanova E. N., Egranov V. V. 2013. [Improving the method of remote monitoring of the flora and fauna of the protected areas of the Baikal natural area]. *Vestnik IrGSHA* 57 (2): 149–155. [In Russian].)
- Anderson S. S., Harwood J.** 1985. Time budgets and topography; how energy reserves and terrain determine the breeding behavior of grey seals. *Animal Behaviour* 33: 1343–1348.
- Boeuf Le B. J.** 2011. The Northern Elephant Seal (*Mirounga angustirostris*) Rookery at Año Nuevo: A Case Study in Colonization. *Aquatic Mammals* 37 (4): 486–501. <https://doi.org/10.1578/AM.37.4.2011.486>
- Bohórquez-Herrera J., Hernández-Camacho C., Auriolos-Gamboa D., Cruz-Escalona V.** 2014. Plasticity in the agonistic behaviour of male California sea lions, *Zalophus californianus*. *Animal Behaviour* 83: 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.008>
- Brasseur S., der Werf B. V., Creuwels J. C. S.** 1996. Deprivation indicates necessity for haul-out in harbor seals. *Marine Mammal Science* 12 (4): 619–624.
- Christenson T. E., Burney L.** 1978. Aggression in the Female Northern Elephant Seal, *Mirounga angustirostris*. *Behaviour*. 64 (1–2): 158–172.
- De Vere A. J.** 2018. Personality in California Sea Lions (*Zalophus californianus*) and Harbor seals (*Phoca vitulina*): Methodological Convergence and Species-Specific Emotional Repertoires: Ph. D. Thesis. The University of Southern Mississippi, 87 pp. <https://aquila.usm.edu/dissertations/1527>
- French S., González-Suárez M., Young J., Durham S., Gerber L.** 2011. Human Disturbance Influences Reproductive Success and Growth Rate in California Sea Lions (*Zalophus californianus*). *PLoS ONE*. 6: e17686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017686>
- Gerber L. R., Gonzalez-Suarez M., Hernandez-Camacho C. J., Young J. K., Sabo J. L.** 2010. The Cost of Male Aggression and Polygyny in California Sea Lions (*Zalophus californianus*) // *PLoS ONE*5(8): e12230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012230>
- Jacobs D. F., Hernandez-Camacho C. J., Young J. K., Gerber L. R.** 2008. Determinants of outcomes of agonistic interactions among male California sea lions (*Zalophus californianus*). *Journal of Mammalogy* 89 (5): 1212–1217. <https://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-171.1>

- Kovacs K. M., Inness S.** 1990. The impact of tourism on harp seals (*Phoca groenlandica*) in the Gulf of St Lawrence, Canada. *Applied Animal Behaviour Science*. 26: 15–26.
- McCann, T. S.** 1983. Activity budgets of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during the breeding season. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 61: 111–126.
- Merrick R. L.** 1987. Behavioral and demographic characteristics of northern sea lion rookeries: unpubl. M. Sc. Thesis. Oregon State University, 124 pp. https://www.researchgate.net/publication/34356059_Behavioral_and_demographic_characteristics_of_northern_sea_lion_rookeries
- Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A.** 2021. Summer coastal rookeries and perspectives of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) population in the conditions of the global warming. *Biosystems Diversity* 29 (4): 387–392. <https://doi.org/10.15421/012149>
- Petrov E. A., Kupchinsky A. B., Fialkov V. A., Badardinov A. A.** 2022. The Importance of Coastal Hauling Grounds in the Life of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia): 4. Behavior of Seals on Coastal Hauling Grounds of Uskii Ushkan Islet (Ushkan Islands, Lake Baikal), Based on Video Observations. *Biology Bulletin* 49 (7): 992–1002. <https://doi.org/10.1134/S1062359022070160>
- Russell D. J. F., McClintock B. T., Matthiopoulos J., Thompson P. M., Thompson D., Hammond P. S., Jones E. L., MacKenzie M. L., Moss S., McConnell B. J.** 2015. Intrinsic and extrinsic drivers of activity budgets in sympatric grey and harbour seals. *Oikos* 124 (11): 1462–1472. <https://doi.org/10.1111/oik.01810>
- Sullivan B. M.** 1979. Behavior and ecology of harbor seals, *Phoca vitulina*, along the open coast of northern California: unpubl. M. Sc. Thesis. Humboldt State Univ., California, 115 pp. <https://search-works.stanford.edu/view/790996>
- Terhune J. M.** 1985. Scanning behavior of harbor seals on haul-out sites. *Journal of Mammalogy* 66 (2): 392–395.
- Terhune J. M., Almon M.** 1983. Variability of harbour seal numbers on haul-out sites. *Aquatic Mammals* 10: 71–78.

УДК 630*232.11; 232.31; 232.318+631.4
https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_5

https://elibrary.ru/ullzss

Качество семян сосны корейской *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. и почвенные условия её произрастания на Верхнеуссурийском лесном станции (Приморский край)

Татьяна Павловна Орехова [✉], Людмила Николаевна Пуртова,
Ирина Владимировна Киселева

Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, 690022, Российская Федерация

[✉] Автор-корреспондент, e-mail: Orekhova@biosoil.ru

Получена 4 августа 2023 г.; принята к публикации 29 августа 2023 г.

Аннотация. Представлены результаты исследования качества семян сосны корейской в зависимости от почвенных условий её произрастания на Верхнеуссурийском стационаре ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН с целью отбора плюсовых деревьев по признаку орехопродуктивности. Высокое качество семян зависело от большей мощности горизонта АУ, богатого органическим веществом и высокой ферментативной активности почв, способствующей переводу элементов в более доступные формы для питания растений. Дерево № 7 имело очень крупные шишки с большим числом семян, при этом пусто-семянность урожая составила 42% из-за неблагоприятных почвенных условий. Полагаем, что показатель массы 1000 семян не всегда отражает их качество. Формированию качественного урожая семян сосны корейской способствовали следующие условия: более высокое содержание подвижного фосфора в горизонте АУ (дерево № 4) и благоприятные кислотнo-щелочные условия формирования бурозёмов. Для бурозёмов отмечена обогащенность каталазой из-за обилия растительных остатков в горизонте АУ и содержания Сор_г, что свидетельствует о высокой биологической активности в их поверхностных горизонтах. Изучение изменения оптических показателей почв, в пределах фитогенных полей (ФП) модельных деревьев, позволило установить взаимозависимость между параметрами содержания органического углерода и интегральным отражением почв (R). Это позволит в дальнейшем использовать показатель R для индикации состояния плодородия почв в лесных экосистемах. Данные о качестве семян подтвердили, что оно зависит от благоприятных условий роста и месторасположения дерева.

Ключевые слова: сосна корейская, шишки, жизнеспособность, семена, пусто-семянность, бурозём, гумус, каталазная активность почв, плодородие, почвенные условия.

Korean pine, *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.: seed quality and soil conditions for growth at the Verkhneussuriysky Forest Station (Primorsky Krai, Russia)

Tatiana P. Orekhova [✉], Ludmila N. Purtova, Irina V. Kiseleva

Federal Scientific Center of the East Asian Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russian Federation

[✉] Corresponding author, e-mail: Orekhova@biosoil.ru

Received 4 August 2023; accepted 29 August 2023

Abstract. This publication presents research results on Korean pine seed quality and soil conditions at the Verkhneussuriysky Forest Station of the Federal Scientific Center of Biodiversity FEB RAS. The purpose of research is selecting plus trees based on seed productivity. High seed quality depended on favorable soil conditions for tree growth: soils with thicker horizons rich in organic matter, with high soil enzymatic activity contributing to the transfer of elements into more accessible forms for plant nutrition. Tree No.7 had very large cones with a large number of seeds, while the empty seed yield was 42%. We believe that the 1000-kernel weight does not always reflect the seed quality. The soil conditions under that tree were extremely unfavorable for a high quality crop. The following conditions contributed to an efficient harvest of Korean pine seeds: higher content of mobile phosphorus in the AU horizon (tree No.4), and favorable acid/alkaline conditions for brown soil formation (Cambisols). Brown soils have high catalase enzyme activity due to abundant plant residues in the AU horizon and strong content of organic carbon, which indicates high biological activity in their surface horizons. Studying changes in optical parameters of soils within the phytogenic fields of model trees allowed

to establish the mutual correlation between the organic carbon content and the integral reflection of soils (R). This will allow us to use the indicator P to indicate the state of soil fertility in forest ecosystems in further research. Data showed that seed quality depends on favorable growth conditions and the location of the tree.

Keywords: Korean pine, cone seeds, viability, seeds, empty seeds, brown soils (Cambisols), humus, catalase activity of soils, fertility, soil conditions.

Введение

Анализ современного состояния лесной селекции и семеноводства в Российской Федерации показал (Царёв и др. 2021), что в стране происходит регресс государственного лесного генетико- селекционного комплекса (ЕГСК). При сравнении развития лесного ЕГСК в России с его состоянием в зарубежных странах (Канада, Норвегия, Швеция, Финляндия) за последние 25 лет было выявлено значительное отставание нашей страны по многим показателям. Например, интенсивность отбора плюсовых деревьев в странах Северной Европы выше в 20–60 раз, чем в России. Сокращение объектов ЕГСК наблюдалось на протяжении 20 лет и в Приморском крае (Орехова 2012; Орехова 2022).

Верхнеуссурийский биогеоценотический стационар (ВУС), расположенный в Чугуевском районе Приморского края, является научной и экспериментальной базой ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Он находится на западном склоне северной части Южного Сихотэ-Алиня в пределах высот от 440 до 1108 м над уровнем моря. На территории стационара еще сохранились высокопродуктивные кедрово-широколиственные леса, в которых участие сосны корейской (*Pinus koraiensis* Siebold et Zuss.) в отдельных насаждениях достигает 7–8 единиц. В целях сохранения генофонда сосны корейской (в виде выделения новых объектов ЕГСК) на территории стационара проводится работа по отбору плюсовых насаждений и кандидатов в плюсовые деревья этого ценного вида. В Приморье пока отсутствуют зарегистрированные плюсовые деревья, отобранные по признаку интенсивности плодоношения. Рекомендации по отбору деревьев на орехопродуктивность написаны в 1980-х гг. прошлого столетия (Титоренко и др. 1988; Сенчукова, Емолкина 1973). Экспериментальные работы по учету плодоношения вели в то время на промышленных лесосеках. В настоящее время рубки сосны корейской запрещены. Найти по рекомендуемым ранее признакам урожайные деревья в нарушенных насаждениях сосны корейской сегодня очень сложно. Такие насаждения и отдельные деревья сохранились только на особо охраняемых природных территориях, в заповедниках и орехо-промысловой зоне на севере края. В настоящее время требуют корректировки старые рекомендации по отбору высокопродуктивных деревьев в сохранившихся после рубок насаждениях сосны корейской. Новые рекомендации, как правило, должны разрабатываться на основе многолетних наблюдений за урожайностью деревьев, качеством формирующихся семян и оценкой почвенных условий их произрастания. Многолетние наблюдения за урожайностью сосны сибирской были проведены в различных почвенных условиях ее произрастания, а результаты рекомендованы для практического применения (Рекомендации... 2000). Подобных исследований для сосны корейской в регионе ранее не проводили.

