

ISSN 0044-5134

Том 103, Номер 10

Октябрь 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 10, 2024

New species and new records of oribatid mites (Acari, Oribatida) from Villa Clara, Cuba <i>S. G. Ermilov, A. V. Tolstikov</i>	3
<i>Moraria (Baikalomoraria) okunevae</i> sp. n. и <i>Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata</i> sp. n. (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал <i>Т. М. Алексеева</i>	12
Половой аппарат самок видов рода <i>Hololepta</i> (Coleoptera, Histeridae, Histerinae, Hololeptini) и его значение для систематики группы <i>В. В. Бичевой</i>	30
Холодостойкость и условия зимовки гусениц сибирского коконопряда (<i>Dendrolimus sibiricus</i> , Lepidoptera, Lasiocampidae) центрально-якутской популяции <i>Н. А. Булахова, Е. Н. Мещерякова, А. П. Бурнашева, Ю. В. Ермакова, Н. Н. Винокуров, Д. И. Берман</i>	55
Первая встреча биссы (<i>Eretmochelys imbricata</i>) и другие находки морских черепах на российском Дальнем Востоке <i>К. Д. Мильто, И. В. Маслова, С. Ю. Стефанов</i>	72
Случай смены партнера в гнездовой период у белого аиста (<i>Ciconia ciconia</i> L. 1758, Ciconiiformes, Ciconiidae) и его последствия <i>В. В. Павлова</i>	80
Перспективы сохранения амурского тигра (<i>Panthera tigris altaica</i>) на примере группировки в Хабаровском крае <i>В. С. Лукаревский, А. Ю. Олейников, С. А. Колчин</i>	88
Концентрация кортизола в волосах байкальских нерп (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Carnivora, Phocidae): связь с полом, возрастом животных и динамикой разрушения льда <i>П. Ю. Шибанова, М. А. Соловьёва, П. С. Журавлёва, Д. М. Глазов, В. В. Рожнов, С. В. Найдено</i>	107
Потери науки	
Владислав Вильгельмович Хлебович (27.02.1932–22.02.2024) <i>И. С. Плотников, А. В. Смирнов, А. О. Смуров, Н. В. Аладин</i>	116

Contents

Volume 103, № 10, 2024

New species and new records of oribatid mites (Acari, Oribatida) from Villa Clara, Cuba <i>S. G. Ermilov, A. V. Tolstikov</i>	3
<i>Moraria (Baikalomoraria) okunevae</i> sp. n. and <i>Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata</i> sp. n. (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from lake Baikal <i>T. M. Alekseeva</i>	12
The female reproductive system of the genus <i>Hololepta</i> (Coleoptera, Histeridae, Histerinae, Hololeptini) and its significance for the systematics of the group <i>V. V. Bichevoy</i>	30
Cold hardiness and overwintering conditions of larvae of the Siberian moth, <i>Dendrolimus sibiricus</i> (Lepidoptera, Lasiocampidae) from central Yakutia's population <i>N. A. Bulakhova, E. N. Meshcheryakova, A. P. Burnasheva, Yu. V. Ermakova, N. N. Vinokurov, D. I. Berman</i>	55
The Hawksbill Turtle (<i>Eretmochelys imbricata</i>) in the Russian Far East and other new sea turtle records <i>K. D. Milto, I. V. Maslova, S. Yu. Stefanov</i>	72
A case of partner change in a pair during the nesting period in the White stork (<i>Ciconia ciconia</i> L. 1758, Ciconiiformes, Ciconiidae) and its consequences <i>V. V. Pavlova</i>	80
Perspectives of Amur tiger (<i>Panthera tigris altaica</i>) conservation, a population in the Khabarovsk Krai taken as an example <i>V. S. Lukarevskiy, A. Yu. Oleynikov, S. A. Kolchin</i>	88
Cortisol concentration in hair of the Baikal seal (<i>Pusa sibirica</i> , Gmelin, 1788, Carnivora, Phocidae): the effects of sex, age, and the dynamics of ice destruction <i>P. Yu. Shibanova, M. A. Solovyeva, P. S. Zhuravleva, D. M. Glazov, V. V. Rozhnov, S. V. Naidenko</i>	107
Obituary	
Vladislav Vilgelmovich Khlebovich (27.02.1932–22.02.2024) <i>I. S. Plotnikov, A. V. Smirnov, A. O. Smurov, N. V. Aladin</i>	116

NEW SPECIES AND NEW RECORDS OF ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) FROM VILLA CLARA, CUBA

© 2024 S.G. Ermilov*, A.V. Tolstikov**

Tyumen State University, X-BIO Institute, Tyumen, 625003 Russia

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: atolus@yahoo.com

Received December 20, 2023

Revised October 01, 2024

Accepted February 09, 2024

The present study is based on the oribatid mite material collected from the Villa Clara Province, Cuba. A list of 17 species, belonging to 11 genera and nine families, is presented; of them, one genus and three species are reported from Cuba for the first time. Two new species – *Muliercula ornamenta* Ermilov sp. n. (Scheloribatidae) and *Galumna (Galumna) villaclaraensis* Ermilov sp. n. (Galumnidae) – are described from soil litter with decaying leaves.

Keywords: *Muliercula*, *Galumna*, morphology, taxonomy, Neotropical fauna

DOI: 10.31857/S0044513424100017, **EDN:** tnburx

This work is part of our faunistic and taxonomic study of oribatid mites (Acari, Oribatida) of Cuba (e.g. Ermilov et al., 2016, 2023a). The specimens presented in this paper were collected from the Villa Clara Province (located in the central part of the country). The main goals of our paper are: to present a list of all identified oribatid mites, and to describe two new species belonging to *Muliercula* Coetzer 1968 (Scheloribatidae) and *Galumna (Galumna)* Heyden 1826 (Galumnidae).

The genus *Muliercula* was proposed by Coetzer (1968), with *Muliercula muliercula* Coetzer 1968 as the type species. At present, the genus comprises 13 species, which are distributed in the Afrotropical, Neotropical, and Oriental regions (Subías, 2022, online version 2023; Ermilov et al., 2023a). A revised generic diagnosis and an identification key to the known *Muliercula* species were provided by Ermilov and Rybalov (2023).

The genus *Galumna* was proposed by Heyden (1826), with *Notaspis alatus* Hermann, 1804 as the type species. At present, the nominate subgenus comprises about 190 species, which have a cosmopolitan distribution (Subías, 2022, online version 2023; Ermilov et al., 2023). Revised generic and subgeneric diagnoses, as well as an identification key to the Neotropical *Galumna (Galumna)* species were provided by Ermilov and Klimov (2017) and Ermilov and Starý (2021), respectively.

Before our research, two *Muliercula* species and seven *Galumna (Galumna)* species were recorded from Cuba (Jeleva et al., 1984; Ermilov, Tolstikov, 2015, 2024; Ermilov et al., 2016, 2023, 2023a): *M. spora*

Coetzer 1968; *M. curvilineata* Ermilov et Kontschán 2023; *G. (G.) angularis* Jeleva, Scull et Cruz 1984; *G. (G.) arrugata* Jeleva, Scull et Cruz 1984; *G. (G.) australis* (Berlese 1914); *G. (G.) cubana* Jeleva, Scull et Cruz 1984; *G. (G.) flabellifera* Hammer 1958; *G. (G.) gigantea* Ermilov, Kolesnikov, Kontschán et Klimov 2023; and *G. (G.) lunaris* Jeleva, Scull et Cruz 1984.

METHODS

Observation and documentation. For measurement and illustration, specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides. All measurements are in micrometers (µm). Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster. Notogastral width refers to the maximum width in dorsal aspect (behind pteromorphs). Setal lengths were measured perpendicular to their long axes, accounting for curvature. Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu-tibia-tarsus. Drawings were made with a camera lucida using an “Olympus CX43RF” transmission light microscope.

Terminology. Morphological terminology used in this paper mostly follows that used in the papers on *Muliercula* and *Galumna* (e.g., Grandjean, 1936, 1956; Ermilov, Rybalov, 2023; Ermilov et al., 2023, 2023a); also, see Norton (1977) for leg setal nomenclature, and Norton and Behan-Pelletier (2009) and Ermilov and Klimov (2017) for overview.

A b b r e v i a t i o n s. *Prodorsum*: *lam* = lamella; *tlam* = translamella; *slam* = sublamella; *Al* = sublamellar porose area; *tu* = tutorium; *L* = lamellar line; *S* = sublamellar line; *N* = prodorsal leg niche; *E*, *T* = lateral ridges of body; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial setae, respectively; *Ad* = dorsosejugal porose area; *D* = dorso-phragma; *P* = pleurophragma. *Notogaster*: *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* = notogastral setae; *Aa*, *A1*, *A2*, *A3* = porose areas; *Sa*, *S1*, *S2*, *S3* = saccules; *mp* = median pore; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *as* = axillary saccule. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b* = epimeral setae; *z* = aperture of supracoxal gland; *PdI*, *PdII* = pedotecta I and II, respectively; *dis* = discidium; *cir* = circumpedial carina. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *Amar* = marginal porose area; *po* = preanal organ. *Legs*: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively; *pa* = porose area; ω , σ , ϕ = solenidia; ϵ = famulus; *d*, *l*, *v*, *ev*, *bv*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = setae.

LIST OF IDENTIFIED TAXA

Locality: Cuba, Villa Clara Province, Baños de Elguea, soil litter with decaying leaves in a pasture under a tree (unknown data and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia). Distribution: mostly from Subías (2022, online version 2023). Ptyctimous mites not included.

Nothridae

Nothrus anauniensis Canestrini et Fanzago 1877: 1 ex. Distribution: Cosmopolitan. New record of the species in Cuba.

Otocephidae

Pseudotocephus sexidimorphus (Călugăr et Vasiliu 1977): 5 ex. Distribution: Cuba. Remarks. Our specimens are similar to those from the original description (Vasiliu, Călugăr, 1977) and redescription (Ermilov, 2020), but they have (versus do not have) one additional prodorsal tubercle between medial prodorsal condyles. We believe that there is morphological variability.

Carabodidae

Kalloia simpliseta Mahunka 1985: 15 ex. Distribution: Neotropical, Côte d'Ivoire.

Tectocephidae

Tectocephus velatus (Michael 1880): 1 ex. Cosmopolitan.

Mochlozetidae

Mochlozetes penetrabilis Grandjean 1930: 7 ex. Distribution: Tropical, Japan.

Oribatulidae

Spinoppia magniserrata Higgins et Woolley 1966: 1 ex. Distribution: Neotropical. New record of the genus and species in Cuba.

Haplozetidae

Rostrozetes ovulum (Berlese 1908): 1 ex. Distribution: Tropical, Subtropical.

Scheloribatidae

Muliercula ornamenta Ermilov sp. n.: 16 ex.

Scheloribates fimbriatus Thor 1930: 13 ex. Distribution: Cosmopolitan.

Scheloribates praeincisus praeincisus (Berlese 1910): 9 ex. Distribution: Tropical, southern Holarctic.

Galumnidae

Galumna (Galumna) flabellifera Hammer 1958: 1 ex. Distribution: Tropical, Subtropical.

Galumna (Galumna) lunaris Jeleva, Scull et Cruz 1984: 2 ex. Distribution: Cuba.

Galumna (Galumna) villaclaraensis Ermilov sp. n.: 2 ex.

Galumna (Galumna) sp.: 1 ex.

Galumna (Neogalumna) araujoi (Pérez-Íñigo et Baggio 1994): 83 ex. Distribution: Neotropical. New record of the species in Cuba.

Pergalumna brasiliensis (Sellnick 1923): 86 ex. Distribution: Neotropical. New record of the species in Cuba. Remarks. Our specimens are similar to those from the original description (Sellnick, 1923), but they have oval (versus oblong) notogastral porose area *A1*. We believe that there is morphological variability.

Pergalumna silvatica Hammer 1961: 16 ex. Distribution: Neotropical.

The list includes 17 species belonging to 11 genera and nine families. One genus (*Spinoppia*) and three species (*Nothrus anauniensis*, *Galumna (Neogalumna) araujoi*, *Pergalumna brasiliensis*) are recorded for the first time from Cuba. Of the 14 species (excluding two new species and one unidentified species), two are registered only in Cuba, four are known from the Neotropical region, eight have a broader distribution (more than one geographical region).

TAXONOMY

Muliercula ornamenta Ermilov sp. n.

(Figs 1–2)

Т y п е м а т е р и а л. Holotype (♂) and 15 paratypes (9♂♂, 6♀♀): Cuba, Villa Clara Province, Baños de Elguea,

soil litter with decaying leaves in a pasture under a tree (unknown data and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

The holotype is deposited in the collection of the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany; 15 paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in 70% solution of ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis of adult. Body length: 555–675. Prodorsum sparsely foveolate; notogaster striate, some

striae in anterior notogastral part forming reticulate pattern; epimeral and anogenital regions sparsely lineolate and foveolate. Rostrum protruding, narrowly rounded. Translamella interrupted medially; lateral keel-shaped ridge and prolamella absent. Rostral, lamellar and interlamellar setae setiform, barbed; $in > le > ro$; rostral seta inserted dorsally; bothridial seta clavate, barbed. All setae short, needleform. Epimeral formula: 3-1-3-2. Discidium and circumpedal carina well developed. Heterotridactylous.

Description of adult. *Measurements.* Body length: 615 (holotype), 555–630 (male paratypes),

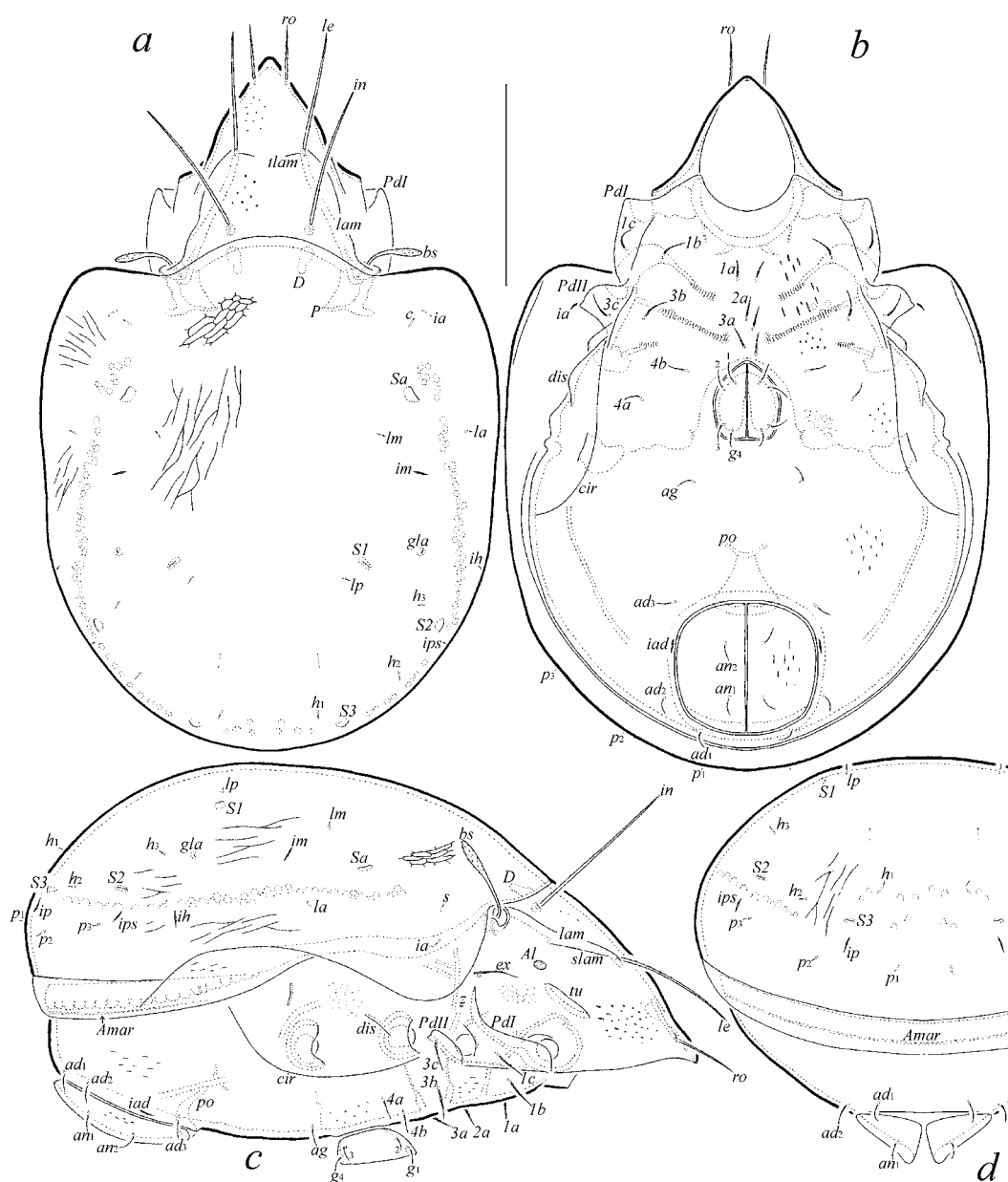


Fig. 1. *Muliercula ornamenta* Ermilov sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view, *c* – right lateral view, *d* – posterior view. Scale bar 200 μ m.

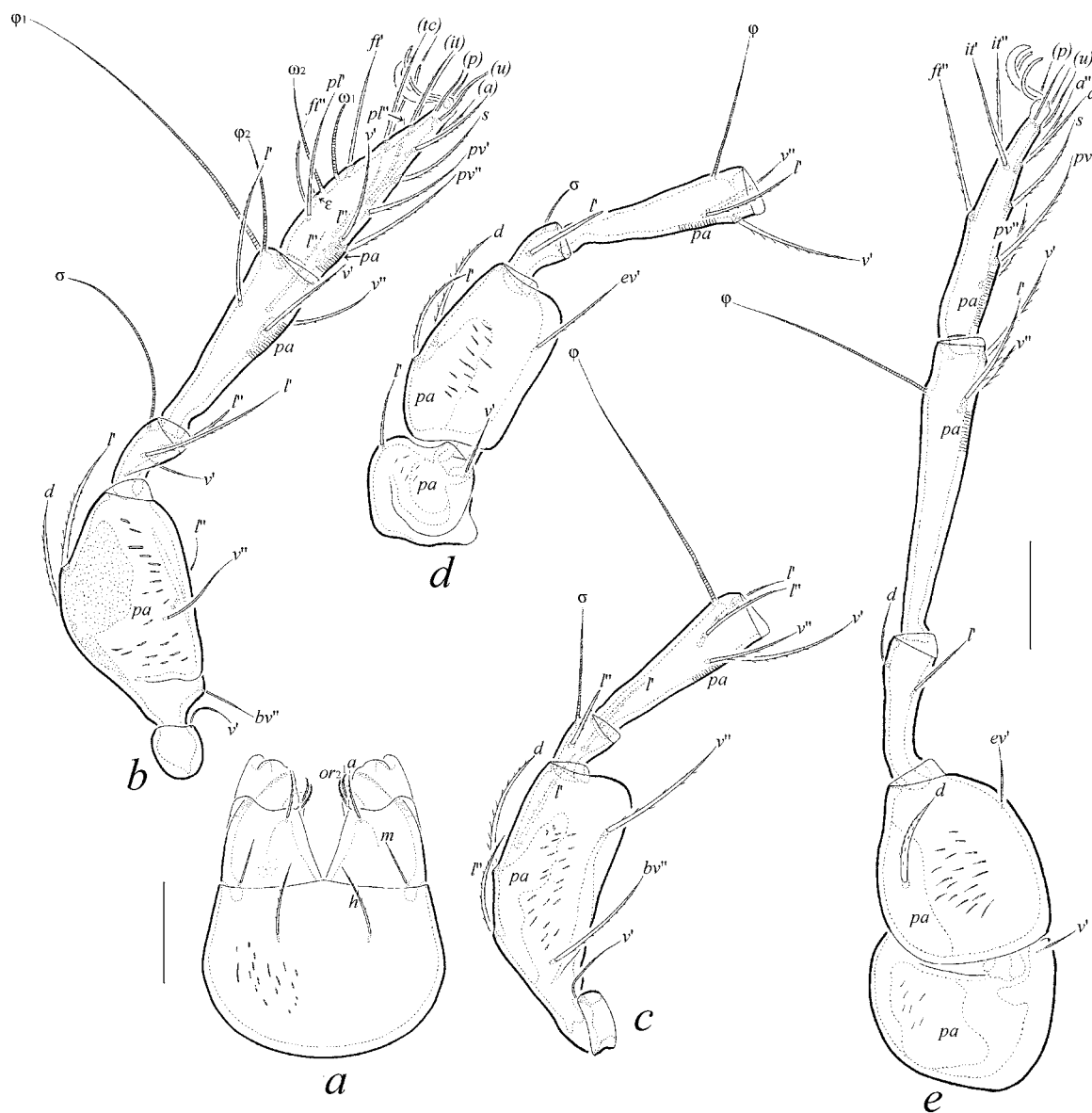


Fig. 2. *Muliercula ornamenta* Ermilov sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – leg I, left, paraxial view; *c* – leg II (without tarsus), right, antiaxial view; *d* – leg III (without tarsus), left, antiaxial view; *e* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bars 50 μ m.

630–675 (female paratypes); body width: 405 (holotype), 405–435 (male paratypes), 465–510 (female paratypes).

Integument. Body color brown. Lateral side of body partially with densely microgranulate cerotegument. Body surface with microgranulate sculpturing (visible under high magnification, $\times 1000$); prodorsum with small, sparse foveolae; notogaster striate but striae in anterior notogastral part forming reticulate pattern; epimeral and anogenital regions sparsely lineolate (short, depressed lines) and with small, sparse foveolae;

subcapitular mentum, leg femora I–IV and trochanters III, IV sparsely lineolate.

Prodorsum. Rostrum protruding, narrowly rounded (nearly pointed in two paratypes). Lamella about $1/2$ length of prodorsum; translamella linear, interrupted medially; lateral keel-shaped ridge and prolamella absent; tutorium well developed, comparatively short; sublamella poorly visible. Sublamellar porose area ($11-13 \times 7$) oval. Rostral (64–67), lamellar (112–127), and interlamellar (161–180) setae setiform, nearly straight, barbed; rostral seta inserted

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Muliercula ornamenta* Ermilov sp. n.

Leg	<i>Tr</i>	<i>Fe</i>	<i>Ge</i>	<i>Ti</i>	<i>Ta</i>
I	<i>v'</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>bv''</i> , <i>v''</i>	(<i>l</i>), <i>v'</i> , σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), Φ_1 , Φ_2	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), <i>v'</i> , (<i>pl</i>), <i>l''</i> , ε , ω_1 , ω_2
II	<i>v'</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>bv''</i> , <i>v''</i>	(<i>l</i>), σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), Φ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), ω_1 , ω_2
III	<i>l'</i> , <i>v'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i> , <i>ev'</i>	<i>l'</i> , σ	<i>l'</i> , (<i>v</i>), Φ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>)
IV	<i>v'</i>	<i>d</i> , <i>ev'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i>	<i>l'</i> , (<i>v</i>), Φ	<i>ft''</i> , (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>)

Notes. Roman letters refer to normal setae, Greek letters refer to solenidia (except ε – famulus); single quotation mark (') designates setae on the anterior and double quotation (") setae on the posterior side of a given leg segment; parentheses indicate addition of both members of a pseudosymmetrical pair.

dorsally; exobothridial seta (49–56) setiform, thin, slightly barbed; bothridial seta (90–94) clavate, barbed; length of bothridial stalk approximately equal to head. Dorsosejugal porose area not observed.

Notogaster. Anterior notogastral margin convex medially. Pteromorph broadly rounded laterally. All setae (6) needleform. Four pairs of saccules drop-like. Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct.

Gnathosoma. Generally, similar to *Muliercula* (e.g. Ermilov et al., 2023a). Subcapitulum size: 139–146 × 112–116; subcapitular setae (*a*, *m*: 22–26; *h*: 35–37) setiform, slightly barbed; *m* thinnest; both adoral setae (13–15) setiform, barbed. Palp length: 79–86; postpalpal seta (6) spiniform, smooth. Chelicera length: 142–146; setae (*cha*: 43–45; *chb*: 28–30) setiform, barbed.

Epimeral region. Epimeral formula: 3–1–3–2; setae (*1a*, *2a*, *3a*, *4a*, *4b*: 22–26; *1b*, *1c*, *3b*, *3c*: 34–37) setiform, thin, slightly barbed; *4a*, *4b* thinnest. Discidium and circumpedal carina well developed.

Anogenital region. Genital (17–19), aggenital (17–19), anal (19–22), and adanal (22–26) setae setiform, thin, slightly barbed. Adanal lyrifissure distinct. Marginal porose area present, complete.

Legs. Heterotridactylous; all claws barbed on dorsal side; both lateral claws with small tooth distoventrally. Dorsoparaxial porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV, ventrodiscal porose area on tibia I–IV and proximoventral porose area on tarsi I–IV present. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–3–4–20) [1–2–2], II (1–5–2–4–15) [1–1–2], III (2–3–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Solenidia ω_1 on tarsus I, ω_1 and ω_2 on tarsus II, and σ on genu III thickened, rounded distally; other solenidia setiform or subflagellate.

Comparison. *Muliercula ornamenta* Ermilov sp. n. is similar to *M. curvilineata* Ermilov and Kotschán 2023 from Cuba (see Ermilov et al., 2023a) in the presence of striate notogaster. However, the new species differs from the latter in the body ornamentation (prodorsum foveolate, anterior part of notogaster with reticulate pattern, ventral plate lineolate and foveolate

versus prodorsum not foveolate, anterior part of notogaster not reticulate, ventral plate striate).

Also, *M. ornamenta* Ermilov sp. n. is similar to *Fijibates dlouhyi* (Mahunka 1984) from the Neotropical region and India (see Mahunka, 1984) in the presence of striate notogaster, with some striae forming reticulate pattern in anterior part of notogaster. However, the new species differs from *F. dlouhyi* in the following morphological traits: narrow (versus broad) lamella; absence (versus presence) of prolamella; presence (versus absence) of tutorium; foveolate (versus not foveolate) prodorsum; lineolate and foveolate (versus not lineolate and foveolate) ventral body side.

Etymology. The specific epithet *ornamenta* refers to the presence of striate-reticulate ornamentation on the notogaster in the new species.

***Galumna (Galumna) villaclaraensis* Ermilov sp. n.**

(Figs 3–4)

Type material. Holotype (♀) and one paratype (♀): Cuba, Villa Clara Province, Baños de Elguea, soil litter with decaying leaves in a pasture under a tree (unknown data and collector; collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia).

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

Diagnosis of adult. Body length: 525–570. Rostrum concave medially. Lamellar and sublamellar lines divergent; *L* directed to insertion of rostral seta. Rostral seta long, setiform, slightly barbed; lamellar and interlamellar setae very long, subflagellate, slightly barbed; bothridial seta short, with clavate, broadly rounded distally, barbed head. Dorsosejugal porose area oval. Dorsosejugal suture complete. All notogastral setae represented by microsetae. Four pairs of porose areas rounded; *la* inserted posteriorly to area *Aa*. Median pore present, large. Opisthonotal gland located laterally to area *A1*; lyrifissure *im* close and anteriorly to area *A1*. Circumpedal carina short. Epimeral and anogenital

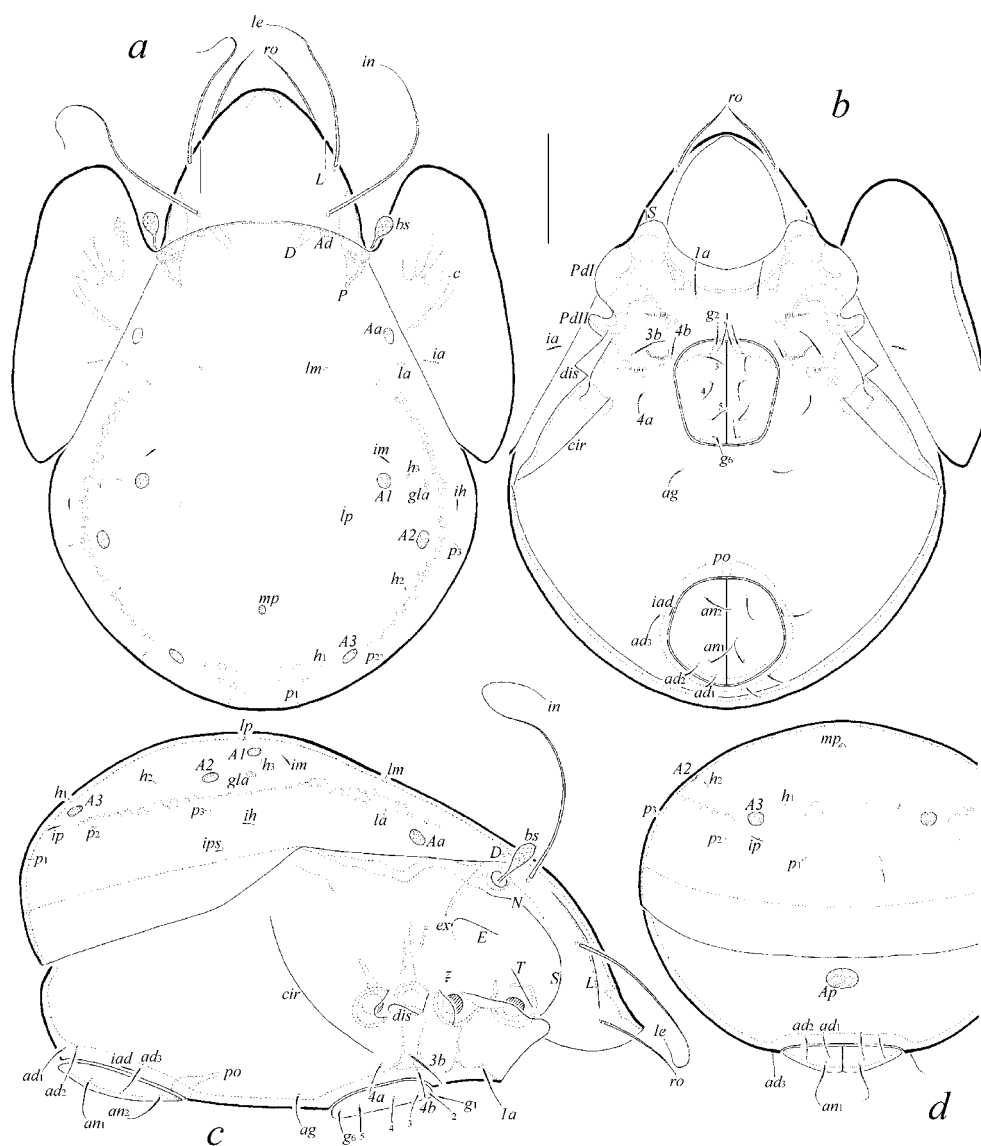


Fig. 3. *Galumna (Galumna) villaclaraensis* Ermilov sp. n., adult (gnathosoma and legs not shown): *a* – dorsal view, *b* – ventral view, *c* – right lateral view, *d* – posterior view. Scale bar 100 μ m.

setae setiform, roughened. Postanal porose area oval. Leg setae *l'* and *v'* absent on tarsus I; solenidion on tibia IV inserted in anterior part of the segment.

Description of adult. Measurements. Body length: 525 (holotype), 570 (paratype); body width: 390 (holotype), 375 (paratype).

Integument. Body color light brown. Body surface densely microfoveolate (visible under high magnification, $\times 1000$); pteromorph partially with slight short striae; antiaxial side of leg femora I–IV and trochanters III and IV partially microtuberculate.

Prodorsum. Rostrum with semi-oval indentation (not visible in dorsal view versus clearly visible in

dorsoanterior and anterior views). Lamellar line slightly thickened, directed to insertion of rostral seta but slightly not reaching it; sublamellar line thin, curving backwards. Rostral seta (90–94) setiform, slightly barbed; lamellar (154–165) and interlamellar (210–221) setae subflagellate, slightly barbed; bothridial seta (45–49) with short stalk and clavate, broadly rounded distally, barbed head; exobothridial seta represented by alveolus. Dorsosejugal porose area (11 $\times$ 7) oval, transversely oriented, located posteriorly to insertion of interlamellar seta. Dorsophragma medium-sized.

Notogaster. Dorsosejugal suture complete, but median part slightly developed. All notogastral setae



Fig. 4. *Galumna (Galumna) villaclaraensis* Ermilov sp. n., adult: *a* – rostrum, anterior view; *b* – subcapitulum, ventral view; *c* – leg I (without trochanter), right, antiaxial view; *d* – leg II (without tarsus and trochanter), right, antiaxial view; *e* – leg III (without tarsus), left, antiaxial view; *f* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bars 50 μ m.

represented by microsetae (2). Four pairs of porose areas (15–19) rounded, clearly bordered; *la* inserted posteriorly to area *Aa*. Median pore present, single, comparatively large (11). Opisthonotal gland opening and all lyrifissures distinct; *gla* located laterally to area *AI*; *im* close and anteriorly to area *AI*.

Gnathosoma. Generally, similar to *Galumna* (e.g. Ermilov et al., 2023). Size of subcapitulum: 131–139 ×

101–105; subcapitular setae (*a*, *h*: 26–30; *m*: 19–22) setiform, slightly barbed; *m* thinnest; both adoral setae (17–19) setiform, barbed. Length of chelicera: 142–146; cheliceral setae (*cha*: 60; *chb*: 37–41) setiform, barbed. Length of palp: 79–82; postpalpal seta (7) spiniform, smooth.

Epimeral region. Anterior margin of ventral plate smooth. Epimeral setal formula: 1-0-1-2. Setae (1*a*, 3*b*: 45-49; 4*a*, 4*b*: 30-37) setiform, roughened.

Table 2. Leg setation and solenidia of adult *Galumna (Galumna) villaclaraensis* Ermilov sp. n.

Leg	Tr	Fe	Ge	Ti	Ta
I	v'	d, (l), bv''	(l), v', σ	(l), (v), φ ₁ , φ ₂	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), (pl), ε, ω ₁ , ω ₂
II	v'	d, (l), bv''	(l), v', σ	(l), (v), φ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), ω ₁ , ω ₂
III	v'	d, l', ev'	l', σ	l', (v), φ	(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)
IV	v'	d, ev'	d, l'	l', (v), φ	ff'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)

Notes. See Table 1 for explanations.

Circumpedal carina short, directed to insertion of seta 3b but distinctly not reaching it.

Anogenital region. Genital (22–26), aggenital (22–26), anal (41–49), and adanal (30–41) setae setiform, roughened. Anterior edge of genital plate with two setae. Aggenital seta located between genital and anal apertures, closer to the former. Adanal lyrifissure located close and parallel to the anterior part of anal plate. Adanal setae *ad*₁ and *ad*₂ posteriorly, *ad*₃ laterally to anal plate; distance *ad*₁–*ad*₂ shorter than *ad*₂–*ad*₃. Postanal porose area (30–34 × 19) oval.

Legs. Median and lateral claws slightly differ in size; all claws indistinctly barbed on dorsal side. Porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV well visible; proximoventral porose area on tarsi I–IV and distoventral porose area on tibiae I–IV not observed. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–3–4–18) [1–2–2], II (1–4–3–4–15) [1–1–2], III (1–2–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 2. Famulus of tarsus I inserted between solenidia ω₁ and ω₂; setae *l'* and *v'* absent on tarsus I; solenidion on tibia IV inserted in anterior part of the segment; solenidia ω₁ and ω₂ on tarsus II and σ on genu III thickened, rounded distally, other solenidia setiform or subflagellate.

Comparison. *Galumna (Galumna) villaclaraensis* Ermilov sp. n. is similar to *G. (G.) mystax* Pérez-Íñigo et Pérez-Íñigo 1993 from Brazil (see Pérez-Íñigo, Pérez-Íñigo, 1993) in the following morphological traits: very long, subflagellate interlamellar seta; short bothridial seta, with clavate, broadly rounded distally head; complete dorsosejugal suture; four pairs of rounded notogastral porose areas, with *Aa* inserted nearly pteromorph hinge; large median pore; position of lyrifissure *im* (close and anteriorly to porose area *AI*). However, the new species differs from the latter in the following morphological traits: very long (versus long), subflagellate (versus setiform) lamellar seta; concave (versus rounded) rostrum.

Also, *G. (G.) villaclaraensis* Ermilov sp. n. is similar to *G. (G.) scaber* Hammer 1968 from New Zealand (see Hammer, 1968) in the following morphological traits: very long, subflagellate lamellar and interlamellar setae; four pairs of rounded notogastral porose areas, with *Aa* inserted nearly pteromorph hinge; complete dorsosejugal suture; position of lyrifissure *im* (close and anteriorly to porose area

AI). However, the new species differs from *G. (G.) scaber* in the following morphological traits: short (versus long) and clavate (versus lanceolate) bothridial seta; concave (versus rounded) rostrum; direction of lamellar line (to insertion of rostral seta versus to lateral side of prodorsum); presence (versus absence) of median pore.

Etymology. The specific epithet *villaclaraensis* refers to Villa Clara, the province of origin of the new species.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are thankful to Prof. Em. Dania Prieto Trueba (University of Havana, Havana, Cuba) for her long-term cooperation and for providing references. We are also grateful to Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing.

FUNDING

No grants to carry out or direct this particular research were obtained.

ETHICS APPROVAL AND
CONSENT TO PARTICIPATE

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

CONFLICT OF INTEREST

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

REFERENCES

Coetzer A., 1968. New Oribatulidae Thor, 1929 (Oribatei, Acari) from South Africa, new combinations and a key to the genera of the family // *Memórias do Instituto de Investigação Científica de Moçambique*. V. 9. Sér. A. P. 15–126.

Ermilov S.G., 2020. A new species of *Pseudotocepheus* Balogh 1960 from Chile and redescription of *Leptotocepheus sexidimorphus* (Vasiliu et Călugăr 1977) comb. n. from Cuba (Acari, Oribatida, Otocepheidae) // *Zoologicheskyy Zhurnal*. V. 99. № 12. P. 1375–1385.

Ermilov S.G., Klimov P.B., 2017. Generic revision of the large-winged mite superfamily Galumnoidea (Acari, Oribatida) of the world // *Zootaxa*. V. 4357. № 1. P. 1–72.

- Ermilov S.G., Rybalov L.B., 2023. Taxonomic contribution to the knowledge of the oribatid mite genus *Muliercula* (Acari, Oribatida, Scheloribatidae) // Systematic and Applied Acarology. V. 28. № 1. P. 158–166.
- Ermilov S.G., Starý J., 2021. Taxonomic contribution to the knowledge of *Galumna* (Acari, Oribatida, Galumnidae) of the Neotropical region: description of a new species from Bolivia and a key to known species of the genus // Acarina. V. 29. № 1. P. 105–114.
- Ermilov S.G., Tolstikov A.V., 2015. Contribution to the knowledge of Galumnoidea (Acari, Oribatida) of Cuba // ZooKeys. V. 537. P. 65–78.
- Ermilov S.G., Tolstikov A.V., 2024. New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) of Cuba // Zoologicheskyy Zhurnal. V. 103. № 7. P. 13–22.
- Ermilov S.G., Tolstikov A.V., Salavatulin V.M., 2016. Additions to the Cuban oribatid mite fauna (Acari, Oribatida), including new records and descriptions of two new species from the genera *Eupelops* (Phenopelopidae) and *Malaconothrus* (Malaconothridae) // Acarologia. V. 56. № 1. P. 99–114.
- Ermilov S.G., Kolesnikov V.B., Kontschán J., Klimov P.B., 2023. Taxonomic contribution to the knowledge of Galumnidae (Acari, Oribatida, Galumnidae) from Cuba // Zootaxa. V. 5258. № 4. P. 465–474.
- Ermilov S.G., Kontschán J., Kolesnikov V.B., Klimov P.B., Sharapov D.V., 2023a. Faunistic and taxonomic additions to the oribatid mites (Acari, Oribatida) of Cuba // Acarologia. V. 63. № 3. P. 770–782.
- Grandjean F., 1936. Les Oribates de Jean Frédéric Hermann et de son père // Annales de la Société Entomologique de France. V. 105. P. 27–110.
- Grandjean F., 1956. Galumnidae sans carènes lamellaires (Acariens, Oribates). 1^{re} série // Bulletin de la Société Zoologique de France. V. 81. № 2–3. P. 134–150.
- Hammer M., 1968. Investigations on the Oribatid fauna of New Zealand with a comparison between the oribatid fauna of New Zealand and that of the Andes Mountains, South America. Part III // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter. V. 16. № 2. P. 1–96.
- Heyden C. von, 1826. Versuch einer systematischen Eintheilung der Acariden // Isis, Oken. V. 1. № 4. P. 607–613.
- Jeleva M., Scull I., Cruz J. de la, 1984. Acaros oribátidos de los suelos pecuarios cubanos. Primera parte // Revista Cubana de Ciencias Veterinarias. V. 15. № 2. P. 165–169.
- Mahunka S., 1984. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XLVIII. Oribatida Americana 8: Paraguay I (Acari) // Revue Suisse de Zoologie. V. 91. № 1. P. 109–147.
- Norton R.A., 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. Biology of oribatid mites. Syracuse: SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Pérez-Íñigo C., Pérez-Íñigo C. jr., 1993. Oribates (Acari, Oribatei) trouvés sur branches d'*Araucaria angustifolia* au Brésil // Acarologia. V. 34. № 2. P. 167–176.
- Sellnick M., 1923. Brasilianische Oribatidae, I. Galumnae // Arquivos do Museu Nacional. V. 24. P. 303–320.
- Subías L.S., 2022. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles) // Monografías Electrónicas Sociedad Entomológica Aragonesa. № 12. P. 1–538.
- Subías L.S., 2023. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles), 18^a actualización. P. 1–540. Available from: http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf (accessed February 2023).
- Vasiliu N., Călugăr M., 1977. Oribates nouveaux de la Sierra de la Gran Piedra – Cuba // Resultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines a Cuba. № 2. P. 241–246.

НОВЫЕ ВИДЫ И НОВЫЕ НАХОДКИ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ORIBATIDA) ИЗ ПРОВИНЦИИ ВИЛЬЯ-КЛАРА, КУБА

С. Г. Ермилов*, А. В. Толстиков**

Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: atolus@yahoo.com

Исследование базируется на орибатологическом материале, собранном в провинции Вилья-Клара, Куба. Представлен перечень 17 видов, относящихся к 11 родам и 9 семействам; из них 1 род и 3 вида отмечены для Кубы впервые. Из почвенной постилки со сгнившим листовым опадом описаны два новых вида, *Muliercula ornamenta* Ermilov sp. n. (Scheloribatidae) и *Galumna (Galumna) villaclaraensis* Ermilov sp. n. (Galumnidae).

Ключевые слова: *Muliercula*, *Galumna*, морфология, таксономия, неотропическая фауна

УДК 595.341.5(282.256.341)

MORARIA (BAIKALOMORARIA) OKUNEVAE SP. N. И MORARIA (BAIKALOMORARIA) ORNOFURCATA SP. N. (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2024 г. Т. М. Алексеева*

Лимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033 Россия

*e-mail: atm171@mail.ru

Поступила в редакцию 03.04.2024 г.

После доработки 23.04.2024 г.

Принята к публикации 24.04.2024 г.

При исследовании прибрежных сообществ гарпактикоид озера Байкал были обнаружены представители двух новых для науки эндемичных видов: *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n. и *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n. Морфологически особи обоих видов близки к *Moraria (Baikalomoraria) spinulosa* Borutzky et Okuneva 1972, но хорошо отличаются строением каудальных ветвей. Морфология данных видов изучена с использованием сканирующего электронного микроскопа; приведено иллюстрированное описание, охарактеризована изменчивость.

Ключевые слова: таксономия, морфология, эндемики, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513424100026, **EDN:** tmupkk

В озере Байкал обитает 26 видов рода *Moraria* Scott T. et Scott A. 1893, из них 24 являются его эндемиками (Евстигнеева, Окунева, 2001). Оба неэндемичных вида широко населяют Палеарктику, а в Байкале их можно обнаружить только в прибрежной зоне пролива Малое Море и в местах впадения некоторых рек (Окунева, 1989). На данный момент фауна байкальских морарий разделена на два подрода: *Moraria* и *Baikalomoraria* Borutzky 1931, которые включают 4 и 22 вида соответственно (Евстигнеева, Окунева, 2001). Второй подрод разделен на две морфологические группы. Первая из них получила название “werestschagini”, вероятно, в честь одного из первых видов, который был к ней отнесен — *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* Borutzky 1949; ее представители характеризуются глубокой зазубренностью задних краев сомитов и наличием особого образования на вентральной стороне генитального сомита самок (Боруцкий, 1949). По аналогии вторая группа должна быть названа группой “baikalensis” по виду *Moraria (Baikalomoraria) baikalensis* Borutzky 1931 (Боруцкий, 1931); сюда относятся виды со слабо выраженной зазубренностью или гладкими краями сомитов и отсутствием нароста на генитальном сомите у половозрелых самок. Помимо этого, обе группы различаются между собой строением эндоподитов P2 и P3 самцов (Боруцкий, 1949, 1952). Первая группа включает только семь, а вторая — 15 видов. По характеру зазубренности заднего края

сомитов и наличию нароста на генитальном сомите у половозрелых самок оба описываемых ниже вида могут быть отнесены к группе “werestschagini”.

Цель данной статьи — привести описание самок двух новых для науки видов: *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n. и *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n., эндемичных для озера Байкал.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в оз. Байкал, Южная котловина, залив Лиственничный, прибрежная зона напротив мыса Рогатка и причала “Рогатка” (51°52′04.7″ N, 104°49′47.9″ E) с глубины 8 м с помощью аквалангиста; грунт представлен песком с примесью ила. Далее грунт взмучивали и промывали отфильтрованной байкальской водой через сачок из мельничного газа с ячейей 60 мкм. Материал фиксировали 40%-ным раствором формалина и затем промывали в лаборатории водопроводной водой. Пробу разбирали под биноклем МБС-10. Гарпактикоид препарировали, части монтировали в жидкости Фора–Берлеза и жидкости Хойера. Исследование препаратов проводили при помощи микроскопов Nikon Optiphot-2 и Olympus CX21. Все рисунки были изготовлены с помощью микроскопа Nikon Optiphot-2 Drawing Tube. Измерения производили по постоянным препаратам и микрофотографиям в программе “Levenhuk Lite”.

Для сканирующей электронной микроскопии образцы подготавливали следующим образом: особей обезживали в 96%-ном этаноле в течение суток, затем рачков рассекали в спирте и части переносили на покрытый клеем столик; производили напыление золотом. Фотографии выполнены на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) FEI Company Quanta 200.

Описательная терминология дана по: Huys, Boxshall (1991). Описание структур максиллы дано по: Ferrari, Ivanenko (2008). Сокращения, используемые в тексте и обозначения на рисунках, приведены согласно Huys, Boxshall (1991): P1–P6 – плавательные ножки 1–6, э – эстетаск, акр – акротек. Сокращения в разделах “Материал исследования”: wm – тотальный препарат, swm – столик для СЭМ.

Весь материал, включая голотипы и паратипы, хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, г. Иркутск.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Семейство Canthocamptidae Brady 1880

Род *Moraria* Scott A. et Scott T. 1893

Подрод *Baikalomoraria* Borutzky 1931

Moraria (Baikalomoraria) okunevae Alekseeva sp. n.

(рис. 1–9, 14, 15)

Материал исследования. Всего исследовано 7 самок, все включены в типовую серию. Все особи собраны в озере Байкал, Южная котловина, залив Лиственничный, прибрежная зона напротив мыса Рогатка и причала “Рогатка” (51°52′04.7″ N, 104°49′47.9″ E), глубина 8 м, песок с примесью ила, от 21 апреля 2023 г., сборщик: водолаз А.П. Федотов. Голотип № H1: wm № H1-210423. Паратип № 1: wm № H2-210423. Паратип № 2: wm № H3-210423. Паратипы № 3–6: swm № x946.

Описание. Самка. Тело (рис. 1A; 2A, 2B). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей 770–850 мкм (среднее 810 мкм, $n = 6$). Не имеет выраженной окраски. Нукальный орган овальный, расположен по центру цефалоторакса. Интегумент с сенсиллами и рядами волосков. Рельеф отсутствует. Сомиты, несущие P2 и P3, с нукальными органами по бокам. Задние края сомитов глубоко зазубрены.

Рострум (рис. 5A) широко-треугольный, имеет слабо выраженный продольный киль с вентральной стороны и одну пару сенсилл.

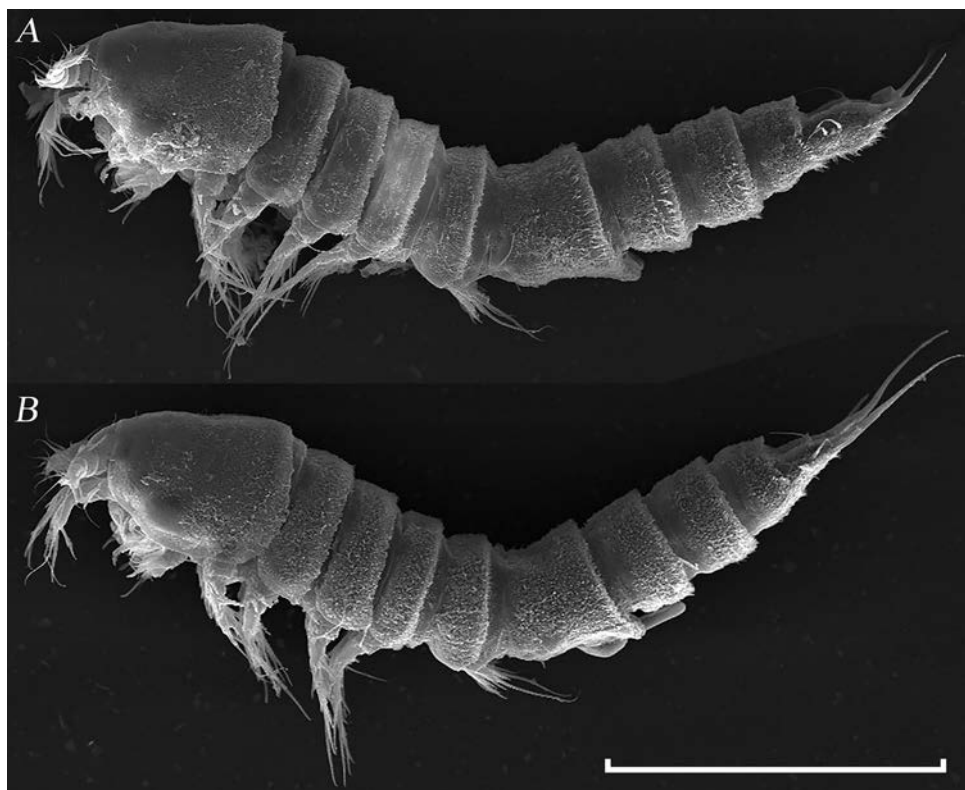


Рис. 1. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n. (A) и *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n. (B), СЭМ-фотографии внешнего вида самок, латерально. Масштаб 300 мкм.

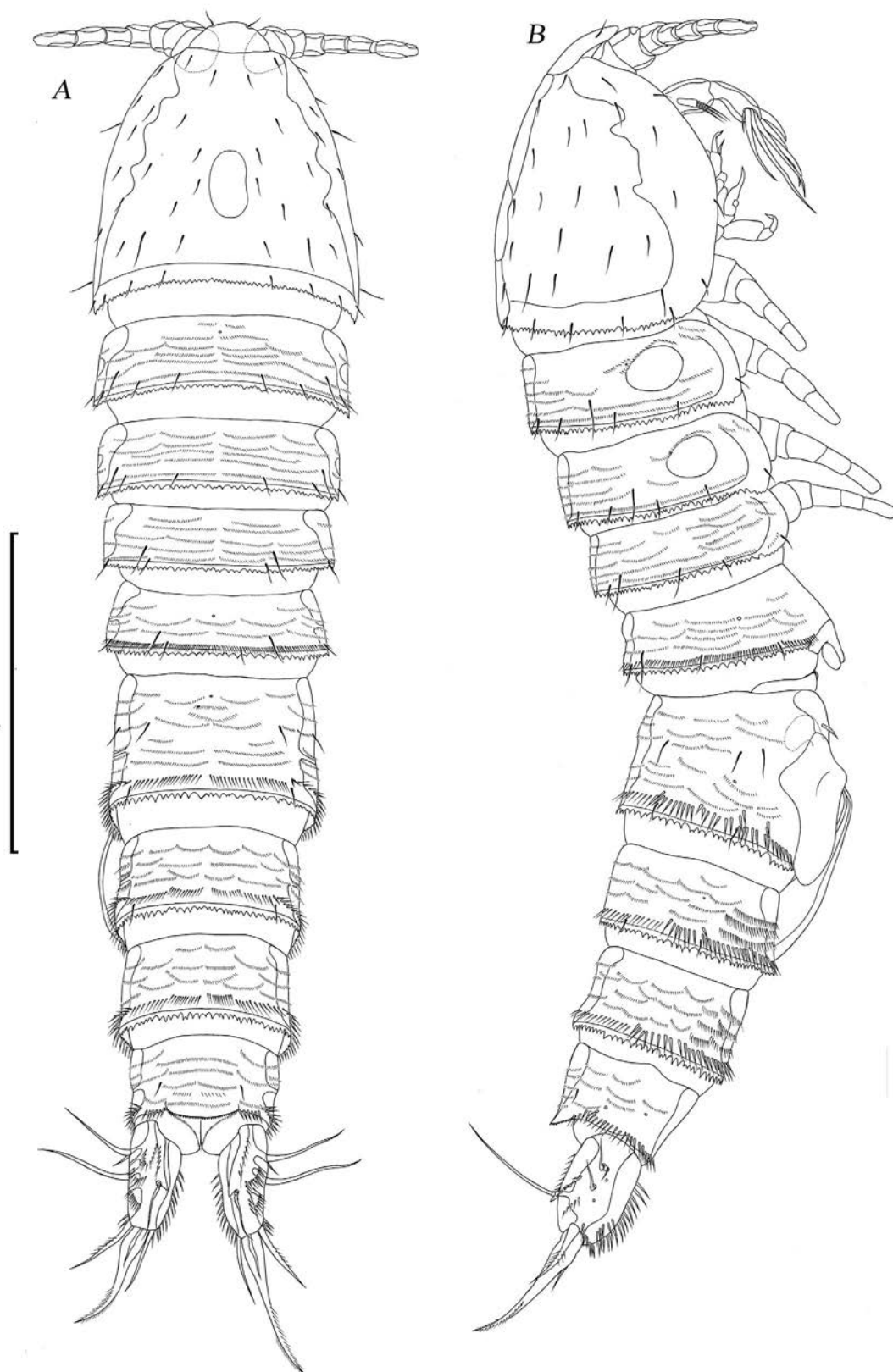


Рис. 2. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., самка, внешний вид: А — дорсально, В — латерально. Масштаб 200 мкм.

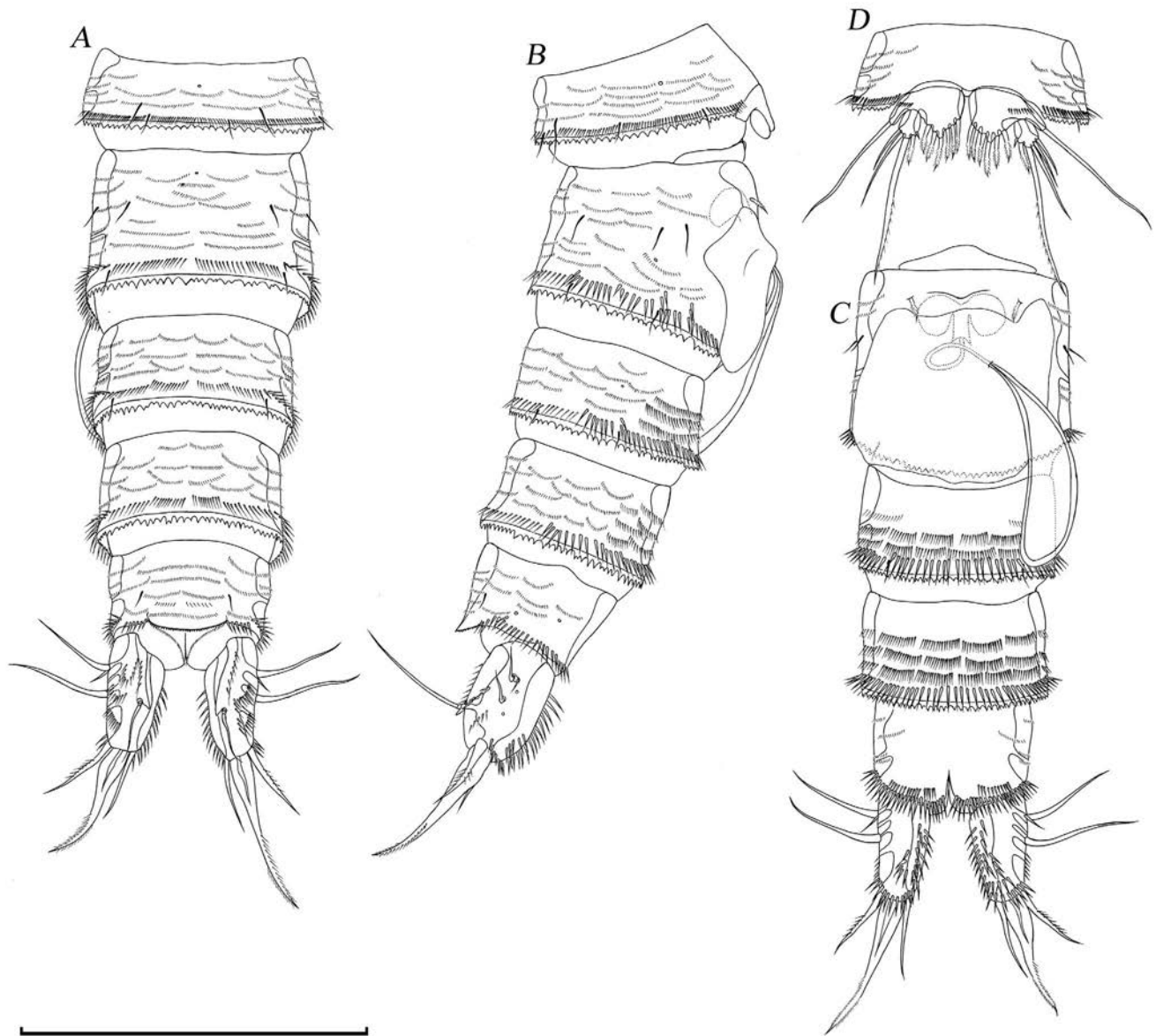


Рис. 3. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., самка: *A* — abdomen с P5-несущим сомитом, дорсально; *B* — abdomen с P5-несущим сомитом, латерально; *C* — abdomen, вентрально; *D* — P5-несущий сомит, вентрально. Масштаб 200 мкм.

Генитальный двойной сомит (рис. 3*A–3C*) с рядами шипиков на дорсальной и латеральных сторонах. Генитальное поле (рис. 8*B*) расположено в верхней половине сомита. Копулятивная пóra ведет к короткому копулятивному протоку, семенные протоки крупные. Рудиментарная P6 в виде одной оперенной щетинки. На сомите имеется крупное желто-коричневое образование, покрывающее копулятивную пóру и предположительно участвующее в репродукции.

Свободные абдоминальные сомиты (рис. 3*A–3C*) с рядами шипиков вдоль всего

заднего края, причем на вентральной стороне они крупнее, чем на дорсальной. Задний край анального сомита окаймлен шипиками, на вентральной стороне над основанием каудальных ветвей еще по одному ряду шипиков. Анальная пластинка полукруглая с мелкими зубчиками. Анальное отверстие расположено терминально между каудальными ветвями.

Каудальные ветви (рис. 3*A–3C*; 4*A–4C*; 14*A*) расширены в дорсо-вентральном направлении, по длине равны анальному сомиту, в полтора раза длиннее своей наибольшей латеральной ширины.

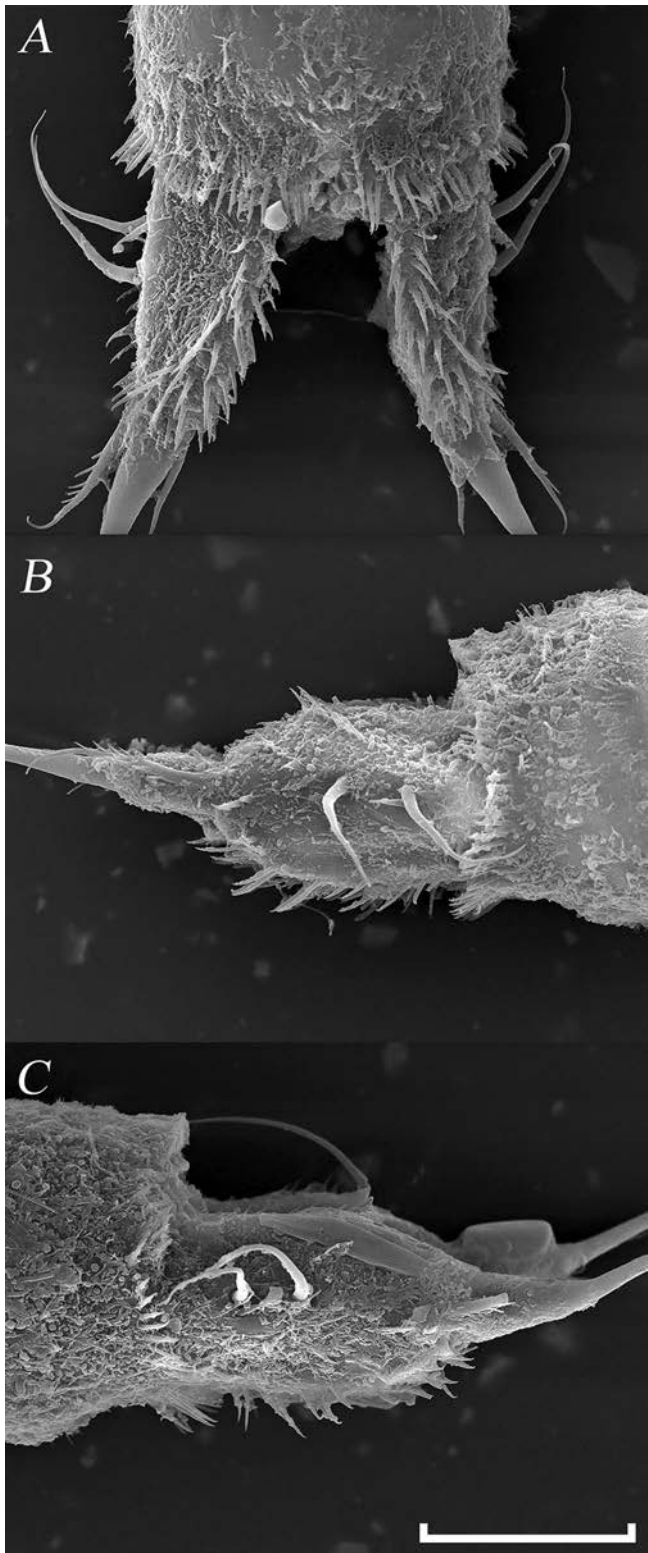


Рис. 4. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., СЭМ-фотографии каудальных ветвей самок: А – вентрально; В, С – латерально. Масштаб 50 мкм.

Дорсальная сторона с продольным килем, который продолжается примерно до второй трети длины ветвей и на конце образует мощный шип, у основания которого крепится VII щетинка. На дистальном конце ветвей у основания апикальных щетинок имеется ряд шипиков с вентральной стороны. I и II щетинки расположены в конце первой четверти; III щетинка – в конце первой половины латерального края; IV щетинка немного короче каудальных ветвей и вооружена шипиками; V щетинка почти в полтора раза длиннее каудальных ветвей, вздута в основании и на конце вооружена шипиками; VI щетинка короткая и голая; VII щетинка на двойном цоколе (основании).

Антеннулы (рис. 5А) 7-сегментные. Первый сегмент самый широкий, с одной щетинкой и двумя рядами шипиков с передней стороны. Второй сегмент с девятью щетинками, одна из них с цоколем (основанием). Третий сегмент с шестью щетинками, две из них с цоколем. Четвертый сегмент с одной свободной щетинкой и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Пятый сегмент с одной щетинкой с цоколем. Шестой сегмент с тремя щетинками, одна из них с цоколем. Седьмой сегмент с семью щетинками, шесть из которых с цоколем, и акротеком. Формула вооружения: 1-[1], 2-[9], 3-[6], 4-[1+(1+э)], 5-[1], 6-[3], 7-[7 + акр].

Антенны (рис. 5В). Кокса с рядом шипиков. Аллобазис голый; щетинки аллобазиса односторонне перистые. Экзоподит односегментный с тремя двусторонне перистыми щетинками. Свободный эндоподальный сегмент в средней части имеет два мощных шипа и два ряда шипиков, расположенных фронтально; в апикальной части два шипа, две колленчатые (геникулирующие) щетинки, одна оперенная и одна короткая щетинки, а также ряд шипиков.

Ламбрум (рис. 6А, 6В) ромбовидный, на дистальном крае внешней стороны ряд длинных волосков, на внутренней стороне ряд шипиков и мелкие зубчики, расположенные как на рисунке.

Мандибулы (рис. 6С). Кокса крепкая с полукруглым рядом шипиков в проксимальной части, гнатобаза с хорошо развитыми округлыми раздвоенными зубами и односторонне перистой щетинкой.

Таблица 1. Формула вооружения плавательных ног (по: Lang, 1934) самки *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n.

Нога	Экзоподит	Эндоподит
P1	0; 0; 2,2	1; 2,2
P2	0; 0; 2,2	1; 3
P3	0; 0; 2,2	1; 1,3
P4	0; 0; 2,2	1; 1,3



Рис. 5. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., самка: *A* – антеннула и рострум, дорсально; *B* – антенна, фронтально. Масштаб 100 мкм.

Пальпа двухсегментная: базис несет ряд шипиков, эндоподит с четырьмя апикальными щетинками.

Максиллулы (рис. 6*D*). Прекокса с рядом шипиков на дистальном крае; прекоксальный артрит с семью шипами, дистальной щетинкой и двумя щетинками на фронтальной стороне. Коксальный эндит с одной голой и одной односторонне перистой щетинками. Аллобазис с тремя дистальными щетинками (одна из которых перистая) и пятью щетинками на внешнем крае.

Максиллы (рис. 6*E*). Базис с двумя эндитами, проксимальный эндит с двумя односторонне перистыми щетинками и одной голой щетинкой, дистальный эндит с двумя односторонне перистыми щетинками; на внешнем крае два ряда шипиков. Проксимальный сегмент эндоподита в виде мощного когтя с шипиками, с одной щетинкой на фронтальной стороне, одной щетинкой и порой на каудальной. Дистальный сегмент эндоподита несет две щетинки.

Максиллипеды (рис. 6*F*). Синкокса с односторонне перистой щетинкой на дистальном выступе

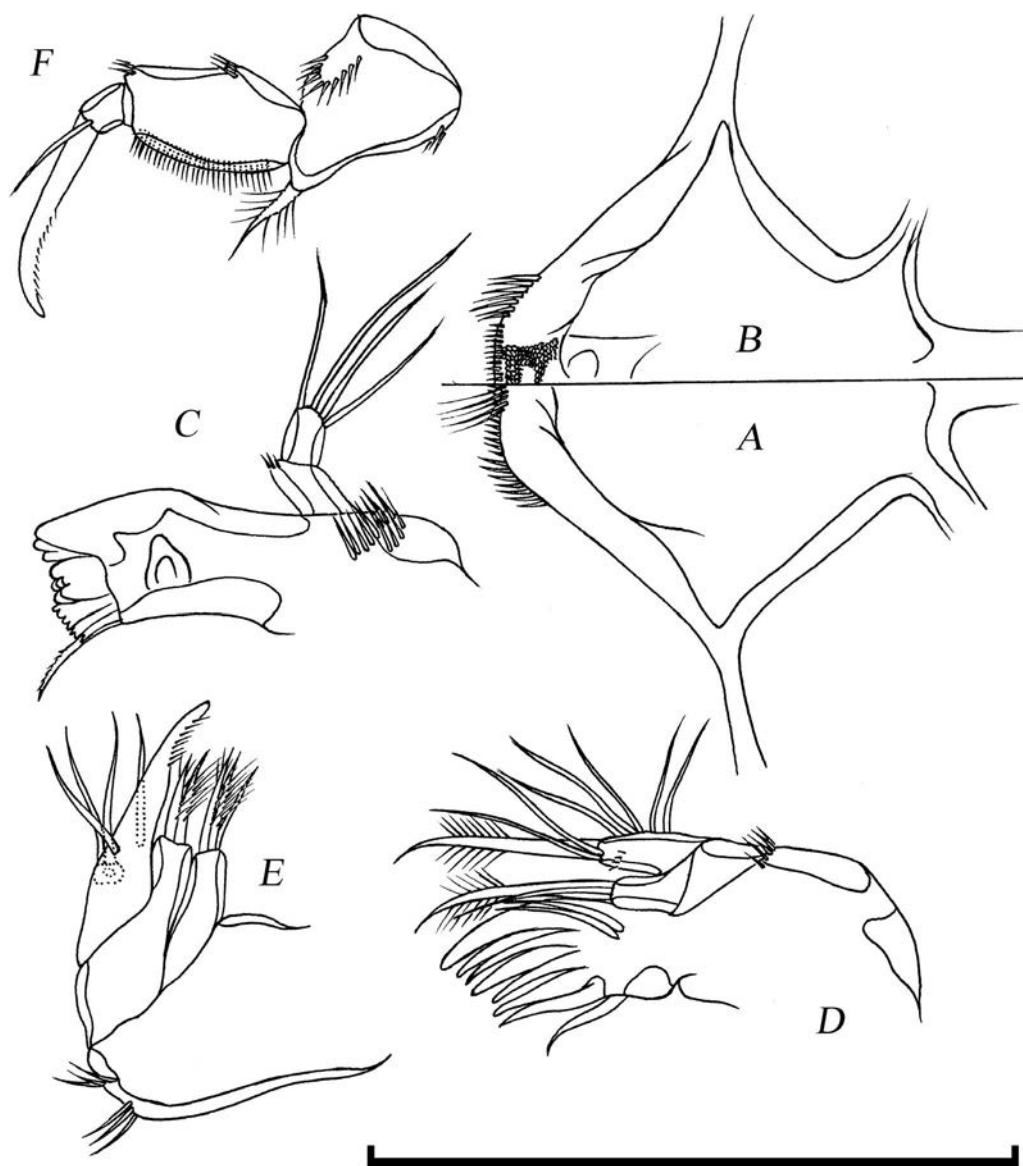


Рис. 6. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., самка: *A* — ламбрум, внешняя сторона; *B* — ламбрум, внутренняя сторона; *C* — мандибула, фронтально; *D* — максилла, фронтально; *E* — максилла, каудально; *F* — максиллипед, каудально. Масштаб 100 мкм.

и двумя рядами шипиков. Базис с рядом шипиков на фронтальной стороне и двумя внешними рядами маленьких шипиков. Эндоподит несет мощный коготь и щетинку.

Р1 (рис. 7А). Интеркоксальный склерит прямоугольный. Прекокса с рядом шипиков по внешнему краю. Кокса прямоугольная, с рядами шипиков по внешнему краю и на передней стороне. Базис с внешним и наружным шипами, рядами шипиков у основания шипов и эндоподита и одной порой. Экзоподит трехсегментный, на каждом сегменте есть ряд шипиков, идущий с внешнего

края на передний дистальный край; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки, подкрученные в дистальной части). Эндоподит двухсегментный, на каждом сегменте есть ряд шипиков, идущий с внешнего на передний дистальный край; проксимальный сегмент с одной щетинкой; дистальный сегмент с четырьмя элементами (две короткие внутренние щетинки, одна апикальная щетинка, подкрученная в дистальной части, и длинный апикальный шип).

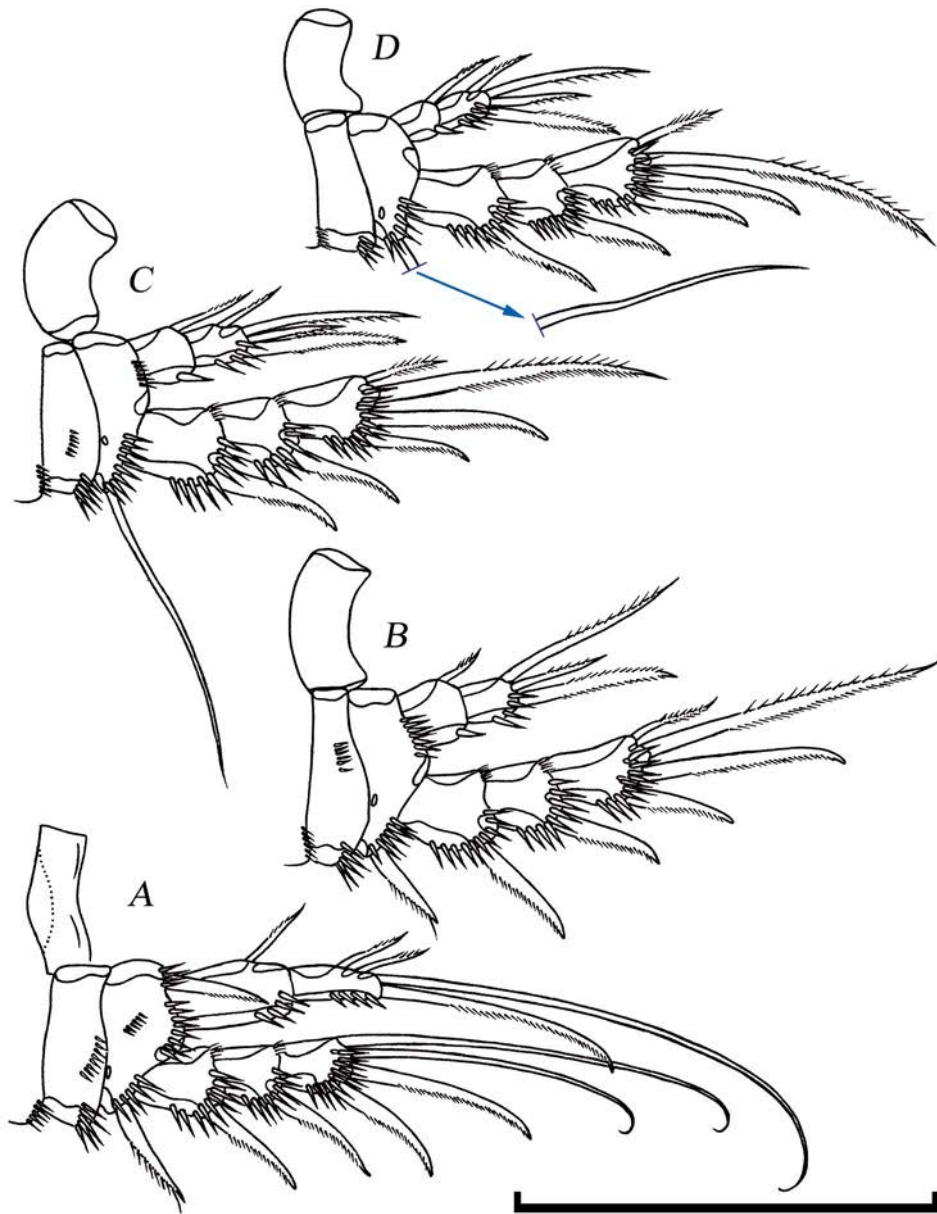


Рис. 7. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., самка: *A* – P1, передняя сторона; *B* – P2, передняя сторона; *C* – P3, передняя сторона; *D* – P4, передняя сторона. Масштаб 100 мкм.

P2 (рис. 7*B*). Интеркоксальный склерит вогнутый. Прекокса с рядом шипиков. Кокса прямоугольная, с рядами шипиков на внешнем крае и на передней стороне. Базис с внешним шипом, двумя рядами шипиков у основания шипа и эндоподита и одной порой. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков, который идет от внешнего к переднему дистальному краю; проксимальный и медиальный сегменты с шипом на внешнем дистальном углу; дистальный сегмент с четырьмя элементами (два внешних шипа, апикальная и внутренняя щетинки). Эндоподит

двухсегментный; проксимальный сегмент со щетинкой на внутреннем крае и шипиком на внешнем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и тремя элементами (три апикальные щетинки).

P3 (рис. 7*C*). Интеркоксальный склерит более вогнутый. Прекокса, протоподит и экзоподит как на P2; базис с голой внешней щетинкой. Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент со внутренней щетинкой и шипиком на внутреннем крае; дистальный сегмент с рядом шипиков

Таблица 2. Сравнение морфологических признаков самок *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n. и *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n. с наиболее сходными с ними видами из озера Байкал

Вид	Строение заднего края сомитов	Форма каудальных ветвей (латерально); отношение их длины к наибольшей ширине	Расположение шипиков на каудальных ветвях	Отношение длины ветвей к длине V щетинки	Вооружение IV/VI щетинок
<i>Moraria (Baikalomoraria) okunevae</i> sp. n.	Отчетливо зазубренный	Овальные; 1.5 : 1	Д, В, А	1: 1.5	Вооружена / голая
<i>Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata</i> sp. n.	Отчетливо зазубренный	Конические; 1.3 : 1	Д, В, А	1: 3.3	Обе вооружены
<i>Moraria (Baikalomoraria) spinulosa</i> Borutzky et Okuneva 1972	Гладкий	Прямоугольные; 2 : 1	Д, В, А	1: 1.2	Обе вооружены
<i>Moraria (Baikalomoraria) werestschagini</i> Borutzky 1949	Отчетливо зазубренный	Прямоугольные, с закругленными дистальными углами; 1.5 : 1	А	2: 1	Обе голые
<i>Moraria (Baikalomoraria) coronata</i> Borutzky 1952	Отчетливо зазубренный	Овальные; 1.2 : 1	Д, А	3: 1	Обе голые

Примечания. Д – дорсально, В – вентрально, А – апикально.

на внешнем крае и четырьмя элементами (одна внутренняя и три апикальные щетинки).

Р4 (рис. 7D). Интеркоксальный склерит, претокса, протоподит и экзоподит как на Р2; базис с голой внешней щетинкой. Эндоподит такого же строения, как на Р3.

Формула вооружения плавательных ног представлена в табл. 1.

Р5 (рис. 8A). Базиэндоподит треугольный, с шестью двусторонне перистыми шипами и одной порой на внутренней доле, на сифоре ряд шипиков и внешняя щетинка. Экзоподит почти овальный, с четырьмя или пятью элементами (один внутренний двусторонне перистый шип, две апикальные щетинки, длинная из которых оперена, и один или два внешних шипа), и одним внутренним шипиком.

Самец неизвестен.

Изменчивость. У паратипа № 1 на дистальном сегменте одного из эндоподитов Р3 имеются две внутренние щетинки вместо одной, как у остальных исследованных особей. У паратипов № 1 и 2 на проксимальном сегменте эндоподита Р4 отсутствуют внешние шипики. Количество элементов вооружения экзоподита Р5 варьирует

от четырех до пяти: один-два внутренних шипа, две апикальные щетинки, один-два внешних шипа в разных комбинациях. Вооружение экзоподитов Р5 зачастую различается в рамках одной особи. Подробно изменчивость строения плавательных ног представлена на рис. 15. Строение и вооружение каудальных ветвей в рамках типовой серии постоянно (рис. 4A–4C; 9A–9D).

Примечания. Непостоянство вооружения экзоподита Р5 (важный таксономический признак для гарпактикоид) характерно и для переописанных нами ранее байкальских видов рода *Moraria*: *Moraria (Baikalomoraria) longicauda* Borutzky 1952 и *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* Borutzky 1949 (Алексеева и др., 2023; Алексеева, Тимошкин, 2023).

Сравнение. Форма ветвей *М. (В.) okunevae* на латеральном виде наиболее сходна с *М. (В.) werestschagini* и *Moraria (Baikalomoraria) coronata* Borutzky 1952 (табл. 2). На латеральном виде ветви *М. (В.) werestschagini* являются прямоугольными, а у нового вида – округлыми; у ранее описанного вида полностью отсутствует дополнительное вооружение в виде рядов шипиков на дорсальной и вентральной сторонах, характерное для *М. (В.) okunevae*. Апикальные щетинки ветвей

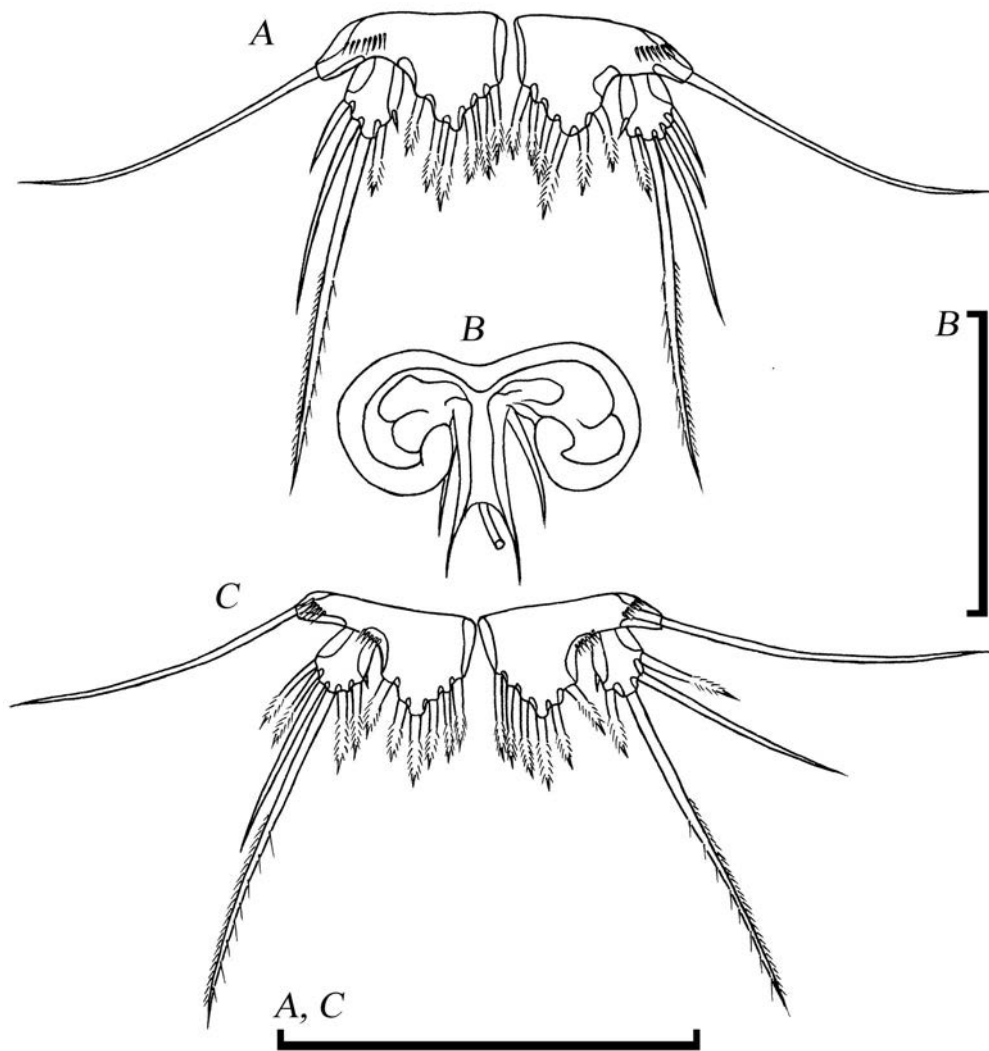


Рис. 8. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n. (A, B) и *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n. (C), самки: A, C — P5, передняя сторона; B — генитальное поле. Масштаб, мкм: A, C — 100, B — 50.

M. (B.) werestschagini очень короткие, у нового вида эти же щетинки длиннее; длина V щетинки ранее описанного вида достигает около половины длины ветвей, а сама щетинка голая, у *M. (B.) okunevae* V щетинка в 1.2–1.5 раза длиннее ветвей и вооружена; IV щетинка *M. (B.) werestschagini* также не вооружена, в отличие от нового вида. Задние края абдоминальных сомитов *M. (B.) werestschagini* вооружены шипиками только на вентральной стороне, а у *M. (B.) okunevae* ряды шипиков полностью окаймляют задний край сомитов (в том числе на дорсальной стороне), а длина шипиков почти вдвое превышает таковую у *M. (B.) werestschagini*.

Каудальные ветви *M. (B.) coronata* округлые (отношение длины ветвей к их латеральной ширине 1.2 : 1), а у нового вида — овальные (то же

соотношение — 1.5 : 1). Ветви *M. (B.) coronata* вооружены шипиками только на дорсальной стороне, вентральный край голый. Дорсальный киль ветвей у *M. (B.) coronata* не оканчивается шиповидным выростом, в отличие от кия ветвей *M. (B.) okunevae*. Апикальные щетинки *M. (B.) coronata* сильно редуцированы (очень тонкие и короткие), в отличие от щетинок нового вида, у которого они нормально развиты.

По характеру дополнительного вооружения каудальных ветвей в виде рядов шипиков, особи нового вида отдаленно сходны с *M. (B.) spinulosa*, но хорошо отличаются от него сильно расширенной формой ветвей на латеральном виде; у ранее описанного вида задние края сомитов гладкие, а у *M. (B.) okunevae* — отчетливо зазубренные.

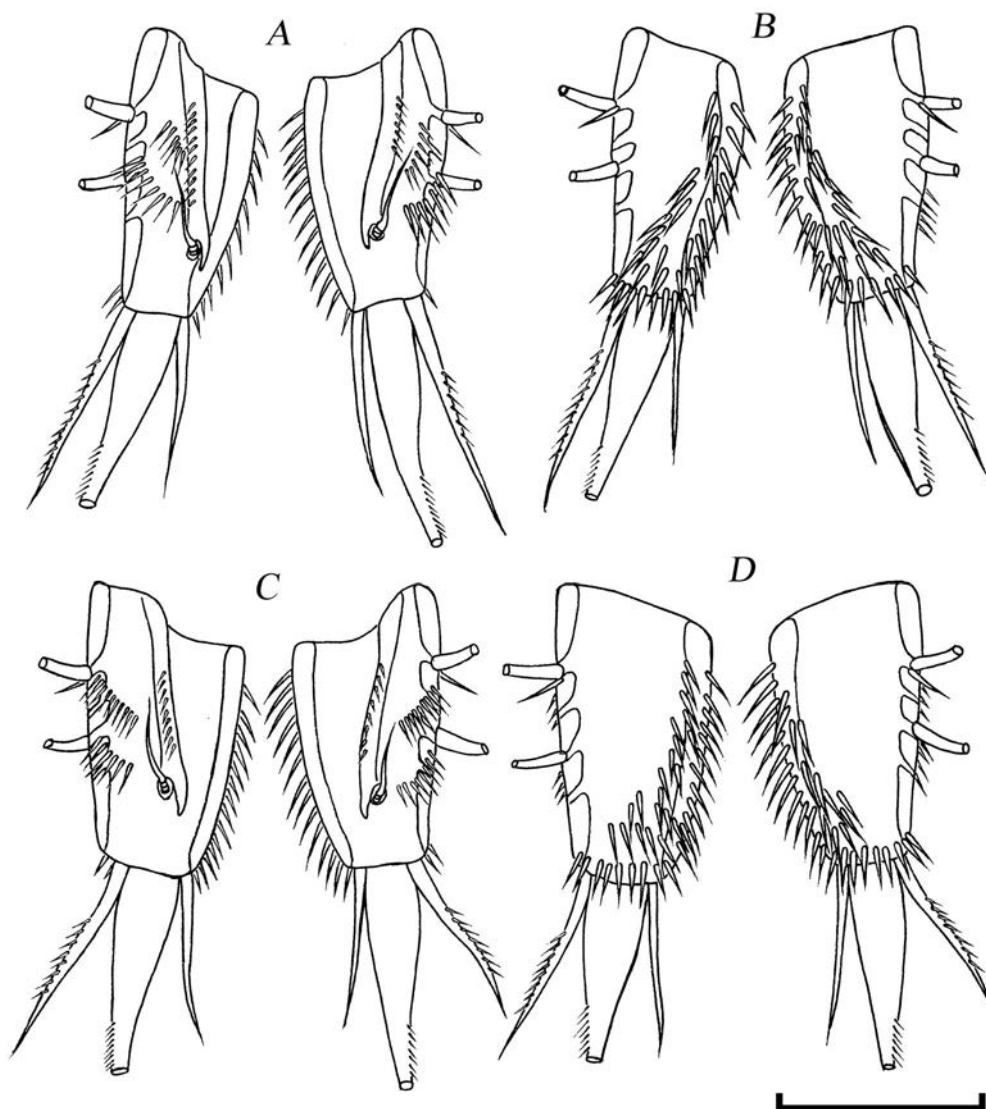


Рис. 9. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., каудальные ветви паратипов № 1 (A, B) и № 2 (C, D): A, C — дорсально; B, D — латерально. Масштаб 50 мкм.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, обнаружен в заливе Лиственничный, прибрежная зона напротив мыса Рогатка и причала “Рогатка” (глубина 8 м). Обитает на песке с примесью ила.

Этимология. Вид назван в честь Окуневой Галины Леонидовны, специалиста по фауне гарпактикоид озера Байкал, сделавшей огромный вклад в исследования этой интереснейшей группы.

***Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* Alekseeva sp. n.**
(рис. 1, 8, 10–14, 16)

Материал исследования. Всего исследовано 10 самок, все включены в типовую серию. Все особи собраны в озере Байкал, Южная котловина, залив Лиственничный, прибрежная

зона напротив мыса Рогатка и причала “Рогатка”, глубина 8 м, песок с примесью ила, от 21 апреля 2023 г., сборщик: водолаз А.П. Федотов. Голотип № H2: wm № H4-210423. Паратип № 1: wm № H5-210423. Паратип № 2: № wm H6-210423. Паратип № 3: wm № H7-210423. Паратип № 4: wm № H8-210423. Паратип № 5: wm № H9-210423. Паратипы № 6–9: swm № x946.

Описание. Самка. Тело (рис. 1B; 10A, 10B). Длина от кончика рострума до дистального края каудальных ветвей 780–820 мкм (среднее 805 мкм, $n = 8$). Не имеет выраженной окраски. Нукальный орган овальный, расположен в углублении по центру цефалоторакса. Интегумент с сенсиллами и рядами шипиков. Рельеф отсутствует. Сомиты,

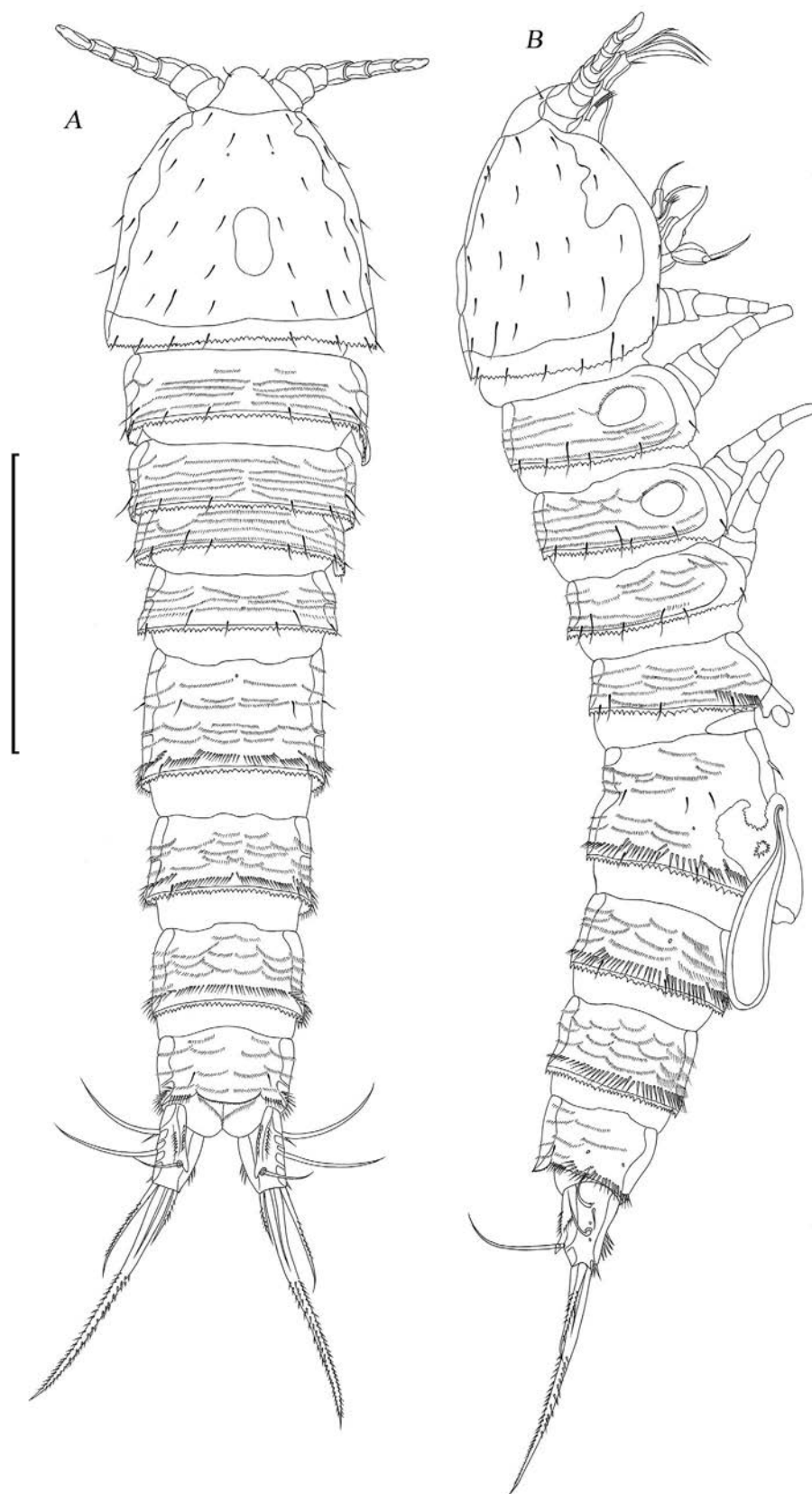


Рис. 10. *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n., самка, внешний вид: *A* — дорсально, *B* — латерально. Масштаб 200 мкм.

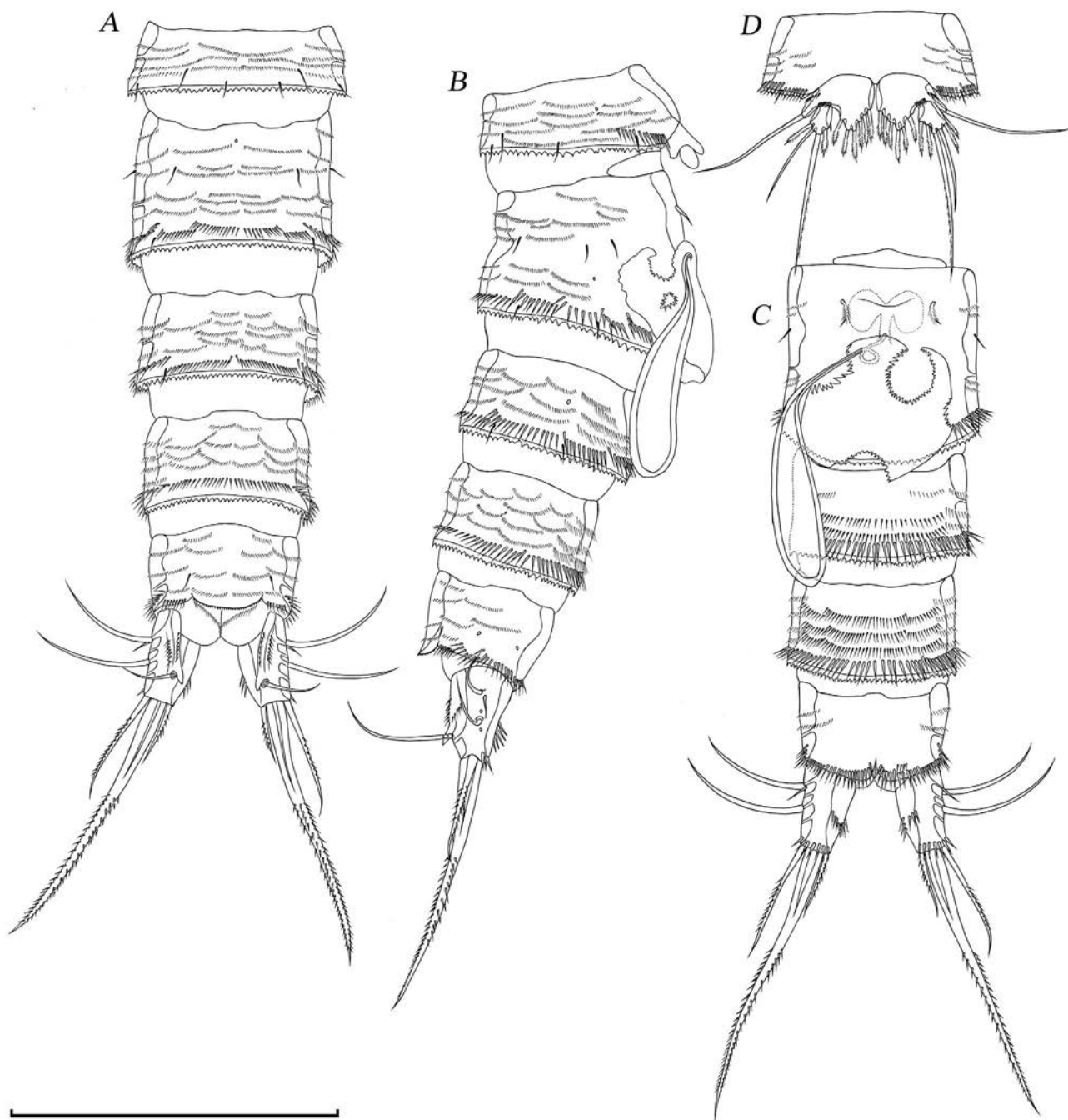


Рис. 11. *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n., самка: *A* — abdomen с P5-несущим сомитом, дорсально; *B* — abdomen с P5-несущим сомитом, латерально; *C* — abdomen, вентрально; *D* — P5-несущий сомит, вентрально. Масштаб 200 мкм.

несущие P2 и P3, с нукальными органами по бокам. Задние края сомитов глубоко зазубрены.