В 2014 году на территории ВУС наблюдался обильный урожай шишек сосны корейской. Нами были отобраны кандидаты в плюсовые деревья по признаку орехопродуктивности. При анализе их урожая было установлено, что не все деревья имели высокое качество семян (Орехова 2022).

Цель настоящей работы – определить зависимость качества сформировавшихся семян сосны корейской от почвенных условий произрастания деревьев с целью отбора наиболее продуктивных плюсовых деревьев.

Материалы и методы исследования

Для анализа почвенных условий произрастания было выбрано три кандидата в плюсовые деревья сосны корейской с разными характеристиками семян (деревья №№ 3, 4, 7). При отборе деревьев по орехопродуктивности применяли временные рекомендации, составленные Г. В. Сенчуковой с Т. Ф. Емолкиной и Д. А. Титоренко с соавторами (Сенчукова, Емолкина 1973; Титоренко и др. 1988).

Во время обильного урожая в 2014 г. под модельными деревьями было собрано по 10 шишек. Морфологическое описание деревьев и характеристика урожая приведены по общепринятым в лесоводстве и семеноводстве методам (Справочник... 1978). Количественный учет урожайности деревьев вели по шкале Н. В. Кречетовой и Г. В. Сенчуковой (Указания ... 2000). Возраст деревьев устанавливали по таблицам (Справочник... 1990). Определены форма, размеры шишек, масса 1000 семян и их качество. Жизнеспособность семян установлена путем окрашивания зародыша семени с помощью раствора трифенилтетразола (ТФТ-тест) (Международные... 1984).

Описание местоположения деревьев и некоторые сведения по агрохимической характеристике их фитогенных полей приведены нами в ранее опубликованной работе (Пуртова и др. 2020).

Название почвы дано согласно Классификации и диагностике почв России (2004). Кислотность почв (рНв, рНс) исследовали потенциометрически с помощью комбинированного стеклянного электрода на рН метре HI 2215 HANNA (Аринушкина 1970).

Почвы под исследованными деревьями сильнокаменистые с укороченным профилем, расположены на склонах юго-западной экспозиции, высота над уровнем моря – до 700 м. По типу почвы отнесены к бурозёмам со следующим строением морфологического профиля: АО – АУ – ВМ–С. Морфологическое описание горизонтов АО, АУ и ВМ приведено в таблице 1. Внутри фитогенного поля деревьев почвенные образцы после снятия слоя подстилки отбирались по секторам в направлении: север, юг; по схеме: I – приствольная часть (30 см от ствола); II – средняя часть (середина проекции кроны); III – краевая часть (край проекции кроны).

Из-за обилия органических остатков в поверхностных горизонтах почв содержание органического вещества определяли по данным потери при прокаливании (ПП) в муфельной печи при температуре 550° С. Расчёт содержания органического углерода (Сорг) в горизонте АУ проводили по результатам потери при прокаливании с вводом коэффициента пересчёта (Rodeghiero et al. 2009). Общее содержание углерода (Собщ) в горизонте ВМ определяли по методу Тюрина (Аринушкина 1970). Катализную активность исследовали газометрическим методом по Галстяну (Звягинцев 1991). Содержание фосфора определяли по методу Гинзбург-Артамоновой (Агрохимические методы... 1998). Оптические свойства почв изучали на спектрофотометре СФ-18. Спектральное отражение (ρ) фиксировали в диапазоне видимого спектра от 420 до 740 нм, с шагом 20 нм. На основе полученных данных рассчитывали параметры интегрального отражения почв (R) (Михайлова, Орлов 1986; Михайлова, Пуртова 2005).

Биологическая повторность при анализах – десятикратная. Полученные данные обработаны статистически с помощью компьютерной программы Microsoft Office Excel и Статистика (версия 13.3, Stat Soft Inc., USA).

Табл. 1. Морфологическое описание основных генетических горизонтов бурозёмов.

Tab. 1. Morphological description of the main genetic horizons of brown soils (Cambisols).

№ дерева No. of the tree	Ориентация Orientation	Мощность горизонта АО, см Horizon thickness, cm	Мощность горизонта АУ, см Horizon thickness, cm	Окраска, гранулометрический состав, сложение, структура горизонта АУ Color, granulometric composition, soil composition, structure of horizon АУ	Окраска, гранулометрический состав, сложение, структура горизонта ВМ Color, granulometric composition, soil composition, structure of horizon ВМ
3	Северная Northern	3–10	7–11	Темно-бурый, влажный, рыхлый, легкосуглинистый, много корней, комковато-зернистая структура	С глубины от 10 до 20 см, цвет от светло до темно-серого, плотнее горизонта АУ, крупные корни. Много мелких камней, встречаются до 3-4 см в диаметре
	Южная Southern	5–10	7–8		
4	Северная Northern	5–16*	6–20*	Темно-бурый, влажный, рыхлый, легкосуглинистый, много корней, комковато-зернистая структура; на глубине 15см и ниже встречаются камни	С глубины от 9 до 16 см (36*) см, светло-бурый, много камней, уплотнен, встречаются крупные камни до 4 см в диаметре
	Южная Southern	3–8	5–8		
7	Северная Northern	3–5	1–4	От светло- до темно-бурого, плотный, свежий, среднесуглинистый, мелко-зернистой структуры, каменистый, встречаются крупные глыбы камней, камни обнаруживаются сразу под подстилкой	С глубины от 7 до 9 см, светло-бурый, увлажнен, сильно-каменистый, глыбы камней до 15 см в диаметре
	Южная Southern	2–3	4–5		

* Высокая мощность подстилки и гумусового горизонта в северной ориентации дерева 4 обусловлены наличием разложившегося валежа в месте отбора образцов (High thickness of litter and humus horizon in the northern tree no.4 exposure is caused by decomposed dead wood at the sampling site).

Результаты и обсуждение

Деревья, у которых изучены почвенные условия произрастания, находились в генеративной стадии развития и имели возраст свыше 200 лет. Установлено, что деревья с чешуйчатым строением коры быстрее растут в высоту, формируют компактную яйцевидную форму кроны с тонкими ветвями. Напротив, «плитчатокорые» деревья имеют мощно развитую обратнояйцевидную крону и отличаются повышенным семеношением (Комарова и др. 2010). Исследованные деревья № 3 и № 7 имели трещиноватую плитчатую кору и симметричные кроны овальной и шаровидной формы (табл. 2). Причем дерево № 3, возраст которого 240 лет, с самым

Табл. 2. Характеристика модельных деревьев сосны корейской на Верхнеуссурийском стационаре.

Tab. 2. Characteristics of model Korean pine trees at the Verkhneussuriyskiy Forest Station (VFS).

№ дерева Tree No.	Возраст, лет Age, years	Форма кроны Crown shape	Диаметр кроны, м Crown diameter, m	Протяженность кроны, м (в % от длины ствола) Crown length, m/% of trunk length
3	240	Шаровидная симметричная	12.06	9.72 / 40.16
4	210	Овальная симметричная	5.27	12.02 / 57.23
7	200	Овальная симметричная	11.52	11.01 / 51.15

большим диаметром шаровидной кроны, однако с наименьшей её протяженностью. Напротив, дерево № 4 имело большую протяженность кроны, которая составляла более половины ствола. При этом каждое дерево сформировало хороший урожай, который был оценен в 4 балла (Орехова 2022).

У возрастного дерева №3 были и маленькие по размеру шишки (табл. 3). Это подтверждает сделанные ранее наблюдения о том, что у сосны корейской с увеличением возраста дерева шишки становятся мельче (Кречетова, Штейникова 1963). На ВУС самые крупные шишки (до 22 см в длину) формируются на молодых деревьях сосны корейской (Орехова 2005; Комарова и др. 2010). Показатели размеров шишек у всех деревьев имели небольшой коэффициент вариации. При этом у шишек с пустыми семенами чешуи были прямые (табл. 3), а для других деревьев характерна загнутая форма чешуй.

Табл. 3. Форма чешуй и размер шишек у деревьев сосны корейской на Верхнеуссурийском стационаре.

Tab. 3. Scale shape and Korean pine cone size at the VFS.

№ дерева Tree No.	Форма шишки и чешуй Shape of cones and scales	Длина шишки, см Cone length, cm	V, %	Ширина шишки, см Cone width, cm	V, %
3	Конусовидная, загнутые	10.90* ± 0.65**	5.96	6.00 ± 0.35	5.83
4	Цилиндрическая или Конусовидная, загнутые	15.75 ± 0.55	4.49	8.40 ± 0.42	5.00
7	Цилиндрическая или Конусовидная, прямые	13.10 ± 0.42	3.21	7.14 ± 0.21	2.94

*Средняя арифметическая величина (arithmetic mean); ** среднее квадратичное отклонение (standard deviation); V – коэффициент вариации (V is coefficient of variation).

У дерева № 4 показатель веса 1000 семян был самым высоким, а у дерева № 3 с самыми маленькими шишками были и мелкие семена, вес 1000 семян был в 2 раза меньше, чем у других деревьев (табл. 3). Тем не менее эти семена характеризовались высокой жизнеспособностью.

Дерево номер № 7 имело достаточно большую массу 1000 семян и самое большое число семян в шишке. Однако при анализе качества семян выяснилось, что жизнеспособными оказались менее половины (табл. 4). В верхней части таких шишек располагались ряды пустых семян. Коэффициент вариации количества семян в шишке варьировал от 7 до 17%, при этом другие показатели имели меньшую вариабельность.

Табл. 4. Характеристика семян сосны корейской на Верхнеуссурийском лесном стационаре.
Tab. 4. Characteristics of Korean pine seeds at the VFS.