Антеннулы, антенны, ламбрум, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды, P1–P4, рострум, генитальный двойной сомит и абдоминальные сомиты как у предыдущего вида; на вентральной стороне анального сомита над основанием

каудальных ветвей нет дополнительного ряда шипиков.

Каудальные ветви (рис. 11*A–11C*; 12*A–12D*; 14*B*) чуть короче анального сомита и в полтора раза длиннее своей наибольшей ширины. Дорсальная сторона с продольным килем; киль продолжается до третьей четверти длины ветвей и на конце

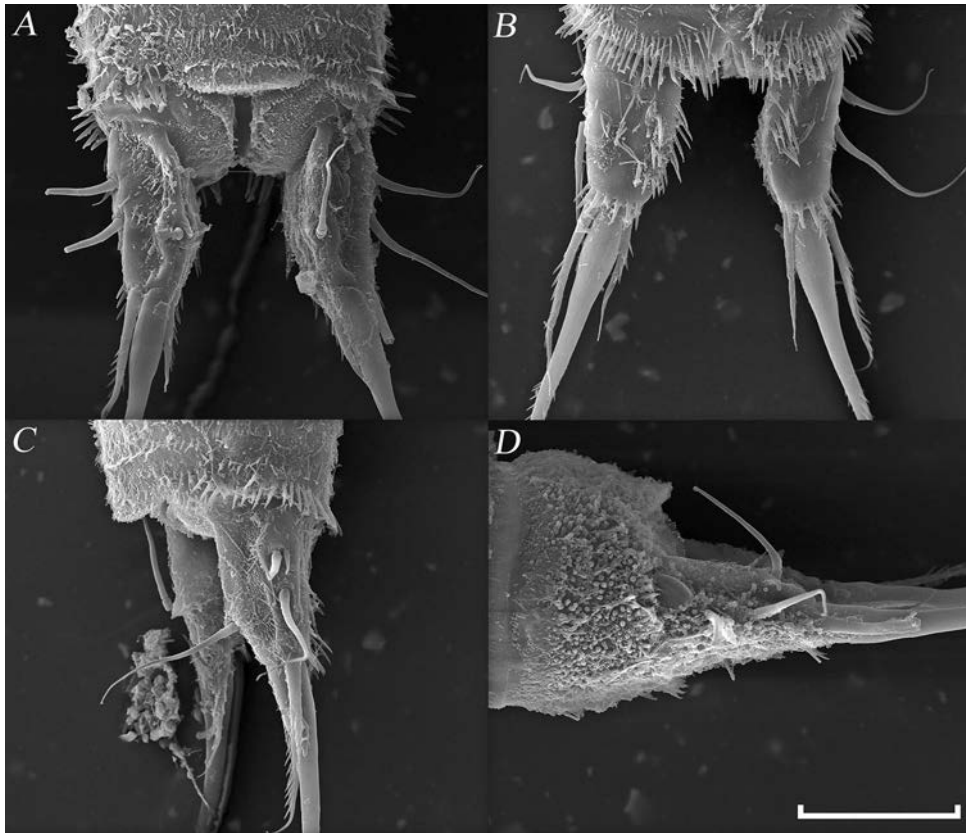


Рис. 12. *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n., СЭМ-фотографии каудальных ветвей самки: *A* – дорсально; *B* – вентрально; *C, D* – латерально. Масштаб 50 мкм.

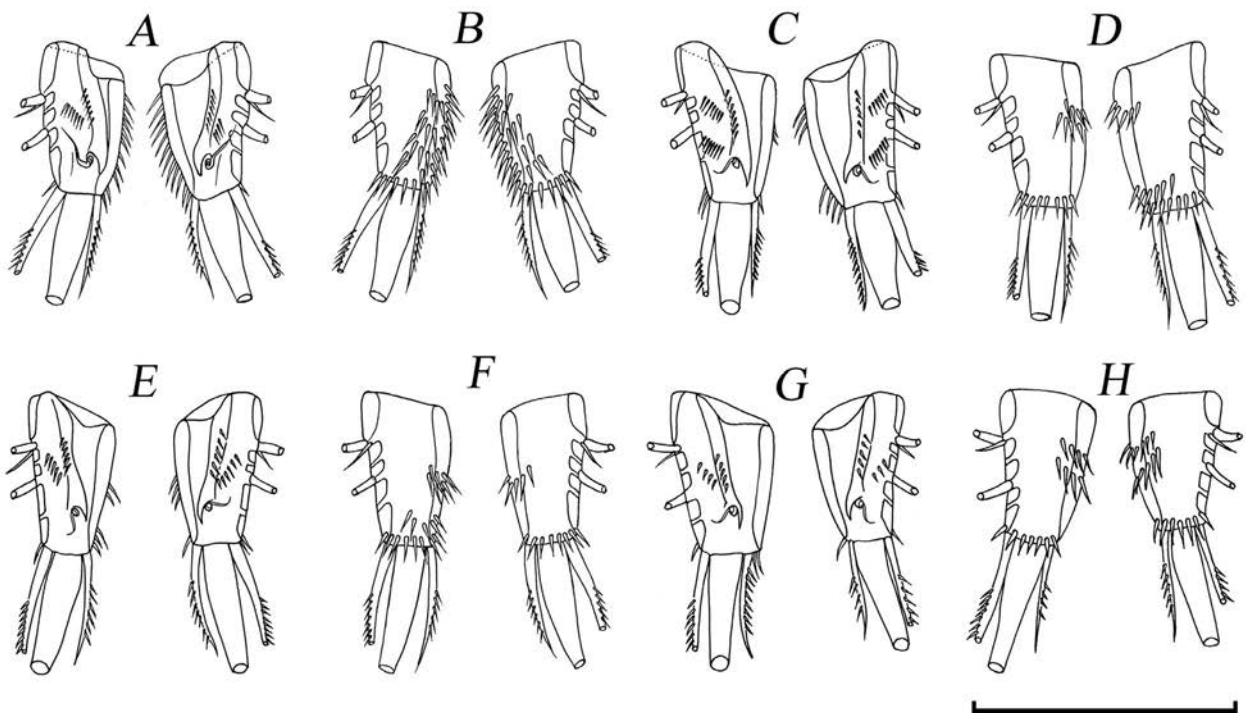


Рис. 13. *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n., каудальные ветви самок дорсально (*A, C, E, G*) и вентрально (*B, D, F, H*): *A, B* – паратип № 1; *C, D* – паратип № 2; *E, F* – паратип № 3; *G, H* – паратип № 5. Масштаб 100 мкм.

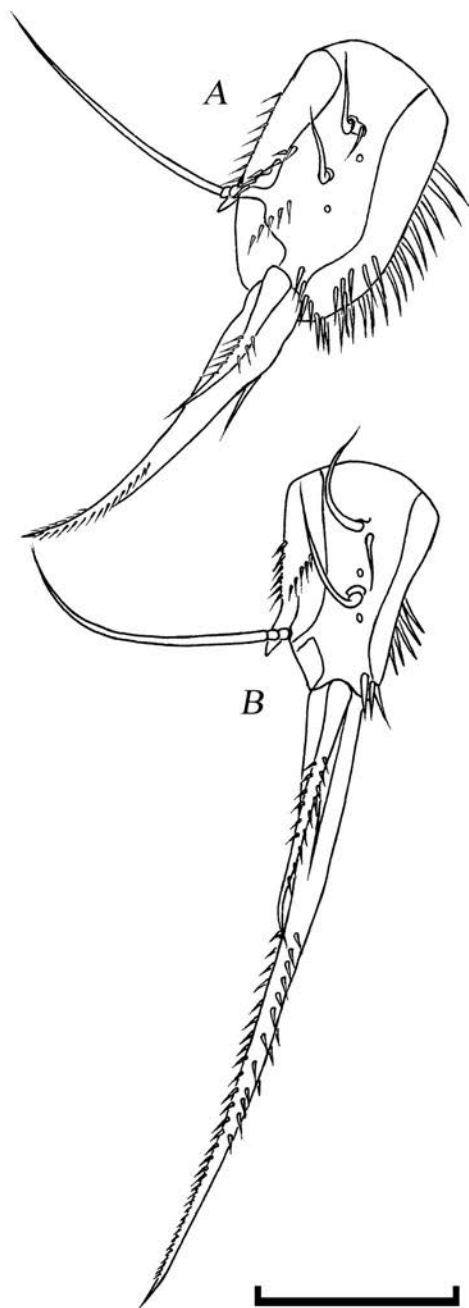


Рис. 14. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n. (A) и *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n. (B), каудальные ветви самок, латерально. Масштаб 50 мкм.

образует мощный шип, у основания которого крепится VII щетинка. Вдоль киля идет два ряда шипиков: один из которых расположен на самом киле, а второй — с внешней стороны киля. На дистальном конце ветвей у основания апикальных щетинок имеется ряд шипиков с вентральной стороны. I и II щетинки расположены в конце первой трети латерального края; III — в конце второй трети

латерального края; IV щетинка короткая и голая либо несет мелкие тонкие шипики; V щетинка в виде мощного шипа; VI щетинка короткая и голая; VII щетинка на двойном цоколе.

P5 (рис. 8C). Базисендоподит треугольный, с шестью двусторонне перистыми шипами, одной порой и рядом шипиков в основании экзоподита, на сетофоре ряд шипиков и внешняя щетинка. Экзоподит почти овальный, с четырьмя—шестью элементами (один—два внутренних двусторонне перистых шипа, две апикальные щетинки, длинная из которых оперена, и один или два внешних шипа), и одним внутренним шипиком.

С а м е ц неизвестен.

И з м е н ч и в о с т ь. На внешней стороне проксимального сегмента одного из эндоподитов P2 у паратипов № 1 и 3 вместо одного крупного шипа есть три тонких шипика. Количество внутренних щетинок на дистальном сегменте эндоподитов P3 и P4 варьирует от одной до двух. У голотипа и паратипа № 4 проксимальный и дистальный сегменты одного из эндоподитов P4 срослись. Количество внешних шипиков на проксимальных сегментах эндоподитов P2—P4 может меняться от одного мощного шипика до трех более мелких. Количество элементов вооружения экзоподита P5 варьирует от трех до шести: один—два внутренних шипа (могут отсутствовать); две апикальные щетинки; один—два внешних шипа. Вооружение каждой пары эндоподитов P2—P5 часто является разным у одной особи. Подробно изменчивость строения плавательных ног представлена на рис. 16. Дополнительное вооружение каудальных ветвей у особей типовой серии варьирует (рис. 13A—13H). На дорсальной стороне ветвей у паратипа № 2 есть три ряда шипиков вместо двух. На вентральной стороне ветвей паратипов № 2, 3 и 5 количество шипов значительно меньше, чем у остальных особей.

С р а в н е н и е. По строению каудальных ветвей особи *M. (B.) ornofurcata* наиболее сходны с *Moraria (Baikalomoraria) spinulosa* Borutzky et Okuneva 1972 (табл. 2). Ветви обоих видов имеют дополнительное вооружение в виде рядов мелких шипиков на дорсальной и вентральной сторонах. Ветви нового вида с латеральной стороны более короткие и широкие, в отличие от ранее описанного вида: отношение длины к ширине ветвей у *M. (B.) ornofurcata* 1.3 : 1, а у *M. (B.) spinulosa* 2 : 1 (Боруцкий, Окунева, 1972). Апикальные щетинки *M. (B.) spinulosa* короче, чем у нового вида. У ранее описанного вида отношение длины ветвей к длине V щетинки составляет 1 : 1.1—1.2, а у нового вида — 1 : 3.3; т.е. V щетинка нового вида значительно длиннее. Сомиты *M. (B.) spinulosa* гладкие, а у *M. (B.) ornofurcata* ясно зазубренные.

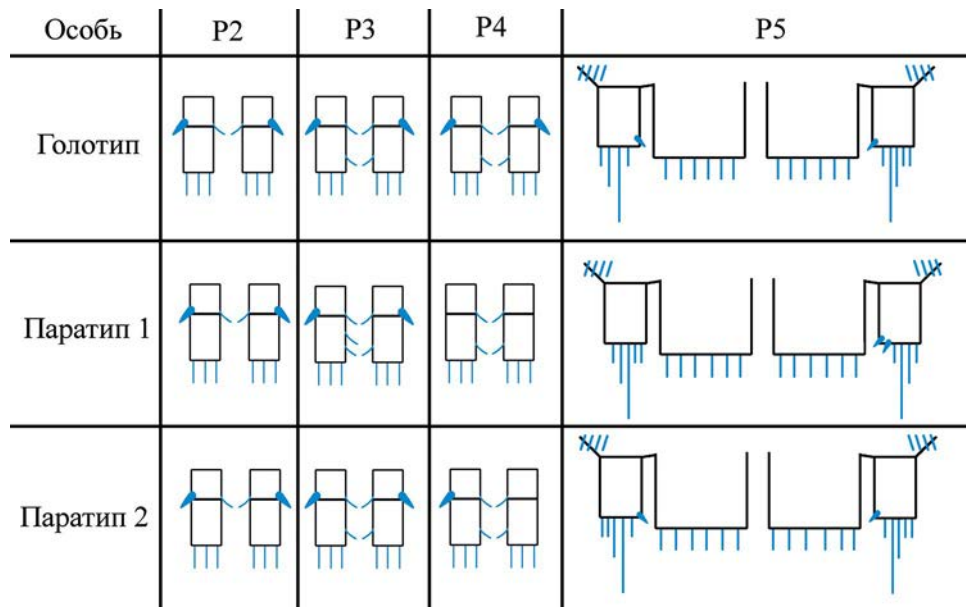


Рис. 15. *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n., схема изменчивости некоторых конечностей самок типовой серии.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, обнаружен в заливе Лиственничный, прибрежная зона напротив мыса Рогатка и причала “Рогатка” (глубина 8 м). Обитает на песке с примесью ила.

Этимология. Название вида является производным от слов “огно” — “украшать, вооружать” и “furca” — “фурка, каудальные ветви”.

Несмотря на то, что оба новых вида встречены совместно в одном местообитании, они хорошо различаются строением каудальных ветвей (рис. 14А, 14В). К сожалению, самцы *M. (B.) okunevae* и *M. (B.) ornofurcata* нами не обнаружены не только в исходной пробе, но и при повторных сборах в июне и сентябре в окрестностях типового местонахождения; в феврале в Больших Котах на тех же глубинах особи этих видов также не обнаружены. Вероятно, оба вида являются редкими.

Строение эндоподитов P2–P5 обычно является надежным диагностическим признаком для разных таксонов гарпактиоид (Боруцкий, 1952). Как показано в этой и предшествующих работах (Алексеева и др., 2023; Алексеева, Тимошкин, 2023), для байкальских морарий данные признаки не могут быть использованы как надежные систематические, поскольку у одной особи эндоподиты данных ног могут иметь разное вооружение (рис. 15; 16). Обычно это характерно для экзоподитов P5, строение которых ранее и использовалось в качестве основного таксономического признака наряду со строением каудальных ветвей (Боруцкий, 1952; Окунева, 1989). Возникает вопрос: какие же

признаки могут использоваться для систематики байкальских морарий? По нашим наблюдениям, в рамках вида устойчивы следующие признаки: форма каудальных ветвей (дорсально и латерально); наличие или отсутствие кия и шиповидного выроста в основании VII щетинки; степень развития апикальных щетинок и их вооружение; наличие на ветвях дополнительного вооружения в виде шипиков (но их количество может варьировать).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Е.Б. Фефиловой (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) за предоставление данных о морфологии типовых экземпляров *M. (B.) spinulosa*.

Автор благодарен сотрудникам Лимнологического института СО РАН: А.П. Федотову и Т.Ю. Майору за отбор проб; сотрудникам Приборного центра “Электронная микроскопия”, входящего в состав Объединенного Центра ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госбюджетного проекта № 0279-2021-0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразие; причины и последствия негативных экологических процессов”.

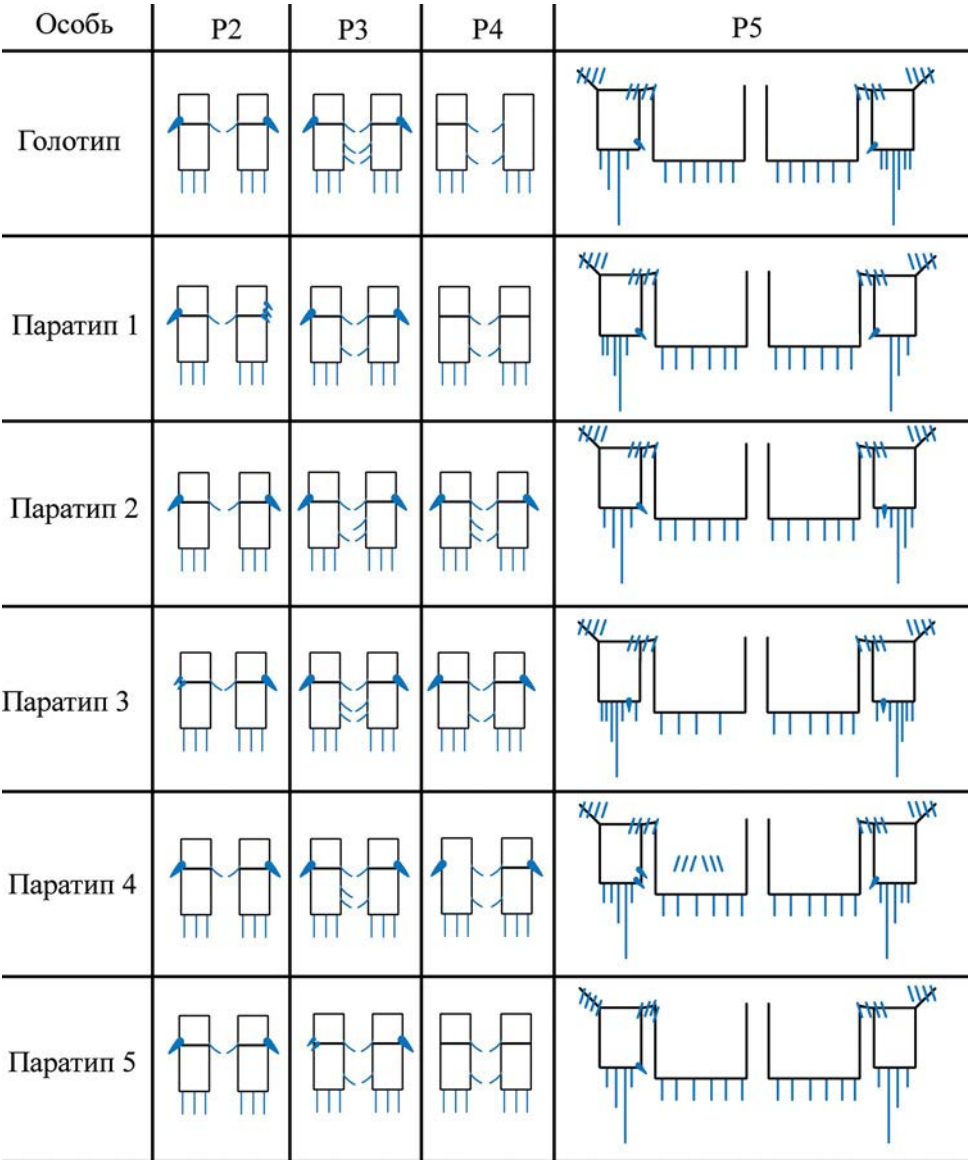


Рис. 16. *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n., схема изменчивости некоторых конечностей самок типовой серии.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Т. М., Шевелева Н. Г., Тимошкин О. А., 2023. Переописание *Moraria (Baikalomoraria)*

longicauda Borutzky, 1952 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 102. № 7. С. 751–766.

Алексеева Т. М., Тимошкин О. А., 2023. Переописание *Moraria (Baikalomoraria) werestschagini* Borutzky 1949 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 102. № 9. С. 1000–1020.

Боруцкий Е. В., 1931. Пресноводная фауна. Пресноводные и солоноватоводные Harpacticoida СССР. Вып. 3. Л.: Печатня. 246 с.

Боруцкий Е. В., 1949. Материалы по фауне Copepoda – Harpacticoida из озера Байкал. Род *Moraria* // Доклады Академии Наук СССР. Т. 64. № 6. 873–876.

- Боруцкий Е.В., 1952. Harpacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. № 4. М. — Л.: Изд-во Академии наук СССР. 426 с.
- Боруцкий Е.В., Окунева Г.Л., 1972. Новые виды Copepoda Harpacticoida из Южного Байкала // Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологии. Т. 77. № 2. С. 60–69.
- Евстигнеева Т.Д., Окунева Г.Л., 2001. Гарпактициды (Harpacticoida) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. I. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. С. 451–467.
- Окунева Г.Л., 1989. Гарпактициды озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 152 с.
- Ferrari F.D., Ivanenko V.N., 2008. The identity of protopodal segments and the ramus of maxilla 2 of copepods (Copepoda) // Crustaceana. V. 81. № 7. P. 823–835.
- Huys R., Boxshall G.A., 1991. Copepod Evolution. London: The Ray Society Publ. 468 p.
- Lang K., 1934. Marine Harpacticiden von der Campbell-Insel und einigen anderen südlichen Inseln // Acta Universitatis Lundensis, New Series. V. 2. № 30. P. 1–56.

***MORARIA (BAIKALOMORARIA) OKUNEVAE* SP. N.
AND *MORARIA (BAIKALOMORARIA) ORNOFURCATA* SP. N.
(COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE)
FROM LAKE BAIKAL**

T. M. Alekseeva

Limnological Institute, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

e-mail: atm171@mail.ru

During the study of coastal harpacticoid communities of Lake Baikal, representatives of two new species were discovered: *Moraria (Baikalomoraria) okunevae* sp. n. and *Moraria (Baikalomoraria) ornofurcata* sp. n. Morphologically, both new species are similar to *Moraria (Baikalomoraria) spinulosa* Borutzky et Okuneva 1972, but differ well in the structure of the caudal rami. The morphology of these species was studied using scanning electron microscopy. An illustrated description is provided, and variability characterized.

Keywords: taxonomy, morphology, endemic, Siberia

ПОЛОВОЙ АППАРАТ САМОК ВИДОВ РОДА *HOLELEPTA* (COLEOPTERA, HISTERIDAE, HISTERINAE, HOLELEPTINI) И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ГРУППЫ

© 2024 г. В.В. Бичевой*

Кафедра энтомологии Биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*e-mail: vladislav.bychevoy@gmail.com

Поступила в редакцию 13.10.2023 г.

После доработки 27.09.2024 г.

Принята к публикации 28.09.2024 г.

Большинство видов рода *Holelepta* отличается плоским телом и необычным строением яйцеклада, адаптированного к откладке яиц в разлагающуюся древесину. Кладистический анализ, основанный на 33 признаках внешнего строения имаго и 15 признаках яйцеклада, подтверждает монофилию рода. Подрод *Holelepta* отличается большим числом апоморфных признаков по сравнению с подродом *Leionota*. В ходе исследования не было обнаружено признаков, поддерживающих монофилию *Leionota*. Гонокситы большинства видов подрода *Holelepta* несут зубовидные или пильчатые выросты, которые помогают в раздвигании субстрата во время откладывания яиц. Вальвиферы имеют продольные утолщения, которые дополнительно увеличивают их прочность. Данные показывают невысокую степень значимости признаков полового аппарата самок для филогенетических реконструкций. Половой аппарата самок *Holelepta* в большей степени подвержен конвергенциям и параллелизмам по сравнению с признаками их внешнего строения.

Ключевые слова: жуки, гениталии самок, яйцеклад, сперматека, внешнее строение

DOI: 10.31857/S0044513424100032, **EDN:** tmqykh

Holelepta Paykull 1811 — типовой род жуков-карапузиков трибы Hololeptini Норе 1840. Виды этого рода отличаются от большинства других жуков-карапузиков сильно уплощённой формой тела, что связано с образом жизни: личинки и имаго охотятся под корой деревьев, где преследуют своих жертв (Крыжановский, Рейхардт, 1976), известны виды из подрода *Leionota*, которые адаптировались к обитанию в паузах листьев агавы (Salcedo-Delgado et al., 2018) и в гниющих тканях столбчатых кактусов (Pfeiler et al., 2010).

Также в состав трибы Hololeptini входят роды *Dimalus* Marseul 1870 (1 вид), *Petalosoma* Lewis 1903 (1 вид), *Eutidium* Lewis 1903 (17 видов), *Pliotona* Carnochan 1917 (5 видов) и *Oxysternus* Erichson 1834 (1 вид).

Род *Holelepta* включает 106 видов (Mazur, 2011) и разделяется на два подрода: *Holelepta* и *Leionota* Marseul 1853. В подрод *Holelepta* входит 76 видов, большинство из которых обитает на территории Южной Америки, южной части Азии и Африки. Виды подрода *Leionota* распространены в Южной

и Северной Америке, один вид известен из западной Африки (Mazur, 2011).

По-видимому, первые данные о строении яйцеклада жуков-карапузиков были получены Бикхардтом (Bickhardt, 1916). Дегалье (Dégallier, 1981) использовал строение сперматеки и гонокситов для диагностики видов рода *Euspilotus* Lewis 1907. Слипиньский и Мазур (Ślipiński, Mazur, 1999) в работе по филогении семейства Histeridae использовали два состояния признака гонокситов: 1) хорошо развитые, склеротизованные и ковшевидные или 2) сильно редуцированные. Катерино и Воглер (Caterino, Vogler, 2002) использовали два состояния вальвиферов — 1) полуцилиндрические 2) похожие на весло; три состояния сперматеки — 1) прикреплена к вершине совокупительной сумки, 2) прикреплена к основанию совокупительной сумки, 3) соединена с общим яйцеводом.

Катерино и Тишечкин (Caterino, Tishechkin, 2015) в работе, посвященной филогении представителей трибы Exosternini Нового Света, использовали 30 признаков полового аппарата самок:

четыре признака формы и строения VIII тергита; четыре признака формы и строения VIII стернита; три признака формы и строения IX стернита; один признак вальвиферов; шесть признаков формы и строения гонококситов; один признак стилуса; два признака, описывающих строение совокупительной сумки; семь признаков формы и строения сперматеки и железы сперматеки. Катерино и Тишечкин предположили наличие X тергита в составе яйцеклада и предложили два состояния признаков этой структуры. Приведенные Катерино и Тишечкиным состояния признаков не были использованы в настоящей работе, так как половой аппарат самок видов трибы *Exosternini* сильно отличается от таковых у видов рода *Hololepta*.

В Палеарктической области отмечено только 12 видов рода *Hololepta* (Lackner et al., 2015), из которых на территории России встречаются два — *Hololepta plana* (Sulzer 1776) и *H. amurensis* Reitter 1879 (Крыжановский, Рейхардт, 1976; Крыжановский, 1989). *H. plana* — широко распространен на территории России, а *H. amurensis* встречается в Приморье и на юге Хабаровского края. Для обоих этих видов строения яйцеклада до сих пор не было описано. Строение сперматеки *H. plana* описано в работе Де Марцо и Виенны (De Marzo, Vienna, 1982). Изображение сперматеки *H. amurensis* приведено в работе Охары (Ohara, 1991).

Дирингс (Dierings, 2021) привела описание строения полового аппарата самок 12 видов подрода *Leionota* Marseul 1853 из Южной Америки и изображения полового аппарата *Hololepta* (*Leionota*) *reichii* и *Hololepta* (*Leionota*) *quadridentata*, но из-за схематичности рисунков ее данные не были использованы в настоящей работе, хотя были использованы фотографии имаго этих жуков.

Известно немало работ, в которых используется строение полового аппарата самок для реконструкции филогении семейства Histeridae. Вероятно, строение полового аппарата самцов *Hololepta*, по аналогии с другими группами Coleoptera, также может нести в себе филогенетический сигнал. По сравнению с половым аппаратом самцов, ценность полового аппарата самок жуков-карапузиков для целей филогенетических реконструкций не вполне ясна. В работе Лакнера и Тарасова (Lackner, Tarasov, 2019) приводится подобный анализ, основанный на данных внешнего строения и полового аппарата обоих полов жуков подсемейства Saprininae. Для Saprininae эти авторы сообщают об умеренной полезности признаков полового аппарата самок для филогенетических задач. Для подсемейства Histerinae подобные работы неизвестны.

В настоящей работе описано строение полового аппарата самок некоторых видов рода *Hololepta*,

и на основе внешнего строения и признаков полового аппарата самок предпринята попытка реконструкции предполагаемой филогении рода. Кроме того, была проанализирована пригодность признаков полового аппарата самок для целей филогенетических реконструкций *Hololepta*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованный материал хранится в коллекциях Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова (ЗММУ), на кафедре энтомологии МГУ имени М.В. Ломоносова (КЭ МГУ), Зоологического института РАН (ЗИН РАН) и в личной коллекции автора (КВБ).

Половой аппарат насекомых очищали от мышц и просветляли в водном растворе КОН (5–10%) при комнатной температуре в течение 24 часов или нескольких суток в зависимости от степени склеротизованности яйцеклада. За процессом просветления наблюдали один раз в сутки, продолжая просветление до тех пор, пока не осветлялись тела гонококситов. После этого препараты отмывали в 96% этаноле.

После просветления гениталии фотографировали при помощи цифровой камеры Levenhuk M500 BASE через окуляр микроскопа Микромед 3 Professional. Фотографии имаго жуков и их яйцекладов сделаны камерой Canon EOS-6D с объективом Canon MP-E65 мм. Стекинг фотографий осуществляли в программе Zerene Stacker Professional 1.04, после чего гениталии были перерисованы при помощи графического редактора Inkscape 1.10 и GIMP 2.10.

Кладистический анализ был выполнен в программе TNT 1.5 (Goloboff, Catalano, 2016), с использованием функции Traditional Search с 100 000 репликациями. Состояния признаков были отмечены на консенсусном дереве в программе Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999–2002), там же были рассчитаны CI (consistency index) и RI (retention index) индексы.

Длина и высота тела самок жуков были измерены в программе ImageJ 1.53e. Так как жуки способны втягивать голову и пигидий, за длину тела жуков была принята сумма длин переднеспинки и надкрылий по средней линии тела.

Система и номенклатура видов трибы *Hololeptini* в настоящей работе соответствует каталогу Мазура (Mazur, 2011).

Термины, описывающие основные структуры полового аппарата самок жуков-карапузиков, приведены в предыдущей работе (Бичевой, 2022). После изучения положения гонококситов в брюшной полости самок, было обнаружено, что гонококситы в состоянии покоя ориентированы продольно.

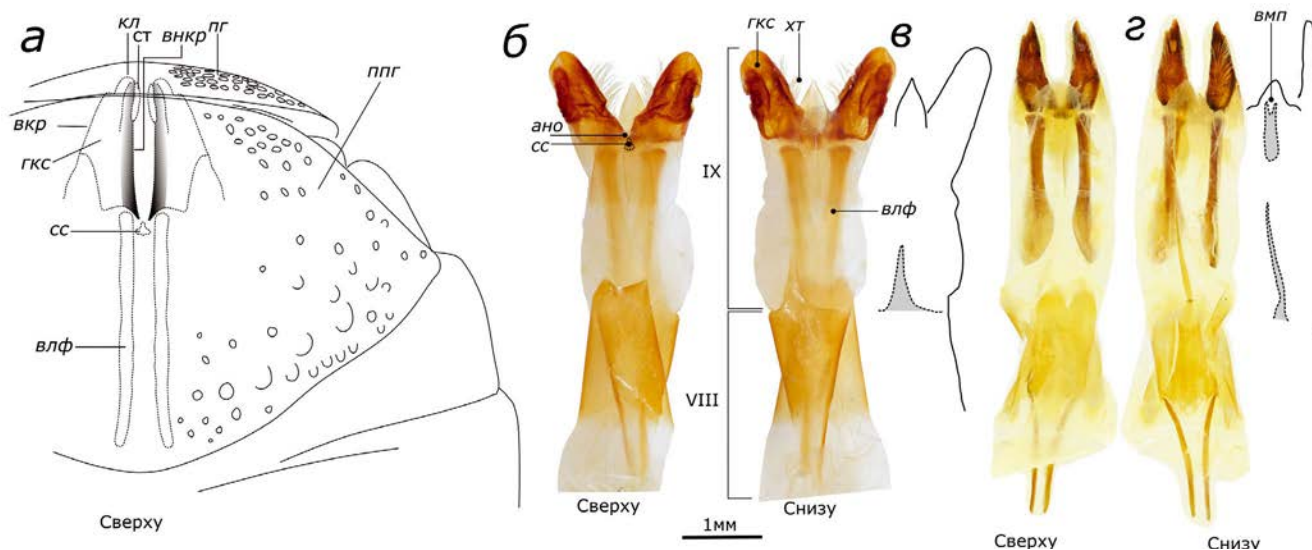


Рис. 1. Детали строения полового аппарата *Hololepta* и *Plaesus javanus*: а – яйцеклад внутри брюшка у *H. amurensis* (сверху, пропорции склеритов и брюшка соблюдены); б, в – расправленный половой аппарат *H. baulnyi* (сфотографирован после вымачивания в 96% этаноле в течение нескольких дней); г, д – расправленный половой аппарат *Plaesus javanus*. ано – анальное отверстие, вкр – внешний край, влф – вальвифер, вмп – вентромедиальная пластина, внкр – внутренний край, гкс – гоноксит, кл – киль, пг – пигидий, ппг – пропигидий, сс – сочленовный склерит, ст – стилус, хт – хета.

И так как гонокситы имеют форму сплюснутых полых цилиндров, то “закраина”, как и край гоноксита, в отмеченной части отсутствует. Таким образом, “закраина” соответствует килевидному утолщению и выросту кутикулы. Поэтому в настоящей работе термин “закраина”, который в предыдущей работе обозначал вытянутый край гонокситов, был заменен на термин “киль” (рис. 1).

Для описания сперматеки использована терминология, которая предложена Де Марцо (De Marzo, 2008).

Принятые в работе сокращения: отношение длины стилуса к длине сочленовной мембраны в месте наибольшего диаметра (вдоль длины гоноксита) – st/am . Положение промеров изображено на рис. 10, на примере *Plaesus javanus*. Отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки – rt/dt . Положение промеров изображено на рис. 11, на примере *H. baulnyi*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Hololepta (Hololepta) amurensis Reitter 1879

Исследованный материал. Россия: Приморский край, Лазовский заповедник, 20.VII.1979 (П.К. Маакин, В.А. Потоцкая), 2 ♀♀ (ЗММУ); с. Каменушка в окрестностях Уссурийска, 17.VII.1989 (Н.Б. Никитский), 1 ♀ (ЗММУ); там же, 25–26.VI.1980 (Н.Б. Никитский, В.В. Белов), 2 ♀♀ (ЗММУ); там же, вырубка, 24.VI.1979

(Михеичев, Н.Б. Никитский), 1 ♀ (ЗММУ); Сахалинская обл., о-в Кунашир, в окрестностях с. Менделеево, 27.VII.1985 (Н.Б. Никитский), 1 ♀ (ЗММУ).

Исследовано четыре препарата гениталий самок.

Распространение. Россия (Крыжановский, Рейхардт, 1976); Корея, о-в Тайвань (Mazur, 2011; Lackner et al., 2015); Япония (Ōhara, 1994).

Строение полового аппарата самок. Гонакокситы в форме пирамиды с широкой апикальной вырезкой. $st/am = 1.2$. Киль гладкий, светлее тела гоноксита. Вершина стилуса не достигает края гоноксита. Сочленовная мембрана овальная, с одной хетой. На внешней стороне гоноксита находится хорошо развитый зубец. В основании гоноксита находится пара бороздок, средняя часть которых сильно расширена, из-за чего кутикула в этих местах истончена и выглядит как светлые овалы. Сочленовный склерит в форме треугольника. $rt/dt = 0.3$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сильно сужено. Железа соединена с протоком сперматеки. Проток сперматеки расширен в месте соединения с совокупительной сумкой.

Hololepta (Hololepta) baulnyi Marseul 1857

Исследованный материал. Вьетнам: провинция Хоабинь, 1933 (R.P.A. de Cooman), 1 ♀ (ЗИН РАН); Китай: “Юньнань, Сяомоньян, 850 м.”, 2.IV.1957 (Ван Шу-юн), 1 ♂ (ЗИН РАН);

“окр. Чэли, Шигуяо, 750 м.”, 27.IV.1957 (Д. Панфилов), 2 ♀♀ (ЗИН РАН).

Исследовано три препарата гениталий самок.

Распространение. Вьетнам (экземпляры из настоящей работы); Индонезия: Суматра (Mazur, 2011); Китай (экземпляры из настоящей работы); Непал (Lackner et al., 2015); Пакистан (Lackner et al., 2015).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы вытянуто-овальной формы, без апикальной вырезки. Киль гладкий, светлее тела гонококсита. $st/am = 1.3$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальная, с одной хетой. На внешней стороне гонококсита находится значительное утолщение кутикулы, без зубца. Дорсальная бороздка сильно смещена к краю и разделена на два фрагмента. Сочленовный склерит треугольной формы. $rt/dt = 1.8$. Место перехода сосуда в проток сперматеки слабо сужено.

Hololepta (Hololepta) elongata Erichson 1834

Исследованный материал. Вьетнам: “Куи-чау [Qui Châu (Quỳ Hô)]”, 4–5.II.1964 (О.Н. Кабаков), 1 ♀ (ЗИН РАН); “Шон-зчонг [поселок Шон Зьонг (Con Suông)]”, 12.I.1962 (О.Н. Кабаков), 1 ♀ (ЗИН РАН); “Буон-Лой [Buôn Luy]”, 27.VI.1982 (Л.Н. Медведев), 1 ♂ (ЗИН РАН); Китай: провинция Юньнань, “Ганланба”, 540 м над ур. м., 16.III.1957 (Лю Да-хуа), 1 ♂ (ЗИН РАН); там же, 650 м, 16.III.1967, (Ван Шу-юн), 1 ♀ (ЗИН РАН).

Исследовано три препарата гениталий самок.

Распространение. Вьетнам (экземпляры из настоящей работы); Индия (Pal, Biswas, 1984; Mazur et al., 2014); Индонезия: Ява (Mazur, 2011); Китай (экземпляры из настоящей работы); Папуа — Новая Гвинея (Telnov et al., 2016); Филиппины (Mazur et al., 2015).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы овальной формы, сильно удлинённые. Вершина гонококсита с глубокой вырезкой, киль широкий. $st/am = 1.5$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Киль гладкий, светлее тела гонококситов. Сочленовная мембрана овальной формы с одной хетой. На внешней стороне гонококсита находится хорошо развитый зубец. В основании гонококсита пара бороздок в виде светлых овалов. Сочленовный склерит треугольной формы со вздутым основанием. $rt/dt = 0.3$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сильно сужено, проток в этом месте сильно расширен. Железа соединена с протоком сперматеки. Проток сперматеки расширен в месте соединения с совокупительной сумкой.

Hololepta (Hololepta) feae Lewis 1892

Исследованный материал. Вьетнам: “Тханьса [деревня, в окрестностях города Тхайнгуен]”, 7–8.I.1964 (О.Н. Кабаков), 1 ♂ (ЗИН РАН); “Шон-зуонг [поселок, в окрестностях города Sơn Đông]”, под оберткой гнилого бамбука, 30.I.1962 (О.Н. Кабаков), 1 ♀ (ЗИН РАН); “горы 50 км No Тхой-пруен”, 7.I.1964 (О.Н. Кабаков), 1 ♂ (ЗИН РАН).

Исследован один препарат гениталий самок.

Распространение. Мьянма (Бирма), Вьетнам (Mazur, 2011).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы широкие и короткие, киль с пятью крупными зубцами. Киль гладкий, светлее тела гонококсита. $st/am = 1.5$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана яйцевидная, с одной хетой. На внешней стороне гонококсита находится пиловидный зубец. В основании гонококсита дорсальная бороздка в виде светлого овала, вентральная бороздка не обнаружена. На рисунке проток сперматеки в области соединения с совокупительной сумкой поврежден, поэтому отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки измерить не удалось (вероятно, $rt/dt > 0.29$). Место перехода сосуда в проток сперматеки сильно сужено. Железа соединена с протоком сперматеки.

Hololepta (Hololepta) higoniae Lewis 1894

Исследованный материал. “Сев. Вьетнам, Бден-Лоц”, 20.VI.1982, 1 ♂ (ЗММУ); Вьетнам: “Куа-Рао [поселок Cầu Rào] ≈ 500 м”, 28.IX.1962 (О.Н. Кабаков), 1 экз. без полового аппарата [вероятно, утерян] (ЗИН РАН); Тонкин, провинция Хоабинь, 1933, (Р.А. Cooman), 1 экз. без полового аппарата [вероятно, утерян] (ЗИН РАН); Китай: Юньнань, Ганланба, 650 м над ур. м., 16.III.1957 (Цзан Лин-чао), 1 ♀ (ЗИН РАН), Юньнань, Ганланба, 650 м над ур. м., 16.III.1957 (Ван Шу-юн), 1 ♀ (ЗИН РАН).

Исследовано два препарата гениталий самок.

Распространение. Вьетнам (экземпляры из настоящей работы); Тайвань, Китай, Филиппины (Mazur, 2011); Япония (Ôhara, 1991a).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы овальной формы. Киль гонококситов широкий, светлее тела гонококсита, с продольными морщинками. $st/am = 1.6$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, с одной хетой. На внешней поверхности гонококсита находится гребневидное утолщение кутикулы. В основании гонококсита пара бороздок в виде светлых овалов. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. $rt/dt = 0.6$. Место перехода сосуда в проток

сперматеки сильно сужено. Проток сперматеки сильно расширен в апикальной части и в месте соединения с совокупительной сумкой. Железа соединена с протоком сперматеки.

***Hololepta (Hololepta) indica* Erichson 1834**

Исследованный материал. Вьетнам: “Ma Da”, 27.XII.1990 (S. Murzin), 1 ♀; 50 км NO Тхой [далее неразборчиво] 8.II.1963 (О. Кабаков), 1 ♀.

Исследовано два препарата гениталий самок.

Распространение. Индия (Bickhardt, 1913); Индонезия: Суматра (Mazur et al., 2015; Telnov et al., 2016); Ява, Филиппины (Mazur, 2011), Вьетнам (экземпляры из настоящей работы).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы овальной формы. Киль гонококситов широкий, светлее тела гонококсита, гладкий. $st/am = 1$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, с одной хетой. На внешней поверхности гонококсита находится хорошо различимое утолщение кутикулы, без зубца. В основании гонококсита пара бороздок в виде светлых овалов. Вентральная бороздка смещена к краю. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. Строение сперматеки исследовать не удалось.

***Hololepta (Hololepta) laevigata* Guérin-Ménéville 1833**

Исследованный материал. “Суматра” [вероятно, этикетка ошибочна] (Н.И. Фурсов), 1 экз. без полового аппарата [вероятно, утерян] (ЗММУ); Вьетнам: “SW Куи-чау ≈ 300 ”, 15.II.1963 (О. Кабаков) (ЗИН РАН), 1 ♂, 1 ♀; Китай: Юньнань, Ганланба, 650 м над ур. м., 15.III.1957 (Ван Шу-юн), 2 экз., 1 ♀ (ЗИН РАН).

Исследовано два препарата гениталий самок.

Распространение. Индия (Bickhardt, 1913); Филиппины (Mazur et al., 2015).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы пирамидальной формы. Киль широкий, светлее тела гонококсита, гладкий, на вершине с вырезкой. $st/am = 2$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, с одной хетой. Гонококсит на внешней поверхности с зубцом. В основании гонококсита пара бороздок в виде скопления пор. Дорсальная бороздка слабо различима. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. Строение сперматеки *H. laevigata* идентично строению сперматеки *H. amurensis*. $rt/dt = 0.3$.

***Hololepta (Hololepta) plana* (Sulzer 1776)**

Исследованный материал. Россия: Волгоградская обл., между станицей Новогригорьевская и Трёхостровская, в окрестностях

берега реки Дон, 49°5' с.ш., 43°55' в.д., под корой тополя, 1–5.V.2019 (В. Бичевой), 1 ♀ (КВБ); г. Москва, Серебряный Бор, под корой ивы, 18.V.1987 (В. Грачёв), 1 ♀ (КЭ МГУ); Приморский край, в окрестностях Уссурийска, Каменущка, 7.VII.1979 (Михеевчев, Н.Б. Никитский), 1 ♀ (КЭ МГУ); Приморский край, в окрестностях г. Артём, 45°59' с.ш., 135°56' Е, 6–20.VIII.2021 (О.Г. Брехов), 1 ♀ (КВБ); Ставропольский край, Георгиевский район, окр. с. Краснокумское, лес, под корой бука, 20.V.2020 (М. Андриарди), 3 ♀♀ (КВБ).

Исследовано пять препаратов гениталий самок.

Распространение. Россия, Таджикистан (Крыжановский, Рейхардт, 1976); Украина (Трач, 2012).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы удлинённо-овальные, без апикальной вырезки. Киль гонококситов гладкий, светлее тела гонококситов. $st/am = 1.5$. Вершина стилуса не достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы, выпуклая, с одной хетой. На внешней стороне гонококситов находится склеротизованный зубец, который, по-видимому, помогает зацепиться краю гонококсита, при раздвигании субстрата во время яйцекладки. При рассмотрении сверху расправленного яйцеклада зубец виден в виде тёмного силуэта. Сочленовный склерит каплевидный. Проток сперматеки длинный, с расширенным и склеротизованным окончанием, железа сперматеки значительно длиннее протока сперматеки. $rt/dt = 0.6$. Железа соединена с сосудом сперматеки. Сперматека окружена полупрозрачной оболочкой (2 экз. из Ставропольского края), у одного экземпляра из Москвы оболочка отсутствовала (вероятно, результат повреждения сперматеки во время препарирования).

***Hololepta (Hololepta) semicincta* Marseul 1853**

Исследованный материал. “Демократическая Республика Конго – Танзания, гора Килиманджаро”, (Е.А. Büttcher), 3 ♀♀ (ЗММУ).

Исследовано три препарата гениталий самок.

Распространение. Эфиопская область (Mazur, 2011), Сенегал (Vienna et al., 2017).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы вытянуто-овальной формы, шире, чем у предыдущих видов, без апикальной вырезки. Киль гладкий и широкий, светлее тела гонококситов. $st/am = 1.7$. Вершина стилуса не достигает края вершины гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы. Сочленовный склерит ромбовидной формы с острыми краями. На рисунке проток сперматеки поврежден, отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки измерить не удалось.

***Hololepta (Leionota) quadridentata* Oliver 1789**

Исследованный материал. Франция: Гвиана, остров Кейен, “La Chaumiere” (N. Degallier), 1♀ (ЗИН РАН); 2 км ЮЮВ Синнамари, “Station de Parakou”, 20 м над ур. м. (Гусаров), 21–22.VI.1995, 1♂ (ЗИН РАН); “Венесуэла” [вероятно, этикетка ошибочна] (Н.И. Фурсов), 1♂ (ЗММУ).

Исследован один препарат гениталий самок.

Распространение. Центральная и Южная Америка (Mazur, 2011); Бразилия (Dierings, 2021); Франция: Гвиана (Dégallier, Kanaar, 2001).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы вытянуто-овальной формы, с апикальной вырезкой. Киль светлее тела гонококсита. $st/am = 1.4$. Стилус длинный, достигает края гонококсита. Сочленовная мембрана вытянуто-овальной формы. Вентральная бороздка в виде светлого овала, дорсальная бороздка не обнаружена. $rt/dt = 1.6$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сужено, проток в этом месте не расширен. Железа соединена с сосудом сперматеки.

***Hololepta (Leionota) reichii* Marseul 1853**

Исследованный материал. “Brasilien”, 1♀ (ЗИН РАН).

Исследован один препарат гениталий самок.

Распространение. Бразилия (Dierings, 2021); Франция: Гвиана (Dégallier, Kanaar, 2001); Центральная Америка (Mazur, 2011).

Строение полового аппарата самок. Гонококситы широкие, лопатовидной формы, край гладкий без вырезки. Киль широкий и гладкий, светлее тела гонококситов. $st/am = 2$. Стилус достигает края вершины гонококсита. Сочленовная мембрана овальной формы с одной хетой. Форма сочленовного склерита близка к треугольной. Вентральная и дорсальная бороздки не обнаружены. Отношение длины сосуда сперматеки к длине протока сперматеки: $rt/dt = 1.5$. Место перехода сосуда в проток сперматеки сужено, проток в этом месте не расширен. Железа соединена с сосудом сперматеки.

Виды, принятые в качестве внешней группы в настоящей работе

***Oxysternus maximus* (Linnaeus 1767)**

Данный вид входит в состав трибы Hololeptini (Mazur, 2011) и близок к *Hololepta* (Ślipiński, Mazur, 1999).

Исследованный материал. Франция: Гвиана, 2 км ЮЮВ Синнамари, “Station de Parakou”, 5°16' с.ш., 52°56' з.д., 20 м, Гусаров, 21–22.VI.1995, 1♂ (ЗИН РАН).

Распространение. Бразилия (Gonçalves, Leivas, 2017); Перу (Tishechkin, Dégallier, 2015).

***Plaesus javanus* Erichson 1834**

Входит в состав трибы Platysomatini (Mazur, 2011), которая, согласно последним данным, близка к группе Hololeptini (Ślipiński, Mazur, 1999; McKenna et al., 2014).

Исследованный материал. Филиппины: остров Минданао, муниципалитет Аламада – северная часть Котабаты, Дадон, 7°11' с.ш., 124°13' в.д., I.2020, 1♀ (КВБ).