№ дерева Tree No.	Масса 1000 семян, г 1000-kernel weight, g	V, %	Количество семян в шишке, шт. No. of seeds in a cone, pcs	V, %	Количество жизнеспособных семян, % No. of viable seeds, %	V, %
3	220.25* ± 2.78**	1.26**	111.00* ± 19.20**	17.30	92.15* ± 3.73**	4.05
4	556.00 ± 53.71	9.66	148.00 ± 16.69	11.28	94.12 ± 2.17	2.31
7	530.60 ± 22.70	4.28	169.40 ± 13.18	7.78	58.52 ± 3.13	5.35

*Средняя арифметическая величина / arithmetic mean; ** среднее квадратичное отклонение / standart deviation; V – коэффициент вариации / V is coefficient of variation.

Пустосемянность, как правило, зависит от множества факторов, которые подразделяют на две категории: внешние и внутренние. Установлено, что нарушения в эмбриональном процессе у хвойных деревьев могут произойти на любом этапе репродуктивного цикла (Третьякова 1990). У представителей рода *Pinus* L. процесс мегаспорогенеза и развития женского гаметофита происходит только после опыления семяпочек первого года развития. В семяпочках, в которых прорастание пыльцы не идет, женский гаметофит не развивается, и семяпочки деградируют (Третьякова 1990). К нарушению половой репродукции и развитию стерильности приводит не только отсутствие опыления семяпочек, но и опыление их нежизнеспособной пыльцой.

Развитие стерильности пыльцы обусловлено, как правило, засушливой погодой в период заложения флоральных меристем, продолжительными теплыми днями осенью и оттепелями в зимний период, заморозками в период прохождения в меристемах мейоза и дождливой погодой во время лета. (Noskova et al. 2009). Кроме того, установлено, что встречаются отдельные деревья, которые продуцируют стерильную пыльцу или имеют нарушения в процессе мегаспорогенеза, в результате которого женский гаметофит не развивается (Третьякова 1990). Деградиционные процессы часто происходят и в семяпочках второго года развития. При напряженности ростовых и физиологических процессов в мегагаметофите, воздействие неблагоприятных факторов среды могут также привести к ослаблению женского гаметофита и развитию пустых семян (Третьякова, Минеев 2021).

Полагаем, что в нашем лесном фитоценозе можно исключить отрицательное влияние метеорологических факторов на образование значительного количества пустых семян в шишках дерева № 7. Расположенные рядом деревья № 3 и № 4, напротив, имели очень высокую жизнеспособность семян и наименьшую пусто-семянность (табл. 4). Климатический фактор в данном случае не был решающим при формировании семян. Однако следует обратить особое внимание на то, что почвенные условия для формирования полноценного урожая под деревом № 7

были крайне неблагоприятны из-за очень небольшого слоя подстилки и гумусового горизонта (табл. 1). Если около деревьев № 3 и № 4 слой подстилки достигал от 6 до 16 см, то у дерева 7 он составил только 2–5 см. Данный фактор и размеры гумусового горизонта почвы в этом случае могли стать решающими при формировании урожая. Напротив, максимальные размеры гумусового горизонта были характерны для почв под деревьями № 3 и № 4. Кроме того, в горизонте ВМ дерева № 7 обнаружены глыбы камней диаметром до 15 см, а само дерево произрастало на самом краю склона.

Пустосемянность может зависеть от нарушения поступления питательных веществ только в верхнюю часть уже сформировавшейся шишки, например, в засушливые периоды вегетации или в период тайфунов. Дерево № 7 растет на краю крутого склона, и в период ежегодных летних тайфунов его почвенные условия резко менялись. Вероятно, из почвы этого дерева во время летних тайфунов происходило вымывание питательных веществ, которых и не хватило для формирования полноценных семян. Об этом свидетельствуют и низкие показатели содержания гумуса, светлая окраска почвы, которые подтверждались высокими параметрами интегрального отражения (до 41.6%), а также высокая каменистость почв. Однако было установлено, что сосна корейская имеет хорошо развитую поверхностную корневую систему, которая позволяет произрастать этому виду на мелких и бедных почвах крутых склонов и скалистых гребнях до 750–800 м над ур. м. (Комарова и др. 2010). В переувлажненных местообитаниях с плохим дренажом корневая система значительно слабее.

В данном случае дерево не смогло полностью обеспечить формирование полноценного урожая из-за недостатка поступающих из почвы питательных веществ. Пустосемянность может быть обусловлена и генотипическими особенностями отдельных деревьев (Рекомендации... 2000). Этот показатель нами не рассматривался, поскольку не определены генотипы деревьев.

Физико-химические показатели почв внутри фитогенных полей северной и южной ориентации этих деревьев различались. Ранее нами проведен более подробный анализ свойств исследуемых почв, в зависимости от удаленности точек опробования от ствола дерева в различных секторах фитогенного поля ФП (Пуртова и др. 2020). В данной работе основное внимание уделено изучению физико-химических показателей почв в зависимости от их положения (север, юг) в пределах ФП (табл. 5). Как показали результаты проведенных исследований, рост деревьев сосны корейской на данной территории происходит в основном в условиях слабокислой и среднекислой реакции среды, судя по полученным данным рНв в горизонте АУ, в соответствии со шкалой оценки почв по степени кислотности, разработанной В. И. Ознобихиным и Э. П. Синельниковым (1985).

В горизонте ВМ отмечается снижение параметров рНв и рНс, и реакция среды изменяется от слабокислой до очень сильно кислой. Судя по показателям рНв в секторе северной ориентации в горизонте АУ отмечены более низкие показатели кислотности (от 5.53 до 6.16) по сравнению с южной (от 5.99 до 6.54). На наш взгляд, это обусловлено более интенсивными процессами минерализации органического вещества в южном секторе и замедлением этих процессов в северном. Значение рНс вниз по профилю бурозёмов в пределах ФП исследуемых деревьев изменялись неоднозначно. В пределах ФП дерева 3 (сосна корейская с подростом липы) реакция среды изменялась от слабокислой (горизонт АУ) до кислой (горизонт ВМ) в секторе северной ориентации, в южном направлении – от слабокислой до среднекислой. В пределах ФП дерева 4 (сосна корейская с подростом вишни) реакция

Табл. 5. Изменение физико-химических показателей почв в пределах ФП сосны корейской.
Tab. 5. Changes in physico-chemical parameters of brown soils within the phytogenic fields (PF) of Korean pine.

Горизонт Horizon	Ориентация внутри ФП / Orientation inside the PF								
	Северное / Northern			Южное / Southern					
	Показатели/ Parameters								
	pHв	pHс	Собщ, %	P2O5 мг/100 г почвы mg/100 g of soils	pHв	pHс	Собщ. %	P2O5 мг/100 г почвы mg/100 g of soils	
	Дерево № 3 (подрост липы) / Tree No. 3 (linden undergrowth)								
AY	6.16±0.31	5.90±0.29	26.10* ± 1.46	3.69 ± 0.18	6.54 ± 0.43	6.00 ± 0.30	24.9* ± 1.24	3.73 ± 0.20	
BM	6.54±0.33	4.62±0.23	4.16±0.21	2.70±0.13	5.68±0.28	5.68±0.28	6.59±0.33	3.25±0.16	
	Дерево № 4 (подрост вишни) / Tree No. 4 (cherry undergrowth)								
AY	5.92±0.30	5.21±0.26	24.70* ± 1.23	3.70 ± 0.10	5.99 ± 0.31	5.31 ± 0.28	27.0* ± 1.35	4.21 ± 0.21	
BM	5.94±0.29	4.88±0.24	6.10±0.30	3.12 ± 0.16	5.38±0.27	4.31 ± 0.22	6.27±0.31	3.15±0.16	
	Дерево № 7 (подрост пихты) / Tree No. 7 (fir undergrowth)								
AY	5.53±0.27	4.44±0.22	22.4* ± 1.12	3.43 ± 0.17	6.16 ± 0.41	4.98 ± 0.25	18.7* ± 0.95	2.86 ± 0.14	
BM	4.75±0.24	3.50±0.18	4.80±0.30	2.15 ± 0.10	4.98 ± 0.26	3.79 ± 0.19	6.30 ± 0.31	2.05 ± 0.10	

- Содержание органического углерода/ organic carbon content.

среды варьировала от среднекислой до кислой в северном секторе и от среднекислой до сильнокислой в южном. Более низкие параметры рНс отмечены в горизонтах АУ и ВМ в пределах ФП дерева № 7 (сосна корейская с подростом пихты). В секторе северной ориентации (при переходе от горизонта АУ в ВМ) реакция среды, судя по рНс изменялась от сильно кислой до кислой, тогда как в южном секторе от кислой до очень сильно кислой. Более высокие показатели рН в пределах ФП сосны корейской (деревья № 3 и № 4) связаны с подщелачиванием почв из-за привноса зольных элементов с опадом широколиственных пород деревьев, произрастающих в непосредственной близости с сосной корейской. Снижение рНв и рНс в пределах ФП сосны корейской (дерево № 7) обусловлено, на наш взгляд, большим поступлением опада хвойных деревьев.

Поступление органического вещества с опадом и подстилкой в значительной мере способствовало формированию богатого органическим веществом горизонта АУ в пределах ФП сосны корейской.

Показатели Сорг в горизонте АУ изменялись от 18.7% до 26.1%. Более высокие показатели Сорг в горизонте АУ свойственны ФП дерева № 4 (27.0%) в секторе южной ориентации и дерева № 3 в секторе северной ориентации (26.1%). Полученные данные подтверждались более низкими параметрами интегрального отражения почв (21.7 и 19.9%). В горизонте ВМ содержание Собщ снижалось до 6.27% и возрастали параметры R до 27.4% (дерево № 4). Снижение Собщ до 4.16% сопровождалось возрастанием R до 38.5% (дерево № 3).

В пределах ФП сосны корейской (дерево № 7) с подростом пихты из-за поступления более трудно разлагаемого опада количество Сорг несколько сокращалось и составило в горизонте АУ сектора северной ориентации 22.4%, в южном направлении 18.7%. Уменьшение Сорг в горизонте АУ южного сектора привело к возрастанию R с 22.1% до 26.3% (табл. 6). В почвенном горизонте ВМ количество Собщ в северном секторе составило 4.80%, интегральное отражение повышалось до 41.6%, в южном секторе из-за большего содержания Собщ до 6.30% наблюдалось снижение параметров R до 37.5%. Прослеживался явно обратный характер взаимосвязи между содержанием органического углерода и интегральным отражением почв. Коэффициент корреляции для пары Сорг – R для горизонта АУ в северном

Табл. 6. Изменение показателей интегрального отражения в буроземах в пределах ФП сосны корейской.