***Hister quadrimaculatus* Linnaeus 1758**

Вид входит в состав трибы Histerini, которая более удалена от Hololeptini, чем Platysomatini (McKenna et al., 2014). Для вида приведено описание гонококсита в работе автора настоящей статьи (Бичевой, 2022), сперматеки в работе Де Марцо и Виенны (De Marzo, Vienna, 1982).

Исследованный материал. Россия: Саратовская обл., Саратовский район, окр. с. Синенькие, 51°14'42.30" с.ш., 45°44'38.32" в.д., 22.V.2021 (И.А. Забалуев), 1♂ (КВБ). Волгоградская обл.: Волгоград, Красноармейский район, 15.VII.2023 (В. Бичевой), 1♀; г. Волгоград, Красноармейский район, 15.VII.2023 (В. Бичевой), 1♀.

Распространение. Европа, Азия (Mazur, 2011).

Литературные данные:

Iliotona markusbevae Sokolov 2005 и *Iliotona gilli* Sokolov et Tishechkin 2010 были использованы в качестве внешней группы, так как имеются подробное описание и фотографии видов (Sokolov, 2005; Sokolov, Tishechkin, 2010). Фотографии видов использовались в качестве дополнительных данных о морфологическом разнообразии признаков Hololeptini. Однако из-за ограниченности имеющихся сведений о признаках сами виды не были включены в кладистический анализ в настоящей работе.

Признаки внешнего строения имаго и полового аппарата самок

Далее приведен список признаков и их состояний у исследованных видов. Состояние признака внешней группы кодировали цифрой 0, а предположительно продвинутые состояния, которые не встречаются у вида из внешней группы, цифрами от 1 до 4. Неопределенные состояния признака и отсутствующие данные отмечали в матрице символом “?” (табл. 1). Признаки и их описания, которые впервые были использованы для кладистической реконструкции филогении жуков-карапузиков, отмечены “*”.

Таблица 1. Матрица состояний признаков изученных видов рода *Hololepta*

Номер признака	<i>Hololepta amurensis</i>	<i>Hololepta baulnyi</i>	<i>Hololepta elongata</i>	<i>Hololepta feae</i>	<i>Hololepta higoniae</i>	<i>Hololepta indica</i>	<i>Hololepta laevigata</i>	<i>Hololepta plana</i>	<i>Hololepta semicincta</i>	<i>Hololepta quadridentata</i>	<i>Hololepta reichii</i>	<i>Oxysternus maximus</i>	<i>Plaesius javanus</i>	<i>Hister quadrimaculatus</i>
1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
2	1	1	2	1	2	?	2	1	1	1	?	1	1	0
3	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?
4	1	1	1	1	1	?	?	?	?	0	0	0	1	0
5	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	0	1	0	0
6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?
7	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	0
8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
9	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	?	0	0
10	1	1	2	1	2	1	2	1	1	?	?	?	0	0
11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	?
12	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
13	1	1	0	?	0	0	0	0	?	1	?	0	0	0
14	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	?	0
15	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	0	0	0
16	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
18	0	0	2	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0
19	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	0
20	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
21	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	0
22	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	?
23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
24	0	0	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0
25	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
26	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
27	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0
28	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
29	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0
30	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	0	0	0
31	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0
32	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	1
35	1	1	1	1	1	1	1	1	2	?	1	?	1	0
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	1	0
37	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	1	0
38	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	1	0
39	0	2	1	0	1	2	0	1	0	0	0	?	0	0

Таблица 1. Окончание

Номер признака	<i>Holelepta amurensis</i>	<i>Holelepta baulnyi</i>	<i>Holelepta elongata</i>	<i>Holelepta feae</i>	<i>Holelepta higoniae</i>	<i>Holelepta indica</i>	<i>Holelepta laevigata</i>	<i>Holelepta plana</i>	<i>Holelepta semicincta</i>	<i>Holelepta quadridentata</i>	<i>Holelepta reichii</i>	<i>Oxysternus maximus</i>	<i>Plaesus javanus</i>	<i>Hister quadrimaculatus</i>
40	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0
41	1	2	1	0	2	2	2	2	2	1	2	?	0	1
42	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	?	0	0
43	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0
44	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	0	0
45	1	?	1	1	1	?	1	0	?	0	0	?	0	?
46	1	0	2	1	2	?	1	0	?	0	0	?	0	?
47	1	?	1	?	1	?	1	2	?	1	1	?	?	?
48	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	1

Примечание. Номера признаков указаны в разделе “Признаки внешнего строения имаго и полового аппарата самок”.

Признаки внешнего строения имаго:

1. Голова, поверхность лба. Поверхность лба без бугорка (0) (рис. 2а), или с бугорком (1) (рис. 2б). У *Iliotona* лоб гладкий, без бугорков.

2. Голова, состояние верхней губы. Верхняя губа при рассмотрении сверху с бугорком (0) (рис. 3б); неглубокой вырезкой, которая меньше 1/2 длины губы (1) (рис. 2а); с глубокой U-образной вырезкой, которая занимает 1/2 длины верхней губы (2) (рис. 2б). Верхняя губа *I. markusbevae* плоская при рассмотрении сверху, верхняя губа *I. gilli* имеет небольшую вырезку.

3. Голова, бороздка за глазами. За глазами нет фрагмента бороздки (0) (рис. 2а), за глазами короткий фрагмент бороздки (1) (рис. 2а).

4. Голова, бороздка над глазами. Над глазами находится бороздка (0) (рис. 3а); над глазами нет бороздки (1) (рис. 2а). У *Iliotona* над глазами находится фрагмент лобной бороздки.

5. Голова, лобная бороздка впереди лба, близ наличника. Лобная бороздка развита впереди, посередине прервана (0) (рис. 3б); лоб впереди без бороздки (1) (рис. 3а).

6. Голова, надглазничный зубец. Впереди глаз зубца нет (0) (рис. 3б); перед глазами зубец хорошо развит (1) (рис. 2б).

7. Голова, мандибулы. Число видимых сверху внутренних зубцов мандибул два (0) (рис. 3а); один (1); мандибулы без зубцов (2) (рис. 2а).

8. Голова, мандибулы. На вентральной стороне мандибул нет зубцов вдоль желобка для вклидывания максилл (0) (рис. 2а); мандибулы имеют

расширение на месте зубца или зубец на вентральной стороне мандибул хорошо развит (1) (рис. 2а).

9. Голова, вмятина за глазами. Вмятины за глазами нет или она слабо развита (0) (рис. 3б); вмятина за глазами хорошо развитая глубокая (1) (рис. 2б).

10. Переднеспинка, диск переднеспинки. Продольная линия диска переднеспинки в виде очень короткого фрагмента в ее основании (0); не длиннее 1/2 длины переднеспинки (1) (рис. 2а); продольная линия занимает 3/4 длины переднеспинки (2) (рис. 2а). У *Iliotona* так же, как у части видов *Holelepta* продольная линия заходит за середину и занимает 3/4 длины переднеспинки.

11. Переднеспинка, краевая бороздка. Краевая бороздка грубая, хорошо различимая сверху (0) (рис. 3а); краевая бороздка тонкая, почти неразличимая (1) (рис. 3а). У *I. markusbevae* краевая бороздка грубая, хорошо различимая.

12. Переднеспинка, латеральный край. Латеральный край гладкий (0) (рис. 2б, 2а); с пунктировкой (1) (рис. 2а), с грубыми морщинками (2) (рис. 2а).

13. Переднеспинка, ямки в передних углах самцов. У самцов в передних углах переднеспинки нет ямок (0) (рис. 2а); ямки хорошо развиты (1) (рис. 2а). У *Iliotona* в передних углах нет ямок.

*14. Переднеспинка, вид сбоку, изгиб. Изгиб края переднеспинки не развит (0) (рис. 3а); край переднеспинки изгибается (1) (рис. 3а).

15. Надкрылья, дорсальные бороздки. Надкрылья имеют больше двух цельных дорсальных бороздок (0)

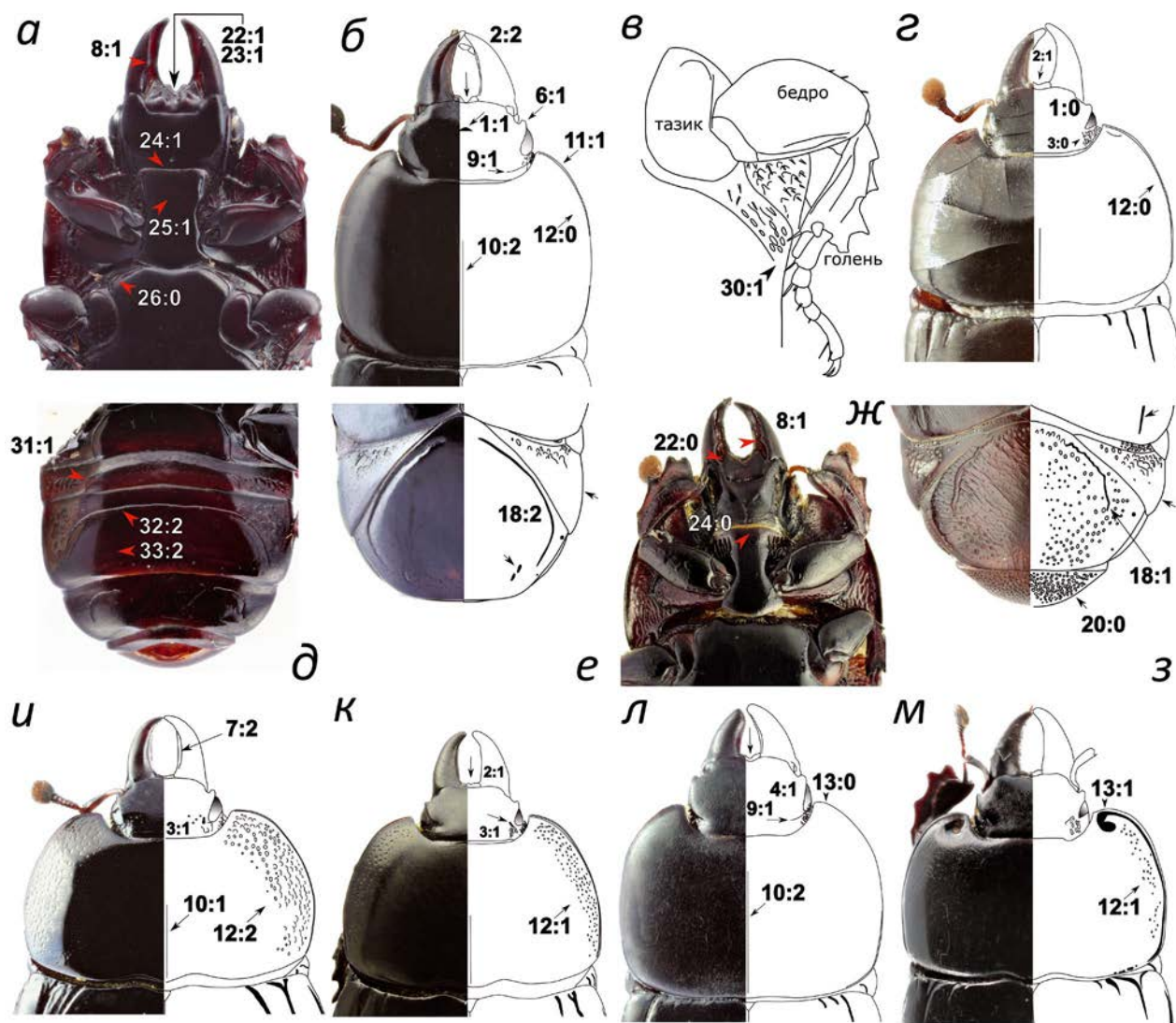


Рис. 2. Детали внешнего строения имаго видов рода *Hololepta*. *H. elongate*: а – передняя часть тела снизу, б – передняя часть тела сверху, в – среднегрудь и средняя нога, д – брюшко снизу, е – брюшко сверху. *H. semicuncta*: г – передняя часть тела сверху, ж – передняя часть тела снизу, з – брюшко сверху. *H. feae*: и – переднеспинка и голова. *H. baulni*: к – переднеспинка и голова. *H. higoniae*: л – переднеспинка и голова. *H. amurensis*: м – переднеспинка и голова. Здесь и далее числами до двоеточия отмечен номер признака, после двоеточия – его состояние.

(рис. 5б); надкрылья только с одной цельной дорсальной бороздкой (1) (рис. 5е); надкрылья без цельных дорсальных бороздок (2) (рис. 5д).

16. Надкрылья, плечевая ямка. Плечевая ямка не выражена, сбоку ложные эпиплевры надкрылий почти гладкие, выпуклые (0) (рис. 3в); плечевая вмятина хорошо выражена (1) (рис. 3г).

17. Надкрылья, вершина. Угол между апикальным краем надкрылий и швом равен 90° (0) (рис. 5а), угол между апикальным краем надкрылий и швом больше 90° (1) (рис. 5е).

18. Пропигидий, бороздки. Пропигидий без бороздок (0); пропигидий с бороздками,

которые не длиннее половины длины пропигидия (1) (рис. 2з); пропигидий с длинными бороздками, заходящими за середину пропигидия (2) (рис. 2е). Пропигидий *Iliotona* без бороздок.

19. Пропигидий, положение дорсальной поверхности пропигидия по отношению к надкрыльям. Дорсальная сторона пропигидия расположена косо под углом (0); или пропигидий и надкрылья находятся в одной плоскости (1).

20. Пигидий, характер пунктировки. Пигидий грубо пунктирован, поры крупные и глубокие (0) (рис. 4а); пигидий гладкий или в микроскопических нежных точках (1) (рис. 4д).



Рис. 3. Детали строения исследованных жуков-карапузиков (Histeridae: Histerinae). *Oxysternus maximus*: а – передняя часть тела сверху, з – тело жука сбоку. *Hister quadrimaculatus*: б – передняя часть тела сверху под углом. *Hololepta reichii*: в – тело жука сбоку, к – передняя часть тела сбоку. *H. laevigata*: г – тело жука сбоку, и – передняя часть тела сбоку. *H. plana*: д – тело жука сбоку. *Plaesius javanus*: е – передняя часть тела снизу. *Hololepta elongata*: ж – передняя конечность жука.

21. Пигидий, длина относительно пропигидия. Пигидий длиннее пропигидия (0); длина пропигидия приблизительно равна длине пигидия (1); пигидий короче половины длины пропигидия (2).

22. Нижняя губа. Видимая часть нижней губы по краям гладкая, без бороздок (0) (рис. 2ж); с отчетливыми бороздками вдоль края (1) (рис. 2а).

23. Нижняя губа, хеты. Нижняя губа покрыта хетами (0) (рис. 2е); без хет (1) (рис. 2а).

24. Переднегрудь, горловая лопасть. Вершина горловой лопасти выпуклая, аркообразная (0) (рис. 2е); спереди плоская, прямо обрубленная (1) (рис. 2а); передний край с вырезкой (2).

25. Переднегрудь, горловая лопасть. Шов горловой лопасти различим или намечен в виде широкой поперечной вмятины (0) (рис. 3е); шов неразличим (1) (рис. 2а).

*26. Среднегрудь, передние выступы. Передние выступы среднегруди образуют угол больше 90° (0) (рис. 2а), угол 80°–90° (1); угол меньше 30° (2).

*27. Передние конечности, голени. Основание голени, рядом с местом сочленения с бедром гладкое (0); с зубцом (1) (рис. 3ж).

28. Передние конечности, голени. Бороздка для вкладывания лапок прямая (0); S-образная (1) (рис. 3а).

*29. Средние конечности, бедра. Дистальный край бедра без фрагмента медиальной бороздки (0); с коротким фрагментом медиальной бороздки (1); с длинной бороздкой, 2/3 длины бедра (2).

*30. Заднегрудь, боковая линия. Боковая линия заднегруди короткая, сильно удалена от эпистернов заднегруди (0); боковая линия короткая, вершина практически сливается со швом эпистернов (1) (рис. 2в); боковая линия длинная и частично сливается со швом эпистернов заднегруди (2).

*31. Второй видимый стернит. Бока стернита без бороздок (0); с одной парой несоединенных бороздок (1) (рис. 2д); с поперечной бороздкой аркообразной формы (2).

32. Третий видимый стернит. Бока стернита без бороздки (0); с одной парой не соединенных между

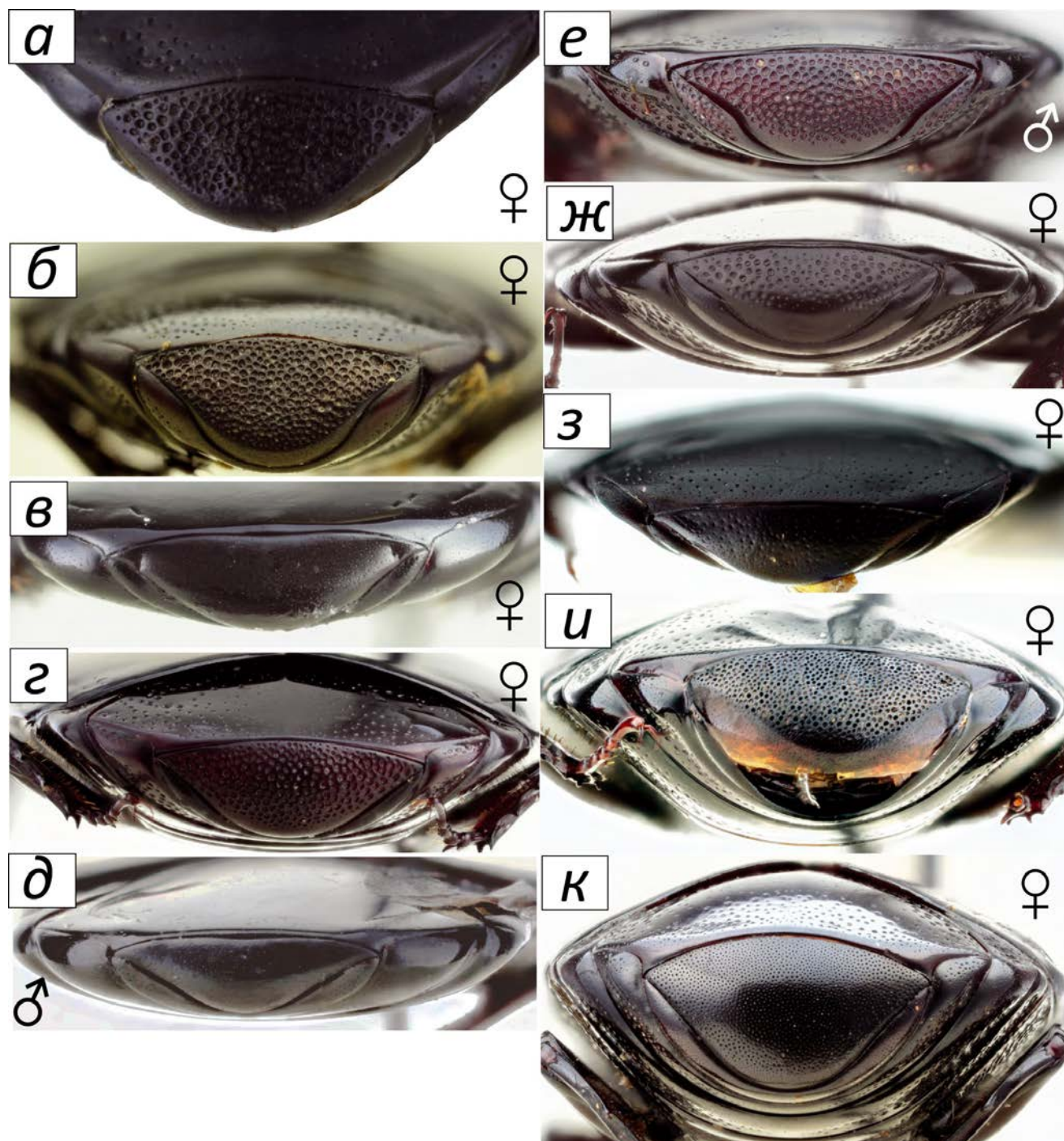


Рис. 4. Пунктировка пигидия имаго видов рода *Hololepta*: а – *Hololepta amurensis*, б – *H. baulni*, в – *H. elongata*, г – *H. feae*, д – *H. higoniae*, е – *H. indica*, ж – *H. laevigata*, з – *H. plana*, и – *H. quadridentata*, к – *H. reichii*.

собой бороздок (1); с поперечной бороздкой аркообразной формы (2) (рис. 2д).

33. Третий видимый стернит, длина относительно первого стернита. Длина третьего стернита меньше длины первого стернита (0); длина равна

длине первого стернита (1); длиннее первого стернита (2) (рис. 2д).

Признаки полового аппарата самок:

*34. Сочленовный склерит (рис. 6). Апикальная часть сочленовного склерита одновершинная (0); двухвершинная (1).

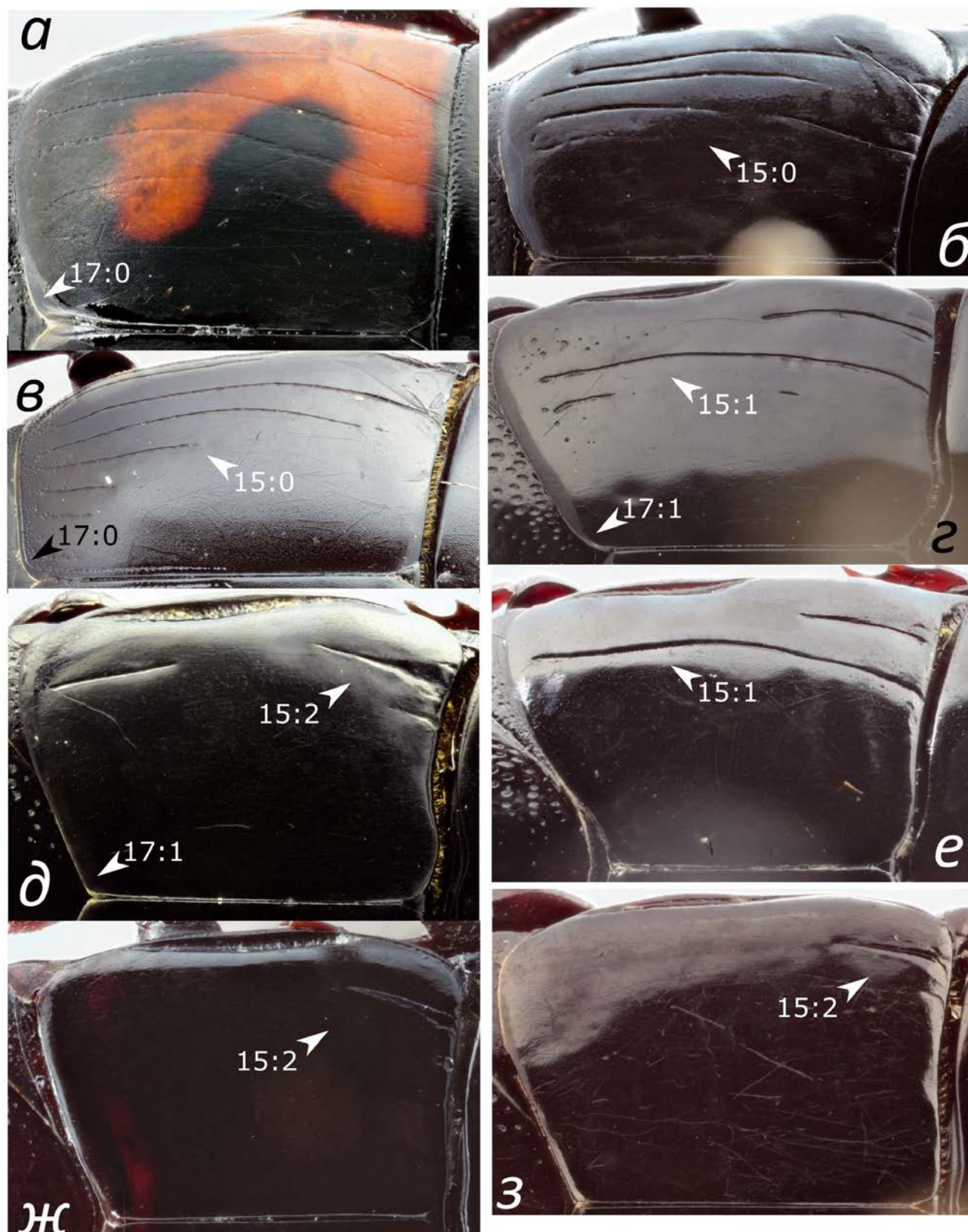


Рис. 5. Надкрылья исследованных жуков-карапузииков (Histeridae, Histerinae), вид сверху: а – *Hister quadrimaculatus*, б – *Oxysternus maximus*, в – *Plaesus javanus*, г – *Hololepta reichii*, д – *Hololepta baulni*, е – *Hololepta quadridentata*, ж – *Hololepta plana*, з – *Hololepta laevigata*.

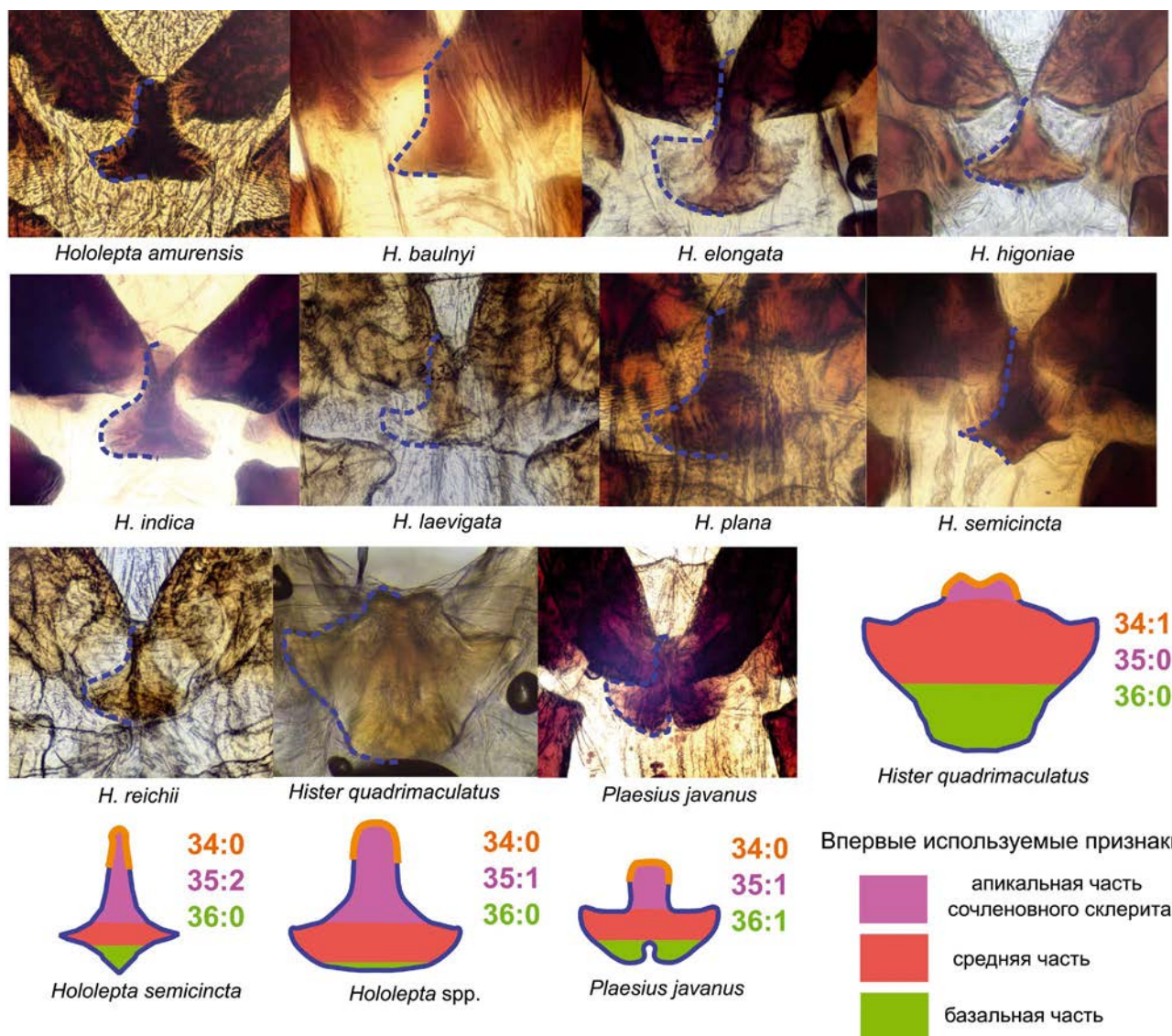


Рис. 6. Строение сочленовного склерита исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

*35. Сочленовный склерит (рис. 6). Апикальная часть плоская (0); вытянутая (1); сильно вытянутая, острая (2).

*36. Сочленовный склерит (рис. 6). Базальная часть выпуклая (0); с вырезкой (1).

*37. Вальвифер (рис. 7). Вальвифер не имеет продольного гребня вдоль дорсо-вентральной оси (0); гребень присутствует (1).

*38. Гонококсит. Внешняя поверхность (рис. 8 и 9). Внешняя поверхность гонококсита без утолщения кутикулы (0), с утолщением в виде небольшого зубца (1); утолщение кутикулы покрывает всю внешнюю поверхность гонококсита, нередко есть один или несколько зубцов (2).

*39. Гонококсит. Сторона гонококсита, расположенная ближе к вентральной стороне, рядом с утолщением кутикулы в основании гонококситов (рис. 8 и 10). Бороздка бакулюма вентральной стороны гонококсита отсутствует (0); присутствует, небольшого размера (1); присутствует, представлена в виде значительного разрыва кутикулы гонококсита (2).

*40. Гонококсит. Бакулюм внешней стороны основания гонококсита (рис. 9). Бакулюм не расширен, отверстие в полость гонококсита крупное (0); бакулюм расширен, отверстие в полость гонококсита небольшое (1).

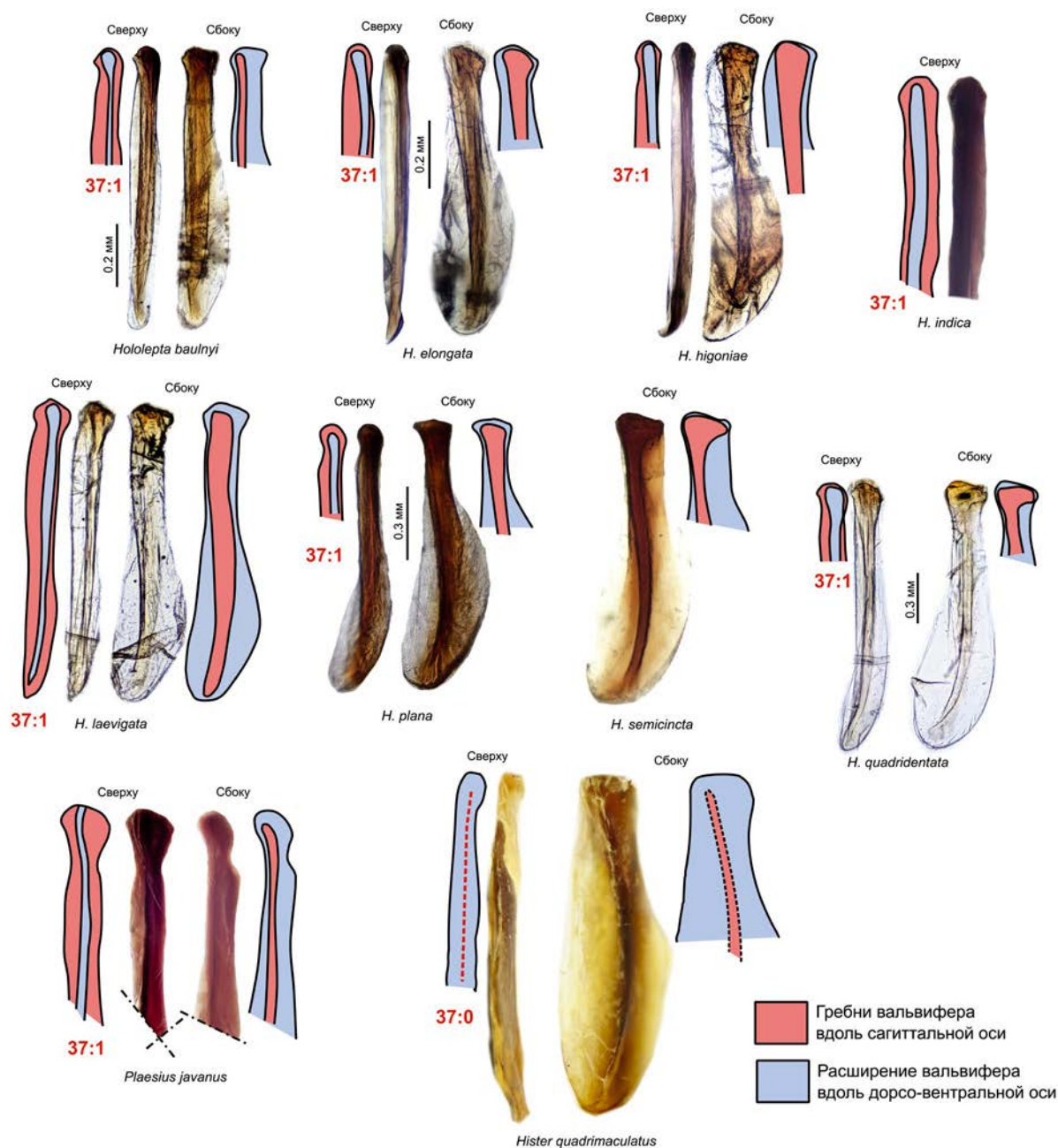


Рис. 7. Вальвиферы исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae). Вид сверху соответствует дорсо-вентральной оси тела жука; вид сбоку — сагиттальной оси тела.

*41. Гонококсит. Апикальная часть (рис. 9). Киль гонококсита с двумя апикальными вырезками (0); с одной вырезкой (1); без вырезки (2).

*42. Гонококсит. Сторона гонококсита, расположенная ближе к дорсальной стороне, у основания (рис. 10). Основание гонококсита гладкое, без дорсальной бороздки, утолщений кутикулы или скопления пор на ее месте (0); дорсальная бороздка присутствует, может выглядеть так же, как

утолщение кутикулы или скопления пор, формирующей сплошной светлый овал (1).

*43. Гонококсит. Сторона гонококсита, расположенная ближе к вентральной стороне, у основания (рис. 10). Основание гонококсита гладкое, без вентральной бороздки, утолщений кутикулы или скопления пор на ее месте (0); вентральная бороздка присутствует, может быть представлена утолщением кутикулы или скоплением пор (1).

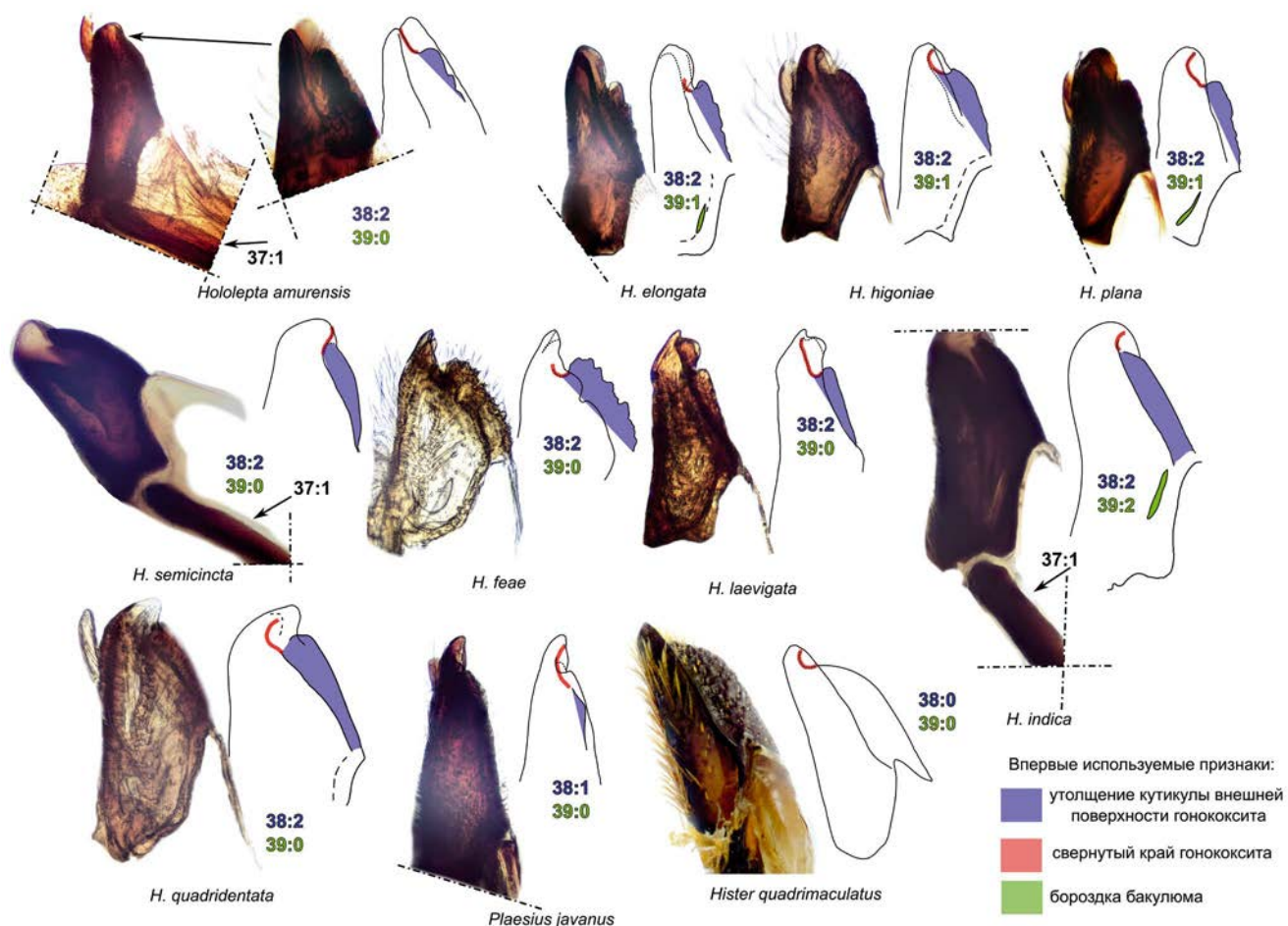


Рис. 8. Вентральная сторона гонококситов исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

*44. Гонококсит. Зубец в основании гонококситов (рис. 10). Зубец отсутствует (0); присутствует (1).

*45. Сперматека. Место соединения протока железы сперматеки со сперматеккой (рис. 11). Железа сперматеки соединена с сосудом сперматеки (0); с протоком сперматеки (1).

*46. Сперматека. Расширение канала протока сперматеки на границе с сосудом (рис. 11). Расширение отсутствует или канал расширен не на границе с сосудом (0); присутствует небольшое расширение (1); канал сильно расширен (2).

*47. Сперматека (рис. 11). Проток сперматеки в области соединения с совокупительной сумкой не расширен (0); шарообразно вздут (1); расширен и склеротизован (2).

48. Сперматека. Число сосудов (рис. 11). Сосуд сперматеки один (0); сосудов сперматеки больше чем один (1).

Признаки и их состояния на полученных кладограммах

Первая кладограмма (рис. 12) основывается на данных по внешней морфологии жуков ($L = 56$, $CI = 83$, $RI = 86$). На ней виды трибы *Hololeptini* объединяются в группу за счет трех состояний признаков (5:1, лоб впереди без бороздки; 17:1, угол между апикальным краем надкрылий и швом больше 90° ; 23:1, нижняя губа без хет).

Виды рода *Hololepta* объединяются за счет десяти состояний признаков (6:1, 7:2, 8:1, 19:1, 21:2, 27:1, 30:2, 31:1, 33:1), большая часть из которых указана и для консенсусного дерева (кроме 19:1, положение пропигидия относительно пигидия).

На кладограмме виды *Hololepta* разделились на три группы. Первая группа представлена видами подрода *Leionota*. Монофилия этой группы поддерживается состоянием признака 29:2 (длинная медиальная бороздка бедер средних конечностей).

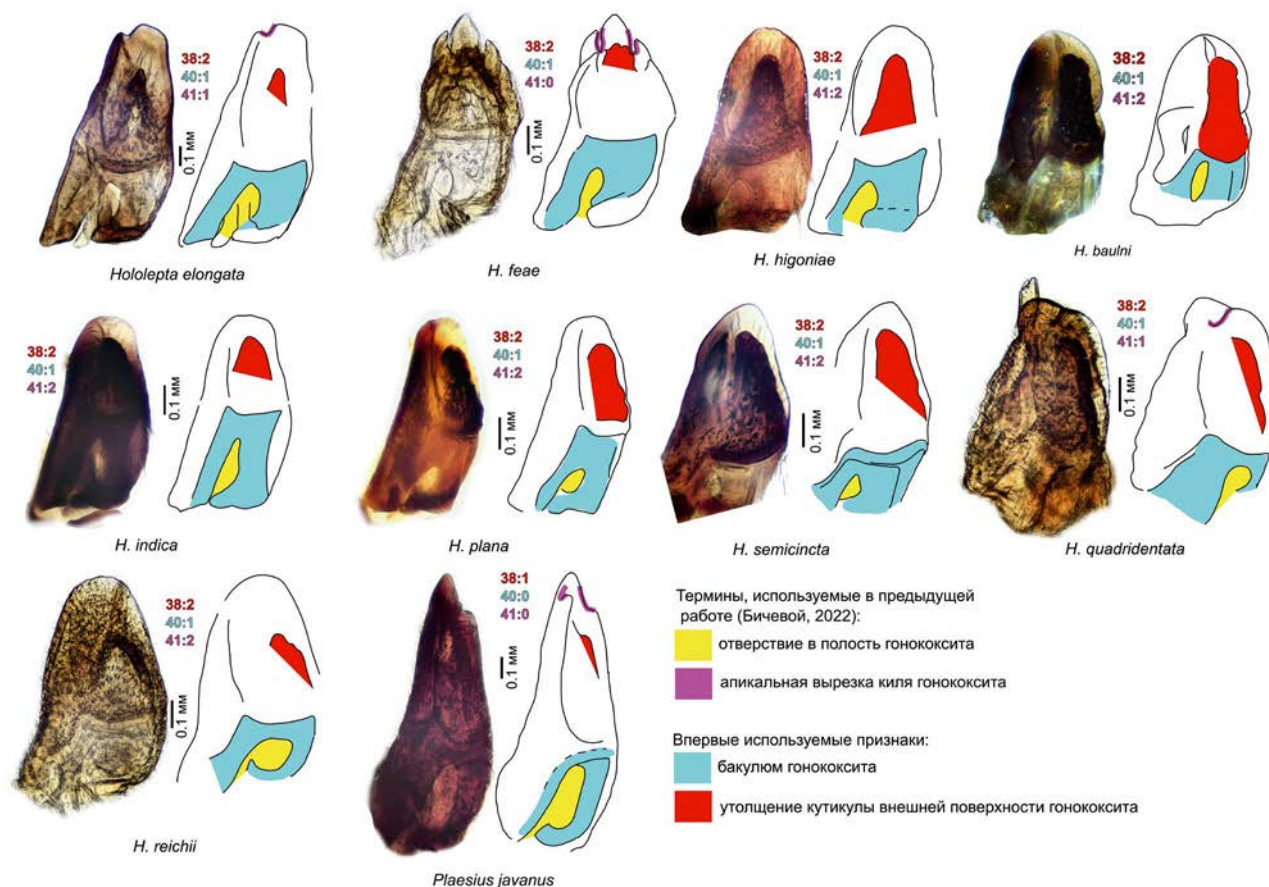


Рис. 9. Строение внешнего края гонококситов исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

Других признаков, поддерживающих кладу *Leionota*, не обнаружено.

Вторая и третья группа объединены признаками — 11:1 (краевая бороздка переднеспинки тонкая, почти неразличимая) и 16:1 (плечевая вмятина надкрылий хорошо выражена). Данные группы состоят из видов подрода *Hololepta*.

Вторая группа состоит из видов (*H. semicincta*, *H. amurensis*, *H. baulnyi* и *H. feae*), внешне схожих между собой: широкое коренастое тело, нередко в вершине надкрылий находится фрагмент дорсальной бороздки. Поддерживается эта клада состоянием признака — 3:1 (за глазами короткий фрагмент бороздки).

Третья группа представлена видами с разнообразным внешним обликом (*H. indica*, *H. plana*, *H. laevigata*, *H. higoniae* и *H. elongata*). Поддерживается эта клада состоянием признака — 9:1 (за глазами находится хорошо развитая вмятина).

Монофилия клады *H. laevigata*, *H. higoniae* и *H. elongata* поддерживается четырьмя состояниями признаков (2:2, 10:2, 30:1, 33:2).

Вторая кладограмма (рис. 13) основывается на данных полового аппарата самок жуков ($L = 35$, $CI = 57$, $RI = 37$).

Монофилия рода *Hololepta* на кладограмме поддерживается одним состоянием признака полового аппарата самок (40:1, бакулум расширен, отверстие в полость гонококситы небольшое). Состояний признаков, поддерживающих монофилию клады *Leionota*, не обнаружено.

Виды подрода *Hololepta* объединены тремя состояниями признаков (42:1, наличие дорсальной бороздки гонококситы; 44:1, наличие зубца в основании гонококситы; 45:1, железа сперматеки соединена с протоком сперматеки).

Последняя кладограмма (рис. 14) была получена при помощи анализа совмещенных данных полового аппарата самок и внешнего строения жуков ($L = 86$, $CI = 77$, $RI = 79$; фиолетовый — предположительные синапоморфии признаков внешнего строения имаго; синий — предположительные синапоморфии признаков полового аппарата самок). Ветвление между *Hololepta (Leionota) quadridentata* и всеми остальными видами рода *Hololepta*, а также ветвления внутри

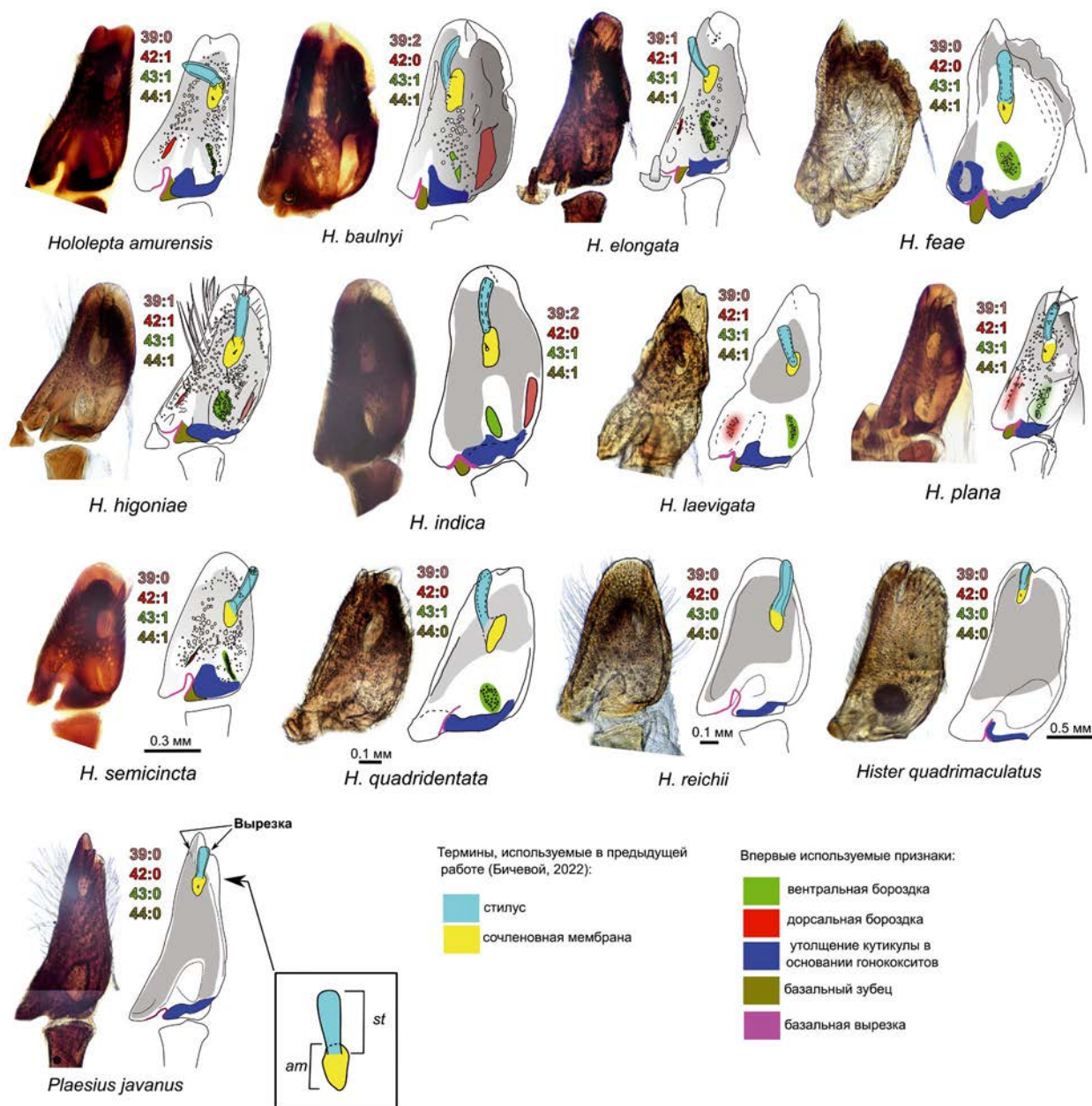


Рис. 10. Строение внутреннего края гонококситов исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

подрода *Hololepta*, которые поддерживаются только состояниями признаков полового аппарата самок, имеют значения бутстрэп-поддержек меньше 10%.

На дереве виды трибы *Hololeptini* объединяются двумя состояниями признаков внешнего строения (17:1, 23:1).

Виды рода *Hololepta* были объединены девятью признаками внешнего строения (6:1, 7:2, 8:1, 15:1, 21:2, 27:1, 30:2, 31:1, 33:1).

Наличие вентральной бороздки гонококсита (43:1, $L = 1$, $RI = 100$, $CI = 100$) и наличие изгиба

края переднеспинки (14:1, $L = 1$, $RI = 100$, $CI = 100$) объединяют все виды подрода *Hololepta*, а также *Hololepta (Leionota) quadridentata*, но не *Hololepta (Leionota) reichii*. У последнего вида вентральная бороздка гонококсита не обнаружена (43:0) и край переднеспинки прямой (14:0).

Монофилия подрода *Hololepta* поддерживается четырьмя состояниями признаков внешнего строения (9:1, 11:1, 15:2, 16:1) и одним состоянием полового аппарата самок (44:1). Наличие дорсальной бороздки (42:1, $L = 2$, $RI = 80$, $CI = 50$) на дереве

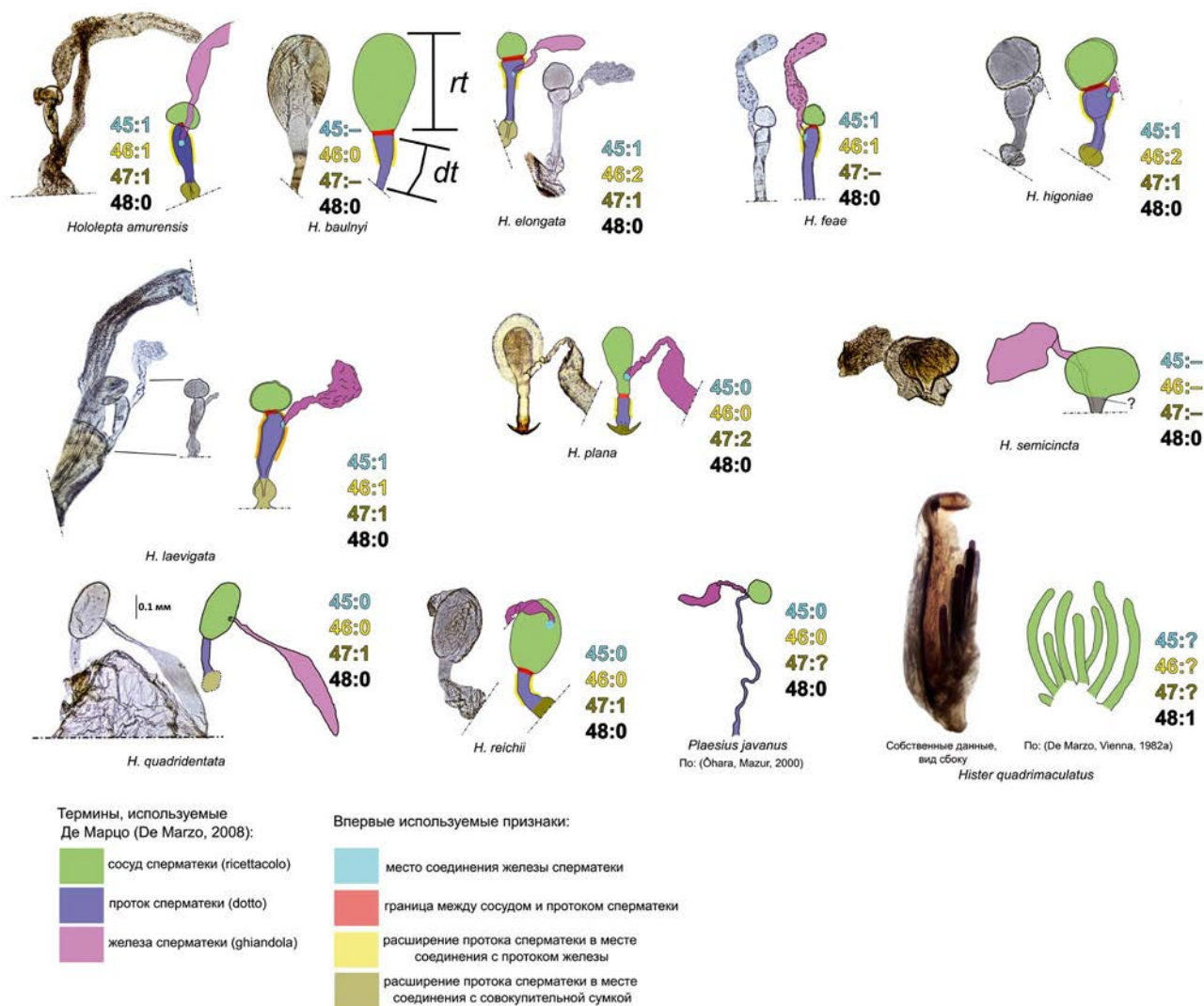


Рис. 11. Строение сперматек исследованных видов жуков-карапузиков (Histeridae, Histerinae).

объединяет большинство видов подрода *Hololepta*, кроме *H. indica*. В группе *H. baulnyi* – *H. feae* произошла, предположительно, инверсия состояния этого признака. Остальные виды подрода *Hololepta* (кроме *H. indica* и *H. plana*) объединены при помощи двух состояний признаков полового аппарата (45:1, 46:1, канал протока сперматеки расширен). Группа видов *H. elongata* объединяет пять состояний признаков внешнего строения (2:2, 10:2, 24:1, 30:1, 33:2). Группу видов *H. feae* объединяет один признак внешнего строения (3:1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают, что триба Hololeptini и род *Hololepta* – монофилетические группы жуков-карапузиков. Монофилия трибы

поддерживается двумя состояниями признаков: угол между апикальным краем надкрылий и швом больше 90°, нижняя губа без хет. Монофилия трибы подтверждается результатами другой работы (Leivas et al., 2015), в которой анализировались признаки внешнего строения жуков *Oxysternus maximus*, *Hololepta (Leionota) minuta* Erichson 1834 и *Hololepta (Leionota) aradiformis* Erichson 1834.

Монофилия рода *Hololepta* в настоящей работе поддерживается набором общих предположительно уникальных синапоморфий внешнего строения имаго жуков: развитый надглазничный зубец; на вентральной стороне мандибулы имеют один зубец или имеют расширение на его месте; мандибулы на дорсальной стороне без зубцов; надкрылья с одной цельной бороздкой или без цельных бороздок; пигидий короче половины длины пропигидия;

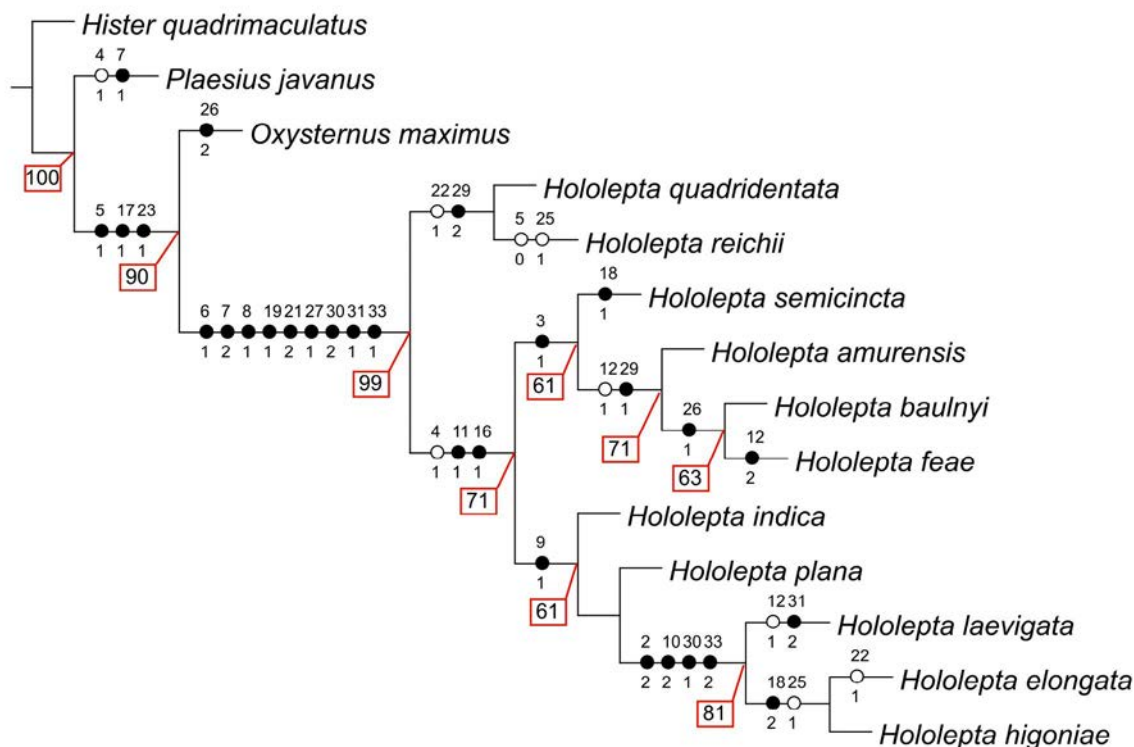


Рис. 12. Дерево ($L = 56$, $CI = 83$, $RI = 86$), основанное на признаках внешнего строения (1–33) исследованных жуков карапузиков (Histeridae, Histerinae). Числа в основании разветвлений клад – результаты бутстрэп-анализа ($N = 10\,000$) только для $p \geq 0.49$; черные кружки – предположительные синапоморфии, белые кружки – предположительные гомоплазии состояний признаков; над кружками – номера признаков; под кружками – обозначения состояния признаков.

основание голени, рядом с местом сочленения с бедром, имеет зубец; боковая бороздка заднегруди длинная и частично сливается со швом эпистернов или короткая, но сильно приближена к шву эпистерна; второй видимый стернит брюшка с одной парой бороздок; длина третьего видимого стернита равна длине первого видимого стернита или больше этой длины. В работе Охары и Мазура (Ôhara, Mazur, 2000) приведено описание *Althanus teretrioides* (Lewis 1903) (Histerinae, Platysomatini), в котором авторы указывают на наличие зубца в основании голени передней конечности, в месте сочленения с бедром. Это состояние признака принято и в настоящей работе как апоморфное для *Hololepta*. У остальных описанных видов трибы Platysomatini такой зубец не обнаружен. Вероятно, состояние 27:1 – ложный синапоморфный признак. Для проверки данного предположения требуется исследование видов Platysomatini. В этой же работе для *Idister omalodellus* Mazur 1989 и *Idister platysomoides* Mazur 1989 указано наличие бороздок на втором видимом стерните брюшка, но у *Idister* бороздки направлены поперек тела жука (в отличие от *Hololepta*, у которых бороздки идут вдоль).

Вероятно, состояние признака у *Idister* более примитивное, чем у *Hololepta*, у которых данная пара бороздок может соединяться и образовывать дугообразную фигуру.

Монофилия видов подрода *Leionota* на дереве (рис. 14), основанном на признаках внешнего строения и полового аппарата самок, не поддержана никакими признаками. В предыдущем исследовании (Carnochan, 1917) было указано, что нет признаков, которые могли бы отделить *Leionota* от *Hololepta*. Однако, согласно кладограмме, основанной на признаках внешнего строения (рис. 12), при помощи состояния признака медиальной бороздки передних бедер (29:2, $CI = 66$, $RI = 66$; бороздка длинная, 2/3 длины бедра) удалось разделить два подрода. Пригодность данного признака для демаркации подродов требует дополнительного исследования *Leionota*.

Два состояния признаков внешнего строения и полового аппарата (14:1 и 43:1) разделяют *Hololepta* (*Leionota*) *reichii* и *Hololepta* (*Leionota*) *quadridentata* (последний вид занимает более близкое положение к подроду *Hololepta*). Однако

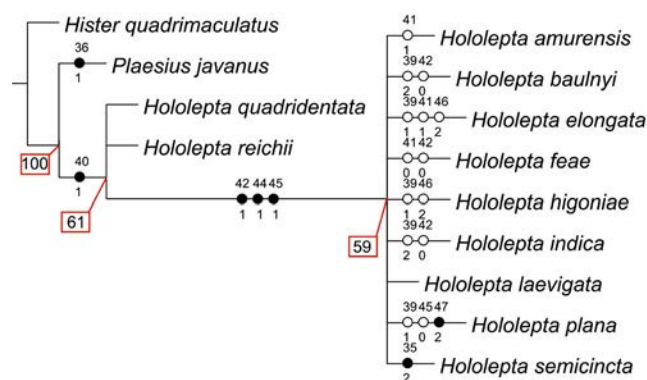


Рис. 13. Дерево ($L = 35$, $CI = 57$, $RI = 37$), основанное на признаках полового аппарата самок (34–50) исследованных жуков карапузиков (Histeridae, Histerinae). Числа в основании разветвлений клад – результаты бутстрэп-анализа ($N = 10000$) только для $p \geq 0.49$, черные кружки – предположительные синапоморфии, белые кружки – предположительные гомоплазии состояний признаков, над кружками – номера признаков, под кружками – обозначения состояния признаков.

значения бутстрэп-поддержки данного ветвления невелико (рис. 14).

Для *Leionota* характерно наличие предположительно примитивных состояний признаков: одна цельная дорсальная бороздка; широкая краевая бороздка переднеспинки; отсутствие плечевой ямки надкрылий. Карнохан (Carnochan, 1917) указывал, что подрод *Hololepta* отличается уплощенной, широкой и закругленной спереди переднегрудью; а подрод *Leionota* – приподнятой переднегрудью и часто усеченной. Качественные признаки горловой лопасти, при помощи которых возможно отличить подрод *Leionota* от подрода *Hololepta*, не обнаружены. Противоречие относительно признаков 14:1, 43:1 (состояния признаков, которые разделяют виды *Leionota* между собой и частично объединяют с видами подрода *Hololepta*) и 29:2 (состояние признака, которое разделяет *Leionota* и *Hololepta*) может быть устранено дополнительным исследованием видов подрода *Leionota*.

Монофилия подрода *Hololepta* на консенсусном дереве (рис. 14) поддерживается четырьмя состояниями признаков внешнего строения имаго (9:1, наличие вмятины за глазами; 11:1, наличие тонкой краевой бороздки переднеспинки; 15:2, надкрылья без цельных дорсальных бороздок; 16:1, плечевая вмятина хорошо выражена) и одним признаком полового аппарата самок (44:1, наличие базального зубца гоноксита). На приведенных иллюстрациях гонокситов видов трибы Platysomatini (Ôhara, Mazur, 2000) не указано наличие базального зубца, что дополнительно подтверждает ценность

признака 44 для демаркации родов *Hololepta* и Platysomatini.

Виды подрода *Hololepta* имеют сложные филогенетические взаимоотношения между собой. На консенсусной кладограмме (рис. 14) были образованы две группы. В основании групп находятся два вида – *H. indica* и *H. plana*. Несмотря на то, что в реконструкции филогении эти виды заняли базальное положение, вероятно, данных по их филогении недостаточно. При разном наборе данных эти виды занимали разное положение и имели наименьшее значение бутстрэп-поддержек, что косвенно указывает на недостаточность данных о морфологии внешнего строения имаго и полового аппарата самок для точного определения их положения на кладограмме.

Первая группа видов *H. elongata*, *H. higoniae* и *H. laevigata* образуют монофилетическую группу, которая поддерживается наибольшим числом признаков внутри подрода (пять признаков внешнего строения: 2:2, 10:2, 24:1, 30:1, 33:2). Виды данной группы встречаются в Индо-Малайской области (рис. 15).

Вторая группа видов (*H. semicincta*, *H. amurensis*, *H. baulnyi* и *H. feae*) поддерживается одним признаком внешнего строения (3:1, за глазами короткий фрагмент бороздки). Несмотря на то, что группа также кажется естественной, для подтверждения монофилии данной группы (из-за малого числа предположительно синапоморфных признаков) необходимо представить дополнительные доказательства. Виды данной группы встречаются в Индо-Малайской области, Афротропике и Палеарктике (рис. 15).

Однако было исследовано небольшое число видов рода *Hololepta*, поэтому предположение о монофилии выделенных групп требует дополнительных доказательств (например, молекулярных, эмбриологических или экологических) и имеет предварительный характер.

Клада *H. laevigata*–*H. higoniae* (рис. 15), вероятно, сформировалась на территории Индо-Малайской области, в пользу этого предположения говорит близость видов на кладограмме, а также близость их зоогеографического распространения. Другая группа видов *H. semicincta*–*H. feae* имеет более разнообразное зоогеографическое распространение (Афротропика, Палеарктика и Индо-Малайская область).

На диаграмме рассеивания виды, не связанные своей биологией с древесиной, – *Hister quadrimaculatus*, *Oxysternus maximus* и *Plaesius javanus* – заняли крайнее верхнее положение, отношение высоты к длине тела у этих жуков в среднем равно соответственно 0.54, 0.41 и 0.39. Виды *H. quadridentata* и *H. reichii* заняли на диаграмме

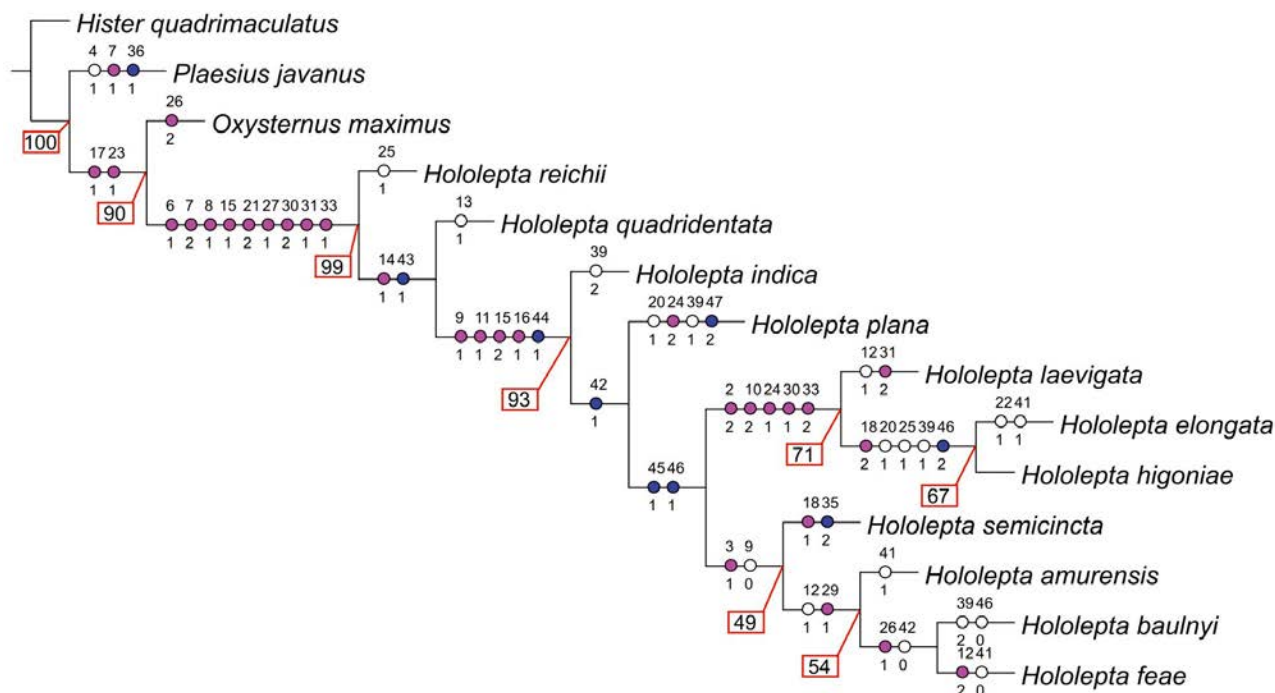


Рис. 14. Консенсусное дерево ($L = 86$, $CI = 77$, $RI = 79$), основанное на признаках внешнего строения и полового аппарата самок исследованных жуков карапузиков (Histeridae, Histerinae). Числа в основании разветвлений клад – результаты бутстрэп-анализа ($N = 10\,000$) только для $p \geq 0.49$, фиолетовые кружки – предположительные синапоморфии внешнего строения жуков, синие – полового аппарата, белые кружки – предположительные гомоплазии состояний признаков.

среднее положение, и отношение высоты к длине тела у этих жуков в среднем равно 0.40 и 0.41, что близко к значениям *Oxysternus maximus* и *Plaesius javanus*. Для видов *Hololepta higoniae*, *H. elongate* и *H. semicincta* характерны наименьшие значения отношения высоты к длине тела, в среднем 0.16, 0.19 и 0.20. Таким образом, *Hololepta higoniae*, *H. elongate* и *H. semicincta* – наиболее уплощенные виды *Hololepta*, по сравнению с остальными исследованными видами. Остальные *Hololepta* разделились на две группы. У первой группы (*H. amurensis*, *H. baulnyi* и *H. feae*) значение отношения высоты к длине тела в среднем варьирует от 0.30 до 0.34. У второй группы (*H. laevigata*, *H. plana*, *H. excisa* и *H. indica*) в среднем варьирует от 0.22 до 0.27. Виды этих двух групп характеризуются в меньшей степени уплощенностью тела, по сравнению с *Hololepta higoniae*, *H. elongate* и *H. semicincta*. Изгиб линии тренда на диаграмме показывает, что уплощение тела связано не только с уменьшением длины тела жука.

Впервые было обнаружено, что утолщение кутикулы в основании гонококситов и базальная вырезка гонококсита (рис. 10) – признаки, наличие которых характерно для *P. javanus*, *H. quadrimaculatus* и исследованных видов рода *Hololepta*. Вероятно, анализ состояний этих признаков может

оказаться полезным для будущих реконструкций филогении Histerinae. Также было обнаружено, что у видов *H. semicincta*, *H. indica*, *P. javanus* и *H. quadrimaculatus* киль гонококсита свернут относительно слабо по сравнению с килем *H. higoniae* и *H. plana*. Место изгиба киль у данных видов отмечено на рис. 8 красным цветом. У остальных видов *Hololepta* край гонококсита свернут сильнее, в некоторых случаях киль свернут в виде полукольца (*H. higoniae*, *H. plana* и *H. laevigata*) (рис. 8).

Виды семейства Cuscujidae обычно встречаются под корой отмирающих или мертвых деревьев, и их чрезвычайно плоские тела хорошо приспособлены к жизни под корой (Jin et al., 2020). Гонококситы у представителей этого семейства имеют треугольную форму, сильно вытянутые, слабо склеротизованы, без дополнительных выростов и зубцов (Leschen et al., 2005; Jin et al., 2020). Яйцеклад ксилофильного вида *Ancyrona diversa* (Pic 1921) (Coleoptera, Cleroidea, Trogossitidae) имеет пирамидальные гонококситы, со слабо склеротизованной основной частью, но сильно склеротизованным основанием (Lee et al., 2020). Согласно данным ряда авторов (Kirejtshuk, 2005; Wang, Hájek, 2018) о видах рода *Cupes* Fabricius 1801 и *Tenomerga* Neboiss 1984 (Coleoptera, Cupedidae), самки этих родов имеют слабо склеротизованный половой

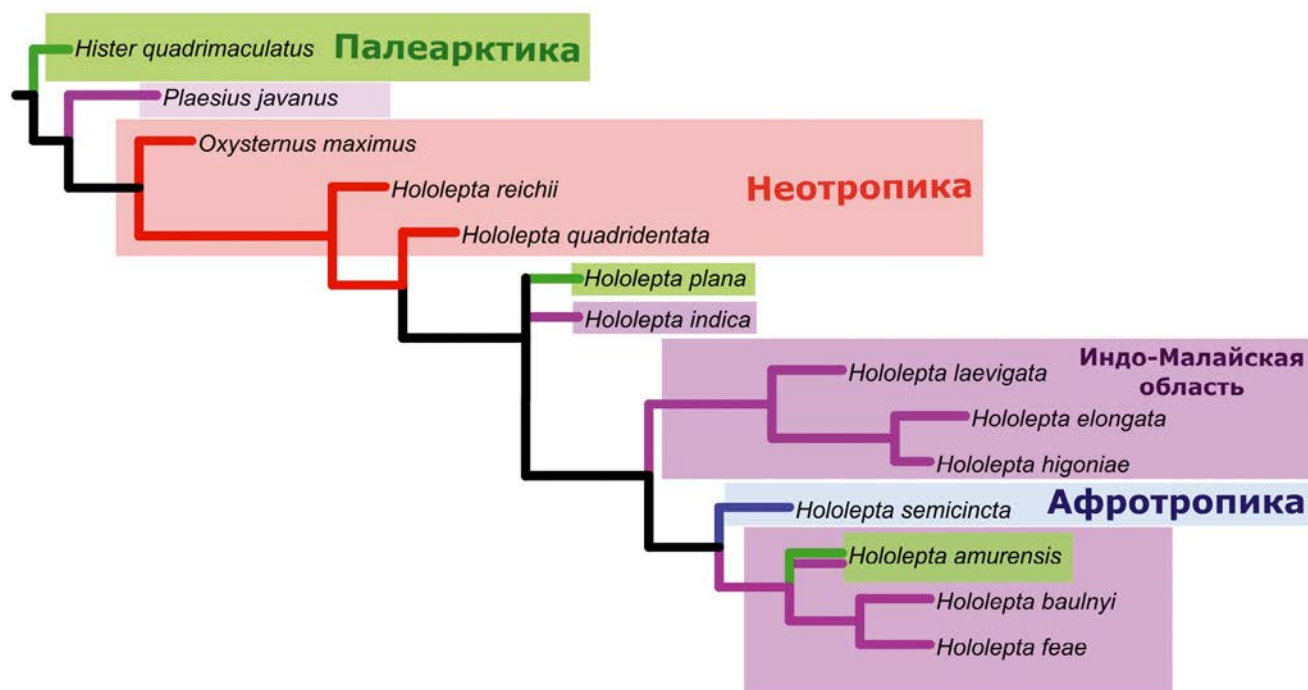


Рис. 15. Распределение исследованных видов по зоогеографическим областям. Изображенное дерево соответствует дереву на рис. 14.

аппарат, без выростов и зубцов на внешней поверхности, и длинный стилус. У Anobiidae (Тоскина, 2003) тело гонокситов слабо склеротизовано, в их основании имеются утолщения кутикулы. Для ксилофильного вида *Lasconotus okadai* Aoki 2011 (Coleoptera, Tenebrionoidea, Zopheridae) (Lee et al., 2017), как и для предыдущих ксилофильных видов, характерны слабая склеротизация тела гоноксита и короткий стилус.

Таким образом, у ксилофильных жуков из перечисленных семейств яйцеклад имеет типичное для Coleoptera строение — гонокситы удлинённые,

слабо склеротизованные, сужаются к вершине, на которой находится более или менее длинный стилус. Среди жуков-карапузиков близким строением гонокситов обладают мелкие ксилофильные *Acrilus minutus* (Herbst 1791) (Бичевой, 2022) и *Paromalus koreanus* (Seung et Lee 2019) (Seung, Lee, 2019).

В отличие от упомянутых семейств ксилофильных жуков, у *Hololepta* кутикула гонокситов утолщена, а у некоторых видов есть выросты на наружной поверхности. Продольные утолщения вальвиферов, по-видимому, свойственны всем видам этого рода и дополнительно увеличивают их прочность. По этим признакам *Hololepta* сходна с видами Platysomatini (Ōhara, Mazur, 2000), у которых гонокситы и вальвиферы также сильно склеротизованы, имеются утолщения кутикулы на наружной поверхности гонокситов и вдоль тела вальвиферов. Однако у Platysomatini гонокситы треугольной или клиновидной формы, а стилусы находятся близ их вершины, что отличает их от *Hololepta*. Таким образом, род *Hololepta* обладает более продвинутой структурой яйцеклада, нежели Platysomatini.

Полученные данные показали, что признаки полового аппарата самок менее пригодны для филогенетических реконструкций, чем признаки внешнего строения имаго жуков рода *Hololepta*.

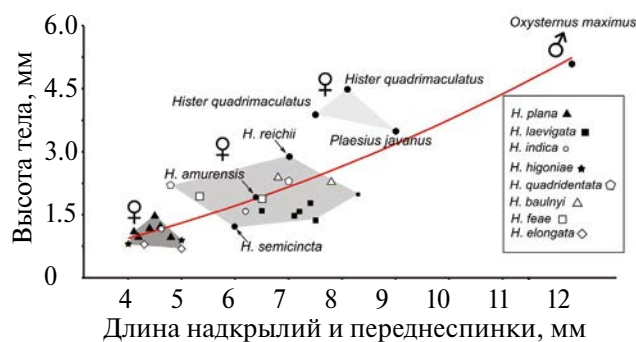


Рис. 16. Диаграмма рассеяния. Точками отмечены исследованные виды Histeridae. Красным цветом отмечена линия тренда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен П. Н. Петрову за замечания по тексту статьи, А. С. Просвинову и А. В. Крупичкому за ценные советы и помощь в интерпретации результатов, а также В. Ю. Савицкому за предоставленную возможность исследования материалов, хранящихся в Зоологическом музее МГУ имени М. В. Ломоносова, помощь в работе с коллекцией и помощь в интерпретации результатов, Е. О. Щербакову за помощь при работе с программным обеспечением и ценные советы по содержанию статьи, Б. М. Катаеву за возможность исследования материалов, хранящихся в Зоологическом институте (ЗИН РАН). Линь Го помог в переводе этикеток некоторых жуков с китайского на русский язык, за что автор глубоко ему признателен.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе не использовались люди или живые животные, исследование основано на легальном музейном материале.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бичевой В. В., 2022. Особенности строения гени- талий самок жуков-карапузиков (Coleoptera, Histeridae) // Энтомологическое обозрение. Т. 101. № 4. С. 747–762.
- Крыжановский О. Л., 1989. Семейства Sphaeritidae и Histeridae / Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1 // Главный редактор: П. А. Лер. Л.: Наука. С. 294–310.
- Крыжановский О. Л., Рейхардт А. Н., 1976. Жуки надсе- мейства Histeridae (семейства Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae). Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 5. Вып. 4. Л.: Наука, 435 с.
- Тоскина И. Н., 2003. Роды *Gastrallus* Jacquelin du Val, 1860 и *Falsogastrallus* Pic, 1914 (Coleoptera: Anobiidae) па- леарктической Евразии // Russian Entomological Journal. V. 12. № 2. P. 187–197.
- Трач В. А., 2012. К морфологии, биологии и распростра- нению *Lobognioides andreinii* (Acari, Mesostigmata, Diplogyniidae) // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 928–928.
- Asakawa D., Senda Y., Yoshitomi H., 2020. Revision of the Ge- nus *Thymalus* (Coleoptera: Cleroidea: Thymalidae) of Ja- pan // Japanese Journal of Systematic Entomology. V. 26. № 1. P. 69–83.
- Bickhardt H., 1913. Coleoptera, III: Histeridae // Records of the Zoological Survey of India. V. 8. № 2. P. 121–125.
- Bickhardt H., 1916. Histeridae. In: P. Wytman – Genera In- sectorum, fasc. 166a. La Haye. P. 1–112.
- Carnochan F. G., 1917. Hololeptinae of the United States // Annals of the Entomological Society of Amer- ica. V. 10. P. 367–398.
- Caterino M. S., Tishechkin A. K., 2015. Phylogeny and gener- ic limits in New World Exosternini (Coleoptera: Histeri- dae: Histerinae) // Systematic Entomology. V. 40. № 1. P. 109–142.
- Caterino M. S., Vogler A. P., 2002. The phylogeny of the Histeroidea (Coleoptera: Staphyliniformia) // Cladistics. V. 18. № 4. P. 394–415.
- De Marzo L., 2008. Biodiversità della spermateca nei Coleot- teri // Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomolo- gia. V. 56. P. 69–96.
- De Marzo L., Vienna P., 1982. Studio morfologico della sper- mateca in Coleotteri Isteridi, con particolare attenzione alla tribù Saprinini // Entomologica. V. 17. P. 163–179.
- Dégallier N., 1981. Etude des *Euspilotus* du groupe *azureus* (Coleoptera, Histeridae, Saprininae) // Revue française d'Entomologie. V. 3. P. 59–67.
- Dégallier N., Kanaar P., 2001. Coleoptera Histeridae de Guy- ane française. III. Compléments au catalogue et notes systématiques // Bulletin de la Société entomologique de France. V. 106. № 2. P. 199–214.
- Dierings A. C., 2021. Revisão taxonômica das espécies sul-americanas de *Hololepta* (Leionota) Dejean, 1833 (Coleoptera: Histeridae). Resumo da Dissertação. Cu- ritiba: Universidade Federal do Paraná. 194 p.
- Goloboff P. A., Catalano S. A., 2016. TNT version 1.5, includ- ing a full implementation of phylogenetic morphomet- rics // Cladistics. V. 32. P. 221–238.
- Gonçalves G. M., Leivas F. W. T., 2017. Checklist de Histeri- dae do sul do Brasil (Insecta: Coleoptera: Staphylini- formia) // EntomoBrasilis. V. 10. № 3. P. 194–213.
- Jin M., Zwick A., Ślipiński A., Marris J. W., Thomas M. C., Pang H., 2020. A comprehensive phylogeny of flat bark beetles (Coleoptera: Cucujidae) with a revised classification and a new South American genus // Systematic Entomology. V. 45. № 2. P. 248–268.
- Kirejtshuk, A. G., 2005. A revision of the genus *Cupes* Fabri- cius, 1801 from Baltic amber and some notes on taxonomy and composition of the family Cupedidae (Coleoptera, Archostemata) // Mitteilungen aus dem Geologisch- Paläontologischen Institut der Universität Hamburg. V. 89. P. 55–84.

- Lackner T., Mazur S., Newton A.F., 2015. Family Histeridae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 2. Hydrophiloidea – Staphylinoidea, part 1. Leiden: Brill Publishers. P. 76–130.
- Lackner T., Tarasov S., 2019. Female genitalia are moderately informative for phylogenetic inference and not concerted with male genitalia in Saprininae beetles (Coleoptera: Histeridae) // Systematic Entomology. V. 44. № 4. P. 667–685.
- Lee S.G., Jung S.W., Kim Y.H., 2020. *Ancyrona diversa* New to Korea (Coleoptera: Cleroidea: Trogossitidae), with a Key to the Palaearctic Species of the Genus // Animal Systematics, Evolution and Diversity. V. 36. № 2. P. 139–142.
- Lee S.G., Kim I.K., Lim J., 2017. Two Zopheridae (Coleoptera: Tenebrionoidea) species new to Korea and a key to the Korean genera // Animal Systematics, Evolution and Diversity. V. 33. № 3. P. 189–194.
- Leivas F.W.T., Bicho C.L., Almeida L.M., 2015. Cladistic analysis of Omalodini Kryzhanovskij (Coleoptera: Histeridae: Histerinae) // Systematic Entomology. V. 40. № 2. P. 433–455.
- Leschen R.A.B., Lawrence J.F., Ślipiński S.A., 2005. Classification of basal Cucujoidea (Coleoptera: Polyphaga): cladistic analysis, keys and review of new families // Invertebrate Systematics. V. 19. № 1. P. 17–73.
- Mazur S., 2011. A concise catalogue of the Histeridae (Coleoptera). Warsaw University of Life Sciences. SGGW Press, Warsaw. 332 p.
- Mazur S., Shavrin A.V., Anichtchenko A.V., 2014. Contribution to the knowledge of the histerid beetles (Coleoptera, Histeridae) of North India // Linzer biologische Beiträge. V. 46. № 2. P. 1267–1275.
- Mazur S., Shavrin A.V., Anichtchenko A.V., Barševskis A., 2015. The histerid beetles (Coleoptera, Histeridae) of the Oriental region deposited in the Beetle Collection of Daugavpils University (DUBC) // Linzer Biologische Beiträge. V. 47. № 2. P. 1451–1466.
- McKenna D.D., Farrell B.D., Caterino M.S., Farnum C.W., et al., 2014. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles // Systematic Entomology. V. 40. № 1. P. 35–60.
- Nixon K.C., 1999–2002. Winclada, ver. 1.0000. Published by the author. Ithaca, New York.
- Ôhara M., 1991. Redescriptions of the Japanese species of the genus *Holelepta* (Coleoptera, Histeridae), part 1 // Elytra. V. 19. № 1. P. 101–110.
- Ôhara M., 1991a. Redescriptions of the Japanese species of the genus *Holelepta* (Coleoptera, Histeridae), part 2 // Elytra. V. 19. № 2. P. 235–242.
- Ôhara M., 1994. A revision of the superfamily Histeroidea of Japan (Coleoptera) // Insecta Matsumurana. V. 51. 283 p.
- Ôhara M., Mazur S., 2000. A revision of the genera of the tribe Platysomatini (Coleoptera, Histeridae, Histerinae) part 3: redescrptions of the type species of *Althanus*, *Caenolister*, *Idister*, *Diister*, *Placodes*, *Plaesus*, *Hyposolenus* and *Aulacosternus* // Insecta Matsumurana. V. 57. P. 1–37.
- Pal T.K., Biswas S., 1984. Insecta: Coleoptera: Histeridae // Records of the Zoological Survey of India. V. 82. № 1–4. P. 129–137.
- Pfeiler E., Vergara-Quintanar J.E., Castrezana S., Caterino M.S., Markow T.A., 2010. Phylogenetic relationships of Sonoran Desert cactus beetles in the tribe Holeleptini (Coleoptera: Histeridae: Histerinae), with comments on the taxonomic status of *Iliotona beyeri* // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 56. № 1. P. 474–479.
- Salcedo-Delgado M., Figueroa-Castro P., Hernández-Ruiz A., Degallier N., González-Hernández H., 2018. Notes on three species of *Holelepta* (*Leionota*) Marseul, 1853 (Coleoptera: Histeridae), predators of the agave weevil *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal, 1838 (Coleoptera: Dryophthoridae) in Mexico // The Pan-Pacific Entomologist. V. 94. № 2. P. 59–66.
- Seung J., Lee S., 2019. First report of genus *Paromalus* Erichson, 1834 (Coleoptera: Histeridae) from Korea, with a description of one new species // Journal of Asia-Pacific Biodiversity. V. 12. № 2. P. 181–185.
- Ślipiński S.A., Mazur S., 1999. *Eपुरаеосоmа*, a new genus of Histerinae and phylogeny of the family Histeridae (Coleoptera, Histeroidea) // Annales Zoologici. V. 49. № 3. P. 209–230.
- Sokolov A.V., 2005. Additions to hister beetles (Coleoptera: Histeridae) fauna of Cuba, with description of new species of genus *Iliotona* Carnochan, 1917 // Russian Entomological Journal. V. 14. № 1. P. 83–85.
- Sokolov V.A., Tishechkin A.K., 2010. Description of a new species of the genus *Iliotona* (Coleoptera: Histeridae) from Guatemala // Russian Entomological Journal. V. 19. № 1. P. 47–49.
- Telnov D., Mazur S., Skale A., Weigel A., 2016. New notes on faunistics of the Histeridae (Coleoptera) from the Papuan region // Latvijas Entomologs. V. 53. P. 14–32.
- Tishechkin A.K., Degallier N., 2015. Beetles (Coleoptera) of Peru: A survey of the families. Histeridae // Journal of the Kansas Entomological Society. V. 88. № 2. P. 173–179.
- Vienna P., Gomy Y., Coache A., 2017. Contributo alla conoscenza degli Histeridae del Senegal (Insecta: Coleoptera) (II) // Faunitaxys. V. 5. № 6. P. 1–25.
- Wang C.B., Hájek J., 2018. Two new species of *Tenomer-ga* Neboiss from eastern Asia (Coleoptera: Cupedidae) // Zootaxa. V. 4526. № 4. P. 531–546.

THE FEMALE REPRODUCTIVE SYSTEM OF THE GENUS *HOLELEPTA* (COLEOPTERA, HISTERIDAE, HISTERINAE, HOLELEPTINI) AND ITS SIGNIFICANCE FOR THE SYSTEMATICS OF THE GROUP

V. V. Bichevoy*

Department of Entomology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

**e-mail: vladislav.bychevoy@gmail.com*

Most species of the genus *Holelepta* show flat bodies and atypical ovipositor structures, these latter being adapted to laying the eggs inside wood. Cladistic analyses based on 33 characters of the adult insect body and 15 characters of the ovipositor support the monophyly of the genus. The subgenus *Holelepta* has more apomorphic characters than does *Leionota*. This study did not reveal any characters that show the monophyly of *Leionota*. In most species of the subgenus *Holelepta* the gonocoxites bear teeth that help pushing out the substrate during oviposition. The valvifers in most *Holelepta* species have longitudinal thickenings to further increase their strength. Our data show that the characters of the ovipositor are lower in value for phylogenetic reconstructions. The reproductive system of female *Holelepta* is more prone to convergences and parallelisms compared to the features of their external structure.

Keywords: beetles, female genitalia, ovipositor, spermatheca, external structure

УДК 595.787:574.23

ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ И УСЛОВИЯ ЗИМОВКИ ГУСЕНИЦ СИБИРСКОГО КОКОНОПРЯДА (*DENDROLIMUS SIBIRICUS*, LEPIDOPTERA, LASIOCAMPIDAE) ЦЕНТРАЛЬНО-ЯКУТСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© 2024 г. Н. А. Булахова^{a,*}, Е. Н. Мещерякова^{a,**}, А. П. Бурнашева^{b,***},
Ю. В. Ермакова^{b,****}, Н. Н. Винокуров^{b,*****}, Д. И. Берман^{a,*****}

^a Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

^b Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 677000 Россия

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: kameshky@mail.ru

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

****e-mail: yermakova68@mail.ru

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

***** e-mail: dber@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.05.2024 г.

После доработки 24.07.2024 г.

Принята к публикации 26.07.2024 г.

Сибирский коконопряд (шелкопряд) (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov 1908) — опасный вредитель хвойных пород семейства Pinaceae, обитающий в азиатской части России, на севере Казахстана, Монголии, Китая и на Корейском полуострове. Его ареал постепенно расширяется на запад и север: в настоящее время вид отмечен у 46°–47° в.д. на Восточно-Европейской равнине, около 60° с.ш. — в Красноярском крае и у 63° с.ш. — в Республике Саха (Якутия). Прогнозу дальнейшего расселения *D. sibiricus* посвящен ряд исследований, однако оценку инвазионного потенциала вредителя затрудняет, в том числе, и недостаточность данных о требованиях зимующей стадии (гусениц) к условиям среды. Мы оценили некоторые черты биологии вредителя, определили холодостойкость гусениц, выяснили температурные условия в местах зимовки на северо-восточном пределе распространения — в Центральной Якутии. Средняя температура максимального переохлаждения гусениц составляет $-18.5 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, она значительно различается ($p \leq 0.05$) между особями младших (II–III и III–IV) и старших (IV–IV) возрастных групп (-20.0 ± 0.6 и -18.8 ± 0.8 против $-16.7 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$). Длительное (2 сут) пребывание при температуре -15.5°C приводит к гибели 53% особей, при -17.5°C — 63%, а при -20°C — уже 91%. Сопоставление холодостойкости гусениц и температур в горизонтах зимовки в одном из самых холодных регионов в естественном ареале вредителя свидетельствует о пригодности значительных территорий Якутии для благополучного существования *D. sibiricus*, особенно при наблюдающемся потеплении климата.

Ключевые слова: вредитель, экология, распространение, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513424100043, **EDN:** tmnhmg

Сибирский коконопряд, или шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov 1908) — опасный вредитель лесов, личинки которого поражают более 20 видов хвойных деревьев родов *Abies*, *Pinus*, *Larix*, *Picea* и *Tsuga* (Флоров, 1948; Рожков, 1965; Kirichenko et al., 2008, 2009). Основная часть ареала *D. sibiricus* расположена в Северной Азии; помимо азиатской части России и севера Казахстана он встречается в северном Китае, в северной Монголии и на Корейском п-ове (Флоров, 1948; Рожков, 1965; Чистяков и др., 2016; Kononov et al.,

2016; Jeong et al., 2018). Как известно, для сибирского коконопряда характерны периоды стремительного размножения (вспышки), которые приводят к кратному увеличению численности особей, тотальному повреждению хвойных лесов и серьезным экологическим изменениям на больших территориях. Естественное восстановление пораженных лесов сложно, долго и порой невозможно. Вспышки могут достигать панзонального масштаба; последняя из них (2011–2022 гг.) наблюдалась в Томской, Кемеровской, Иркутской областях,

Алтайском, Красноярском и Забайкальском краях, республиках Тыва, Бурятия и Саха (Якутия). Локальные вспышки в различных частях ареала возникают с периодичностью в 10–20 лет и плохо прогнозируются. Многие исследователи важнейшую роль в инициации массового размножения отводят комплексу летних погодных условий двух–трех предшествующих вспышке лет (Кондаков, 2002; Чикидов, 2013; Kharuk et al., 2020 и др.), но мнения о лимитирующих ее факторах различаются.

В настоящее время происходит постепенное расселение вредителя как на территории с более мягким, чем в естественном ареале, климатом, так и в наиболее холодные зимы части Сибири, которое связывают, в том числе, и с глобальным потеплением. Так, в последние годы *D. sibiricus* обнаружен около 46°–47° в.д. в Республике Коми и Архангельской обл., на Корейском п-ове, около 60° с.ш. — в Красноярском крае, стал обычен около 63° с.ш. в Республике Саха (Якутия) (Винокуров и др., 2001; Винокуров, Исаев, 2002; Гниненко, Седельник, 2003; Нифонтов и др., 2018; Павлов и др., 2018; Харук и др., 2018; Jeong et al., 2018; Лукин, 2020).

Изменение границ распространения коконопряда инициировало серию исследований, посвященных оценке его инвазионного потенциала и прогнозу дальнейшего расширения ареала (Möykkynen, Pukkala, 2014; Харук и др., 2018; Павлов и др., 2018; Мещериков, 2018; VKM, 2018; Kharuk et al., 2020). Этот прогноз построен на анализе сведений о различных сторонах биологии вредителя: скоростях расселения, распространении потенциальных кормовых пород деревьев, возможных путях колонизации, оценке подходящих климатических условий для выживания и т.д. (Рожков, 1965; Харук и др., 2018; EFSA, 2018, 2019; VKM, 2018). Все указанные аспекты биологии и экологии вида имеют различную полноту изученности, и наименее исследованным остается диапазон приемлемых для успешного существования сибирского коконопряда климатических условий. Ряд работ посвящен выяснению весенне-летних параметров среды, требующихся для развития вредителя (суммы температур, необходимые для прохождения разных онтогенетических фаз и наступления диапаузы, инициирующие активность гусениц температуры, витальная влажность среды и пр.) (Коломиец, 1961; Рожков, 1965). При этом экологии вида зимой и диапазону приемлемых для зимующей стадии (гусениц) условий среды уделено мало внимания, несмотря на то, что большая часть его ареала находится в регионах, характеризующихся суровыми и продолжительными зимами, и зимовку считают наиболее “ответственным” периодом в жизни *D. sibiricus* (Коломиец, 1987).

Оценка пригодности для сибирского коконопряда климата вне нативного ареала на основании моделирования с использованием нескольких переменных сделана в ряде работ, и получены противоречивые заключения (Baranchikov et al., 2010; Möykkynen, Pukkala, 2014; Kubasik et al., 2017; VKM, 2018). Характеристика необходимых для успешного существования *D. sibiricus* зимних условий в этих работах сводится к обобщенным формулировкам: “континентальный непрерывный тип зимы” со стабильными отрицательными температурами и снежным покровом либо, напротив, “мягкие условия зимовки” (Baranchikov et al., 2010; VKM, 2018). В докладах Норвежского научного комитета по продовольствию и окружающей среде (VKM, 2018) и Европейской и Средиземноморской организации по защите растений (EPPO, 2005), посвященных оценке фитосанитарного риска *D. sibiricus* для Европы, прямо указано на недостаточность знаний и/или биологических данных о лимитирующих факторах окружающей среды, в том числе о способности вида выживать зимой при воздействии отрицательных температур.

До настоящего времени существовала лишь одна, предпринятая более 60 лет назад, попытка оценить устойчивость *D. sibiricus* к зимним условиям (Коломиец, 1961). На небольшой выборке гусениц старшего возраста листовенничной расы из тувинской популяции была измерена единственная характеристика холодостойкости — температура максимального переохлаждения (T_p), позволяющая судить лишь о минимальных кратковременно переносимых температурах. Коломиец (1961) выявил снижение T_p гусениц от начала зимы ($-10.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$) к ее середине ($-14.9 \pm 1.5^\circ\text{C}$) и непереносимость замораживания. Хотя в указанной работе не изучалась способность коконопряда длительно выживать при низких отрицательных температурах, был сделан вывод, что его гусеницы очень устойчивы к холоду и подавляющее большинство особей хорошо переносят температуру -20°C (Коломиец, 1961, 1962, 1987; Рожков, 1965).