Tab. 6. Changes in integral reflection values of brown soils within the phytogenic fields (PF) of Korean pine.

Горизонт Horizon	Ориентация внутри ФП Orientation inside the PF	
	Северное / Northern	Южное / Southern
	R, %	
Дерево № 3 (подрост липы) / Tree No.3 (linden undergrowth)/		
АУ	19.9 ± 0.04	22.3 ± 0.02
ВМ	38.5 ± 0.11	30.6 ± 1.06
Дерево № 4 (подрост вишни) / Tree No.4 (cherry undergrowth)		
АУ	21.7 ± 0.22	21.7 ± 0.88
ВМ	31.6 ± 3.30	27.4 ± 0.83
Дерево № 7 тоже (подрост пихты) / Tree No.7 (fir undergrowth)		
АУ	22.1 ± 1.06	26.3 ± 0.22
ВМ	41.6 ± 1.86	37.5 ± 0.59

направлении в пределах ФП исследуемых деревьев составил – 0.88, в южном направлении – 0.99.

Следует отметить равные значения параметров R (21.7%) по секторам в горизонте АУ сосны корейской с подростом вишни (дерево № 4). Это, на наш взгляд, связано с высоким содержанием Сорг и складывающимися благоприятными кислотнo-щелочными условиями формирования почв, что подтверждается данными по урожайности шишек и отличным качеством семян. Следует обратить пристальное внимание на более высокие показатели содержания подвижного фосфора в горизонте АУ сосны корейской (дерево № 4) (табл. 5), что стало одним из положительных факторов формирования высококачественных семян.

Полученные показатели тесной взаимосвязи между параметрами Сорг – R и Собщ – R позволят в дальнейшем использовать параметры R для индикации состояния плодородия почв в лесных экосистемах.

Одним из важнейших биологических показателей плодородия почв является её ферментативная активность. Ферменты образуются живыми организмами и служат биологическими катализаторами белковой природы, определяя направленность и интенсивность протекания биохимических процессов в почве (Karasca et al. 2010). Об увеличении микробиологической активности в почве свидетельствует усиление ферментативной активности. Ферментативная активность отражает функциональное состояние почвенной микрофлоры и доступность элементов питания (Yang et al. 2008). В нашей работе основное внимание уделено ферменту каталазе (из класса оксиредуктаз), играющей важную роль в биогенезе органического вещества почвы. Проведенными исследованиями установлено, что из-за обилия растительных остатков в горизонте АУ и высокого содержания Сорг, бурозёмы имеют высокую обогащенность каталазой (Ка). В почвенном горизонте ВМ зафиксировано резкое снижение уровня обогащенности каталазой (табл. 7). Это связано с уменьшением содержания Собщ в горизонте ВМ. Установлены изменения параметров Ка в южном и северном направлении ФП сосны корейской. В пределах ФП сосны корейской у дерева № 4 обогащенность почвы каталазой изменялась от средней (горизонт АУ) до бедной в ВМ, тогда как в пределах ФП дерева № 7 от богатой (горизонт АУ) до средней (горизонт ВМ).

Табл. 7. Каталазная активность в бурозёмах в пределах ФП сосны корейской.

Tab. 7. Catalase activity in brown soils (Cambisols) within the phytogenic fields (PF) of Korean pine.

Горизонт Horizon	Ориентация внутри ФП / Orientation inside the PF	
	Северное / Northern	Южное / Southern
	Каталазная активность, O ₂ /см ³ /1 г почвы Catalase activity O ₂ /cm ³ / 1g soil	
Дерево № 3 (подрост липы) / Tree No. 3 (linden undergrowth)		
АУ	11.8 ± 0.35	11.5 ± 0.30
ВМ	1.7 ± 0.09	2.2 ± 0.11
Дерево № 4 (подрост вишни) / Tree No. 4 (cherry undergrowth)		
АУ	10.4 ± 0.16	9.6 ± 0.78
ВМ	2.5 ± 0.12	2.2 ± 0.11
Дерево № 7 тоже (подрост пихты) / Tree No. 7 (fir undergrowth)		
АУ	17.3 ± 0.87	13.1 ± 0.83
ВМ	1.7 ± 0.26	7.2 ± 0.53

Связано это, на наш взгляд, с различиями, как в содержании органического вещества, так и процессами её трансформации микрофлорой. Установлена тесная связь между показателями содержания органического углерода и каталазной активностью. Коэффициент корреляции для пары Сорг-Ка составил 0.86.

Таким образом, складывающиеся различия в физико-химических показателях почв и её ферментативной активности во многом обуславливали доступность элементов питания растениям, что в значительной мере и повлияло на продуктивность деревьев и качество урожая.

Выводы

1. Форма кроны, строение коры и качество семян у сосны корейской на Верхнеуссурийском стационаре существенно зависит от возраста дерева и почвенных условий её произрастания.

2. Показатель массы 1000 семян не всегда может отражать их качество. Почвенные условия под деревом № 7 были крайне неблагоприятны для формирования полноценного урожая в связи с низкой мощностью гумусового горизонта и расположения дерева на краю склона.

3. Высокие показатели массы и жизнеспособности семян у деревьев № 3 и № 4 связаны с благоприятными почвенными условиями их произрастания: большой мощностью горизонта АУ, богатого органическим веществом, значительной ферментативной активностью почв, более высокими показателями рН и содержанием подвижного фосфора в горизонте АУ.

4. Высокие показатели Сорг в горизонте АУ подтверждены низкими значениями параметров интегрального отражения почв. В почвенном горизонте ВМ содержание Собщ снижалось, при этом возрастали параметры R. Тесная взаимосвязь между параметрами Сорг – R и Собщ – R позволяет в дальнейшем использовать значения R для индикации состояния плодородия почв в лесных экосистемах.

5. Бурозёмы содержат большое количество каталазы, что свидетельствует об их высокой биологической активности. Различия в физико-химических показателях почв и её ферментативной активности во многом способствовали доступности элементов питания сосны корейской и повлияли на качество урожая.

Таким образом, при разработке рекомендаций по отбору плюсовых деревьев сосны корейской по интенсивности плодоношения следует учитывать расположение деревьев на местности и показатели почвенных условий их произрастания. Из кандидатов в плюсовые деревья следует исключать особи, растущие на самом краю склонов. Наличие бедного почвенного горизонта, образующегося в результате вымывания во время обильных осадков значительного количества питательных веществ из почвы, не позволяет деревьям сформировать полноценный урожай, поскольку их шишки, как правило, содержат много пустых семян.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации для ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, темы № 121031000134-6) и № 121031000144-5).

Литература (References)

Аринушкина Е. В. 1970. Руководство по химическому анализу почв. – М.: Изд-во МГУ. 487 с. (Arinushkina Ye. V. 1970. [Manual for chemical analysis of soils]. Moscow: MGU, 487 pp. [In Russian].)

- Звягинцев Д. Г.** (ред.) 1991. Методы почвенной микробиологии и биохимии. – М.: МГУ. 304 с. (**Zvaygintsev D. G.** 1991. [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Moscow: MGU, 304 pp. [In Russian].)
- Классификация и диагностика почв России.* 2004. – М.: Изд-во Ойкумена. 341 с. (*Classification and diagnostics of Russian soils*). Moscow: Ojkumena, 341 pp. [In Russian].)
- Комарова Т. А., Ухваткина О. Н., Трофимова А. Д.** 2010. Онтоморфогенез сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня // *Бюлл. Ботанич. сада-института ДВО РАН*. 2010. Вып. 5. С. 81–92. (**Комарова Т. А., Ukhvatkina O. N., Trofimova A. D.** 2010. [Ontomorphogenesis of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in the middle mountain zone of Sikhote-Alin]. *Byulleten Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN* 5: 81–92. [In Russian].) <http://botsad.ru/menu/activity/izdaniya-bsi-dvo-ran/byulleten-bsi-dvo-ran/arhiv-nomerov/2010-vyp-5/>
- Кречетова Н. В., Штейникова В. И.** 1963. Плодоношение кедр корейского. – Хабаровск: ДальНИИЛХ. 60 с. (**Krechetova N. V., Shteinikova V. I.** 1963. [Fructification of Korean pine]. Khabarovsk: Dal'NIILKH, 60 pp. [In Russian].)
- Международные правила анализа семян.* 1984. – М.: Колос. 310 с. ([*International rules for seed testing*]. 1984. Moscow: Kolos, 310 pp. [In Russian].)
- Михайлова Н. А., Орлов Д. С.** 1986. Оптические свойства почв и почвенных компонентов. – М.: Наука. 118 с. (**Mikhailova N. A., Orlov D. S.** 1986. [The optical property of the soil and soils ingredients]. Moscow: Nauka, 118pp. [In Russian].)
- Михайлова Н. А., Пуртова Л. Н.** 2005. Оптико-энергетические методы в экологии почв. – Владивосток: Дальнаука. 81 с. (**Mikhailova N. A., Purtova L. N.** 2005. [The optico-energetic methods of soils ecology]. Vladivostok: Dalnauka, 81 pp. [In Russian].)
- Оздобихин В. И., Синельников Э. П.** 1985. Характеристика основных свойств почв Приморья и пути их рационального использования. – Уссурийск: Изд-во Приморского сельскохозяйственного института. 72 с. (**Oznobikhin V. I., Sinel'nikov E. P.** 1985. [The basic nature of soils characteristics in Primorsky Krai and ways for their rational use]. Ussuryusk: PSI, 72 pp. [In Russian].)
- Орехова Т. П.** 2005. Семена дальневосточных деревянистых растений (морфология, анатомия, биохимия и хранение). – Владивосток: Дальнаука. 161 с. (**Orekhova T. P.** [The Korean pine seeds (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) (biological characteristics, biochemical content, recommendation for harvesting and long-time storage)]. Vladivostok: Dalnauka, 161 pp. [In Russian].)
- Орехова Т. П.** 2012. Проблема охраны генофонда сосны корейской (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) в Приморском крае и пути ее решения // *Хвойные бореальной зоны*. Т. 30. № 3/4. С. 298–302. (**Orekhova T. P.** 2012. [The problem of the Korean pine (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) gene pool conservation in Primorsky Krai and ways to resolve it]. *Conifers of the Boreal Area* 30(3/4): 298–302. [In Russian].)
- Орехова Т. П.** 2022. Характеристика деревьев и качества семян сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) на Верхнеуссурийском лесном стационаре // *Вестник ДВО РАН*. 2022. № 5. С. 60–74. (**Orekhova T. P.** 2022. [The characteristics of the trees and seed viability of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) at Verkhneussuriysky Forest Station]. *Vestnik of the FEB RAS* 5: 60–74. [In Russian].) http://dx.doi.org/10.37102/0869-7698_2022_225_05_5.
- Пуртова Л. Н., Орехова Т. П., Киселева И. В.** 2020. Физико-химические показатели и каталитическая активность почв в пределах фитогенных полей плюсовых деревьев (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) на Верхнеуссурийском лесном стационаре // *Вопросы лесной науки*. Т. 3. № 2. С. 1–14. (**Purtova L. N., Orekhova T. P., Kiseleva I. V.** 2020. [The physico-chemical parameters and catalase activity of the soil in the range of phytogenic fields of Korean pine plus trees at Verkhneussuriysky forest station]. *Voprosy Lesnoy Nauki* 3(2): 1–14. [In Russian].) <https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-2-2-15>.
- Рекомендации по отбору и оценке плюсовых деревьев кедр сибирского на семенную продуктивность.* 2000. – М.: ВНИИЦлесресурс. 36 с. [*Recommendation on selection of Korean pine plus trees and estimating seed productivity*]. 2000. Moscow: VNIITSlesresurs, 36 pp. [In Russian].)

- Сенчукова Г. В., Емолкина Т. Ф.** 1973. Временные рекомендации по отбору плюсовых деревьев и закладке семенных плантаций кедра корейского, сосны обыкновенной и лиственницы даурской. – М.: ЦБНТИ. 36 с (**Senchukova G. V., Emolkina T. F.** 1973. [Temporary recommendations for selected plus trees and creating seed plantations of Korean pine, common pine, Dahurian larch]. Moscow: TSBNTI, 36 pp. [In Russian].)
- Справочник по лесосеменному делу.* 1978. – М.: Лесная промышленность. 334 с. ([*Handbook of forest seed business*]. 1978. Moscow: Lesnaya promyshlennost, 334 pp. [In Russian].)
- Справочник для таксации лесов Дальнего Востока.* 1990. – Хабаровск: ДальНИИЛХ. 113 с. ([*Handbook for taxation of forests of the Far East*]. Khabarovsk: Dal'NIILKH, 113 pp. [In Russian].)
- Титоренко Д. А., Разумов П. Н., Ершов А. А.** 1988. Рекомендации по отбору плюсовых деревьев, селекционной инвентаризации лесов, закладке и формированию ЛСП и ПЛСУ ели аянской, кедра корейского и лиственницы даурской в Хабаровском и Приморском крае. – Хабаровск: ДальНИИЛХ, 16 с. (**Titorenko D. A., Rasumov P. N., Ershov A. A.** 1988. [Recommendations for selecting plus trees, forest selection inventory, creating FSP and CFSP of Jeddo spruce, Korean pine and Dahurian larch in Khabarovsk and Primorsky Krai]. Khabarovsk: Dal'NIILH, 16pp. [In Russian].)
- Третьякова И. Н.** 1990. Эмбриология хвойных (Физиологические аспекты). – Новосибирск: Наука. 157 с. (**Tret'yakova I. N.** 1990. [Coniferous embryology (physiological aspects)]. Novosibirsk: Nauka, 157 pp. [In Russian].)
- Третьякова И. Н., Минеев В. В.** 2021. Репродуктивный потенциал хвойных, соматический эмбриогенез и апомиксис // Онтогенез. Т. 52. № 2. С. 94–107. [In Russian]. Ahttps://doi.org/10.31857/S0475145021020087. (**Tretyakova I. N., Mineev V. V.** 2021. The Reproductive potential of conifers, somatic embryogenesis and apomixes. *Russian Journal of Developmental Biology* 52: 75–86. https://doi.org/10.1134/S1062360421020089
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации.* 2000. – М.: ВНИИЦ Лесресурс. С. 122–123. [*Guidelines for forest seed production in the Russian Federation*]. 2000. Moscow: VNIIS lesresurs, pp. 122–123. [In Russian].)
- Царёв А. П., Лаур Н. В., Царёв В. А., Царёва Р. П.** 2021. Современное состояние лесной селекции в Российской Федерации: тренд последних десятилетий // Известия высших учебных заведений. *Лесной журнал.* № 6. С. 38–55. (**Tsarev A. P., Laur N. V., Tsarev V. A., Tsareva R. P.** 2021. [The current state of forest breeding in the Russian Federation: the trend of recent decades. *Russian Forestry Journal* 6: 38–55. [In Russian].) https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-6-38-55.
- Karaca A., Cetin S. C., Tyrgay O. C., Kizilkaya R.** 2010. Soil enzymes as indication of soil quality. In: Shukla G., Varma A. (Eds). *Soil Enzymology. Soil Biology*, vol 22. Berlin, Heidelberg: Springer, 119–148 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14225-3_7
- Noskova N. E., Tretyakova I. N., Muratova E. N.** 2009. Microsporogenesis and pollen formation of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) under moder climatic conditions of Siberia. *Biology Bulletin* 36(3): 317–322. https://doi.org/10.1134/S1062359009030133
- Rodeghiero M., Heinemeyer A., Schrumpt M., Bellamy P.** 2009. Determination of soil carbon stocks and changes. In: *Soil Carbon Dynamics an integral Methodology*. Oxford: Cambridge University Press, pp. 49–75. http://hdl.handle.net/10449/18924
- Yang L., Li T., Li F., Lemcoff J. H., Cohen S.** 2008. Fertilization regulates soil enzymatic activity and fertility dynamics in a cucumber field. *Scientia Horticulturae* 116(1): 21–26. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.11.001

УДК 631.4

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2023_3_6

<https://elibrary.ru/yfqikm>

Вклад Николая Максимовича Костенкова (9.10.1938–15.11.2017) в развитие почвоведения на Дальнем Востоке России

Елена Анатольевна Жарикова[✉], Ольга Михайловна Голодная

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, 690022, Российская Федерация*

[✉] *Автор-корреспондент, e-mail: ejarikova@mail.ru*

Получена 26 мая 2023 г.; принята к публикации 10 июля 2023 г.

Аннотация. Николай Максимович Костенков, признанный специалист в области физико-химии и экологии почв, много лет руководил отделом почвоведения Биолого-почвенного института ДВО РАН (ныне ФНЦ Биоразнообразия). В статье кратко изложена его творческая биография и проанализировано научное наследие. Наиболее значимы для науки и развития дальневосточного региона следующие открытия и достижения Н. М. Костенкова: выявление особенностей протекания окислительно-восстановительных процессов в почвах юга Дальнего Востока, характеристика почвенного покрова и пахотного фонда региона, разработка приемов рекультивации и биоремедиации нарушенных почв, картирование почв региона, разработка принципов учета и охраны земельных ресурсов.

Ключевые слова: состав почвенного покрова, окислительно-восстановительные режимы, рекультивация, физико-химические свойства почв, плодородие почв.

Contribution of Nikolai Maksimovich Kostenkov (9.10.1938–15.11.2017) to soil science development in the Russian Far East

Elena A. Zharikova[✉], Olga M. Golodnaya

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Biodiversity, Far Eastern
Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation*

[✉] *Corresponding author; e-mail: ejarikova@mail.ru*

Received 26 May 2023; accepted 10 July 2023

Abstract. N. M. Kostenkov, a recognized specialist in the field of physical chemistry and ecology of soils, headed the department of soil science at the Institute of Biology and Soil Science of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (now the Federal Scientific Center of Biodiversity) for many years. The article considers his creative biography and analyzes his scientific works and achievements. N. M. Kostenkov revealed the features of redox processes in the soils of the southern Russian Far East, characterized the soil cover and arable land reserves of the region, developed methods for reclamation and bioremediation of disturbed soils, identified the distribution features and properties of soils, developed principals for recording and protection of land resources.

Keywords: composition of soil cover, redox regimes, reclamation, physicochemical properties of soils, soil fertility.

Введение

Доктор биологических наук, профессор Николай Максимович Костенков, специалист в области почвоведения, экологии и физико-химии почв, учета и охраны земельных ресурсов полвека (полстолетия) своей жизни провел в стенах ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (ранее Биолого-почвенный институт), прошел путь от аспиранта до заведующего отделом Почвоведения (рис. 1). За это время он внёс существенный вклад в почвенную науку не только на региональном, но и всероссийском уровне, продолжая исследования до своего последнего дня (15.11.2017). В данной статье, приуроченной ко дню рождения проф. Н. М. Костенкова, представлен обзор его исследований, основных достижений и их значения для развития почвоведения.

Путь в науку

Родился Николай Максимович 9 октября 1938 года в с. Вьюково Мглинского (ныне Суражского) района Брянской области. Семья часто меняла место жительства, поскольку ее глава, Костенков Максим Михайлович, был кадровым военным, а мать, Анна Иосифовна – домохозяйкой. С 1940 по 1941 гг. проживал в военном городке под г. Белостоком (Польша) по месту службы отца, с 1941 по 1944 гг. находился на оккупированной немецкими захватчиками территории в г. Бобруйске.

После войны семья переехала в г. Минусинск Красноярского края. В 1953 г. в Корею погиб отец, прошедший всю Великую Отечественную войну. В 1956 г. Николай окончил среднюю школу, но поступить в медицинский институт ему не удалось, и, поработав два года автослесарем, лаборантом, формовщиком-литейщиком, в 1958 г. он стал студентом биолого-почвенного факультета Томского государственного университета им. В. В. Куйбышева (рис. 1). Ему повезло слушать лекции и общаться с известными исследователями Сибири, учеными-почвоведом Иваном Семеновичем Сметаниным, Степаном Александровичем Коляго, Тамарой Порфирьевной Славниной, Николаем Федоровичем Тюменцевым, Михаилом Гавриловичем Танзыбаевым, Лидией Макаровной Бурлаковой. Производственную практику в 1960–1962 гг. молодой студент проходил на Камчатке в составе экспедиции Почвенного института им. В. В. Докучаева АН СССР под руководством выдающегося почвоведом Ильи Андреевича Соколова, а начальниками маршрутных групп были будущие корифеи почвоведения Виктор Оганесович Таргульян и Валентин Дмитриевич Тонконогов. Это время оставило незабываемые воспоминания о девственной самобытной природе, красочных многослойных разрезах экзотических вулканических почв. Тесное взаимодействие с незаурядными специалистами во многом способствовало формированию у молодого Николая Костенкова научного интереса к почвам. Впоследствии он сам неоднократно организовывал полевые экспедиции в труднодоступных и малоисследованных районах Дальнего Востока – на Камчатке, Сахалине, Курильских островах, в Хабаровском, Приморском краях и в Амурской области.