Сведений о температуре в местах зимовки гусениц сибирского коконопряда в подстилке и напочвенном покрове в хвойных лесах в естественном ареале и в иных, потенциально пригодных для обитания районах также немного (Коломиец, 1961, 1987; Берман и др., 2007; Алфимов и др., 2012; Bulakhova et al., 2022). Таким образом, изученность биологии и экологии вида зимой явно не соответствует степени его инвазионной опасности, а также не позволяет сделать заключение о возможной роли холодостойкости как причине, определяющей распространение или запускающей/лимитирующей вспышки численности *D. sibiricus*.

Целью нашей работы была оценка возможности характера распространения *D. sibiricus* в наиболее холодной — северо-восточной части — ареала, исходя из соотношения холодостойкости гусениц и почвенных температур. Для этого были исследованы: 1) ключевые фенологические события и черты биологии в центрально-якутской популяции, 2) основные характеристики холодостойкости гусениц *D. sibiricus* разных возрастов — кратковременно (T_{Π}) и длительно переносимые отрицательные температуры (в том числе такие информативные показатели, как температура 50% смертности — $LT_{50\%}$ и предельная летальная температура — $LT_{100\%}$); 3) температурные условия в местах зимовки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование биологии и экологии *D. sibiricus* в центрально-якутской популяции

Исследования биологии *D. sibiricus* проведены в очаге массового размножения вредителя на территории Шестаковского участка Якутского лесничества Республики Саха (Якутия) в 2020 и 2021 гг. Очаг возник предположительно не позже 2016 г. на месте ранее затухшего, действовавшего в период крупной вспышки 1999–2001 гг. Модельный участок, на котором проведены исследования и собраны гусеницы для экспериментов, располагался в разнотравно-брусничном лиственничнике с примесью березы в 30 км южнее г. Якутска (61°47' с.ш., 129°32' в.д.). Сомкнутость крон лиственниц (*Larix cajanderi*) в древостое составляла около 0.4–0.5, в напочвенном покрове присутствовали грушанка красная (*Pyrola incarnata*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), водосбор сибирский (*Aquilegia sibirica*), земляника восточная (*Fragaria orientalis*), княженика (*Rubus arcticus*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), мхи.

На модельном участке в течение лета 2020 г. и весны 2021 г. отслеживали сроки основных фенологических событий в популяции *D. sibiricus*, проводили учеты численности, выявляли степень зараженности гусениц, куколок и имаго паразитоидами по общепринятым методикам (Надзор..., 1965; Методы..., 2004). Результаты этих исследований частично опубликованы ранее (Бурнашева и др., 2021). Осенние учеты численности в кронах деревьев и сбор гусениц для лабораторных экспериментов проводили 8 сентября околотом 12 модельных лиственниц на белый полог. Возраст гусениц устанавливали по ширине головной капсулы и длине тела (Васильев, 1905; Флоров, 1948); в случае предельно низких или, наоборот, высоких для группы показателей учитывали состояние светлых чешуек на теле гусениц и трофность участков (центральная обесхвоенная или периферийная слабо

поврежденная часть очага), влияющую на рост гусениц. Особой промежуточных размеров относили к меньшим возрастам (т.е. в группу II–III входили гусеницы II возраста и особи, имеющие размеры между II и III возрастными и т.д.). Учет зимующих гусениц проведен 24 сентября 2020 г. На 20 площадках размером 50 × 50 см была разобрана подстилка и исследован верхний слой почвы; плотность найденных гусениц пересчитана на 1 м². Весенние наблюдения проводили в первой декаде мая 2021 г. Оценивали начало и динамику подъема гусениц в крону лиственниц, а 18 мая дополнительно обследовали подстилку.

Измерение температур в местообитаниях *D. sibiricus*

Температуры в местах зимовки гусениц измеряли со 2 октября 2020 г. по 18 мая 2021 г. на двух площадках модельного участка. Было установлено 10 откалиброванных температурных датчиков-самописцев — логгеров (iButton DS1922L, НТЛ ЭлИн, Россия) в почве на глубине 10 и 20 см на трех типах нанорельефа — пониженном (неглубокие ложбины среди деревьев), повышенном (кочки и бугры) и ровном. Высоту снежного покрова на учетных площадках измеряли в середине третьей декады марта 2021 г. Данные о температуре воздуха и высоте снежного покрова в течение всего указанного периода, а также за предшествующий и последующий годы (2019 и 2021 гг.) получены на метеостанции г. Якутска, расположенной менее чем в 30 км от места установки логгеров. Данные о температурах почвы на глубине 20 см получены также на метеостанции с. Чурапча и на сайте ВНИИГ-МИ-МЦД, <http://aisori-m.meteo.ru>.

Лабораторная акклимация гусениц *D. sibiricus*

Собранные гусеницы были перевезены в ИБПС ДВО РАН (г. Магадан) в начале сентября, где до конца месяца их содержали в лаборатории при температуре от 10 до 7°C и естественном фотопериоде в пластиковых пятилитровых боксах со свежими ветками лиственницы. В конце сентября при температуре 5°C они были рассажены по 10–30 особей (в зависимости от возраста) в плоские (высота 3 см, объем 0.125 л) вентилируемые пластиковые контейнеры ($n = 28$), на 3/4 высоты заполненные опавшей хвоей лиственницы. Так как на выживание гусениц сибирского коконопряда сильно влияет влажность субстрата (Коломиец, 1961), ее поддерживали на уровне не менее 75%.

Перед началом экспериментов гусениц акклимировали (подготавливали к зимовке): температуру в термостатах ТСО-1/80 (ОАО Смоленское СКТБ СПУ, Россия) с контейнерами ступенчато понижали с остановками на периоды от 24 часов до нескольких суток при каждой из указанных

температур: 31 сут при 5°C, 1 сут при 3°C, 22 сут при 0°C. Состояние гусениц (положение, подвижность, реакция на манипуляции) определяли во всех контейнерах регулярно на поверхности субстрата и в его толще (раздвигая хвою пинцетом) до температуры 5°C.

Определение температуры максимального переохлаждения (T_{Π})

Температура максимального переохлаждения — одна из двух основных характеристик холодостойкости пойкилотермных организмов; она отражает интервал температур ниже 0°C, который способен переносить вид в незамерзшем (переохлажденном) состоянии. При достижении T_{Π} в переохлажденном организме происходит кристаллизация жидкостей, которая сопровождается выделением тепла и отражается в виде пика на температурной диаграмме. Дальнейшее понижение температур приводит к замораживанию животного. Гибель после пребывания в температурах ниже T_{Π} указывает на то, что животное не выдерживает замерзания и переносит отрицательные температуры в интервале от 0°C до значений T_{Π} только в переохлажденном состоянии; выживание свидетельствует о способности выдерживать замораживание (Бахметьев, 1912; Salt, 1936).

Температуру максимального переохлаждения гусениц измеряли в морозильной камере манганин-константановыми термопарами (диаметр проволоки 0.12 мм). Сигнал термопары преобразовывали с помощью аналого-цифровой платы (АЦП ЛА-ТК5, ЗАО “Руднев-Шиляев”, Россия) через усилитель постоянного напряжения и записывали в память компьютера (детали методики описаны подробно ранее: Берман и др., 2007). T_{Π} определяли у акклиматизированных и затем длительно пребывавших при –1°C (14 дней) и при –5°C (21 день) гусениц (49 особей II–III возрастов, 50 особей III–IV возрастов и 48 особей IV–VI возрастов). Спай термопары размещали на поверхности покровов между волосками, температуру снижали со скоростью 0.1°C/мин, принятой в подобных экспериментах (Берман и др., 2002; Лейрих, Мещерякова, 2015; Sinclair et al., 2015), до появления пика выделения тепла на термограмме.

Определение летальных температур

Величина T_{Π} отражает предельные лишь кратковременно (несколько часов) переносимые видом отрицательные температуры. Для выяснения второй характеристики холодостойкости — значений длительно переносимых отрицательных температур — оценивают уровень смертности после пребывания при определенных температурах в течение нескольких суток. Это позволяет определить такие

базовые характеристики, как летальность для половины особей ($LT_{50\%}$) и для большинства или всех особей в выборке ($LT_{90\%}$ или $LT_{100\%}$) температуры.

Выживание гусениц *D. sibiricus* оценивали после длительного (2 сут) пребывания в следующих температурах: –15.5, –17.5, –20 и –28°C. Для этого предварительно акклиматизированных гусениц ($n = 622$) охлаждали в испытательной программируемой камере тепла/холода WT 64/75 (Weiss Umwelttechnik GmbH, Германия) с принятой для беспозвоночных животных скоростью 0.5°C/ч (Берман и др., 2002; Лейрих, Мещерякова, 2015) в тех же пластиковых контейнерах с субстратом, в которых животные проходили акклимацию. Затем контейнеры нагревали до 5°C со скоростью 1°C/ч, с остановками по 12 ч при 0 и 1°C. Особи, полностью восстановившие нормальные двигательные реакции, считались выжившими; их содержали в лаборатории в течение 2 недель для проверки отсроченных повреждений.

Статистическая обработка

Статистический анализ проводился стандартными методами с использованием программ Statistica 10 для Windows и R (версия 4.3.1, R Core Team, 2023). Нормальность распределений T_{Π} определяли, используя тест Шапиро–Уилка, сравнение их средних значений в возрастных группах — тестом Крускала–Уоллеса с последующим попарным сопоставлением. Зависимость между тестируемыми длительно переносимыми температурами и выживанием гусениц оценивали, исходя из величины коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Значения в тексте представлены как среднее $\pm$ стандартная ошибка; значимости различий принята от $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экология *D. sibiricus* в исследованном очаге в 2020–2021 гг.

Локальный очаг, в котором проведены исследования, возник как рецидив крупной вспышки, действовавшей в 1999–2001 гг. на правобережье Лены на территории Хангаласского, Якутского и Намского лесничеств. В 2020 г. вспышка находилась в эруптивной фазе. Первые учеты численности в начале лета выявили присутствие на модельном участке четного (V–VI возраста) и нечетного (III–IV возраста) колен вредителя в равном соотношении, со средней численностью 113.2 гусениц (от 60 до 225) на одно дерево.

Начало окукливания отмечено 23 июня 2020 г., а вылет первых имаго — в первой декаде июля. В учетах 8 июля, как на крупномерных модельных деревьях, так и на подросте, преобладали гусеницы



Рис. 1. Перезимовавшие гусеницы сибирского коконопряда *Dendrolimus sibiricus* VI (справа) и IV возрастов (в центре и слева) на поверхности почвы в центрально-якутском очаге. О степени поражения древостоя можно судить по количеству прошлогодних экскрементов вредителя (светлые гранулы), покрывающих лесную подстилку (фото А.П. Бурнашевой).

IV возраста; средняя численность вредителя составляла 73.2 особи/дерево. Анализ 68 коконов, собранных в это время, показал, что из 10.3% вылетели бабочки, в 16.2% находились здоровые куколки, большинство же (73.5%) оказались или больными (неполновесными, деформированными, с темными мокнущими пятнами), или зараженными паразитоидами, впоследствии все они погибли. Из части зараженных куколок в лаборатории вышли личинки двукрылых, которые затем окуклились в почве в пупариях желтоватого и красноватобурого цвета; из них позже появились имаго двух видов мух семейства Tachinidae. Вылет основной части имаго коконопряда произошел во второй–третьей декадах июля. Примерно неделю спустя самки начали откладку яиц. Из 279 яиц, собранных 6 августа 2020 г., только 19 (6.8%) имели следы выхода гусениц коконопряда, подавляющая часть (77.1%) – летные отверстия паразитоидов. В оставшихся яйцах А.В. Тимоховым (МГУ, Москва) и Е.В. Целих (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) были определены паразитические наездники *Telenomus tetratomus* (Thomson 1861), которыми была поражена большая часть кладок, а также – *Trichogramma dendrolimi* Matsumura 1926 и *Pachyneuron solitarium* (Hartig 1838).

Во время обследования участка 8 сентября большая часть гусениц коконопряда оставалась в кронах лиственниц. На крупных модельных деревьях средняя их численность составляла 98.3 особи/дерево, треть из которых (32.1%) – старших возрастов (V и VI). На стволах обнаружены немногочисленные особи, с продолжительными остановками спускающиеся в лесную подстилку. Спустя две недели (24 сентября) на стволах отмечены лишь единичные гусеницы, т.е. уход на зимовку, который из-за затянувшейся теплой осени продолжался в течение трех декад сентября, почти завершился.

Обследование подстилки на модельном участке показало, что гусеницы расположились на зимовку в основном в пределах проекций крон ранее занятых ими деревьев. Они были распределены крайне неравномерно – от 0 до 196 особей/м² на разных учетных площадках (средняя плотность 44.8 особи/м²). Соотношение возрастов было следующим: гусеницы младших (II–III) возрастов генерации текущего года – 24.2%, старших возрастов генерации прошлого года – 75.8%. Подавляющее большинство гусениц располагалось в толще подстилки на глубине 7–10 см, остальные – в сухих мелких углублениях, ложбинках и бороздках на поверхности почвы, а также в верхних сантиметрах минерального слоя почвы. Подстилка на исследованном

участке состояла в основном из многолетнего слоя хвой лиственницы с веточками, опада лиственных деревьев и кустарников, отмерших однолетних растений и экскрементов гусениц коконопряда. В толще мохового покрова гусеницы не отмечены, равно как и на значительной глубине в минеральной части почвы. Устроившиеся на зимовку особи располагались поодиночке, в округлых колыбельках, свернувшись колечком. Небольшая часть из них (около 10%) отличалась вялостью и пониженным тургором тела.

Весной 2021 г. переход среднесуточных температур воздуха через 0°C произошел в конце апреля, а полное разрушение снежного покрова – в первой декаде мая (по данным метеостанции Якутск). Подъем гусениц в кроны лиственниц начался рано (7 мая), активная миграция наблюдалась в последние три дня, затем замедлилась, но полностью прекратилась лишь к 3 июня (рис. 1). Обследование подстилки под модельными деревьями было проведено 18 мая, и на глубине 7–10 см были встречены гусеницы всех возрастов (примерная плотность 7.2 особи/м²), кроме возраста II. Большинство из них (75%) оказались живы, но неактивны, остальные – мертвы. Вероятно, неактивные были заражены паразитоидами, инфицированы возбудителями болезней или получили холодовые повреждения, остальные – погибли на зимовке.

Наблюдавшиеся в 2020–2021 гг. фенологические события (появление куколок, вылет первых имаго и массовое их появление, начало ухода на зимовку и весеннее появление гусениц) в очаге происходили в пределах средних многолетних фенологических сроков, отмеченных в регионе (Амосов, 1971, 1978). Однако на модельном участке,

в отличие от других участков Якутского лесничества, летом 2021 г. наступила фаза кризиса вспышки (которая продолжилась затем и в 2022 г.), и степень повреждения древостоя с учетом предыдущего объедания оценивалась как слабая (Обзор..., 2021, 2022, наши наблюдения).

Погода в очагах и температуры в местах зимовки гусениц

В предшествующую периоду наших наблюдений осень (2019 г.) отрицательная температура воздуха установилась с первой декады октября. Снежный покров сформировался в середине второй декады октября, а в конце декабря, когда температура воздуха упала до минимальных за зиму 2019–2020 гг. значений –46.2°C, его мощность составляла всего 24 см. Максимальной высоты (46 см) снежный покров достиг только к середине февраля (метеостанция Якутск, сайт gr5.ru). В целом зима 2019–2020 гг. была относительно мягкой: в декабре превышение средней температуры воздуха (–39.5 ± 3.6°C) над средней многолетней составило 1.3°C, а средняя январская температура (–32.0 ± 5.6°C) была выше средней многолетней на 10.6°C (табл. 1).

Весной 2020 г. переход температуры воздуха через 0°C произошел в начале третьей декады апреля. Постепенное разрушение снежного покрова наблюдалось с начала апреля и закончилось к началу мая.

В конце лета 2020 г. минимальные температуры воздуха уже во второй декаде августа не поднимались выше 10°C, и в последней декаде были отмечены первые отрицательные температуры (до –3°C), которые повторялись неоднократно до ухода всех гусениц в подстилку в начале октября. Постоянные

Таблица 1. Многолетние средние температуры воздуха (*T*, °C) и высота снежного покрова (см) на территории очагов массового размножения сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) в долине Лены и на Лено-Алданском междуречье (по данным соответствующих метеостанций)

Месяц	Метеостанции							
	Якутск		Амга		Чурапча		Усть-Мая	
	<i>T</i>	Высота снежного покрова	<i>T</i>	Высота снежного покрова	<i>T</i>	Высота снежного покрова	<i>T</i>	Высота снежного покрова
X	–8.0	7	–8.9	20	–8.9	35	–7.1	6
XI	–28.3	19	–29.6	41	–29.6	43	–27.2	19
XII	–39.5	24	–40.6	44	–40.6	45	–39.5	29
I	–42.6	28	–42.9	45	–44.0	48	–42.2	37
II	–35.9	31	–38.0	48	–38.4	53	–36.6	43
III	–22.2	30	–24.0	46	–24.0	53	–21.5	43
IV	–7.2	24	–7.5	42	–7.8	48	–6.0	15

Примечание. Высота снежного покрова приведена для защищенных местообитаний на конец третьей декады каждого месяца.

Таблица 2. Максимальные и минимальные значения температуры воздуха в районе проведения исследований осенью—весной 2020–2021 гг. (по данным метеостанции г. Якутск)

Год	Число, месяц	$T_{\max}$, °C	Число, месяц	$T_{\min}$, °C
2020	04.09	23.0	23.09	–4.1
	13.10	11.6	31.10	–29.3
	14.11	–7.2	30.11	–33.5
	04.12	–19.0	16.12	–48.7
2021	01.01	–30.9	21.01	–51.2
	13.02	–17.0	02.02	–45.6
	31.03	2.3	03.03	–37.9
	26.04	8.6	07.04	–28.1
	29.05	25.1	20.05	–4.2

субнулевые температуры воздуха установились с конца первой декады октября и к концу месяца опустились почти до -30°C (табл. 2), устойчивый снежный покров сформировался к середине второй декады октября.

Зима 2020–2021 гг. оказалась более суровой, чем предшествующая: температуры воздуха, близкие к -50°C , отмечали ежемесячно в течение декабря–февраля, а средняя температура самого холодного месяца – января ($-44.3 \pm 3.8^{\circ}\text{C}$) – была на 1.7°C ниже средней многолетней (табл. 1). Мощность снежного покрова в январе составляла 30–31 см, что лишь на 2–3 см выше многолетнего среднего показателя для этого периода. По результатам снегосъемки в разнотравно-брусничном лиственничнике максимальная за зиму мощность снежного покрова в местах установки почвенных логгеров была выше измеренной на метеостанции и достигала 36–55 см (в среднем 44 см).

Сочетание этих температурных условий и высоты снега определило режим выхолаживания почвы. На обеих модельных площадках температуры почвы на глубине 10 и 20 см уже в первых числах октября лишь немного превышали 0°C (при постоянных отрицательных ночных температурах воздуха). Падение ниже 0°C на обеих глубинах зафиксировано уже в конце первой – начале второй декад октября (рис. 2, 3). Вместе с тем даже при отсутствии снежного покрова в начале зимы теплоизолирующее действие подстилки отражалось в различиях на $5\text{--}8^{\circ}\text{C}$ минимальных температур в воздухе и в местах зимовки гусениц (рис. 2). Постепенное уменьшение температуры почвы продолжалось до конца января или начала февраля даже на фоне увеличивающейся мощности снега (рис. 2); они достигли $-13.9\text{--}-14.8^{\circ}\text{C}$ на глубине 10 см и $-11.4\text{--}-11.5^{\circ}\text{C}$ на глубине 20 см, когда

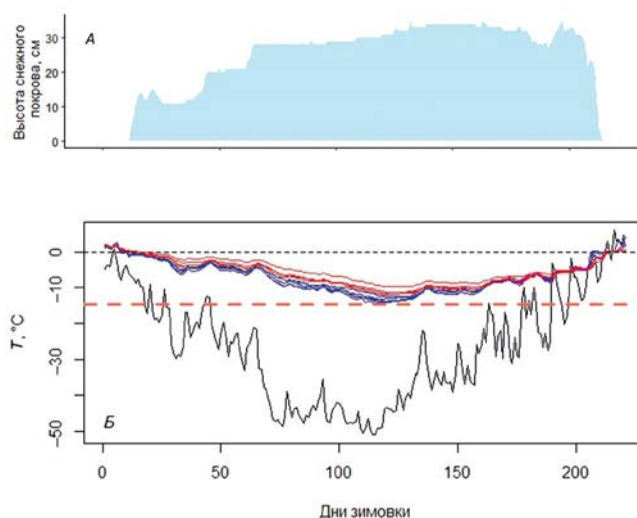


Рис. 2. Условия в местах зимовки сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) в исследованном очаге в период со 2 октября 2020 г. по 18 мая 2021 г. А – высота снежного покрова (данные метеостанции г. Якутск). Б – температуры: воздуха (черная сплошная линия, данные метеостанции г. Якутск); почвы по данным 10 логгеров на двух глубинах – на 10 см (синие линии) и 20 см (красные линии); минимальная на глубинах зимовки гусениц (оранжевая штриховая линия); отметка 0°C (черная пунктирная линия).

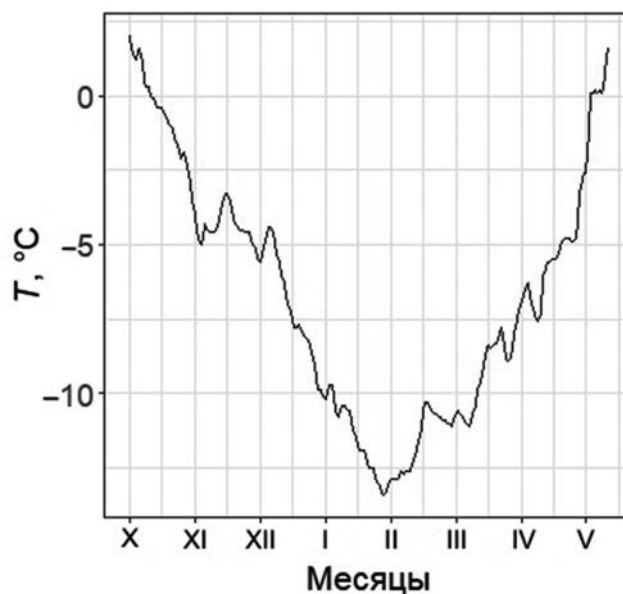


Рис. 3. Пример варьирования температуры в местах зимовки гусениц сибирского коконопряда *Dendrolimus sibiricus* в почве на глубине 10 см под подстилкой и снежным покровом.

Таблица 3. Минимальные ($T_{\min}$) и максимальные ($T_{\max}$) температуры ($^{\circ}\text{C}$) в почве в холодный период 2020–2021 гг. на глубине 10 и 20 см на двух участках зимовки гусениц сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) по данным логгеров

Месяц	Рельеф									
	пониженный				ровный		повышенный			
	10 см		20 см		10 см		10 см		20 см	
	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$	$T_{\min}$	$T_{\max}$
Октябрь	–4.3	2.5	–2.1	2.1	–4.6	–2.0	–4.8	1.6	–2.6	1.8
Ноябрь	–5.7	–2.6	–4.0	–2.3	–6.6	–2.8	–6.5	–3.1	–4.5	–2.6
Декабрь	–10.8	–3.6	–7.9	–3.3	–10.6	–4.2	–10.7	–4.3	–8.1	–3.6
Январь	–14.8	–9.0	–11.5	–7.7	–13.9	–9.7	–14.3	–9.3	–11.3	–8.1
Февраль	–13.9	–9.8	–11.4	–9.3	–13.5	–10.2	–13.9	–10.4	–11.4	–9.8
Март	–11.3	–6.4	–9.9	–6.9	–12.0	–6.7	–11.9	–6.7	–10.5	–7.0
Апрель	–7.8	0.1	–7.4	–1.6	–7.8	–1.4	–8.5	0.0	–8.2	–2.6
Май	–0.1	7.7	–0.6	2.9	–1.0	7.0	–0.8	6.6	–2.1	3.1

температура воздуха опустилась до минимальных за зиму значений (ниже -50°C).

Даже после установления снежного покрова из-за значительных флуктуаций температур воздуха наблюдались колебания температур на глубине зимовки гусениц (рис. 3). С начала февраля температуры в почве постепенно повышались, но лишь в конце апреля – начале мая на глубине 10 см вне зависимости от рельефа они стали положительными (табл. 3, рис. 2, 3).

На обеих модельных площадках на разных типах рельефа минимальная температура почвы на глубине 20 см была на $3.0\text{--}3.3^{\circ}\text{C}$ выше, чем на глубине 10 см (табл. 3, рис. 2).

Исследование холодостойкости

При температуре 5°C при помещении гусениц в контейнеры почти все они были уже не активными – лежали свернувшись, ползали только отдельные особи. При -5°C гусеницы находились в одном из двух различных состояний. Большая часть – в переохлажденном (мягкие на ощупь); гусеницы II–III и III–IV возрастов могли передвигаться, когда их тревожили (отползали), а гусеницы IV–VI возрастов при прикосновении лишь вздрагивали, но не меняли положение тела.

Незначительная часть особей замерзла, была неподвижна и твердая на ощупь, подсчитать их долю не пытались из-за риска спровоцировать манипуляциями замерзание переохлажденных гусениц.

Средняя температура максимального переохлаждения в объединенной выборке гусениц ($n = 147$) составила $-18.5 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$. При разделении по возрастам особи старшей группы (IV–VI возрасты) имели значимо более высокую среднюю $T_{\text{п}}$ ($p \leq 0.05$) по сравнению с другими исследованными группами (рис. 4).

После длительной экспозиции при -15.5°C смертность составила в среднем около 53% (рис. 5, табл. 4), но различалась между возрастными группами. Она была наименьшей у самых младших особей (II–III) – 26%, максимальной – у гусениц III–IV возрастов (62%), а у IV–VI возрастов – около 55%.

При уменьшении температуры всего на 2°C (до -17.5°C) смертность по сравнению с -15.5°C увеличилась почти на 10% – погибли 66% гусениц III–IV и 62% гусениц – IV–IV возрастов.

При -20°C гибель резко выросла во всех группах (рис. 5) и достигала 93% у II–III, 90% – у III–IV и 92% – у IV–VI возрастов. Температура -28°C (на $3\text{--}5^{\circ}\text{C}$ ниже минимального значения

Таблица 4. Выживание гусениц сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) (объединенные выборки особей разных возрастов) после длительного пребывания при разных температурах

Параметры	Температура, $^{\circ}\text{C}$			
	–15.5	–17.5	–20	–28
Количество особей	157	198	207	60
Выживание, %	47 ± 6	37 ± 4	9 ± 2	0

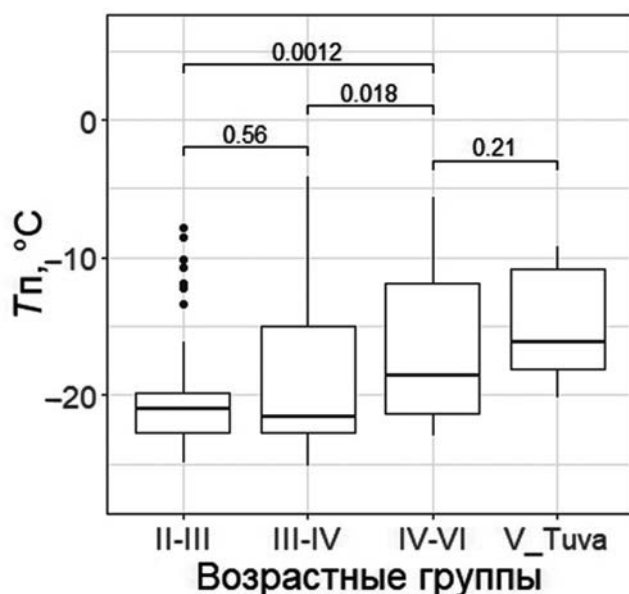


Рис. 4. Температуры максимального переохлаждения (T_n) гусениц сибирского коконопряда *Dendrolimus sibiricus* разных возрастных групп (II–III, III–IV и IV–VI) центрально-якутской популяции и старшей возрастной группы тувинской популяции (V_Tuva, по: Коломиец, 1961); цифры над горизонтальными скобками – значимость различий средних значений).

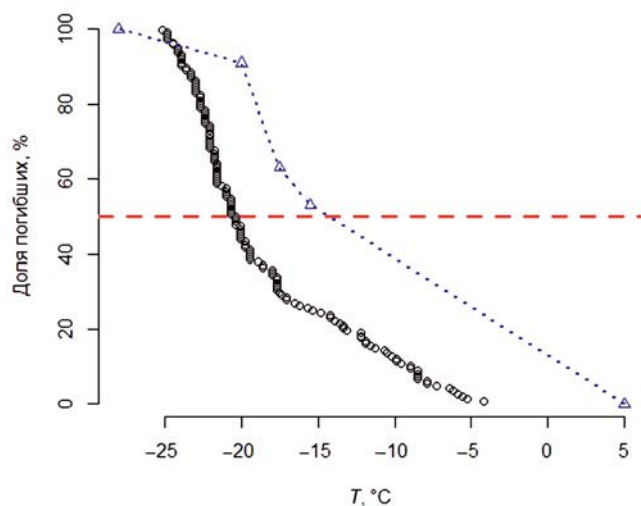


Рис. 5. Кумулятивные кривые смертности сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) при отрицательных температурах. Кривая, состоящая из черных кружков, – доля особей в выборке, погибших в результате заморозания после кратковременного воздействия указанных температур при определении T_n ; синяя пунктирная линия – аппроксимированная кривая смертности при длительном воздействии различных температур; синие треугольники – тестовые температуры; оранжевая штриховая линия – медианный уровень T_n и 50%-й смертности гусениц.

T_n в различных группах) оказалась смертельной для всех 60 особей выборки.

Выявлена значимая положительная зависимость между тестируемыми температурами и выживанием гусениц во всех контейнерах ($n = 28$) ($r_s = 0.75$, $p = 0.0005$) и особей отдельных возрастных групп (III–IV возраст – $r_s = 0.80$, $p = 0.03$, IV–IV возраст – $r_s = 0.75$, $p = 0.0004$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Температура максимального переохлаждения гусениц *D. sibiricus*

Средняя температура максимального переохлаждения гусениц в якутской популяции составляет $-18.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$ при варьировании индивидуальных значений от -4.2 до -25°C . При разделении выборки по возрастам старшие гусеницы (IV–VI) статистически значимо отличаются по T_n от особей прочих возрастов – они замерзают при более высоких температурах. Этот результат пока трудно объяснить и требует дополнительного изучения. Он может свидетельствовать о влиянии на величину температуры переохлаждения *D. sibiricus* разных факторов (размеров гусениц, различий в характере питания разновозрастных особей, а также зараженности паразитоидами и патогенами и т.д.). В целом же можно заключить, что минимальные температуры, которые могут кратковременно пережить гусеницы коконопряда при высоких скоростях охлаждения, низки.

Температура максимального переохлаждения *D. sibiricus* не показала географической изменчивости: определенная нами в центрально-якутской популяции у гусениц старшего возраста ($-16.7 \pm 0.8^\circ\text{C}$) не отличалась от измеренной ранее Коломийцем (1961) у 8 особей этого же возраста из тувинской популяции ($-14.9 \pm 1.5^\circ\text{C}$) (рис. 4). Исследованные очаги удалены друг от друга почти на 2.5 тыс. км, находятся в разных природных зонах, имеют близкий экстраконтинентальный климат, но различаются продолжительностью и суровостью зимы. Тем не менее это не отразилось на величине T_n – ожидаемое увеличение этого показателя в самой холодной зимой части ареала вида не обнаружено. Вероятно, интервал средних T_n от -18.5 до -15°C может быть характерен для вида в целом, но сходство может быть так же обусловлено принадлежностью популяций к одной расе – листовенничной. Для окончательного заключения о наличии или отсутствии географической изменчивости температуры максимального переохлаждения сибирского коконопряда необходимо исследовать холодостойкость гусениц других рас.

Устойчивость к флуктуациям температур и инокуляции

Быстрые похолодания (со скоростями понижения температуры, сопоставимыми с использованными в экспериментах или даже еще более высокими) — обстоятельства, с которыми гусеницы часто сталкиваются в природе. Уход гусениц в подстилку регулируется продолжительностью светового дня и изменениями в химическом составе хвои растения-хозяина и начинается в Центральной Якутии в конце августа — начале сентября, но некоторые особи остаются на деревьях до середины сентября, когда хвоя интенсивно желтеет и уже выпадает снег (Рожков, 1963; Аммосов, 1978). Аналогичная ситуация наблюдается и в других, в том числе, значительно более южных частях ареала: гусеницы сибирского коконопряда осенью в кронах деревьев сталкиваются со значительной флуктуацией температур. Ни отрицательные температуры (до -5 или -9°C), ни даже мощные снегопады не провоцируют их уход на зимовку на юге Восточной и в Западной Сибири (Васильев, 1905; Флоров, 1948; Коломиец, 1961, 1987; Кондаков, 2002). Более того, считается, что резкие похолодания необходимы для биохимической “холодовой закалки” коконопряда — подготовки к зимовке (Коломиец, 1961; Кондаков, 2002). Повышение холодостойкости в результате “наработки” криопротекторных веществ при длительном пребывании в условиях смены положительных температур на отрицательные и обратно хорошо известно для многих видов пойкилотермных животных (Lee et al., 1987; Layne, 1991; Lee, 2010). Среди представителей рода *Dendrolimus* биохимическое обеспечение зимовки исследовано только у *D. sibiricus* и *D. tabulaeformis* Tsai et Liu 1962. Показано, что выживание обоих видов при отрицательных температурах обеспечивается значительными запасами резервных веществ (гликогена и жиров) и сокращением количества воды в организме, что понижает температуру замерзания жидкостей тела за счет увеличения концентрации криопротекторных сахаров (Рожков, 1965; Shao et al., 2018). В отличие от *D. tabulaeformis*, для которого показана быстрая утрата способности переносить отрицательные температуры весной из-за уменьшения концентрации криопротекторов (Zeng et al., 2008), для *D. sibiricus* весенние возвраты холодов до -6°C не губительны (Васильев, 1905; Коломиец, 1961).

Высокую устойчивость *D. sibiricus* к зимним условиям подтверждают также случаи успешной зимовки гусениц не в подстилке, а в снегу, куда они спускаются с деревьев самостоятельно или бывают сброшены ветром уже после формирования снежного покрова. По наблюдениям Бурдавицына и др. (1957), в Западной Сибири 84% гусениц,

зимовавших в толще снега, оказались живыми, то есть зимовка в прямом контакте с кристаллами снега и льда не приводит к инокуляции (не провоцирует замерзание). В наших экспериментах при всех отрицательных температурах в контейнерах с гусеницами также наблюдались множественные кристаллы льда на поверхности и в толще субстрата и на покровах животных. Между тем доля замерзших особей в интервале температур от 0 до -15°C , несмотря на наличие кристаллов, не превышала 50%, что свидетельствует о высокой устойчивости зимующих гусениц *D. sibiricus*, в отличие от многих других пойкилотермных организмов, к инокулятивному замораживанию (Salt, 1961; Somme, 1982).

Длительно переносимые температуры

После длительного нахождения при -15.5 , -17.5 и -20°C происходит постепенное уменьшение выживания гусениц, которое значимо коррелирует с температурами. Поскольку ни одна из особей не перенесла температуру -28°C , которая на 3°C ниже минимального индивидуального значения $T_{\text{п}}$, и при которой все особи замерзли, следует считать, что гусеницы якутской популяции, как и изученной ранее Коломийцем (1961) тувинской, и, вероятно, во всех других частях ареала, не переживают замерзания и способны зимовать только в переохлажденном состоянии.

При охлаждении объединенной выборки гусениц всех возрастов до -15.5°C смертность достигла примерно 53%, что позволяет заключить, что гибель половины особей в популяции ($LT_{50\%}$) происходит при несколько более высокой температуре, возможно, около -14°C . Обращает на себя внимание существенно меньшая смертность при -15.5°C гусениц младшей возрастной группы (26%), по сравнению с более старшими (63 и 55%). Возможно, в природе особи младших возрастов также лучше переносят охлаждение до этой температуры, чем более взрослые. Подтверждением можно считать отсутствие их среди погибших на зимовке во время весеннего обследования подстилки. Обнаруженный феномен требует дополнительно изучения, поскольку имеет важное прогностическое значение — численное соотношение успешно перезимовавших особей различных возрастов может обуславливать динамику и характер протекающей вспышки в естественных очагах (элиминация определенных возрастов, поддержание многолетнего или переход на однолетний цикл). При этом необходим параллельный анализ влияния на выживание гусениц разных возрастов динамики активности паразитоидов и особенностей сезонной циркуляции в природе вирусных, бактериальных и грибных инфекций и пр.

Высокий уровень смертности при -20°C (от 90 до 93% в разных возрастных группах) свидетельствует о близости предельной длительно переносимой гусеницами сибирского коконопряда температуры. Это наблюдение противоречит существующему мнению о том, что температуру -20°C хорошо переносит подавляющее большинство особей вида (Коломиец, 1961; Рожков, 1965). Однако следует отметить, что вывод о высокой выживаемости при этой температуре был сделан Коломийцем (1961) по результатам кратковременного холодового воздействия (при определении минимальных значений $T_{\text{п}}$) и, как и для других видов (Lee, 1991; Sinclair et al., 2015), не может быть экстраполирован на выживание при длительном воздействии низких температур.

Очевидно, что порог 100%-й смертности лежит приблизительно около $-23... -25^{\circ}\text{C}$, т.е. температуры всего лишь на несколько градусов ниже -20°C жестко лимитируют успешность зимовки коконопряда. Примечательно, что достоверно более низкие $T_{\text{п}}$ гусениц младших возрастов (-20.0 ± 0.6 и $-18.8 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$) по сравнению с особями старшей группы ($-16.7 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$) не дает им преимуществ для длительного выживания вблизи предельно переносимых отрицательных температур — доля выживших особей во всех группах оказалась примерно одинакова — 7–10%.

Таким образом, гусеницы сибирского коконопряда оказались способны длительно переносить не только значительные отрицательные температуры (50% выживших при -14°C), но и их флуктуации из положительной области в отрицательную и обратно осенью и весной, а также флуктуации в отрицательной области зимой. Видимо, столь широкая толерантность вида к разнообразным температурным режимам обуславливает не только его “сибирский” ареал, но и обитание в нехарактерных для этого северного вида условиях Юго-Восточной Азии, например на Корейском п-ове, а также распространение на Европейскую территорию.

Условия в местах зимовки

Обычно гусеницы *D. sibiricus* зимуют под зараженными ими деревьями на глубине от 2 до 18 см во мху или опаде, иногда — зарывшись в минеральный слой почвы (Флоров, 1948; Шорохов, 1956; Бурдавицын и др., 1957; Коломиец, 1961). На исследованных нами модельных площадках слой подстилки был не велик — обычно 7–10 см и лишь над микропонижениями достигал 13 см. Измерения температур свидетельствуют о том, что более толстый слой напочвенного покрова и большая высота снега приводят к незначительному подъему минимальных температур в понижениях (мее чем на 1°C) по сравнению с другими типами

нанорельефа. Но мощная подстилка обуславливает более позднее наступление положительных температур весной (почти на 2 недели), сокращающее время активности гусениц — важный параметр в условиях короткого лета на севере.

Зафиксированные на модельных площадках температуры почвы даже суровой зимой 2020–2021 гг., когда температуры воздуха во все месяцы неоднократно опускались до близких к -50°C значений, оказались не критичны для выживания сибирского коконопряда. Наиболее низкие температуры на глубине 10 см ($-13.9... -14.8^{\circ}\text{C}$), судя по результатам экспериментов, должны обеспечить почти 50% выживание гусениц; на глубине 20 см они были еще выше (около -11.5°C), что увеличивает успех зимовки гусениц по мере их углубления от поверхности.

При определении летальных для гусениц температур были использованы скорости охлаждения ($0.5^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, или $12^{\circ}\text{C}/\text{сут}$) и последующего нагревания ($1^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, или $24^{\circ}\text{C}/\text{сут}$), традиционно применяемые в лабораторных экспериментах (Берман и др., 2002; Лейрих, Мещерякова, 2015). Они сопоставимы или даже превышают скорости флуктуации температур при резких похолоданиях и потеплениях в природе в воздухе, но не в почве или подстилке на глубине зимовки гусениц коконопряда. Не только сплошной снежный покров, но и лесная подстилка сильно нивелируют скорость снижения температуры в почве. В подстилке на модельном участке ее теплоизолирующие свойства обуславливали в бесснежный период повышение температур на глубине 10 см на $5-8^{\circ}\text{C}$ относительно температур воздуха, а в подстилке вместе со снежным покровом — максимально на 37°C . Снежный покров также уменьшает резкие колебания температур — при изменении их в воздухе на $25-27^{\circ}\text{C}$ в подстилке на глубине 10 см температуры изменялись лишь на $3-6^{\circ}\text{C}$. Вместе с тем гусеницы оказались устойчивы к колебаниям температур — они успешно перенесли их в природе, судя по весенним учетам.

Анализ литературных данных также свидетельствует о том, что даже в холодных частях ареала вредителя в результате тепляющего влияния снежного покрова и лесной подстилки при минимальных температурах воздуха около -50°C и высоте снежного покрова 20–30 см (Юго-Западная Якутия, Тува) в верхних слоях почвы во многих биотопах минимальные температуры не опускаются ниже переносимых гусеницами сибирского коконопряда (Коломиец, 1961; Алфимов и др., 2012). Таким образом, холодостойкость сибирского коконопряда с избытком гарантирует выживание гусениц в типичные по погодным условиям годы даже в наиболее холодных регионах в пределах существующего ареала.

Распространение *D. sibiricus* в Якутии и температурные условия региона

В Республике Саха (Якутия) проходит северо-восточная граница ареала сибирского коконопряда. Хотя он широко распространен в среднетаежной подзоне Центральной Якутии — в юго-западных, привилуйских и центральных районах республики, далеко не везде фиксируются вспышки численности. С начала XX века массовые размножения вида отмечают в основном в лесах Приленья и Лено-Алданского водораздела (рис. 6). Наибольшая вредоносность сибирского коконопряда характерна здесь для сухих, разреженных разнотравных и разнотравно-брусничных лиственничников. Показано, что и в других частях ареала первичные очаги коконопряда также приурочены к хорошо прогреваемым чистым среднеплотным старшевозрастным хвойным насаждениям в сухих условиях роста или к окраинам, опушкам и рединам в подобных лесах. Вспышки массового размножения отмечаются в недостаточно увлажненных (индекс сухости 1.5) районах с теплообеспеченностью 1600°C и выше (Галкин, 1962; Рожков, 1965; Коломиец, 1987; Эпова, Плешанов, 1995). Несмотря на наиболее северное в ареале коконопряда географическое положение, для территории Центральной Якутии характерны засушливый климат (индекс сухости 2.0) и высокая теплообеспеченность безморозного периода. Годовое количество осадков здесь составляет 200–250 мм, наиболее засушливые месяцы — май (вероятность засухи приближается к 100%) и июнь; температуры воздуха летом могут подниматься до 38°C. Продолжительность периода со среднесуточной температурой воздуха выше 0°C не велика — 85–126 дней, а суммы температур выше 10°C — 1300–1500°C и более (Ермолова и др., 1973; Гаврилова, 1973). Средняя температура воздуха в декабре и январе достигает –37.6...–38.6°C, а минимальная — ниже –50°C. Снежный покров, оказывающий существенное влияние на температуры в верхних горизонтах почвы, нарастает в течение зимы довольно медленно, наибольшей высоты (30–40 см) достигает лишь в конце февраля и остается на этом уровне до третьей декады марта. Таким образом, по летним условиям Центральная Якутия сопоставима со степными и лесостепными территориями, однако по зимним ее можно считать наиболее суровым участком ареала сибирского коконопряда, где выраженность адаптаций вида к отрицательным температурам должна быть максимальной. В связи с этим перед началом исследований можно было ожидать экстраординарных характеристик холодостойкости особей исследованной нами популяции, что, однако, не подтвердилось. Температура максимального переохлаждения оказалась неотличима от выявленной

в существенно более южной — тувинской — популяции.

Сведений о температуре в местах зимовки гусениц сибирского коконопряда (в подстилке и на почвенном покрове в хвойных лесах) в Якутии, как в других регионах естественного ареала коконопряда, не много (Коломиец, 1961; Алфимов и др., 2012; Bergman et al., 2020; Bulakhova et al., 2022). Минимальная глубина, на которой измеряют температуры в почве под естественным покровом в холодное время года на метеостанциях, — 20 см. Эти данные не могут быть напрямую использованы для анализа температур в слое подстилки или на поверхности почвы под ней, где зимуют гусеницы, но дают общие представления о температурном поле территории. Сопоставление расположения очагов коконопряда и положения изотерм минимальных многолетних температур на глубине 20 см в Центральной Якутии (рис. 6) продемонстрировало неоднозначную картину. Находки коконопряда и вспышки его численности фиксировались в разные годы в основном на “теплых” территориях Приленья, где минимальные температуры в почве на глубине 20 см опускаются лишь до –10...–15°C, т.е. до температур, при которых погибает менее половины особей в популяции. Это наблюдение позволяет заключить, что, с одной стороны, низкие зимние температуры поверхностных горизонтов почвы влияют на распространение коконопряда в Якутии; с другой — очевидно, что территории с температурами до –15°C занимают значительную часть республики, где вспышки численности до настоящего времени не отмечались. Кроме того, две самые мощные за всю историю наблюдений вспышки произошли в последние 30 лет на Лено-Алданском междуречье, где температуры в почве могут понижаться чуть ниже –20°C (рис. 6). Таким образом, данные, полученные при сопоставлении холодостойкости гусениц коконопряда и температур в верхних горизонтах почвы в Центральной Якутии, свидетельствуют о пригодности значительных территорий республики для благополучного существования *D. sibiricus*, особенно при наблюдающемся потеплении климата.

Очевидно, что на холодных территориях коконопряда сохраняется в периоды между вспышками в наиболее теплых стациях (например, на участках лесов с более мощным снежным покровом), где даже в суровые зимы формируются комфортные условия для зимовки гусениц. Повторяющиеся несколько более теплых, чем обычно, зим подряд могут повысить успех зимовки гусениц и привести к кратному возрастанию численности вредителя. Так, например, анализ погодных условий в Лено-Алданском междуречье свидетельствует о том, что в 1997–2001 гг., когда здесь была отмечена вспышка

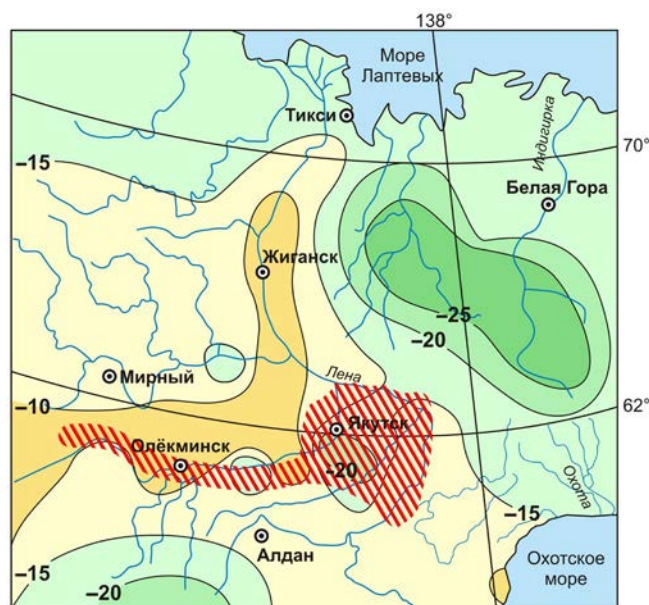


Рис. 6. Изотермы многолетних минимальных температур в почве на глубине 20 см (из: Berman et al., 2016 с изменениями; Springer Nature License № 5835710123397) и территория, на которой отмечены вспышки численности сибирского коконопряда (*Dendrolimus sibiricus*) в Республике Саха (Якутия) (обозначена красной штриховкой, по: Аммосов, 1971, 1978; Винокуров, Исаев, 2002; Гниненко, Седельник, 2003; Каймук и др., 2005; Чикидов и др., 2010; Бурнашева и др., 2021).

размножения сибирского коконопряда, минимальные температуры почвы на глубине 20 см в разные годы достигали от -10.5 до -16.7°C (данные метеостанций Чурапча, Амга и Усть-Мая). Последнее значение (-16.7°C) было отмечено при температуре воздуха -46.6°C и минимальной за рассматриваемый период (1997–2001 гг.) мощности снежного покрова – в феврале 2001 г. (т.е. в год угасания очага). Нельзя исключить, что мягкие зимние условия в почве в начале указанного периода наряду с продолжительными засухами 1991–1998 гг. (Чикидов, 2013) и совокупность зимних погодных условий до 2002 г. определили динамику численности вредителя и продолжительность этой наиболее мощной за всю историю наблюдений вспышки.

Вторая вспышка численности в исследованном нами очаге в окрестностях Якутска в 2019–2021 гг. так же протекала на фоне высоких зимних температур почвы на глубине 20 см. Начиная с 2015 г. минимальные температуры здесь не опускались ниже -10°C (при минимальных многолетних – несколько ниже -20°C) (ВНИИГМИ-МЦД, <http://aisori-m.meteo.ru>). Однако в завершении вспышки, вероятно, решающую роль сыграла

возросшая численность энтомофагов (Коломиец, 1962; Рожков, 1965; Бурнашева и др., 2021 и др.), что привело, судя по учетам, к элиминации вредителя на всех онтогенетических стадиях. Очевидно, что даже при частичной зимней гибели гусениц широкое распространение вида на описываемой территории, пестрота микроклиматических условий и способность бабочек к дальним миграциям позволяют *D. sibiricus* при наступлении благоприятных условий легко восстановить утраченные позиции в регионе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Центральная Якутия – северо-восточный предел ареала сибирского коконопряда в настоящее время. Здесь он широко распространен на приленских территориях и в междуречьях Лены, Аладана и Вилюя. По летним условиям (индекс сухости, теплообеспеченность безморозного и вегетационного периодов) Центральная Якутия сопоставима со степными и лесостепными регионами, однако по зимним (малая мощность снежного покрова и экстремально низкие температуры воздуха) ее можно считать наиболее суровым участком ареала, где выраженность адаптаций вида к отрицательным температурам должна быть максимальной. В связи с этим перед началом исследований можно было ожидать экстраординарных характеристик холодостойкости гусениц *D. sibiricus* центрально-якутской популяции, что, однако, не подтвердилось. Температура максимального переохлаждения оказалась не отличимой от оцененной ранее для более южной тувинской популяции. В центрально-якутской популяции смертность 50% зимующих гусениц наблюдается после длительного пребывания при температуре около -14°C ; они способны переносить резкие флуктуации температур и невосприимчивы к замораживанию (инокуляции) при контактах с кристаллами льда. Столь широкая толерантность вида к разнообразным зимним температурным режимам, вероятно, обуславливает не только его сибирский ареал, но и обитание в нехарактерных для этого северного вида условиях Юго-Восточной Азии (например, на Корейском п-ове), а также наблюдающуюся ныне экспансию на Европейскую территорию. Температура 100%-й смертности составляет по нашим оценкам примерно $-23...-25^{\circ}\text{C}$, что, очевидно, определяет характер распространения вида в холодных зимой регионах. В Центральной Якутии вид широко распространен на территориях, где температуры в верхних слоях почвы высоки (минимальные многолетние на глубине 20 см не опускаются ниже -15°C). Вместе с тем неоднократные вспышки численности зафиксированы и в некоторых районах, где температуры почвы могут опускаться чуть ниже -20°C . Анализ

метеоданных в предшествующие вспышкам периоды позволяет заключить, что возрастанию численности вредителя в наиболее холодных районах может способствовать смягчение зимних температур в почвах, наблюдающееся в течение нескольких лет подряд, при стабильных летних условиях. Угасанию вспышек способствуют не только ухудшение температурных условий, но и возрастающий пресс энтомофагов, поражающих все онтогенетические стадии вредителя.

Очевидно, что пестрота микроклиматических условий, даже при существенной зимней гибели особей в наиболее холодных стадиях, обеспечивает выживание части популяции и широкое распространение вида по описываемой территории. Способность бабочек к значительным миграциям позволяет вредителю восстановить утраченные позиции при наступлении благоприятных условий. Мы надеемся, что проведенное исследование основных характеристик холодостойкости сибирского коконопряда будет способствовать оценке инвазивного потенциала этого вида в меняющемся климате.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.В. Тимохову (МГУ, Москва) и Е.В. Целих (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за определение материала по паразитическим перепончатокрылым.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Федеральных государственных бюджетных учреждений науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (№ НИ-ОКТР 122041900011-9) и Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН (FWRS-2021-0044, № 121020500194-9, "Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий"). Никаких иных средств на проведение данного исследования получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Для выполнения данного исследования не требовалось одобрения Комитета по биоэтике, поскольку эксперименты проводились только с насекомыми-вредителями.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимов А.В., Берман Д.И., Булахова Н.А., 2012. Зимние температурные условия в корнеобитаемом слое почв в Сибири и на северо-востоке Азии // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. 10–18.
- Аммосов Ю.Н., 1971. К вопросу о массовом размножении сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) в Центральной Якутии // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток: Издательство ДВНЦ АН СССР. С. 241–246.
- Аммосов Ю.Н., 1978. Сибирский шелкопряд (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) в Якутии // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. Иркутск. С. 74–84.
- Бахметьев П.И., 1912. Теоретические и практические следствия из моих исследований анабиоза у животных // Природа. Т. 1. № 12. С. 1427–1442.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., Лейрих А.Н., 2007. Зимовка и холодоустойчивость муравьев на северо-востоке Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 261 с.
- Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н., 2002. Распространение дождевого червя, *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta), на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоологический журнал. Т. 81. № 10. С. 1210–1221.
- Бурдавицын А.Т., Дудин В.А., Майер Е.И., 1957. Трехлетний опыт авиахимборьбы с сибирским шелкопрядом в лесах Томской области. Томск: Том. обл. прав. науч.-техн. о-ва лес. пром. 19 с.
- Бурнашева А.П., Винокуров Н.Н., Евдокарлова Т.Г., Попов А.А., 2021. О новой вспышке массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus suberans sibiricus* Tschetv.) в Центральной Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. Т. 26. № 1. С. 93–106.
- Васильев И.В., 1905. Шелкопряды сосновый (*Dendrolimus pini* L.) и кедровый (*Dendrolimus segregatus* Butl.), их образ жизни, вредная деятельность и способы борьбы с ними. Санкт-Петербург: Тип. М. Меркушева. 101 с.
- Винокуров Н.Н., Исаев А.П., 2002. Сибирский шелкопряд в Якутии // Наука и техника в Якутии. № 2 (3). С. 53–56.
- Винокуров Н.Н., Исаев А.П., Потапова Н.К., Ноговицына С.Н., 2001. О вспышке массового размножения сибирского шелкопряда в Центральной Якутии // Наука и образование. № 1. С. 65–68.
- Гаврилова М.К., 1973. Климат Центральной Якутии. Якутск: Якутское книжное издательство. 119 с.
- Галкин Г.И., 1962. О надзоре за сибирским шелкопрядом в лиственных лесах Красноярского края // Лиственница. Красноярск: СибТИ. Т. 29. С. 113–121.
- Гниненко Ю.И., Седельник Н.Д., 2003. Сибирский коконопряд в Якутии в XX в. // Лесоведение. № 6. С. 71–73.

- Ермолова С.В., Капустина Т.Р., Козлова Л.П. и др., 1973. Агроклиматические ресурсы Якутской ССР: Справочник. Л.: Гидрометеиздат. 112 с.
- Каймук Е.Л., Винокуров Н.Н., Бурнашева А.П., 2005. Насекомые Якутии. Бабочки. Якутск: Бичик. 88 с.
- Коломиец Н.Г., 1961. Холодостойкость гусениц сибирского шелкопряда и температурный режим в местах их зимовки // Известия СО АН СССР. № 1. С. 113–120.
- Коломиец Н.Г., 1962. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. 175 с.
- Коломиец Н.Г., 1987. Оптимальные станции зимовки сибирского шелкопряда // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. Новосибирск: Наука. С. 69–75.
- Кондаков Ю.П., 2002. Массовое размножение сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. № 2. С. 25–74.
- Лейрих А.Н., Мещерякова Е.Н., 2015. К методам исследования холодоустойчивости беспозвоночных животных // Зоологический журнал. Т. 94. № 8. С. 972–984.
- Лукин А.В., 2020. Распространение и динамика численности сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) в республике Коми // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XXVII Всероссийской молодежной научной конференции (с элементами научной школы). Отв. ред. Дегтева С.В. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. С. 18–22.
- Методы мониторинга вредителей и болезней леса, 2004. Болезни и вредители в лесах России. Справочник / Под ред. В.К. Тузова. М.: ВНИИЛМ. Т. 3. 200 с.
- Мещериков А.А., 2018. Анализ современных границ ареала сибирского шелкопряда в Европейской части России // Чтения памяти А.И. Ильинского: сб. докладов. Отв. ред. Гниненко Ю.И. Пушкино: ВНИИЛМ. С. 51–60.
- Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР, 1965. / Под ред. А.И. Ильинского, И.В. Тропина. М.: Лесная промышленность. 445 с.
- Нифонтов С.В., Гриднев А.Н., Савченко А.А., 2018. Прогноз динамики численности сибирского шелкопряда в Нижнеамурском лесозащитном районе Хабаровского края // Аграрный вестник Приморья. № 1(9). С. 58–60.
- Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Саха (Якутия) за 2020 год, 2021. Федеральное бюджетное учреждение “Российский центр защиты леса”, Филиал ФБУ “Рослесозащита” “Центр защиты леса Республики Бурятия”. Якутск. 167 с.
- Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Саха (Якутия) за 2021 год, 2022. Федеральное бюджетное учреждение “Российский центр защиты леса”, Филиал ФБУ “Рослесозащита” “Центр защиты леса Республики Бурятия”. Якутск. 204 с.
- Павлов И.Н., Литовка Ю.А., Голубев Д.В., Астапенко С.А., Хромогин П.В., 2018. Новая вспышка массового размножения *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. в Сибири (2012–2017 гг.): закономерности развития и перспективы биологического контроля // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 462–478.
- Рожков А.С., 1963. Сибирский шелкопряд. Систематическое положение, филогения, распространение, экономическое значение, строение и образ жизни. М.: Изд-во АН СССР. 176 с.
- Рожков А.С., 1965. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М.: Наука. 180 с.
- Флоров Д.Н., 1948. Вредитель сибирских лесов (Сибирский шелкопряд). Иркутск: Иркутское областное издательство. 132 с.
- Харук В.И., Им С.Т., Ягунов М.Н., 2018. Миграция северной границы распространения сибирского шелкопряда // Сибирский экологический журнал. Т. 1. С. 32–44.
- Чикидов И.И., 2013. Изменение состава и структуры растительности лиственных лесов в очагах массового размножения сибирского шелкопряда в Лено-Амгинском междуречье (Центральная Якутия). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск. 24 с.
- Чикидов И.И., Борисов Б.З., Исаев А.П., 2010. Оценка площади очагов массового размножения сибирского шелкопряда в 1999–2000 гг. в Центральной Якутии по данным Spot-Vegetation // Наука и образование. № 4. С. 76–82.
- Чистяков Ю.А., Золотухин В.В., Беляев Е.А., 2016. Сем. Lasiosampidae — Коконопряды // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. II. Lepidoptera. Чешуекрылые. Владивосток: Дальнаука. С. 308–316.
- Шорохов П.И., 1956. Сибирский шелкопряд // Природа. № 8. С. 105–107.
- Эпова В.И., Плешанов А.С., 1995. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской части России. Новосибирск: Наука. Сибирская издат. фирма РАН. 147 с.
- Baranchikov Y.N., Tchebakova N., Kirichenko N., Parphenova E., Korets M., Kenis M., 2010. The Siberian moth, *Dendrolimus superans sibiricus*, a potential invader in Europe? // Atlas of Biodiversity Risk. Settele J., Penev L., Georgiev T., Grabaum R., Grobelnik V., Hammen V., Klotz S., Kotarac M., Kühn I. (Eds). Sofia–Moscow: Pensoft Publishers. 164 p.
- Berman D.I., Bulakhova N.A., Alfimov A.V., Meshcheryakova E.N., 2016. How the most northern lizard, *Zootoca vivipara*, overwinters in Siberia // Polar Biology. V. 39. P. 2411–2425.

- Berman D.I., Bulakhova N.A., Meshcheryakova E.N., Shekhovtsov S.V., 2020. Overwintering and cold tolerance in the moor frog (*Rana arvalis*) across its range // Canadian Journal of Zoology. V. 98. P. 697–706.
- Bulakhova N.A., Zhigulskaya Z.A., Gashkova L.P., Berman D.I., 2022. On cold hardiness of the egg parasitoid wasp *Telenomus tetratomus* (Thomson), 1860 (Hymenoptera, Scelionidae) – a population regulator of the Siberian moth // Journal of Hymenoptera Research. V. 91. P. 27–39.
- European Food Safety Authority (EFSA), Jeger M., Bragard C., Caffier D., Candresse T., Chatzivassiliou E., Dehnen-Schmutz K., Gilioli G., Jaques Miret J.A., MacLeod A., Navajas-Navarro M., Niere B., Parnell S., Pottier R., Rafoss T., Rossi V., Urek G., Van Bruggen A., Van der Werf W., West J., Winter S., Kirichenko N., Kertész V., Gregoire J.C., 2018. Scientific opinion on pest categorisation of *Dendrolimus sibiricus* // Panel on Plant Health Journal. V. 16, 5301.
- European Food Safety Authority (EFSA), Baker R., Gilioli G., Behring C., Candiani D., Gogin A., Kaluski T., Kinkar M., Mosbach-Schulz O., Neri F.M., Siligato R., Stancanelli G., Tramontini S., 2019. Scientific report on the methodology applied by EFSA to provide a quantitative assessment of pest-related criteria required to rank candidate priority pests as defined by Regulation (EU) 2016/2031 // European Food Safety Authority Journal. V. 17, 5731.
- EPPO, 2005. Data sheets on quarantine pests: *Dendrolimus sibiricus* and *Dendrolimus superans* // EPPO Bulletin. V. 35. P. 390–395.
- Jeong J.S., Kim M.J., Kim S.S., Choi S.W., Kim I., 2018. DNA data and morphology suggest an occurrence of *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov, 1908 (Lepidoptera: Lasiocampidae) instead of *D. superans* Butler, 1877, in South Korea // Entomological Research. V. 48. P. 108–121.
- Kharuk V.I., Im S.T., Soldatov V.V., 2020. Siberian silkmoth outbreaks surpassed geoclimatic barrier in Siberian Mountains // Journal of Mountain Science. V. 17. P. 1891–1900.
- Kirichenko N.I., Baranchikov Y.N., Vidal S., 2009. Performance of the potentially invasive Siberian moth *Dendrolimus superans sibiricus* on coniferous species in Europe // Agricultural and Forest Entomology. V. 11. P. 247–254.
- Kirichenko N.I., Flament J., Baranchikov Y.N., Gregoire J.C., 2008. Native and exotic coniferous species in Europe – possible host plants for the potentially invasive Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* Tschtv. (Lepidoptera, Lasiocampidae) // EPPO Bulletin. V. 38. P. 259–263.
- Kononov A., Ustyantsev K., Wang B., Mastro V.C., Fet V., Blinov A., Baranchikov Y., 2016. Genetic diversity among eight *Dendrolimus* species in Eurasia (Lepidoptera: Lasiocampidae) inferred from mitochondrial COI and COII, and nuclear ITS2 markers // BMC Genetic. 17 (Suppl 3):157. P. 173–191.
- <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0463-5>
- Kubasik W., Klejdysz T., Gawlak M., Czyż M., Olejniczak A., Kaluski T., 2017. Analizy zagrożenia agrofagiem (Ekspres PRA) dla *Dendrolimus sibiricus*. Poznan: Institute of Plant Protection-NRI. 22 p.
- Layne J.R. Jr., 1991. Microclimate variability and the eurythermic nature of goldenrod gall fly (*Eurosta solidaginis*) larvae (Diptera: Tephritidae) // Canadian journal of zoology. V. 69. № 3. P. 614–617.
- Lee R.E. Jr., 1991. Principles of insect low temperature tolerance // Insects at low temperature. Lee R.E Jr., Denlinger D.L (Eds). New York: Chapman & Hall. P. 17–46.
- Lee R.E. Jr., 2010. A primer on insect cold-tolerance // Low temperature biology of insects. Denlinger D.L., Lee R.E. Jr. (Eds). New York: Cambridge University Press. P. 3–34.
- Lee R.E. Jr., Chen C., Denlinger D.L., 1987. A rapid cold-hardening process in insects // Science. V. 238. № 4832. P. 1415–1417.
- Möykkynen T., Pukkala T., 2014. Modelling of the spread of a potential invasive pest, the Siberian moth (*Dendrolimus sibiricus*) in Europe // Forest ecosystems. V. 1. P. 10.
- R Core Team, 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>.
- Salt R.W., 1936. Studies on the freezing process in insects. Minnesota: University of Minnesota Agricultural Experiment Station. 41 p.
- Salt R.W., 1961. Principles of insect cold-hardiness // Annual Review of Entomology. V. 6. P. 55–74.
- Shao Y., Feng Y., Tian B., Wang T., He Y., Zong Sh., 2018. Cold hardiness of larvae of *Dendrolimus tabulaeformis* (Lepidoptera: Lasiocampidae) at different stages during the overwintering period // European Journal of Entomology. V. 115. P. 198–207.
- Sinclair B.J., Alvarado L.E.C., Ferguson L.V., 2015. An invitation to measure insect cold tolerance: Methods, approaches, and workflow // Journal of Thermal Biology. V. 53. P. 80–197.
- Somme L., 1982. Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods // Comparative Biochemistry and Physiology A.V. 73. P. 519–543.
- VKM, Rafoss T., Flø D., Sundheim L., Wendell M., Brodal G., Ergon Å., Magnusson C., Sletten A., Solheim H., 2018. Pest risk assessment of *Dendrolimus sibiricus* and *Dendrolimus superans* // VKM report. V. 8. Opinion of the Panel on Plant Health of the Norwegian Scientific Committee for Food and Environment. Oslo: VKM. 69 p.
- Zeng J.P., Ge F., Su J.W., Wang Y., 2008. The effect of temperature on the diapause and cold hardiness of *Dendrolimus tabulaeformis* (Lepidoptera: Lasiocampidae) // European Journal of Entomology. V. 105. P. 599–606.

COLD HARDINESS AND OVERWINTERING CONDITIONS OF LARVAE OF THE SIBERIAN MOTH, *DENDROLIMUS SIBIRICUS* (LEPIDOPTERA, LASIOCAMPIDAE) FROM CENTRAL YAKUTIA'S POPULATION

N. A. Bulakhova^{1*}, E. N. Meshcheryakova^{1**}, A. P. Burnasheva^{2***},
Yu. V. Ermakova^{2****}, N. N. Vinokurov^{2*****}, D. I. Berman^{1*****}

¹ Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia

² Institute for Biological Problems of the Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Yakutsk, 677000 Russia

*e-mail: sigma44@mail.ru

**e-mail: kameshky@mail.ru

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

****e-mail: yermakova68@mail.ru

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

***** e-mail: dber@yandex.ru

The Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* Tschetverikov 1908, is a dangerous pest of the conifer family Pinaceae that inhabits the Asian part of Russia, northern Kazakhstan, Mongolia, China and the Korean Peninsula. Its range is gradually expanding both westwards and northwards: the species is currently recorded at 46°–47° E over the Eastern European Plain, around 60° N in the Krasnoyarsk Krai and at 63° N in the Republic of Sakha (Yakutia). A number of studies have been devoted to predicting further dispersal of *D. sibiricus*, but the assessment of the pest's invasion potential is hampered, among other things, by insufficient information on the requirements of the overwintering stage (larvae) to winter conditions. We evaluated the main features of pest biology, determined the cold hardiness of its larvae, and revealed the temperature conditions in the wintering places at the northeastern limit of its distribution in Central Yakutia. The average supercooling point of larvae was $-18.5 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, being significantly different ($p \leq 0.05$) between individuals of younger (II–III and III–IV) and older (IV–IV) instars: -20.0 ± 0.6 and $-18.8 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$, vs $-16.7 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$, respectively. A prolonged (2 days) stay at -15.5°C leads to death of 53% individuals, 63% mortality at -17.5°C and already 91% at -20°C . Comparing larval cold hardiness and the temperatures in hibernation horizons in one of the coldest regions within the natural range of the pest shows suitability of large areas of Yakutia for *D. sibiricus* survival, especially currently due to climate warming.

Keywords: pest, ecology, distribution, Siberia

УДК 596.132.6(265.5)+596.132.7(265.5)

ПЕРВАЯ ВСТРЕЧА БИССЫ (*ERETMOCHELYS IMBRICATA*) И ДРУГИЕ НАХОДКИ МОРСКИХ ЧЕРЕПАХ НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

© 2024 г. К. Д. Мильто^{a,*}, И. В. Маслова^{b,**}, С. Ю. Стефанов^{c,***}

^aЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^bФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

^cГосударственный природный заповедник «Курильский», Сахалинская обл., пгт. Южно-Курильск, 694500 Россия

*e-mail: coluber@zin.ru

**e-mail: irinarana@yandex.ru

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

Поступила в редакцию 07.04.2024 г.

После доработки 16.05.2024 г.

Принята к публикации 18.05.2024 г.

В период с 2018 по 2023 г. в российских дальневосточных водах зарегистрировано четыре новые встречи морских черепах (*Dermochelyidae*, *Cheloniidae*) трех видов (*Dermochelys coriacea*, *Chelonia mydas* и *Eretmochelys imbricata*). Впервые для фауны России отмечена бисса (*E. imbricata*). Взрослая самка была поймана рыбаками в проливе между островами Кунашир и Шикотан. На охотоморской стороне острова Кунашир в Кунаширском проливе, недалеко от пос. Третьяково попал в сети взрослый экземпляр *D. coriacea*. На территории государственного природного заповедника «Курильский» в районе мыса Алехина на охотоморском побережье острова Кунашир обнаружено несколько фрагментов скелета *Ch. mydas*. Для островов Курильской гряды зеленая черепаха отмечена впервые, причем с большой вероятностью эта особь относится к тихоокеанскому подвиду — черной черепахе (*Chelonia mydas agassizii*). В южной части дальневосточной морской акватории также вероятно появление еще одного вида морских черепах — оливковой ридлеи (*Lepidochelys olivacea*). Регулярные заходы в российские воды характерны только для кожистой черепахи (*D. coriacea*), которая регистрировалась не менее двух десятков раз в Японском, Охотском и Беринговом морях, в тихоокеанских водах российской экономической зоны в районе южных Курильских островов. Два других вида — логгерхед (*Caretta caretta*) и зеленая черепаха (*Ch. mydas*) — отмечались всего несколько раз. Реальное количество морских черепах, заплывающих в российские воды, выше, чем приводится в официальных источниках. Сохраняется тенденция к увеличению встреч черепах в умеренной и субарктической зонах, что связано с усилением рыболовного промысла в регионе. Изучение прилова в умеренной и субарктической зонах может дать новую информацию по распространению и биологии морских черепах на севере и позволит разработать методы снижения случайной смертности черепах.

Ключевые слова: бисса, *Eretmochelys imbricata*, морские черепахи, *Cheloniidae*, *Dermochelyidae*, Дальний Восток, Россия

DOI: 10.31857/S0044513424100055, **EDN:** tmlglk

Мировая фауна современных морских черепах включает семь видов из двух семейств: *Dermochelyidae* (один вид) и *Cheloniidae* (шесть видов) (Rhodin et al., 2021), причем у берегов Китая, Японии и Кореи в Восточной Азии встречается только пять видов: кожистая черепаха (*Dermochelys coriacea* (Vandellius 1761)); головастая черепаха (*Caretta caretta* (Linnaeus 1758)); зеленая черепаха (*Chelonia mydas* (Linnaeus 1758)); бисса

(*Eretmochelys imbricata* (Linnaeus 1766)) и оливковая ридлея (*Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz 1829)) (Zhao, Alder, 1993; Goris, Maeda, 2004; Chan et al., 2007; Cheng, Chen, 1997; Mortimer, Donnelly, 2008; Saito et al., 2018; Red Data Book..., 2020; Il-Hun et al., 2020; Wang et al., 2021, 2021; Rhodin et al., 2021). Три вида морских черепах отмечались в российских водах, по два вида — в Черном и Баренцевом морях и все три вида — в дальневосточных водах. Все виды

морских черепах сохраняют тенденцию к снижению численности и имеют высокий охранный статус: *Dermochelys coriacea* и *Eretmochelys imbricata* — находящиеся на грани исчезновения (CR), *Caretta caretta* и *Lepidochelys olivacea* — уязвимые (VU), *Chelonia mydas* — исчезающий (EN) (Abreu-Grobois, Plotkin, 2008; Casale, Tucker, 2017; Mortimer, Donnelly, 2008; Seminoff, 2004; Wallace et al., 2013).

Для российской морской акватории регулярные заходы характерны только для *Dermochelys coriacea* (Терентьев, Чернов, 1949; Банников и др., 1977; Боркин, Басарукин, 1986; Kuzmin, 2002; Харин, 2008). Два других вида — *Caretta caretta* и *Chelonia mydas* — отмечались всего несколько раз (Ananjeva et al., 2006; Харин, 2008; Харин, Вышкварцев, 2012; Маландзия и др., 2012; Пестов, Клетной, 2012; Дунаев, Орлова, 2021). Все три вида наблюдались и в дальневосточных водах. *Dermochelys coriacea* регистрировалась не менее двух десятков раз в Японском, Охотском и Беринговом морях, в тихоокеанских водах российской экономической зоны в районе южных Курильских островов (Емельянов, 1937; Боркин, Басарукин, 1986; Шейко, Никаноров, 2000; Харин, 2008; Полтев и др., 2010; Токранов, 2015). Напротив, заходы *Caretta caretta* и *Chelonia mydas* в Японском море в южной части Приморского края крайне редки. Головастая черепаха была обнаружена 28 августа 1940 г. в бухте Маньчжур (Сосновский, 1943), панцирь зеленой черепахи был найден в Новгородской бухте в середине июня 2012 г. (Харин, Вышкварцев, 2012). Считается, что участвовавшие встречи морских черепах в умеренных и субарктических водах, начиная с 70-х годов прошлого века, связаны с усилением рыболовного промысла, а также с теплыми течениями, периодическим потеплением морской воды и даже глобальным потеплением (Боркин, Басарукин, 1986; Харин, Вышкварцев, 2012; Токранов, 2015).

20 сентября 2018 г. в ставной невод рыбаков из бригады прибрежного лова местного рыбокомбината (бригадир М.О. Пермин, ООО ПКФ “Южно-Курильский рыбокомбинат”) на охотоморской стороне о-ва Кунашир в Кунаширском проливе недалеко от пос. Третьяково (Южно-Курильский городской округ, Сахалинская область) (Архив..., 2018) попал взрослый экземпляр *Dermochelys coriacea*. По имеющимся фото- и видеоматериалам мы рассчитали приблизительную длину карапакса — около 1 м (рис. 1а, 1б). Черепаха не получила повреждений и уплыла после того, как рыбаки ее освободили. Это уже, как минимум, 16-я задокументированная встреча вида в российских водах (Боркин, Басарукин, 1986; Шейко, Никаноров, 2000; Харин, 2008).

24 июля 2023 г. в окрестностях г. Находка местные жители обнаружили мертвую морскую

черепаху, которую вынесло на берег бухты Тунгус (рис. 1с). Ею оказалась молодая самка зеленой черепахи (Трепанг ДВ, 2023). Хорошо видны два крупных предлобных щитка на голове черепахи, затылочный щиток отсутствует, загривковый щиток не контактирует с первым реберным, четыре реберных щитка на карапаксе. Длина карапакса около 0.6 м. Черепаха имеет характерную для вида светлую окраску тела (Pritchard, Mortimer, 1999; Wyneken, 2001, 2003).

21 сентября 2023 г. в проливе между островами Кунашир и Шикотан в районе Южно-Курильского мыса в сети рыбакам ООО ПКФ “Южно-Курильский рыбокомбинат” попала другая крупная морская черепаха. Видеозапись с этим событием была размещена в Telegram в группе “Трепанг ДВ” (Трепанг ДВ, 2023 а) (рис. 1д, 1е). Черепаха зашла в ловушку и не смогла самостоятельно ее покинуть. Рыбаки извлекли черепаху из снастей и выпустили в океан, как сообщил сотрудникам Курильского заповедника бригадир рыболовецкой бригады И.Ю. Матвейцев. По его словам, за 12 лет работы на этом месте такая морская рептилия была выловлена бригадой впервые. Черепаха оказалась взрослой самкой биссы с длиной карапакса около 0.8 м. Черепаха имеет характерные для биссы признаки (Pritchard, Mortimer, 1999; Wyneken, 2003) — по два когтя на передних конечностях, три заглазничных щитка, четыре реберных щитка, зубчатый край карапакса, короткий хвост и желтоватый цвет тела. Это первая регистрация *Eretmochelys imbricata* в водах России.

И, наконец, 17 сентября 2023 г. на территории государственного природного заповедника “Курильский” в районе мыса Алехина на охотоморском побережье о-ва Кунашир сотрудником Сахалинского музейно-мемориального комплекса “Победа” И.А. Самариным было обнаружено несколько фрагментов скелета относительно недавно погибшей морской черепахи: одна левая реберная пластинка (IV) и три правые реберные пластинки (III–V) в сочленении, шесть правых краевых пластинок (I–VI), и левый гипопластрон (рис. 2). Свободные концы ребер на реберных пластинках почти не сохранились и, судя по остаткам, были повреждены каким-то хищником, обглодавшим кости уже мертвой черепахи. Форма удлиненных внутренних отростков гипопластрона, а также, вероятно, широкие фонтанели на карапаксе позволяют отнести останки к зеленой черепахе (Zangerl, 1958). Характерная для этого вида фестончатость скелета карапакса незаметна из-за обломанных кончиков ребер.

Реальное количество морских черепах, заплывающих в российские воды, выше, чем приводится в официальных источниках. Так, еще Боркин

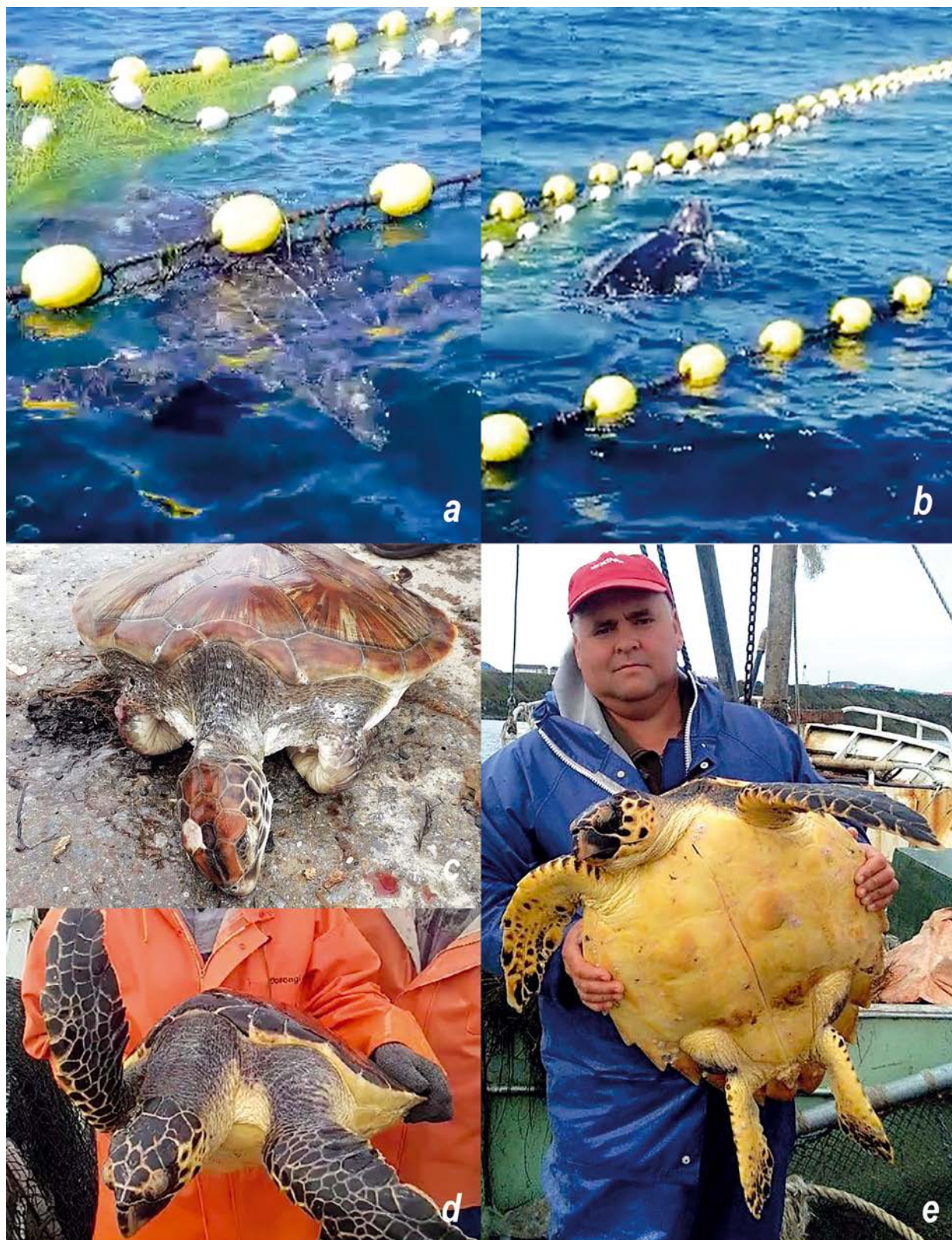


Рис. 1. Морские черепахи, зарегистрированные в российских дальневосточных водах в 2018–2023 гг: *a–b* — *Dermochelys coriacea*, попавшая в сети в Кунаширском проливе в 2018 г.; *c* — мертвая самка *Chelonia mydas* в окрестностях г. Находка в 2023 г.; *d–e* — *Eretmochelys imbricata*, попавшая в сети в проливе между островами Кунашир и Шикотан в 2023 г.

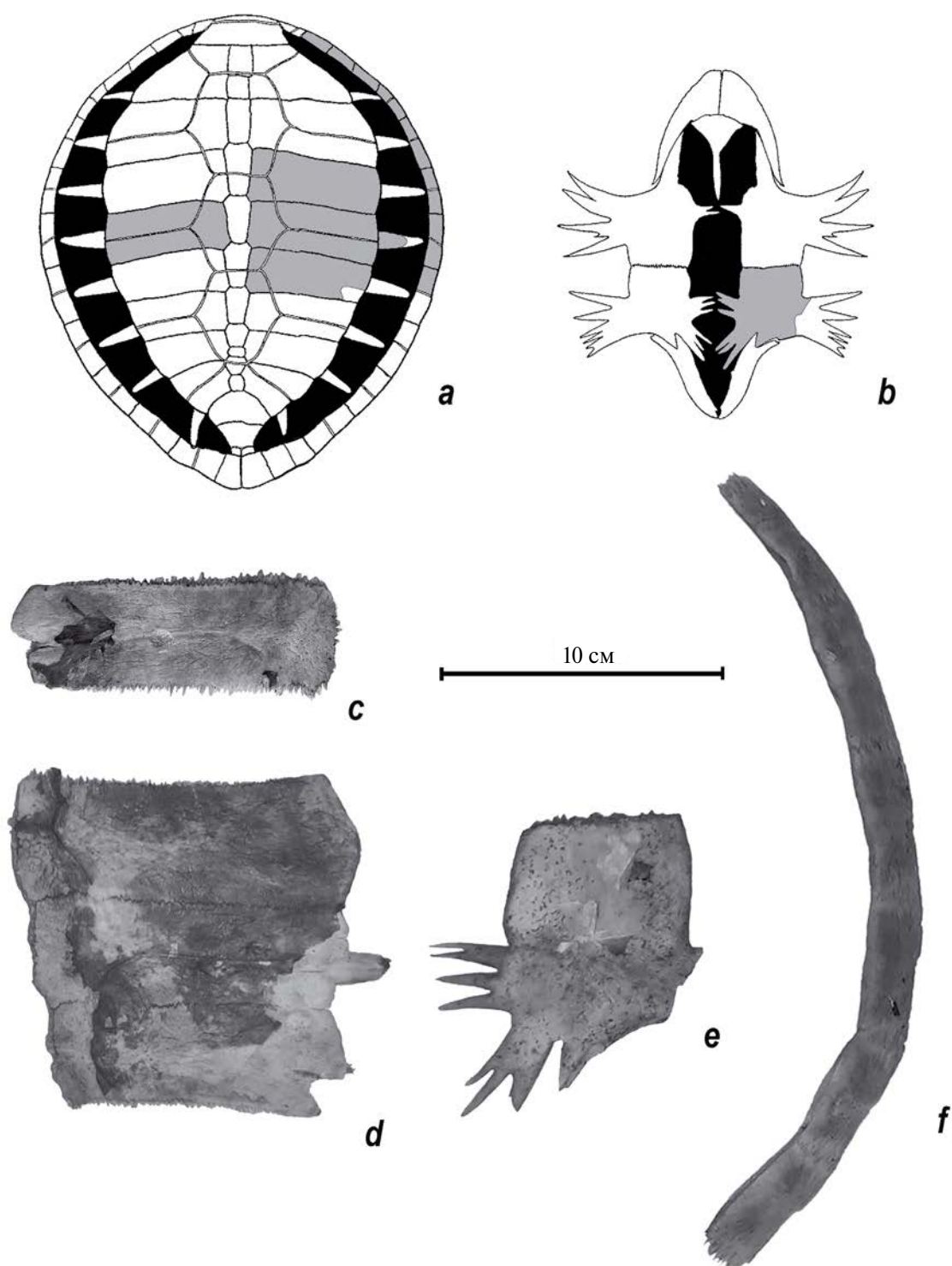


Рис. 2. Костные пластинки *Chelonia mydas*, обнаруженные на о-ве Кунашир в 2023 г.: *a-b* – схема пластрона и карапакса зеленой черепахи по: Zangerl, 1958 с изменениями, найденные пластинки залиты серым; *c* – IV левая реберная пластинка; *d* – III–V правые реберные пластинки; *e* – левый гипопластрон; *f* – II–VII правые краевые пластинки.

и Басарукин (1986) указывали, что по опросным данным рыбаков и капитанов рыболовецких судов встречи этих пресмыкающихся в районе южных Курильских островов — не столь редкое явление. К сожалению, в тех случаях, когда черепахи были пойманы, они или были использованы в пищу, или попадали в частные коллекции. Естественно, что сообщения об этих находках в печать или в музеи не поступали. В первую очередь эти указания касались кожистых черепах, которые регистрировались в субарктических и умеренных водах неоднократно, поднимаясь до Охотского и Берингова морей (Харин, 2008; Полтев и др., 2010; Токранов, 2015). Тогда как головастая и зеленая черепаха единично фиксировались только в заливе Петра Великого в Японском море на юге Приморского края (Сосновский, 1943; Харин, Вышкварцев, 2012).

Редкость встреч на севере биссы, самого южного вида из встреченных в российских водах морских черепах, вероятно, связана с ее большей теплолюбивостью (Mortimer, Donnelly, 2008). Тем не менее для этого вида характерны очень дальние миграции. Ранее считалось, что бисса привязана к коралловым рифам, которые являются ее кормовыми угодьями и расположены недалеко от мест размножения. Впоследствии была показана высокая миграционная активность *E. imbricata*, в первую очередь самцов, мигрирующих на тысячи километров от мест размножения (Plotkin, 2003).

Особенно интересной представляется находка зеленой черепахи на о-ве Кунашир (рис. 3). Это не только первая находка зеленой черепахи на Курильских островах, но и самая северная находка вида в Азии. Ближайшие места постоянного обитания в Японии располагаются в южной части о-ва Хонсю (Goris, Maeda, 2004), а ближайшие точки находок за пределами основного ареала известны с восточного побережья Хонсю вплоть до 40° с.ш. (Hayashi, Yasuda, 2021). Следует отметить, что Тихоокеанскую часть ареала зеленой черепахи, включая восточное побережье Японии, населяет уже другой подвид — так называемая черная черепаха (*Chelonia mydas agassizii* Bocourt 1868). Этот подвид отличается от распространенной в Индийском океане японской зеленой черепахи (*Chelonia mydas japonica* (Thunberg 1787)) темной окраской и некоторыми морфометрическими признаками и рядом исследователей рассматривается в качестве самостоятельного вида (Pritchard, 2001; Okamoto, Kamezaki, 2014; Álvarez-Varas et al., 2019). Таким образом, курильская находка с большой вероятностью может принадлежать именно черной черепахе (*Ch. m. agassizii*), ранее никогда не регистрировавшейся в территориальных водах России.

Кроме того, в южной части дальневосточной морской акватории возможно нахождение еще одного вида: *Lepidochelys olivacea*, на что указывает

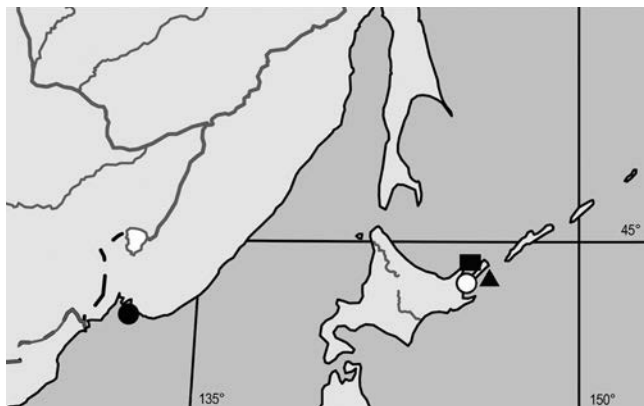


Рис. 3. Точки находок морских черепах в 2018–2023 гг.: квадрат — *Dermochelys coriacea*, Охотское море, Кунаширский пролив недалеко от пос. Третьяково, 2018 г.; черный круг — *Chelonia mydas*, Японское море, бухта Тунгус, 2023 г.; треугольник — *Eretmochelys imbricata*, Охотское море, Южнокурильский мыс, 2023; белый круг — *Chelonia mydas*, о-в Кунашир, мыс АLEXИНА, 2023 г.

и недавняя регистрация этого вида у побережья Южной Кореи (Il-Hun et al., 2020). Точки находок *Lepidochelys olivacea* в прибрежных водах Китая совпадают с местами заходов других видов морских черепах (Wang et al., 2021), отмечавшихся и на российском Дальнем Востоке.

Присутствие черепах в морских водах умеренного и субарктического климата известно давно. Так, у берегов северной Европы, вплоть до Ирландии, Норвегии и российского Баренцева моря, регистрировалась *Caretta caretta*. *Chelonia mydas* отмечалась на севере до Британских о-вов, *Eretmochelys imbricata* — в Ламанше, а *Dermochelys coriacea* — у берегов Великобритании, Исландии, Норвегии, Дании, Швеции, Германии и Нидерландов, а также регистрировалась в Баренцевом море, на Аляске и Камчатке (Lescure, 1997; Банников и др., 1977). Согласно последним исследованиям, явный недоучет морских черепах, проникающих в умеренные и субарктические воды, касается не только *Dermochelys coriacea*, но и *Caretta caretta*. Последний вид способен к миграциям на значительные расстояния. Так, логгерхеды, в массе появившиеся в 2016 г. у побережья Сан-Диего, штат Калифорния, приплыли туда со стороны Японии, а не мигрировали из более южных вод Центральной Америки, как предполагалось изначально. Это послужило началом крупномасштабного научно-исследовательского эксперимента “Stretch” (<http://turtle.hpa.edu/stretch>), направленного на проверку гипотезы “теплового коридора”, согласно которой Эль-Ниньо и другие периодические явления потепления океана иногда создают коридор теплой воды, прорезающий холодное

Калифорнийское течение, что позволяет мигрирующим черепахам, которые случайно оказались поблизости, пересечь барьер (Briscoe et al., 2021; Duncombe, 2021).

Сохраняется тенденция к увеличению числа встреч черепах в умеренной и субарктической зонах, что объясняется значительным усилением рыболовного промысла. За последние пять лет, с 2018 по 2023 г., в российских дальневосточных водах были зарегистрированы заходы трех видов морских черепах (*Dermochelys coriacea*, *Chelonia mydas* и *Eretmochelys imbricata*). Причем бисса, пойманная рыбаками в проливе между островами Кунашир и Шикотан, отмечена для фауны России впервые. Также впервые для островов Курильской гряды зарегистрирована зеленая черепаха, причем с большой вероятностью эта особь относится к тихоокеанскому подвиду — черной черепахе (*Ch. m. agassizii*). В южной части дальневосточной морской акватории также вероятно появление еще одного вида морских черепах — оливковой ридлеи. Изучение прилова в умеренной и субарктической зонах может дать новую информацию по распространению и биологии морских черепах на севере и позволит разработать методы снижения случайной смертности черепах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за предоставленную информацию по находкам морских черепах директору берегового рыбообработывающего комплекса В.А. Устенко, бригадирам рыболовецких бригад М.О. Пермину и И.Ю. Матвейцеву (ООО ПКФ “Южно-Курильский рыбокомбинат”), сотруднику Сахалинского музейно-мемориального комплекса “Победа” И.А. Самарину, директору природного заповедника “Курильский” А.А. Кислейко, его заместителю И.А. Неведомской и сотруднику отдела экопросвещения О.В. Соковой. Мы благодарим И.Г. Данилова (ЗИН РАН, С.-Петербург) за ценные замечания, предоставленную литературу и участие в обсуждении статьи, а также Ю.Е. Дочевого за помощь в обработке фотоматериалов для публикации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 124012200182-1 и 122031100282-2).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архив государственного природного заповедника “Курильский”, 2018. Морская черепаха обнаружена в водах Охотского моря [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://u0097160.cp.regruhosting.ru/newspost/798>
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 425 с.
- Боркин Л.Я., Басарукин А.В., 1986. О встречаемости морских черепах на юге советского Дальнего Востока // Систематика и экология амфибий и рептилий. Труды Зоологического института РАН. Т. 157. С. 196–200.
- Дунаев Е.А., Орлова В.Ф., 2021. Земноводные и пресмыкающиеся России. Атлас-определитель. М.: Фитон XXI. 328 с.
- Емельянов А.А., 1937. Нахождение у дальневосточных берегов Советского Союза морской черепахи *Dermochelys coriacea* (Linnaeus) // Вестник ДВФАН СССР. № 23. С. 105–111.
- Маландзия В.И., Дбар Р.С., Гнетнева А.Н., Пестов М.В., 2012. Новая находка зеленой черепахи *Chelonia mydas* в восточной части Черного моря у побережья Абхазии // Современная герпетология. Т. 12(3/4). С. 155–157. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-64-68>
- Пестов М.В., Клетной М.В., 2012. Обнаружение логгерхеда (*Caretta caretta*) у российских берегов Черного моря // Современная герпетология. Т. 12(3/4). С. 158–159.
- Полтев Ю.Н., Прокофьев М.М., Шубин А.О., 2010. О новых случаях поимки кожистой черепахи *Dermochelys coriacea* (Testudines: Dermochelyidae) // Биология моря. Т. 36(6). С. 451–454.
- Сосновский И.П., 1943. О нахождении у берегов СССР морской черепахи // Природа. № 5. С. 68–69.
- Терентьев П.В., Чернов С.А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М.: Советская наука. 340 с.
- Токранов А.М., 2015. Мигранты в дальневосточных морях России // Труды ВНИРО. Т. 156. С. 146–159.
- Трепанг ДВ, 2023. В Приморском крае на берег моря вынесло крупную черепаху. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://t.me/s/trepangdv_exclusive от 28.06.2023.
- Трепанг ДВ, 2023а. Большая морская черепаха попала в сети рыбаков на Курилах. [Электронный

- ресурс]. Режим доступа: https://t.me/s/trepangdv_exclusive от 22.09.2023.
- Харин В.Е., 2008. Рептилии // Биота российских вод Японского моря. Т. 7. Ред. А.В. Адрианов. Владивосток: Дальнаука. С. 1–170.
- Харин В.Е., Вышкварцев Д.И., 2012. О первой находке зеленой черепахи *Chelonia mydas* (Reptilia, Cheloniidae) в Российских водах // Современная герпетология. Т. 12(3/4). С. 167–170. <https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-1-2-64-68>
- Шейко Б.А., Нуканоров А.П., 2000. Класс Amphibia — Земноводные; класс Reptilia — Пресмыкающиеся // Каталог позвоночных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Отв. ред. Моисеев Р.С., Токранов А.М. Петропавловск-Камчатский: Камч. печ. двор. С. 70–72.
- Abreu-Grobois A., Plotkin P., 2008. *Lepidochelys olivacea* // The IUCN Red List of Threatened Species 2008. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T11534A3292503.en>
- Álvarez-Varas R., Véliz D., Vélez-Rubio G.M., Fallabrino A., Zarate P. et al., 2019. Identifying genetic lineages through shape: an example in a cosmopolitan marine turtle species using geometric morphometrics // PLoS One. Vol. 14(10), e0223587. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223587>
- Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V., 2006. The reptiles of the northern Eurasia (taxonomic diversity, distribution, conservation status). St. Petersburg: Pensoft. 232 p.
- Briscoe D.K., Tomaszewicz C.N.T., Seminoff J.A., Parker D.M., Balazs G.H., et al., 2021. Dynamic thermal corridor may connect endangered loggerhead sea turtles across the Pacific Ocean // Frontiers in Marine Science. V. 8. P. 1–10. <http://doi.org/10.3389/fmars.2021.630590>
- Casale P., Tucker A.D., 2017. *Caretta caretta* // The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T3897A119333622. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T3897A119333622.en>
- Chan S.K.F., Cheng I.J., Zhou T., Wang H.J., Gu H.X., Song X.J., 2007. A comprehensive overview of the population and conservation status of sea turtles in China // Chelonian Conservation and Biology. V. 6. P. 185–198.
- Cheng I.J., Chen T.H., 1997. The incidental capture of five species of sea turtle by coastal setnet fisheries in the eastern waters of Taiwan // Biological Conservation. V. 82. P. 255–259.
- Duncombe J., 2021. What happens when six sea turtles go rogue // Eos. V. 102. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://eos.org/articles/what-happens-when-six-sea-turtles-go-rogue>
- Goris R.C., Maeda N., 2004. Guide to the Amphibians and Reptiles of Japan. Hong Kong: Krieger Publishing Company. 285 p.
- Hayashi R., Yasuda Y., 2021. Past biodiversity: Japanese historical monographs document the trans-Pacific migration of the black turtle, *Chelonia mydas agassizii* // Ecological Research. V. 37. P. 151–155. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12265>
- Il-Hun K., Chang-Ho Y., Han D.-J., Park D., Park J. et al., 2020. First record of the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*, Reptilia: Testudines: Cheloniidae) from South Korea // Journal of Asia-Pacific Biodiversity. V. 13(2). P. 151–155. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2020.02.006>
- Kuzmin S.L., 2002. The turtles of Russia and other ex-Soviet Republics (former Soviet Union). Frankfurt am Main: Chimaira. 159 p.
- Lescure J., 1997. Cheloniidae. Dermochelyidae // Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Gasc J.-P. (Ed). Paris: Societas Europaea Herpetologica. P. 162–169.
- Mortimer J.A., Donnelly M., 2008. *Eretmochelys imbricata* // The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T8005A12881238. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T8005A12881238.en>
- Okamoto K., Kamezaki N., 2014. Morphological variation in *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) from the coastal waters of Japan, with special reference to the turtles allied to *Chelonia mydas agassizii* Bocourt, 1868 // Current Herpetology. T. 33(1). P. 46–56. <https://doi.org/10.5358/hsj.33.46>
- Plotkin P., 2003. Adult migrations and habitat use // The biology of sea turtles. V. II. Lutz P.L., Musick J.A., J. Wyneken (Eds). Boca Raton: CRC Press LLC. P. 225–242.
- Pritchard P.C.H., 2001. Status of the Black Turtle // Conservation Biology. T. 13(5). P. 1000–1003.
- Pritchard P.C.H., Mortimer J.A., 1999. Taxonomy, external morphology, and species identification // Research and Management Techniques for the Conservation of Sea Turtles. Eckert K.L., Bjørndal K.A., Abreu-Grobois F.A., Donnelly M. (Eds). IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication. V. 4. P. 1–18. Red Data Book and Red List. Japan, 2020. Ministry of the Environment. Retrieved 12 May 2021. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://ikilog.biodic.go.jp/Rdb/booklist> [in Japanese].
- Rhodin A.G.J., Iverson J.B., Bour R., Fritz U., Georges A. et al., 2021. Turtles of the World: Annotated Checklist and Atlas of Taxonomy, Synonymy, Distribution, and Conservation Status (9th ed.) // Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs. V. 8. Rhodin A.G.J., Iverson J.B., van Dijk P.P., Stanford C.B., Goode E.V.,

- Buhlmann K.A., Mittermeier R.A. (Eds). P. 1–472. <https://doi.org/10.3854/crm.8.checklist.atlas.v9.2021>
- Saito T., Kurita M., Okamoto H., Kakizoe Y., Parker D., Briscoe D., Rice M., Polovina J., Balazs G., 2018. Satellite tracking immature loggerhead turtles in temperate and subarctic ocean habitats around the Sea of Japan // *Micronesica*. T. 3. P. 1–20. <http://micronesica.org/volumes/2018>
- Seminoff J.A., 2004. *Chelonia mydas* // The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T4615A11037468.en>
- Wallace B.P., Tiwari M., Girondot M., 2013. *Dermochelys coriacea* // The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T6494A43526147 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T6494A43526147.en>
- Wang Y., Bo G., Li J. (Eds), 2021. China's Red List of Biodiversity: Vertebrates. Reptiles (1, 2). V. 3. Beijing: Science Press. 1021 p.
- Wyneken J., 2001. The Anatomy of Sea Turtles. U.S. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-470. 172 p.
- Wyneken J., 2003. The external morphology, musculoskeletal system, and neuro-anatomy of sea turtles // The biology of sea turtles. Lutz P.L., Musick J.A., Wyneken J. (Eds). V. 2. Boca Raton: CRC Press LLC. P. 39–78.
- Zangerl R., 1958. Die oligozänen Meerschieldkröten von Glarus // Ausgeführt und gedruckt mit Unterstützung des Chicago Natural History Museum und der Georges und Antoine Claraz-Schenkung. Ser. Zoologie. Nr. 160. Basel: Birkhäuser Verlag. 56 S.
- Zhao E.-M., Adler K., 1993. Herpetology of China. Society for the Study of Amphibians and Reptiles and Chinese Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Ohio: Oxford. 522 p.