Рис. 1. Н. М. Костенков на полевой практике в Томском государственном университете им. В. В. Куйбышева среди однокурсниц, 1962 г. и в своей лаборатории в ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2016 г.

Fig. 1. N. M. Kostenkov in 1962 during graduation field practice in the Tomsk State University among classmates, and in his laboratory in the FSC of Biodiversity Center FEB RAS in 2016.

После завершения учебы в 1963 г. молодые супруги-почвоведы Николай Максимович и Ангелина Флегонтовна переехали во Владивосток. Глава семьи был направлен в Приморскую землеустроительную экспедицию Республиканского государственного проектного института (Росгипрозем). Работа в качестве инженера-почвоведа, а затем и начальника отряда, позволила ему детально познакомиться с различными районами края и особенностями географии местных почв. Это был период научных дискуссий об особенностях почвообразования и классификации почв юга Дальнего Востока. Регулярное общение с такими знатоками края, как Григорий Иванович Иванов, Николай Александрович Крейда, Андрей Терентьевич Терентьев и другими активными участниками обсуждений, укрепили решение Н. М. Костенкова заняться научной деятельностью, которая в то время была весьма востребована в регионе и развивалась не менее интенсивно, чем производительные силы Дальнего Востока и Сибири.

В ноябре 1967 г. Николай Максимович поступил в аспирантуру Биолого-почвенного института Дальневосточного филиала СО АН СССР (ныне ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) по специальности «мелиорация и орошаемое земледелие» и начал свои первые исследования изменений свойств почв рисовых полей в условиях орошения. Официальным научным руководителем стал выдающийся дальневосточный исследователь Г. И. Иванов, однако и академик ВАСХНИЛ Борис Александрович Неунылов постоянно поддерживал аспиранта ценными советами и консультациями по методике исследований.

Исследования и достижения

Ещё будучи аспирантом Н. М. Костенков организовал стационарные полевые исследования динамики почвенных процессов в Приханковье на стационаре Сантаhezский (ныне Новосельский) и рисовых системах Жемчужная и Ханкайская. Самостоятельно выполнив огромный объем аналитических работ, ему удалось выявить основные особенности почв разной степени переувлажнения (Костенков 1967).

Было доказано, что специфика почвообразовательных процессов в почвах рисовых плантаций Приморского края обусловлена резкой сменой анаэробного периода полного затопления полей в течение вегетационного сезона аэробным периодом интенсивного просушивания их в осенне-весенние месяцы. Поэтому поверхностно-элювиально-глеевый процесс в этих почвах является ведущим. Было установлено, что одинаковая направленность и сходная напряженность почвенных процессов под слоем воды в генетически родственных или разнородных почвах приводят к конвергенции химических и физико-химических свойств. В профиле почв тяжелого гранулометрического состава было отмечено перераспределение элементов с переменной валентностью (железо и марганец), обеднение ими верхней части и обогащение нижней. В легких почвах на песчано-галечниковых отложениях интенсивные процессы миграции железа и марганца способствуют образованию ожелезненных прослоек, при этом иногда восстановленные соединения выносятся за пределы профиля в коллекторно-дренажную сеть, где выпадают в осадок (Костенков, Крейда 1970).

Выяснилось, что процессы поверхностного оглеения влияют на качественный состав гумуса. В условиях восстановительной среды меняется конденсация ароматического ядра гумусовых кислот, образуются высокодисперсные фракции агрессивных фульвокислот, которые частично нейтрализуются полуторными окислами в поверхностном слое. Длительное использование почв под рисосеяние приводит

к обеднению пахотных горизонтов общим гумусом, который накапливается в глубоких слоях глинистых почв (Новосельская система) или даже частично выносятся за пределы метровой толщи в более легких почвах (Жемчужная и Ханкайская системы). Также было установлено, что наиболее благоприятны для рисовых плантаций луговые глеевые почвы, которые в сочетании с лугово-болотными занимают около 70% территории низких плоских равнин Приморья, при этом снижение водопроницаемости почв (при разбухании глин гидрослюдисто-монтмориллонитового состава) в период обводнения препятствует деградации почв (Костенков и др. 1973).

В 1973 г. Н. М. Костенков успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему: «Почвы, используемые под посевы риса в Приморье, и их изменения в условиях орошения» и в следующем году возглавил лабораторию физико-химии почв. С 1974 по 1987 гг. Николай Максимович сосредоточил свои усилия на исследовании окислительно-восстановительных процессов (ОВП) и закономерностей их развития в почвах юга Дальнего Востока. Были проведены экспедиционные, полустационарные полевые и лабораторные фундаментальные исследования на Приханкайской равнине, Уссури-Сунгачинском массиве, Приуссурийской и Средне-Амурской равнинах, Ино-Бирском массиве и юго-западной части Приморья (Костенков 1974, 1975). Эта научно-исследовательская разработка Н. М. Костенкова (совместно с сотрудниками целевых институтов под руководством Бориса Александровича Неунылова) стала частью межведомственной программы «Рис» (1979–1981 гг.), результаты которой были одобрены экспертной комиссией Госплана СССР.

Особая трудность исследований в данном направлении заключалась в том, что юг региона отличается крайне неравномерным выпадением осадков при большом их количестве – 530–820 мм. Почвам низменностей и низкогорий свойственны преимущественно тяжелый гранулометрический состав и очень низкие коэффициенты фильтрации, заметно различаются и уровни почвенно-грунтовых вод. Эти факторы способствуют разнообразию гидротермических условий и контрастным проявлениям ОВП, что позволило Н. М. Костенкову выделить шесть типов окислительно-восстановительных (ОВ) режимов, каждый из которых приурочен к определенным типам (подтипам) почв и позволяет лучше понимать генезис изученных почв и их классификационное положение: 1) почвы с преобладанием окислительной обстановки по всему профилю почвы, где значения ОВП колеблются от 520 до 740 мВ в верхних горизонтах и от 510 до 680 мВ – в нижних; 2) почвы с контрастным ОВ-режимом в верхней части профиля (200–675 мВ) и окислительным в нижнем (590–670 мВ); 3) почвы с контрастным ОВ-режимом в верхней части профиля (105–700 мВ) и переменным в нижней (375–600 мВ); 4) почвы с резко контрастным ОВ-режимом в верхней части профиля (от –150 до +675 мВ) и преимущественно восстановительным в нижней (от –200 до +475 мВ); 5) почвы с восстановительным режимом по всему профилю (10–415 мВ); 6) почвы с особо контрастным режимом в верхних горизонтах (от –200 до +650 мВ) и контрастным в нижних (300–500 мВ). Значительные различия в интенсивности протекания ОВ-реакций по генетическим горизонтам в период переувлажнения почв способствуют дифференциации профиля за счет диффузии элементов с переменной валентностью (Костенков 1987).

В результате проведенных исследований было показано, что в почвах тяжелого гранулометрического состава в период ливневых осадков возникают устойчивые восстановительные процессы в верхних гумусированных горизонтах, что вызывает резкое возрастание содержания мобильных форм железа. Общее накопление восстановленных продуктов колеблется в зависимости от типа почв в пределах 50–100 мг

на 100 г почвы в гумусовом слое и 18–24 мг – в элювиально-глеевых и иллювиальных (Костенков 1976).

После обработки огромного количества аналитического материала для тяжелых пахотных почв было выделено четыре типа условий почвенной среды: оптимальные, когда сумма восстановленных продуктов меньше 24 мг O_2 ($E_h = 700\text{--}450$ мВ); близкие к критическим – 25–50 мг O_2 ($E_h = 450\text{--}250$ мВ); критические – 51–70 мг O_2 ($E_h = 250\text{--}100$ мВ) и длительно-критические – более 70 мг O_2 (E_h менее 100 мВ). При этом суммарное содержание восстановленных продуктов в количестве 50 мг O_2 на 100 г почвы является верхним пределом для нормального развития сельскохозяйственных культур. Такие неблагоприятные условия формируются в почвах при влажности 90% от полной влагоемкости и значении E_h около 400 мВ (Костенков, Толкач 1982).

В условиях полного затопления почвы водой наблюдалась четкая дифференциация профиля по величинам ОВП, обусловленная различным содержанием гумуса, необходимого для жизнедеятельности гетеротрофных микроорганизмов. Эти данные также подтвердили ранее установленные закономерности: минимальные значения ОВП наблюдаются в обогащенных органическим веществом горизонтах, а в минеральных слоях развитие восстановительных процессов затруднено.

Н. М. Костенков установил, что под влиянием восстановительных процессов содержание закисного железа в октаэдрических позициях силикатов может достигать до 40% валового, а в переменных ОВ условиях наблюдается как распад, так и синтез соединений железа. Характерным признаком почв периодического переувлажнения является процесс конкрецииобразования. При избыточном увлажнении ОВ процессы в почве, на поверхности конкреций и внутри них развиваются неоднотипно, между этими зонами всегда наблюдается разность потенциалов 150–250 мВ, что приводит к уплотнению, кристаллизации аморфного скопления вещества в микрizonaх и формированию твердых железо-гумусово-марганцевых образований – конкреций (Костенков, Толкач 1984).

Конкреции, как многокомпонентная функционирующая система, способны накапливать и адсорбировать не только элементы с переменной валентностью, но и другие катионы и анионы, которые оказываются изъятыми из биологического круговорота. Особенно отрицательно это сказывается на фосфатном режиме почв. Было установлено, что переменные условия отрицательно влияют на фосфатный режим почв в двух направлениях: в восстановительных условиях значительная часть фосфатов закрепляется в конкрециях, при смене их окислительными подвижные фосфаты переходят в труднорастворимые формы в почве, что отрицательно сказывается на оптимизации фосфатного режима (совместно с Надеждой Евдокимовной Стрельченко) (Костенков, Стрельченко 1984).

Н. М. Костенков показал, что в условиях юга Дальнего Востока регулировать и поддерживать оптимальный окислительно-восстановительный режим можно только применяя комплекс мероприятий (дренаж, регулирование внутрипочвенного и поверхностного стока воды, агро-мелиоративные приемы мелиорации пахотного слоя). Обнадеживающие результаты были получены и при применении химических мелиорантов: фосфатов, окислов железа, извести и органо-минеральных комплексных соединений (Костенков 1987). Совместно с коллегами он разработал методику и выполнил расчеты загрязнения поверхностных и почвенно-грунтовых вод удобрениями на мелиоративных системах (Аксенова и др. 1985).

Результаты этих блестящих исследований позволили Николаю Максимо-вичу в 1990 г. защитить докторскую диссертацию на тему «Окислительно-

восстановительные режимы в почвах периодического переувлажнения» по специальности «почвоведение» в диссертационном Совете института Почвоведения и агрохимии СО АН СССР (г. Новосибирск).

В 1995 году он был избран членом-корреспондентом РАН, а в 1997 г. получил аттестат профессора по специальности «почвоведение». В дальнейшем под непосредственным руководством Н. М. Костенкова были проведены разнообразные исследования свойств и экологического состояния почв региона (Костенков и др. 1996; Sidorenko et al. 2006; Golodyaev et al. 2009; Kiseleva et al. 2016; Kostenkov, Zharikova 2018). Совместно с Ниной Алексеевной Михайловой был разработан способ спектрофотометрической оценки содержания гумуса в почвах (авторское свидетельство № 1390563).

Вместе с Сергеем Александровичем Шляховым впервые были детально изучены почвы тихоокеанского побережья России (Shlyakhov, Kostenkov 1999, 2000), выполнено исследование буферной способности почв земледельческой территории Приморья и Приамурья (совместно с Еленой Николаевной Толстоконевой и Еленой Анатольевной Жариковой) (Костенков, Толстоконева 2010; Костенков, Жарикова 2011).

Детальное изучение процессов почвообразования на отвалах горных выработок, предпринятое совместно с Владимиром Ивановичем Ознобихиным (рис. 2), позволило разработать критерии оценки и способы рекультивации угольных отвалов (Костенков, Ознобихин 2007; Kostenkov et al. 2013; Zharikova, Kostenkov 2014).

Совместно с Людмилой Николаевной Пуртовой им были проведены исследования энергетики почвообразования в природных и антропогенных ландшафтах (Пуртова, Костенков 2009; Purtova et al. 2017).

Н. М. Костенков являлся руководителем и исполнителем Долговременной программы охраны природы и рационального использования природных ресурсов Приморского края до 2005 г. по блоку «Агропромышленный комплекс» (Костенков и др. 2000). Был ответственным исполнителем Государственной кадастровой оценки земель сельскохозяйственного назначения фонда перераспределения в Приморском крае и Государственной кадастровой оценки земель особо охраняемых территорий и объектов Приморского края (Костенков и др. 2007). Он предложил новые подходы



Рис. 2. Н. М. Костенков (с В. И. Ознобихиным) на открытии конференции «Современное состояние и рациональное использование почв, лесных и водно-земельных ресурсов Дальнего Востока России», Владивосток, 1997 г. и на конференции «Трансграничное озеро Ханка: причины повышения уровня воды и экологические угрозы», Владивосток, 2016 г.
Fig. 2. N. M. Kostenkov (together with Vladimir I. Oznobikhin) at the opening of a soil science conference in Vladivostok, 1997 and at the conference Transboundary Lake Khanka: causes of water level rise and environmental threats in Vladivostok, 2016.

к учету и эколого-экономической оценке земельных ресурсов равнинных и заболоченных территорий ДВ России (рис. 2) (Kostenkov, Oznobikhin 2006; Костенков, Ознобихин 2012).

Заключение

Николай Максимович был не только маститым учёным, но и прекрасным полевиком, который мог умело организовать как научные изыскания, так и быт в экспедиционных поездках, зачастую в удаленные и заповедные районы. Из экспедиций он неоднократно привозил монолиты для создания экспозиции почвенного музея института. Результаты его исследований позволили создать подробные карты островных почв, представленные в Атласе Курильских островов (Костенков и др. 2009), полностью инвентаризировать почвы заповедных территорий региона и выделить эталонные почвы (Костенков и др. 2000, 2012, 2016; Почвы заповедников... 2012).

За период научной деятельности Н. М. Костенковым опубликовано не менее 285 научных трудов. Он был ответственным редактором более 20 сборников и монографий, главным редактором и составителем отдельных выпусков серии изданий «Библиография почвоведов Дальнего Востока» (1994–2011 гг.). При его руководстве и помощи успешно защищены восемь кандидатских и докторская диссертация Л. Н. Пуртовой.

Профессор Костенков много лет делился своими знаниями и практическими навыками, читая курсы лекций по почвоведению, химии почв и кадастровой оценке земель в Дальневосточном государственном университете и в Приморской сельскохозяйственной академии (Костенкова, Костенков 1992; Костенков и др. 2011). В соавторстве с женой и коллегой, Анжелиной Флегонтовной Костенковой (рис. 3), доцентом кафедры почвоведения Дальневосточного государственного университета, разработал



Рис. 3. Н. М. Костенков с женой и коллегой А. Ф. Костенковой, Владивосток, 1980 г.

Fig. 2. N. M. Kostenkov together with his wife and colleague Angelina F. Kostenkova, Vladivostok, 1980.

курс лекций по картографированию почв (Костенкова, Костенков 1992). Совместно с Владимиром Ивановичем Ознобихиным неоднократно организовывал и проводил на базе института Всероссийские конференции с полевыми экскурсиями, на которых присутствовал весь цвет отечественного почвоведения и велись жаркие дискуссии. К нему постоянно обращались за научными консультациями не только почвоведы и агрохимики, но и специалисты смежных наук, зарубежные коллеги. Был в научных командировках в США (1994 г.) и Китае (1998, 2006 гг.).

Более 30 лет Н. М. Костенков являлся бессменным председателем Дальневосточного отделения Докучаевского общества почвоведов и членом общего собрания РАН. Был председателем диссертационного совета по защите докторских диссертаций по специальности «почвоведение» (00.03.27) в Биолого-почвенном институте ДВО РАН и членом диссертационного совета по специальностям «физическая география, биогеография, география почв» в Тихоокеанском институте географии ДВО РАН (25.00.23). За многолетнюю

плодотворную научную деятельность Николай Максимович в 1988 г. награжден медалью «Ветеран Труда» и также являлся ветераном ДВО РАН (с 1994 г.).

Николай Максимович был общительным человеком с отличным чувством юмора, неизменным тамадой на неформальных мероприятиях, долгие годы с удовольствием занимался волейболом, баскетболом, лыжами в составе сборной команды ДВНЦ АН СССР. Хорошую память у коллег оставил о себе профессор Костенков, но, самое главное, – богатое научное наследие почвоведов-дальневосточникам. Его исследования закономерностей развития окислительно-восстановительных процессов в почвах юга Дальнего Востока, географии распространения и особенностей почв – классика регионального почвоведения, а работы по выявлению возможностей и путей рекультивации нарушенных почв актуальны как никогда.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме № 121031000134-6 «Динамика почвенного и растительного покрова континентальных и островных территорий Восточной Азии в условиях экологической нестабильности».

Литература (References)

- Аксенова Т. В., Дюкарев В. Н., Костенков Н. М., Ознобихин В. И.** 1985. Расчет загрязнения поверхностных вод удобрениями и пестицидами на мелиоративных системах. Методические рекомендации. – Владивосток. 24 с. (**Aksenova T. V., Dyukarev V. N., Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I.** 1985. Calculation of surface water pollution by fertilizers and pesticides on reclamation systems. Methodological recommendations. Vladivostok, 24 pp. [In Russian].)
- Жарикова Е. А., Костенков Н. М.** 2011. Потенциальная буферная способность почв в отношении калия при проведении агроэкологического мониторинга // *Плодородие*. № 2. С. 48–49 (**Zharikova E. A., Kostenkov N. M.** 2011. Potential buffer capacity of soils with respect to potassium during agro-ecological monitoring. *Plodородие* (2): 48–49. [In Russian].)
- Иванов Г. И., Корляков А. С., Костенков Н. М., Хижняк А. В.** 1973. Земли бассейна оз. Ханка, р. Сунгач, Арсеневки и их хозяйственное использование // Избыточно-увлажненные почвы Дальнего Востока. (Труды Приморского сельскохозяйственного института. Т. 18.) – Уссурийск. С. 3–12. (**Ivanov G. I., Korljakov A. S., Kostenkov N. M., Khidjnjak A. V.** 1973. Soils of the Khanka basin, Sungatch and Arsenjevki rivers and their economic utilization. In: [Mellioration of overwatered Far East soils. (Collection of articles of Primorie (Maritim) province agricultural Institute. Vol.18)]. Ussuriisk, pp. 3–12. [In Russian].)
- Костенкова А. Ф., Костенков Н. М.** 1992. Учебное пособие по картографированию почв и их полевым исследованиям. – Владивосток. 50 с. (**Kostenkova A. F., Kostenkov N. M.** 1992. Textbook on soil mapping and their field research. Vladivostok, 50 pp. [In Russian].)
- Костенков Н. М.** 1967. Почвы долины реки Вак и их агропроизводственные особенности // 6-я научная конференция Приморского сельскохозяйственного института. – Уссурийск. С. 32–36. (**Kostenkov N. M.** 1967. Soils of the Vak River valley and their agricultural production features. In: (Proceedings of the 6th scientific conference of the Primorsky Agricultural Institute). Ussuriisk, pp. 32–36. [In Russian].)
- Костенков Н. М.** 1974. Содержание кислорода и сероводорода в водах культурных рисовых ландшафтов юга Дальнего Востока // *Почвоведение*. № 11. С. 51–56. (**Kostenkov N. M.** 1974. Effect of diffuse double layer of ions on the kinetics of Cation. *Pochvovedenie* 11: 51–56. [In Russian].)
- Костенков Н. М.** 1975. Генетические и химические особенности луговых глеевых почв рисовых полей Приморья // *Почвоведение*. № 6. С. 23–31. (**Kostenkov N. M.** 1975. Genetical and chemical characteristics of meadow gley soils of rice fields in Primorye region. *Pochvovedenie* 6: 23–31. [In Russian].)
- Костенков Н. М.** 1976. Химизм и современные процессы в почвах рисовых полей юга Дальнего Востока // Химия почв рисовых полей. – М.: Наука. С. 163–175. (**Kostenkov N. M.** 1976. Chemistry and modern processes in soils of rice fields in the south of the Far East. In [Chemistry of soils of rice fields]. М.: Nauka, pp. 163–175. [In Russian].)
- Костенков Н. М.** 1987. Окислительно-восстановительные режимы в почвах периодического переувлажнения (Дальний Восток). – М.: Наука. 192 с. (**Kostenkov N. M.** 1987. Redox regimes in soils of periodic waterlogging (Far East). М.: Nauka, 192 pp. [In Russian].)

- Костенков Н. М., Крейда Н. А.** 1970. Агропроизводственная группировка почв Приморья // Почвенные и агрохимические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток. Вып. 1. С. 35–39. (**Kostenkov N. M., Kreida N. A.** 1970. Agricultural production grouping of soils of Primorye. In: [Soil and agrochemical research on the Far East. Vol.1]. Vladivostok, pp. 35–39. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Краснопеев С. М., Голодная О. М., Жарикова Е. А., Ознобихин В. И.** 2016. Почвы и почвенный покров Сихотэ-Алинского природного государственного биосферного заповедника им. К. Г. Абрамова (с Атласом почв). – Владивосток: Дальнаука. 90 с. (**Kostenkov N. M., Krasnopeev S. M., Golodnaya O. M., Zharikova E. A., Oznobikhin V. I.** 2016. Soils and soil cover of the Sikhote-Alin Natural State Biosphere Reserve named after K. G. Abramov (with the Atlas of Soils). Vladivostok: Dalnauka, 90 pp. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Нестерова О. В., Пуртова Л. Н., Крупская Л. Т., Пилипушка В. Н., Семаль В. А., Старожилов В. Т.** 2011. Почвы ландшафтов Приморья (Рабочая классификация): учебно-методическое пособие. – Владивосток: Изд-во Дальневост. федерал. ун-та. 112 с. (**Kostenkov N. M., Nesterova O. V., Purtova L. N., Krupskaya L. T., Pilipushka V. N., Semal V. A., Starozhilov V. T.** 2011. Soils of landscapes of Primorye (Working classification): teaching aid. Vladivostok: Publishing House of the Far Eastern Federal University, 112 pp. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Ознобихин В. И.** 2007. Биологическая рекультивация пород угольных отвалов. – Владивосток: Дальнаука. 99 с. (**Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I.** 2007. Biological Remediation of Dump Rocks of Coal Mines. Vladivostok: Dalnauka, 99 pp. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Ознобихин В. И.** 2012. Анализ состояния почвенного покрова сельскохозяйственной зоны юга Дальнего Востока // Доклады Российской Академии сельскохозяйственных наук. № 2. С. 33–35. (**Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I.** 2012. Problems and prospects of soil and agrochemical researches in the Russian Far East. *Russian Agricultural Sciences* (2): 33–35. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Ознобихин В. И., Голодная О. М.** 2000. Система охраны и Красная книга почв Дальнего Востока // Вестник ДВО РАН. № 4. С. 74–84. (**Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I., Golodnaya O. M.** 2000. Protection system and Red Data Book for soils of the Far East. *Bulletin of the Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences* 92 (4): 74–84. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Ознобихин В. И., Жарикова Е. А., Толстоконева Е. Н., Травин В. А.** 2007. Кадастровая оценка земель Приморского края // Международный сельскохозяйственный журнал. № 3. С. 47–51. (**Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I., Zharikova E. A., Tolstokoneva E. N., Travin V. A.** 2007. Regular estimate of lands of Primorue territory. *International agricultural journal* (3): 47–51. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Ознобихин В. И., Пуртова Л. Н.** 1996. Почвы Среднего Приамурья. – Владивосток: Дальнаука. 104 с. (**Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I., Purtova L. N.** 1996. Soils of the Middle Amur region. Vladivostok: Dalnauka, 104 pp. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Ознобихин В. И., Шляхов С. А.** 2009. Карты почвенного покрова. Почвенно-географическое районирование // Атлас Курильских островов. – М., Владивосток: ИПЦ «ДИК». С. 260–277. (**Kostenkov N. M., Oznobikhin V. I., Shlyakhov S. A.** 2009. Soils. Maps of the soil cover. Soil-geographical zoning. In: [Atlas of the Kuril Islands] М.; Vladivostok: CPI DIK, pp. 260–277. [In Russian].)
- Почвы заповедников и национальных парков Российской Федерации.* 2012. – М.: Фонд «Инфосфера» – НИА-Природа. 476 с. (*Soils Nature Reserves and National parks of the Russian Federation.* 2012. М.: «Infosphere» Foundation – NIA-Priroda, 476 pp. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Стрельченко Н. Е.** 1984. Влияние ОВ условий на подвижность и закрепление фосфатов в почвах временного переувлажнения // Почвоведение. № 2. С. 22–27. (**Kostenkov N. M., Strelchenko N. E.** 1984. Impact of redox conditions on phosphates mobility and fixation in soils with temporal excessive moistening. *Pochvovedenie* (2): 22–27. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Толкач А. М.** 1982. Изменения ОВП при избыточном увлажнении почв // Почвоведение. № 9. С. 43–50. (**Kostenkov N. M., Tolkach A. M.** Changes of redox potential values in excessively moistened soils. *Pochvovedenie* (9): 43–50. [In Russian].)
- Костенков Н. М., Толкач А. М.** 1984. Способ отбора и разделения железо-марганцевых конкреций по магнитным фракциям // Почвоведение. № 10. С. 113–115. (**Kostenkov N. M., Tolkach A. M.** Method of choice and separation of manganic-ferruginous concretions using their magnetic properties. *Pochvovedenie* (10): 113–115. [In Russian].)

- Костенков Н. М., Толстоконова Е. Н.** 2010. Влияние регуляторов окислительно-восстановительного состояния на плодородие переувлажненных почв // *Плодородие*. № 5. С. 1–2. (Kostikov N. M., Tolstokoneva E. N. 2010. Effect of redox regulators on the fertility of waterlogged soils. *Plodorodie* (5): 1–2. [In Russian].)
- Пуртова Л. Н., Костенков Н. М.** 2009. Содержание органического углерода и энергозапасы в почвах природных и агрогенных ландшафтов юга Дальнего Востока России. – Владивосток: Дальнаука. 113 с. (Purtova L. N., Kostikov N. M. 2009. Content of organic carbon and energy reserves in soils of natural and agricultural landscapes in the south Far East Russian. Vladivostok: Dalnauka, 124 pp. [In Russian].)
- Golodyaev G. P., Kostikov N. M., Oznobikhin V. I.** 2009. Bioremediation of oil-contaminated soils by composting. *Eurasian Soil Science* 42 (8): 926–935. DOI:10.1134/S1064229309080110
- Kiseleva I. V., Purtova L. N., Kostikov N. M.** 2016. Composition and pools of humus in natural and agrogenic soils of the Kamchatka Peninsula. *Eurasian Soil Science* 49(6): 613–621. <https://doi.org/10.1134/S1064229316040062>
- Kostikov N. M., Komachkova I. V., Purtova L. N.** 2013. Soils of technogenic landscapes in the Far East: The Luchegorsk and Pavlovsk coal strip mines. *Eurasian Soil Science* 46(11): 1049–1058. <https://doi.org/10.1134/S1064229313110057>
- Kostikov N. M., Oznobikhin V. I.** 2006. Soils and soil resources in the southern Far East and their assessment. *Eurasian Soil Science* 39 (5): 461–469. <https://doi.org/10.1134/S1064229306050012>
- Kostikov N. M., Zharikova E. A.** 2018. Soils of the Southwestern Part of the Pacific Coast of Russia. *Eurasian Soil Science* 51(2): 140–152. <https://doi.org/10.1134/S1064229318020059>
- Purtova L. N., Kostikov N. M., Shchapova L. N.** 2017. Assessing the humus status and CO₂ production in soils of anthropogenic and agrogenic landscapes in southern regions of the Russian Far East. *Eurasian Soil Science* 50(1): 42–48. <https://doi.org/10.1134/S1064229317010124>
- Shlyakhov S. A., Kostikov N. M.** 1999. Chemical and Physicochemical Properties of Plain Soils in the Pacific Coast of Russia. *Eurasian Soil Science* 32 (9): 974–983.
- Shlyakhov S. A., Kostikov N. M.** 2000. Physical Properties of Thalassosols in the Coastal Zone of the Sea of Japan. *Eurasian Soil Science* 33(4): 396–403.
- Sidorenko M. L., Buzoleva L. S., Kostikov N. M.** 2006. The effect of soil properties on the preservation and reproduction of *Listeria* and *Yersinia*. *Eurasian Soil Science* 39(2): 211–217. <https://doi.org/10.1134/S1064229306020128>
- Zharikova E. A., Kostikov N. M.** 2014. Physicochemical properties and potassium state of the soils developed on dump rocks of coal mines. *Eurasian Soil Science* 47(1): 26–34. <https://doi.org/10.1134/S1064229314010141>

БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

BIOTA AND ENVIRONMENT OF NATURAL AREAS

ISSN 2782-1978

НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

Главный редактор – академик РАН Виктор Всеволодович Богатов

Издающие организации: ФГБУ «Дальневосточное отделение Российской академии наук»;
ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии»

Дальневосточного отделения Российской академии наук

Адрес редколлегии: г. Владивосток, 690022, проспект 100-летия Владивостока, д. 159,
ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН

E-mail: biota@biosoil.ru

Адрес сайта журнала: <http://www.biosoil.ru/biota-environ/>

Адрес страницы журнала в eLIBRARY.ru:

https://www.elibrary.ru/title_about_new.asp?id=77981

*

2023

Том 11, № 3

*

Редакторы номера: Л. А. Прозорова (отв. редактор),

М. В. Павленко, Е. А. Беляев, А. А. Гончаров

Номер утверждён в печать на заседании редколлегии

Вёрстка и корректура выполнены в издательстве «ДАЛЬНАУКА»

Фото на обложке:

Амурская рысь *Lynx lynx stroganovi* Нептер, 1969.

Фото А. И. Мысленкова, Приморский край, Лазовский заповедник, 22.07.2020.

Подписано к печати 25.09.2023 г.

Формат 70x108/16. Усл. п. л. 8,6. Уч.-изд. л. 8,4.

Тираж 50 экз. Заказ ИВ .

Издательство ООО «Дальнаука»

690106, г. Владивосток, пр. Красного Знамени, 10, каб. 20

Тел. +7 9242630160. E-mail: naukadv@mail.ru

<http://www.dalnauka.ru>

Отпечатано в ООО «ПСП95»

г. Владивосток, ул. Русская, 65, корпус 10