THE HAWKSBILL TURTLE (*ERETMOCHELYS IMBRICATA*) IN THE RUSSIAN FAR EAST AND OTHER NEW SEA TURTLE RECORDS

K. D. Milto^{1,*}, I. V. Maslova^{2,**}, S. Yu. Stefanov^{3,***}

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, 199034 Russia

² Federal Scientific Centre of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

³ "Kurilskiy" State Nature Reserve, Sakhalin Region, Yuzhno-Kurilsk, 694500 Russia

*e-mail: coluber@zin.ru

**e-mail: irinarana@yandex.ru

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

Between 2018 and 2023, four new records of sea turtles (Dermochelyidae, Cheloniidae) belonging to three species (*Dermochelys coriacea*, *Chelonia mydas* and *Eretmochelys imbricata*) were recorded in Russian Far Eastern waters. The Hawksbill Turtle (*E. imbricata*) is reported from Russia for the first time. This adult female was caught by fishermen in the strait between Kunashir and Shikotan islands. An adult specimen of *D. coriacea* was captured in nets in the Kunashir Strait of the Sea of Okhotsk near the village of Tretyakovo. Several skeleton fragments of *Ch. mydas* were found near the Alyokhin Cape of Kunashir Island. The Green Turtle, *Ch. mydas*, is recorded from the Kuril Islands for the first time, very likely that specimen belongs to the Pacific subspecies, the Black Turtle (*Ch. m. agassizii*). Another species of sea turtle, the Olive Ridley (*Lepidochelys olivacea*), is also likely to occur in the southern part of the Far Eastern sea area. The Leatherback Turtle, *D. coriacea*, is the only species regularly entering Russia's waters and has been recorded at least two dozen times in the Sea of Japan, the Sea of Okhotsk, and the Bering Sea, and in the Pacific waters of the Russian economic zone near the southern Kuril Islands. Two other species, the Loggerhead, *Caretta caretta*, and the Green Turtle, *Ch. mydas*, have been recorded only a few times. The actual number of sea turtles entering Russia's waters is higher than the number given in official sources. A tendency for sea turtle records to increase in the temperate and subarctic zones seems to be associated with increased fishing in the region. Bycatch study in temperate and subarctic zones may provide new information on the distribution and biology of sea turtles in the north and also allow for methods for reducing accidental turtle mortality to be developed.

Keywords: hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, sea turtles, Cheloniidae, Dermochelyidae, Far East, Russia

УДК 591.512.1

СЛУЧАЙ СМЕНЫ ПАРТНЕРА В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД У БЕЛОГО АИСТА (*CICONIA CICONIA* L. 1758, *CICONIIFORMES*, *CICONIIDAE*) И ЕГО ПОСЛЕДСТВИЯ

© 2024 г. В. В. Павлова*

Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН,
Ярославская область, Борок, 152742 Россия

*e-mail: verasmi@mail.ru

Поступила в редакцию 01.06.2024 г.

После доработки 25.09.2024 г.

Принята к публикации 09.10.2024 г.

Приведено описание гнездового поведения белых аистов при смене одного из партнеров в паре. Данный случай наблюдался летом 2023 г. в гнезде, расположенном в пос. Шестихино Некоузского района Ярославской области. Поведение аистов на гнезде фиксировали круглосуточно с помощью онлайн-камеры. В середине гнездового периода самец-хозяин гнезда получил травму и перестал прилетать на гнездо. Через 8 дней на гнезде начал появляться чужой самец. Описаны особенности поведения на гнезде чужого самца, самки, самца-хозяина и птенцов.

Ключевые слова: гнездовое поведение, размножение, инфантицид

DOI: 10.31857/S0044513424100063, **EDN:** tmcluw

Использование онлайн-камер в настоящее время представляет собой распространенный и популярный способ наблюдения за животными как в антропогенном ландшафте, так и в дикой природе (Schulwitz et al., 2018; Vallino et al., 2021). Этот удобный дистанционный способ позволяет ученым изучать различные аспекты биологии и экологии животных, преимущественно не доставляя беспокойство объекту наблюдения.

Онлайн-камеры на гнездах птиц дают возможность фиксировать проявления их гнездовой жизни (Kannan et al., 2021). Гнезда белых аистов являются одними из наиболее удобных для установки оборудования для наблюдения, т.к. эти птицы обитают рядом с человеком. Кроме того, для аистов гнездо — центр социальной жизни, где можно наблюдать многие особенности поведения и изучать другие аспекты биологии этого вида (формирование/воссоединение пары, спаривание, защита гнезда от других аистов, забота о потомстве (насиживание, выкармливание), рост и развитие птенцов и др.) (Грищенко, Галченков, 2011). В последнее время наблюдение за жизнью аистов стало очень популярно. Уже несколько лет работают камеры на гнездах белого аиста в Германии, Польше, Чехии, Болгарии, Нидерландах, Латвии, Белоруссии и других странах (по данным сайта www.geosam.ru). В российской части ареала также

ведется наблюдение за жизнью аистов с помощью камеры на гнезде, расположенном под Калугой (youtube.com/@Storks40).

Весной 2023 г. была установлена онлайн-камера на гнезде белого аиста в пос. Шестихино Некоузского района Ярославской области. В настоящее время через Некоузский район Ярославской области проходит северо-восточная граница гнездования этого вида (по данным сайта iNaturalist (Белый аист, 2024) и собственным данным). Наблюдение за этим гнездом может дать ценную информацию о жизни белого аиста на границе гнездового ареала.

Наиболее заметным событием гнездового сезона 2023 г. в жизни изучаемого гнезда была смена партнера (самца) в паре вследствие получения травмы самцом-хозяином, что определило дальнейшую жизнь самки и ее потомства. Статья посвящена описанию поведения на гнезде чужого самца, самки, самца-хозяина и птенцов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдение гнездового поведения белых аистов проводили в течение сезона 2023 г. Изучаемое гнездо расположено на водонапорной башне в пос. Шестихино Некоузского района Ярославской области. Год постройки — 2022. Аисты поселились здесь после того, как на крышу башни

местные жители положили автомобильное колесо для привлечения этих птиц. В 2022 г. пара вывела двух птенцов (по сообщению местных жителей).

Наблюдение осуществляли дистанционно с помощью онлайн-камеры, непрерывно с момента прилета первого аиста из пары (11.04.2023) до отлета последней птицы (13.08.2023). Видео с камеры круглосуточно транслировалось в сети Интернет, а также велась запись на видеорегистратор. Из-за технических ошибок не удалось сохранить запись полностью. Для обработки были доступны данные с 29.05.2023 до 06.07.2023 и с 19.07.2023 до 13.08.2023. Однако несохраненные данные удалось в значительной степени восстановить по наблюдениям оператора (автора статьи), сделанным непосредственно по ходу трансляции. После завершения гнездового сезона и съемки видеоматериал был просмотрен и проанализирован. Фиксировали время прилета и отлета каждой особи, факты приноса гнездового материала, пищевых объектов, особенности поведения птиц. Кроме данных с камеры, информация об аистах из изучаемого гнезда эпизодически поступала от жителей пос. Шестихино и близлежащих деревень (в частности, о встречах травмированного аиста и пары — самки с другим самцом в местах кормежки).

Возраст птенцов указан в виде количества полных дней. Временные интервалы с момента вылупления рассчитывали с помощью сервиса <https://planetcalc.ru/4309/>.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первый аист прилетел на гнездо 11 апреля. Как показало дальнейшее наблюдение (процесс спаривания), это была самка, индивидуально распознаваемая по характерному пятнышку на ноге. Самец появился на гнезде 22 апреля. Через некоторое

время самка отложила 3 яйца (табл. 1). Аисты по очереди их насиживали, по очереди улетали на кормежку и за гнездовым материалом. В конце мая у пары вылупились два птенца (табл. 1). Заботы о потомстве взрослые аисты также делили поровну, по очереди принося корм.

Утром 19 июня самец вылетел из гнезда. Вернулся он только 20 июня, травмированный — у него отсутствовала часть ноги ниже середины цевки. Утром 21 июня самец покинул гнездо (возраст аистят в это время — 25-й и 21-й день). Позже, до середины июля, от местных жителей поступали сообщения о наблюдении этого аиста в близлежащих деревнях на огородах, где он, по-видимому, пытался прокормиться. Заметим, что, уже будучи травмированным, самец эпизодически принимал участие в жизни семьи (см. далее).

В течение дня 19 июня самка ждала, когда самец сменит ее на гнезде, слетала из гнезда несколько раз только на короткое время. Но к вечеру она все же улетела за кормом для птенцов. В последующие дни самка одна заботилась о птенцах. По сравнению с периодом, когда самец был в гнезде, количество ее вылетов за кормом увеличилось, а время нахождения в гнезде уменьшилось (табл. 2, рис. 1).

Начиная со времени прилета первой птицы из пары около гнезда регулярно появлялись чужие аисты (примерно два-три раза в неделю). Их появление фиксировали по поведению хозяев гнезда — внимательному взгляду в небо и предостерегающим демонстрациям (в такой ситуации аист щелкает клювом, поочередно то вытягивает шею горизонтально вперед, то закидывает голову на спину, при наклоне вперед ритмично машет крыльями; такие демонстрации обозначаются термином Threat Up-Down Display (Kahl, 1972)). В поле зрения камеры чужие особи не зафиксированы, они удалялись от гнезда, не предпринимая

Таблица 1. Сроки откладывания и длительность инкубации яиц

Порядковый номер яйца	Дата и время откладывания	Время, прошедшее с момента воссоединения пары	Дата и время вылупления	Длительность инкубации
1	23 апреля, 20:35 *	1 день 2 ч	26 мая, 18:06	32 дня 21 час 29 минут
2	29 апреля, 21:45	7 дней 3 ч	30 мая, 22:02	31 день 17 минут
3	1 мая, 22:27	9 дней 4 ч	Неоплодотворенное	

Примечания. * У белых аистов, гнездящихся на территории России и Беларуси, обычно первое яйцо появляется на 7–11-й день после воссоединения пары (информация получена по результатам наблюдений с онлайн-камер от Барановского А.В. (Рязанский дом белого аиста), Авдеева Д.М. (Дом Брестского аиста, <https://www.youtube.com/@dombrestaist>), Покревского Д.С. (<https://www.youtube.com/@Storks40>)). В данном случае первое яйцо было снесено раньше обычных сроков. У аистов копуляция брачных партнеров происходит только на гнезде (Грищенко, Галченков, 2011), поэтому вероятность встречи и копуляции особей из изучаемой пары ранее 22 апреля (когда с зимовки вернулся самец) мала. Указанные факты позволяют предположить, что имело место внебрачное отцовство. Обсуждение этого явления выходит за рамки темы статьи, для ознакомления см. публикацию Turjeman et al., 2016.



Рис. 1. Длительность нахождения самки в гнезде, минут в сутки (без учета ночевки).

Таблица 2. Количество и длительность вылетов и время нахождения в гнезде аистов-родителей

Показатель	Период насиживания (29 апреля–16 мая*)		Период выкармливания				
			29 мая– 18 июня		19 июня – день пропажи самца1	20 июня– 30 июня	1 июля– 18 августа
	самцом	самкой	самцом	самкой	самкой	самкой	самкой
Количество вы- летов из гнезда, раз/сутки	3.3 ± 0.3 (1–5)	2.9 ± 0.1 (2–4)	4.8 ± 0.2 (4–6)	4.5 ± 0.2 (3–6)	6	6.4 ± 0.4 (4–9)	–
Длительность одного вылета, минут	138.6 ± 11.5 (31–361)	179.7 ± 13.0 (37– 388)	122.7 ± 6.2 (40–334)	136.0 ± 5.2 (42–258)	82.7 ± 18.4 (42–169)	125.0 ± 5.7 (30–331)	–
Время нахожде- ния в гнезде, ми- нут в сутки (без учета ночевки)	–	–	611.0 ± 19.7 (399– 768)	584.2 ± 24.3 (359– 813)	639	190.9 ± 16.1 (99–262)	62.3 ± 11.1 (0–367)

Примечания. * Период насиживания длился с 23 апреля до 30 мая, но данные имеются только за период с 29 апреля до 16 мая.

Для каждого показателя приведены среднее ± ошибка среднего (min–max). Вылеты на короткое время (менее 30 минут) не учитывались.

попыток его занять. Вероятно, длительное отсутствие одной из взрослых птиц не осталось незамеченным для чужаков. Утром 29 июня, когда самки не было в гнезде, прилетел чужой аист. Он шелкал клювом и закидывал голову на спину, как обычно делают аисты при возвращении в родное гнездо. Пробовал перекладывать ветки, но делал это неуверенно и неумело: разворошил края гнезда, ронял палки, которые с грохотом катались по крыше башни и пугали птенцов. На основании такого поведения можно предположить, что это молодой аист, который еще ни разу не строил гнезда. Через 20 минут после прилета чужак обратил внимание на птенцов. Он начал их клевать, хватать, пробовал

тащить, но выбросить их из гнезда не смог. Через 45 минут чужак улетел. В тот день он больше не появлялся.

С 29 июня пришелец стал появляться в гнезде регулярно, и это привело к существенному изменению поведения всех обитателей гнезда.

Поведение чужака

Чужой аист прилетал на гнездо почти каждый день. В период с 29 июня до 13 августа (дня отлета всех аистов) было всего 10 дней, когда он не подлетал к гнезду. Прилетал до 9 раз в день, длительность нахождения в гнезде составляла от 1 мин до 224

мин. Появлялся он чаще всего сразу после прилета самки (в 53% случаев), реже — в отсутствие самки (33%) или в ее присутствии (14%), один раз даже когда самец-хозяин был в гнезде (5 июля, см. далее). Во время некоторых визитов на гнездо чужак клевал птенцов, чаще всего в голову, шею и спину, пытаясь их тащить, чтобы спихнуть с гнезда. В период с 29 июня по 31 июля (день, когда оба аистенка уже научились летать) он клевал птенцов в ходе 23 визитов из 54 (43% случаев). Удары не приносили аистам заметного ущерба. Кровь была замечена лишь однажды (17 июля), на голове у старшего птенца. Изменений поведения, которые могли бы свидетельствовать о сотрясении мозга или других травмах, также не было отмечено. Но после прилетов чужака птенцы были заметно стрессированы. Чем больше было нападков, тем дольше аистята лежали в гнезде не шевелясь. Когда во время визита чужак их не трогал, они быстрее возвращались к своим обычным делам после его отлета.

С 31 июля оба молодых аиста уже летали, с этого момента тактика чужака поменялась. Теперь он не пытался вытащить их из гнезда, а прогонял — резким нападением сверху, иногда подкрепляемым ударом клюва.

Поведение самки

Сначала самка активно прогоняла чужака. Однако вытеснить из гнезда прищельца ей удавалось редко: он был крупнее и явно сильнее. Она была вынуждена чаще покидать гнездо. С третьего дня регулярных встреч на гнезде (3 июля) самка начала иногда щелкать клювом вместе с чужаком — так, как обычно приветствуют друг друга аисты в паре. При этом, по сообщениям местных жителей (подкрепленным фотографиями), их постоянно видели вместе в местах кормежки рядом с гнездом. Судя по этим фактам и по регулярному совместному появлению на гнезде и частому слетанию чужака вслед за самкой, можно заключить, что он везде

следовал за ней с целью создать пару. Забегая вперед, заметим, что позднее мы отмечали попытки спаривания на гнезде (14, 15, 16 июля, 6, 7, 12, 13 августа). Самец взбирался на самку, чаще всего он не удерживался и слетал, только один раз ему удалось имитировать процесс, но без клоакального контакта.

Однако 3 июля, когда, казалось бы, самка начала относиться терпимее к новому партнеру, произошел любопытный эпизод. Самка прилетела на гнездо, сразу же за ней прилетел чужак. Они пощелкали вместе клювами. Потом самка полежала в гнезде несколько секунд. Встала, начала кормить птенцов. Внезапно из положения в наклоне, в котором она отрывала пищу, она бросилась в сторону спокойно стоявшего чужака, схватила его за шею и вместе с ним слетела с гнезда. Через 18 секунд вернулась, но и самец с ней, и на этот раз он ее выгнал наскоком и ударами клюва.

С 4 июля у самки появилась новая особенность поведения. При нападках на птенцов в ее присутствии она наклонялась над ними и тихо щелкала клювом. После этого чужак переставал клевать аистят. Такое поведение отмечалось также 8 и 15 июля. Но все же при нападении на аистят самка чаще слетала с гнезда.

Появление чужака сильно повлияло на поведение самки. С 1 по 4 июля количество ее вылетов еще сохранялось на прежнем уровне, но количество кормлений заметно уменьшилось из-за того, что ее сгонял чужак (рис. 2). В 68% прилетов самки со 2 по 4 июля сразу за ней прилетал и чужак. С 5 июля самка стала прилетать реже и времени в гнезде проводила все меньше и меньше (табл. 2, рис. 1). Создавалось впечатление, что таким образом самка старалась меньше привлекать чужака к гнезду, чтобы он не травмировал и не выбросил из гнезда птенцов. Похоже, ее тактика сработала: с 5 по 30 июля чужак бывал в гнезде гораздо реже

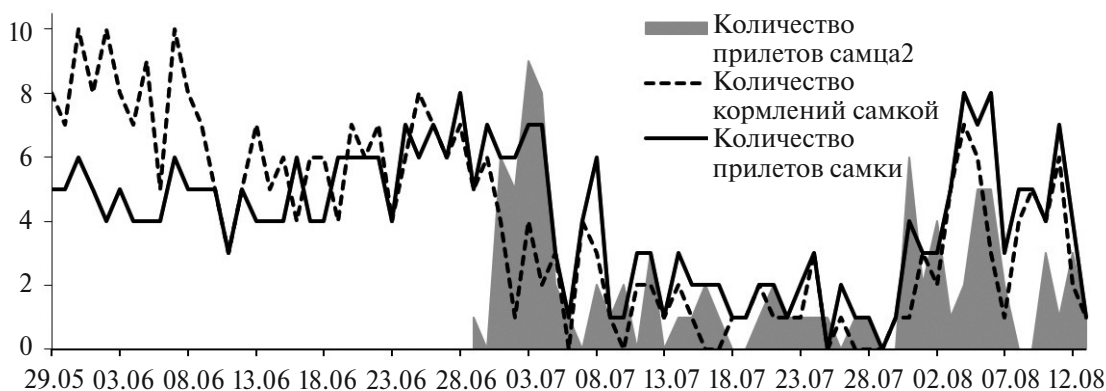


Рис. 2. Количество прилетов и кормлений самки, количество прилетов самца2.

(рис. 2) и проводил там меньше времени (средняя длительность нахождения в гнезде в один прилет сократилась с 9.5 ± 2.8 до 6.4 ± 1.6 мин). Со 2 июля по 13 августа самка не ночевала в гнезде¹, за исключением 3, 11 и 12 июля. Было два дня, когда самка совсем не прилетала в гнездо (25 и 29 июля), и еще шесть дней — когда прилетала, но ни разу не кормила. В последних случаях кормить мешал прилет чужака. В августе количество прилетов и кормлений увеличилось. Возможно, это связано с меньшим вниманием со стороны чужака. С 1 по 12 августа он прилетал на гнездо вслед за самкой лишь в 17% ее прилетов.

После того, как самка стала очень редко приносить корм птенцам, наблюдателями (автором статьи и местными жителями) было принято решение подкармливать их. Со 2 июля по 2 августа птенцов подкармливали 1–2 раза в день (мойвой, куриными головами, суточными цыплятами), строго в отсутствие взрослых птиц. В дни, когда самка активно кормила сама, докорм не производили.

Поведение птенцов

В первый прилет чужака птенцы сначала отнеслись к нему спокойно, сидели или лежали в гнезде, чистились, перекладывали гнездовой материал. Когда чужак начал нападать на старшего птенца, младший залег на дно лотка и затаился. Старший аистенок сначала сопротивлялся нападкам и даже несколько раз клевал пришельца, но своим коротким клювом не мог нанести ощутимый удар и затих. После отлета чужака аистята только через 1.5 часа начали двигаться в гнезде. В последующие прилеты чужого аиста птенцы затаивались на дне лотка сразу, как только тот садился в гнездо, но изредка старший птенец бросался на чужака.

Когда аистята научились летать, при визитах чужака они могли или залечь в гнезде, или слететь. Но при нападках уже сразу улетали. С 5 августа вместе с чужаком в гнезде уже не находились. Однажды (10 августа) старшему птенцу даже удалось прогнать подлетевшего чужака.

Поведение самца-хозяина

Несколько раз гнездо от чужака защищал травмированный аист-хозяин. Вероятно, в эти моменты он находился неподалеку от гнезда и мог заметить приближение чужой птицы к гнезду.

1. 2 июля. Самец-хозяин (самец1) прилетел в середине дня, пощелкал клювом, как обычно после возвращения в свое гнездо. Находился в гнезде 5 минут, перекладывал ветки. Передвигался,

наступая на травмированную конечность, удерживая равновесие с помощью крыльев. Самки в это время на гнезде не было. Птенцы, затаившись, лежали в лотке.

2. 5 июля. Самец1 прилетал в гнездо два раза. Оба раза — в отсутствие самки. В первый раз в течение 9 минут стоял на краю гнезда. Птенцы лежали в лотке. Через полчаса прилетел во второй раз, встал над птенцами в центре гнезда. Сразу за ним на гнездо сел чужак. Самцы обменялись ударами клювами. Чужак вытеснил самца 1 из гнезда. Тот вернулся через 15 с и попытался ударить самца2 клювом с налета, но чужак ответил мощным ударом, и самец1 улетел. Больше в этот день он не возвращался.

3. 9 июля. Утром на гнездо прилетела самка, покормила птенцов. Вскоре прилетел самец2. Взрослые птицы пощелкали клювами. После этого на гнездо сел самец1. Он опустился в центр гнезда, сразу клюнул самку, она слетела. Самцы обменялись ударами, но т.к. травмированный самец1 не мог устойчиво стоять, его удары были слабее. Самец2 прогнал самца1 и защелкал клювом. Самка быстро вернулась. Она и самец2 долго щелкали клювами: самец1 кружил над гнездом, была видна его тень.

Таким образом, травмирование самца-хозяина и его уход из гнезда привели к существенному изменению жизни гнезда и его обитателей. Самка продолжала одна заботиться о птенцах и кормить их. На гнездо и самку стал претендовать новый, по-видимому, молодой, самец2. Он пытался выгнать птенцов из гнезда, клевал их. Самка — вероятно, чтобы уберечь потомство, — стала редко бывать на гнезде. Самец2, настойчиво преследующий ее, тоже прилетал реже. Благодаря подкармливанию наблюдателями, аистята не голодали в периоды отсутствия родительницы. Птенцы развивались соответственно возрасту (согласно данным из Грищенко, Галченков, 2011) и в свой срок научились летать (старший птенец впервые вылетел из гнезда в возрасте 59 дней, младший — в возрасте 61 дня).

13 августа, через 74–78 дней после вылупления, аистята покинули гнездо и больше не возвращались. В тот же день самка и самец-чужак также показались в гнезде последний раз. Сезон размножения белых аистов в 2023 г. в гнезде в пос. Шестихино от даты прилета первой птицы до даты, когда гнездо покинула последняя из птиц, продолжался 124 дня, с 11 апреля до 13 августа.

События следующего сезона размножения

Весной на следующий год, 5.04.2024 индивидуально распознаваемая самка-хозяйка гнезда вернулась в родное жилище. Одновременно с ней прилетел самец. Птицы синхронно щелкали клювами,

¹ Когда птенцы подрастают, родители перестают ночевать в гнезде, т.к. становится мало места, но в нашем случае ночевки аистят в одиночестве начались раньше срока.

закидывая голову на спину, что является типичным поведением пары при прибытии на гнездо. Предположительно, самец был тем самым самцом₂, который преследовал самку в предыдущий сезон. Особенности его поведения были очень похожи: неуверенность в обращении с гнездовым материалом, постоянное следование за самкой при слете с гнезда и возвращении. Кроме того, у аистов очень сильно развит гнездовой консерватизм, поэтому вероятность возврата на данное гнездо самца₂ очень велика, даже если в прошлом году он не участвовал в размножении. А вероятность одновременного возврата на гнездо самки-хозяйки с совершенно новым партнером мала.

После прилета самка не пускала самца на гнездо. Она провела «дома» шесть дней, с 5 по 10 апреля, потом улетела и больше не возвращалась. Самец последний раз появлялся около гнезда 9 апреля. Известны случаи, когда после гибели одной птицы в паре гнездо становится нежилым на несколько лет или навсегда (собственные наблюдения и сообщения из других регионов). Однако в описываемом гнезде события развивались по-другому. В период с 13 апреля по 3 мая на гнезде появлялись одиночные аисты (отмечено четыре эпизода). Они отдыхали и улетали дальше. 24 мая на гнезде появилась пара молодых аистов. В течение сезона 2024 г. эта пара регулярно посещала гнездо (аистов узнавали по особенностям окраски оперения и поведению). Аисты прилетали несколько раз в день, иногда ночевали, время от времени приносили гнездовой материал, защищали гнездо от чужих аистов. По нашим наблюдениям, такое поведение обычно предшествует возвращению птиц на гнездо на следующий год для полноценной попытки размножения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Случаи гибели одного из партнеров пары во время гнездового периода отмечаются у белых аистов. Причинами гибели могут быть как природные факторы (битвы за гнездо (13.3% случаев), болезнь (6.7%), травма (4.4%), удар молнии (3.3%)), так и антропогенные: поражение электрическим током (57.8%), отравление (10.0%), наезд автомобиля (2.2%), убийство людьми (2.2%) (Jakubiec, 1991). После гибели одного из родителей второй либо бросает гнездо (даже если есть потомство), либо выкармливает птенцов в одиночку. В описываемом нами случае самка не бросила птенцов и выкармливала их до отлета, несмотря на такой фактор беспокойства, как чужой самец.

Битвы за гнезда — типичный элемент поведения белых аистов. У них сильно выражен гнездовой консерватизм (Vergara et al., 2006). Одно

и то же гнездо аисты занимают несколько лет подряд (Barbraud et al., 1999) и активно защищают его от возможных конкурентов. Вообще, жилое гнездо очень привлекательно для аистов, и они могут пытаться отвоевать его, даже если рядом есть пустующие гнезда (Profus, 1991). Так и в ходе наших наблюдений чужаки появлялись около гнезда регулярно на протяжении всего гнездового периода, и когда на гнезде осталась только одна взрослая птица, пришелец попытался занять гнездо.

Наиболее обычны случаи нападений в начале сезона размножения, когда птицы занимают гнезда. В этот период концентрация половых гормонов максимальна и птицы наиболее мотивированы на занятие перспективного места для гнездования и последующего выкармливания потомства (Hall et al., 1987). Период возвращения аистов с зимовки растянут. Обычно опытные птицы прилетают раньше молодых (Vergara et al., 2007) и уверенно защищают свое гнездо от пришельцев, ожидая прибытия партнера. В нашем случае самка успешно отпугивала чужаков от гнезда до прибытия самца, а позднее они защищали гнездо вместе. У молодых птиц почти нет шансов противостоять паре здоровых опытных птиц. Пока оба партнера в изучаемом гнезде были на месте, чужаки не осмеливались подлетать близко и оставляли попытки приблизиться после предостерегающих демонстраций хозяев (Threat Up-Down Display, Kahl, 1972). После получения травмы самцом₁ самка вынуждена была снова защищать гнездо в одиночку. Видимо, новый самец оказался настойчивым и сильным, кроме того, его нахождение в гнезде было опасно для птенцов. Вероятно, поэтому при появлении самца₂ самка обычно слетала с гнезда и лишь несколько раз пыталась прогнать пришельца (за исключением пары случаев, безуспешно).

В результате сражений за гнездо может гибнуть потомство. Это является одной из основных причин гибели потомства на стадии кладки (около 40% от всех потерь) (Jakubiec, 1991). Яйца могут быть уничтожены в ходе самой битвы либо быть выброшены из гнезда аистом-победителем в случае, если это не его потомство. Однако известны также случаи, когда победитель воспитывал чужое потомство (выжившее в ходе отвоевывания гнезда) вместе со своим (Turjeman et al., 2016).

Случаи, когда чужаки пытаются занять гнездо в более поздний период, когда птенцы уже появились, отмечены реже (Jakubiec, 1991; Bocheński, Jerzak, 2006). В изучаемом нами гнезде чужой аист появился в гнезде впервые, когда старшему птенцу было 33 дня. Пришелец был не очень настойчив в намерении освободить гнездо от чужого потомства, и все птенцы пережили его нападки.

Случаи инфантицида известны и у других видов птиц (Zielinski, 2002). Обычно такое поведение отмечается у самцов, а в редких случаях и у самок — например, у якан (Emlen et al., 1989), для которых характерна полиандрия. Причины инфантицида — стремление занять гнездовую территорию, увеличить свой репродуктивный успех и устранить конкурентов (Hrды, 1979).

У аистов, кроме того, отмечается родительский инфантицид. В ходе исследований, проведенных в Испании в 1987–1990 годах (Tortosa, Redondo, 1992), случаи инфантицида выявлены в 9 гнездах из 51 (17.6%). Во всех девяти гнездах выводки были многочисленными (4 и 5 птенцов) и убитым оказывался потомок с наименьшим весом (чаще всего вылупившийся последним). Возраст погибших от инфантицида птенцов составлял 2–14 дней (Tortosa, Redondo, 1992). Причиной такого поведения аистов считается необходимость регулировать размер выводка в соответствии с кормовыми условиями и сохранить будущий репродуктивный потенциал взрослых птиц (Tortosa, Redondo, 1992; Zielinski, 2002). Факты родительского инфантицида известны и у множества других, более мелких и живущих более скрытно, видов птиц (Moreno, 2012; Coon et al., 2018).

В целом можно заключить, что события в изучаемом гнезде развивались по благоприятному сценарию. Всем аистяткам удалось дожить до периода, когда они стали самостоятельными, и до отлета на зимовку. Несмотря на выбытие одного из родителей и на присутствие чужого аиста, второй родитель не бросил потомство, а смог его выкормить (при участии людей).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит специалистов по аистам Ю.Д. Галченкова, Е.И. Андрееву, М.В. Сиденко за консультации, жителей пос. Шестихино за поддержку и помощь в кормлении аистят.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была выполнена за счет личных средств автора.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Используемые в работе протоколы наблюдения за гнездовым поведением белого аиста были рассмотрены на заседании Комиссии по биоэтике Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН (протокол № 19 от 15 мая 2024 г.) и были признаны соответствующими нормам биоэтики.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белый аист, 2024. iNaturalist [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.inaturalist.org/taxa/4733-Ciconia-ciconia>. Дата обновления: 02.08.2024.
- Грищенко В. Н., Галченков Ю. Д., 2011. Белый аист // Птицы России и сопредельных регионов: Пеликанообразные, Аистообразные, Фламингообразные. Т. 7. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 384–416.
- Barbraud C., Barbraud J.C., Barbraud M., 1999. Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France // Ibis. V. 141. № 3. P. 469–479.
- Bocheński M., Jerzak L., 2006. Behaviour of the White Stork *Ciconia ciconia*: a review. The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation. Tryjanowski P., Sparks T.H., Jerzak L. (eds). Poznań: Bogucki Wydawnictwo Naukowe. P. 295–324.
- Coon J.J., Nelson S.B., West A.C., Bradley I.A., Miller J.R., 2018. An observation of parental infanticide in Dickcissels (*Spiza americana*): Video evidence and potential mechanisms // Wilson Journal of Ornithology. V. 130. P. 341–345.
- Emlen S., Demong N., Emlen D., 1989. Experimental induction of infanticide in female Wattled Jacanas // Auk. V. 106. P. 1–7.
- Jakubiec Z., 1991. Causes of breeding losses and adult mortality in White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland // Studia Nature. V. 37. P. 107–124.
- Hrды S.B., 1979. Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females // Ethology and Sociobiology. V. 1. P. 13–40.
- Hall M.R., Gwinner E., Bloesch M., 1987. Annual cycles in moult, body mass, lutenizing hormone, prolactin, and gonadal steroids during the development of sexual maturity in the white stork (*Ciconia ciconia*) // Journal of Zoology. V. 211. P. 467–486.
- Kahl M.P., 1972. Comparative ethology of the Ciconiidae. Part 4: The “Typical” Storks (Genera *Ciconia*, *Sphenorhynchus*, *Dissoura* and *Euxenura*) // Zeitschrift für Tierpsychologie. V. 30. P. 225–252.
- Kannan R., Chander B., Jackson J., Chander T., 2021. Remote ornithology: Studying nesting behavior of Bermuda petrels via Live webcam // Journal of the Arkansas Academy of Science. V. 75. P. 85–89.
- Moreno J., 2012. Parental infanticide in birds through early eviction from the nest: rare or under-reported? // Journal of Avian Biology. V. 43. P. 43–49.

- Profus P.*, 1991. The breeding biology of the White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in the selected area of Southern Poland // *Studia Nature*. V. 37. P. 11–57.
- Schulwitz S.E., Spurling D.P., Davis T.S., McClure C.J.W.*, 2018. Webcams as an untapped opportunity to conduct citizen science: Six years of the American Kestrel Partnership's KestrelCam // *Global Ecology and Conservation*. 15. e00434.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00434>
- Tortosa F.S., Redondo T.*, 1992. Motives for parental infanticide in White Storks *Ciconia ciconia* // *Ornis Scandinavica*. V. 23. P. 185–189.
- Turjeman S., Centeno-Cuadros A., Eggers U., Rotics S., Blas J., Fiedler W., Kaatz M. et al.*, 2016. Extra-pair paternity in the socially monogamous white stork (*Ciconia ciconia*) is fairly common and independent of local density // *Scientific Reports*. V. 6. 27976.
- Vallino C., Yoccoz N.G., Rolando A., Delestrade A.*, 2021. Webcams as a remote tool for eco-ethological research: a study on the Alpine Chough // *Frontiers in Environmental Science*. V. 9. 659521.
- Vergara P., Aguirre J.I., Fargallo J.A., Dávila J.A.*, 2006. Nest-site fidelity and breeding success in White Stork *Ciconia ciconia* // *Ibis*. V. 148. P. 672–677.
- Vergara P., Aguirre J.I., Fernández-Cruz M.*, 2007. Arrival date, age and breeding success in white stork *Ciconia ciconia* // *Journal of Avian Biology*. V. 38. P. 573–579.
- Zielinski P.*, 2002. Brood reduction and parental infanticide – are the white stork *Ciconia ciconia* and the black stork *C. nigra* exceptional? // *Acta Ornithologica*. V. 37. P. 113–119.

A CASE OF PARTNER CHANGE IN A PAIR DURING THE NESTING PERIOD IN THE WHITE STORK (*CICONIA CICONIA* L. 1758, CICONIIFORMES, CICONIIDAE) AND ITS CONSEQUENCES

V. V. Pavlova*

*I.D. Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Yaroslavl Region, Borok, 152742 Russia*

*e-mail: verasmi@mail.ru

The nesting behavior of white storks, *Ciconia ciconia*, when one of the partners in a pair deserted, is described. This case was observed in the summer of 2023 in a nest located in the village of Shestikhino, Nekouzsky District, Yaroslavl Region. The behavior of storks on the nest was recorded around the clock using an online camera. Around the middle of the season, the male of the pair was injured and left the nest. Eight days later, a stranger male stork began to appear on the nest. The behaviors of the stranger, the female, the resident male and the chicks are described.

Keywords: nesting behavior, breeding, infanticide

УДК 599.742.71

ПЕРСПЕКТИВЫ СОХРАНЕНИЯ АМУРСКОГО ТИГРА (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) НА ПРИМЕРЕ ГРУППИРОВКИ В ХАБАРОВСКОМ КРАЕ

© 2024 г. В. С. Лукаревский^{a*}, А. Ю. Олейников^b, С. А. Колчин^c

^aАНО «Центр изучения и сохранения диких кошек (АВСР)», г. Черногловка, 142432 Россия

^bИнститут зоологии Республики Казахстан, Алматы, 050060 Казахстан

^cИнститут водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, 680000 Россия

*e-mail: vlukarevsky@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2024 г.

После доработки 27.07.2024 г.

Принята к публикации 03.08.2024 г.

Исследование направлено на оценку состояния ключевой популяционной группировки тигра *Panthera tigris* в Хабаровском крае в условиях резкого ухудшения трофических условий, вызванного эпизоотией африканской чумы свиней и продолжающейся деградацией местообитаний. В качестве модельных площадок были выбраны два сравнительно больших по площади участка, где ведется типичная для региона хозяйственная деятельность. Исследования проведены как традиционными (следовые учеты и тропления), так и современными (фотоловушки) методами, что в комплексе позволило снизить степень субъективности в интерпретации результатов. Выполнен анализ критически важных факторов, оказывающих отрицательное воздействие на популяцию тигра у северной границы ареала. Показана избыточная смертность тигра в последние годы, что может привести к долговременным негативным процессам в популяции и ее значительному сокращению. Обсуждаются возможные меры по снижению возникших угроз для самой северной группировки амурского тигра (*Panthera tigris altaica*).

Ключевые слова: африканская чума свиней, конфликтные особи, распространение, смертность

DOI: 10.31857/S0044513424100079, **EDN:** tmbgwk

В настоящее время тигр *Panthera tigris* населяет только 7% площади исторического ареала (Sanderson et al., 2006). Его популяции представляют собой разрозненные очаги, самый крупный по площади из которых занят амурским подвидом *P. t. altaica* (Goodrich et al., 2015). Анализ публикаций показывает, что наиболее существенные изменения в распределении, структуре ареала и численности амурского тигра произошли в конце XIX – первой половине XX столетия, когда на Российском Дальнем Востоке, по различным оценкам, ежегодно добывалось от 50–60 до 120–150 особей (Пржевальский, 1870; Силантьев, 1898; Арсеньев, 1914; Целищев, 1925; Байков, 1925, 1927). Некогда единый ареал подвида был расчленен на группу очагов, большая часть из которых впоследствии исчезла (Салмин, 1940; Абрамов, 1960; Кучеренко, 1983). Сохранились лишь две относительно изолированные группировки: Сихотэ-Алинская (наиболее крупная по занимаемой площади и численности – до 80–90% современного поголовья)

и Юго-Западного Приморья (Абрамов, 1974; Кучеренко, 1983; Юдин, Юдина, 2009; Henry et al., 2009; Sorokin et al., 2016).

После критического сокращения популяции в 1930–1940-х гг. тигр на Дальнем Востоке России оказался на грани исчезновения (Капланов, 1948; Бромлей, 1964; Кучеренко, 1983, 1985). Однако оценки состояния его популяции в 1940–1960-х гг. в данном регионе остаются неоднозначными. На начало 1940-х гг. указывалось о широком распространении тигра в бассейнах рек Хор, Бикин, по верхним притокам реки Большая Уссурка, где он оставался промысловым видом (Салмин, 1940). По данным Ракова (1965), в 1950–1960-е гг. тигр продолжал встречаться практически по всему историческому ареалу в зоне кедрово-широколиственных лесов. Сохранившиеся к концу 1940-х – началу 1950-х гг. группировки тигра в бассейне верхнего течения р. Сунгари и на Малом Хингане в Китае (Хисамутдинов, 2012) обеспечивали его выживание и регулярные заходы

в район Помпеевского хребта на левобережье Амура и на Приханкайскую низменность вплоть до начала 1970-х гг. Однако с уничтожением тигра в сопредельных районах Китая угасли и его приграничные очаги обитания на российской стороне.

Восстановление популяции тигра в России потребовало значительных усилий со стороны государства в течение длительного периода времени (Стратегия..., 2010). Важной мерой следует считать введение официального запрета на его отстрел в 1947 г. Однако отлов тигрят для зоопарков и цирков велся без ограничений вплоть до конца 1960-х гг. По различным оценкам, ежегодно из природы изымалось от 10 до 15 тигрят. В процессе их отлова часто гибли взрослые самки (Абрамов, 1958; Кучеренко, 1985, 2001; Костоглод, 1983). В 1960–1970-е гг. браконьерами было убито не менее 138 тигров, 42 особи отловлены по специальным разрешениям. В среднем ежегодно погибало или безвозвратно изымалось более 20% популяции (Абрамов, 1974). В неблагоприятные для копытных 1982–1984 гг. резко сократилась численность кабана (*Sus scrofa*), вследствие чего только по официальным данным в Приморском крае с ноября 1984 г. по апрель 1985 г. погибло 9 взрослых тигров и 8 тигрят (Николаев, 1985). Аналогичная ситуация сложилась и на юге Хабаровского края после падежа кабанов из-за эпизоотии классической чумы свиней, где за одну зиму 1983/1984 гг. только в Вяземском районе официально было отстреляно 8 тигров, проявлявших конфликтное поведение по отношению к человеку (А.Д. Степных, личное сообщение). В 1986 г. популяция кабана находилась в глубокой депрессии, а поголовье изюбря (*Cervus canadensis*), пятнистого оленя (*Cervus nippon*) и косули (*Capreolus pygargus*) оказалось ниже экологически оптимальной их численности. В сложившейся ситуации значительная часть тигров в популяции была вынуждена искать пропитание в населенных пунктах, что привело к отстрелу 32 особей (Гапонов, 2009).

Тем не менее с 1950-х до 1990-х гг. благодаря высоким репродуктивным способностям вида происходило медленное, но непрерывное восстановление его численности (Юдин, Юдина, 2009; Пикунов и др., 2014) (рис. 1). По результатам первого единовременного учета зимой 1995/1996 гг. на Дальнем Востоке России обитало 415–476 тигров при сплошном заселении ими пригодных местообитаний на Сихотэ-Алине (Матюшкин, 1996). Данные последующих единовременных учетов (2005, 2015, 2022 гг.) также показали рост численности, хотя результаты 15-летнего мониторинга популяции на 16 модельных участках противоречили этим выводам: в 1998–2012 гг. на большинстве из них регистрировались стагнация или сокращение численности (Швецов, 2012). На общем

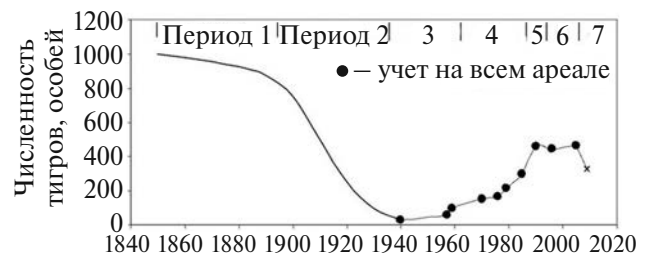


Рис. 1. Реконструкция динамики численности (особей) популяции амурского тигра с 1850 по 2009 г. (по: Стратегия ..., 2010).

неблагоприятном фоне в 2014–2017 гг. на некоторых участках ареала тигра наблюдался локальный рост численности: например, в Юго-Западном Приморье (Lukarevskiy et al., 2021; Matiukhina et al., 2016), на модельном участке “Хор” (Дунищенко, Ермолин, 2020; наши данные) и на хребте Хехцир (Ткаченко, 2014; Андронов и др., 2018) в Хабаровском крае.

Со второй половины XX в. и до настоящего времени качество местообитаний тигра в России продолжает неуклонно ухудшаться. Рубки “кормовых” деревьев — дуба монгольского (*Quercus mongolica*) и сосны корейской (*Pinus koraiensis*), строительство линейных объектов, разработка месторождений полезных ископаемых и пожары подрывали кормовую и защитную емкость местообитаний для кабана, изюбря, косули сибирской и вследствие этого — для самого тигра на большей части его ареала (Юдин, Юдина, 2009; Лукаревский и др., 2021). Площадь кедрово-широколиственных лесов на Дальнем Востоке России в результате массированных рубок и пожаров за последние столетия сократилась с 6,8 до 2 млн га (Корякин, 2007). В Приморском крае площадь лесов с доминированием сосны корейской с 1920 по 1990 г. уменьшилась на две трети (Гапонов, 2005). На начало XXI в. только около 6% территории Сихотэ-Алиня занимали леса с низкой степенью нарушенности (Корякин, 2007). Кризис лесной отрасли с сокращением штата лесной охраны и упразднением многих ограничений при осуществлении лесозаготовок привели к катастрофическим последствиям для экосистем кедрово-широколиственных лесов.

Устоявшаяся в СССР система охраны природы и использования охотничьих ресурсов, на фоне которой практически полностью была восстановлена популяция тигра, к настоящему времени оказалась полностью разрушенной. Современная стратегия использования ресурсов охотничьих животных также приобрела истощительный характер. В постсоветский период в результате неадекватных

социально-экономических реформ охотничье хозяйство оказалось в кризисном состоянии. Вместо крупных государственных предприятий (промысловых хозяйств) было образовано большое число мелких хозяйств разных форм собственности со слабой материально-технической базой, отсутствием квалифицированных специалистов. Егеря и охотоведы были лишены права проводить осмотр транспортных средств, задерживать нарушителей правил охоты и составлять на них протоколы, а фактически вести эффективную борьбу с браконьерством. Не в лучшем состоянии оказалась также система государственного контроля и управления в сфере охотничьего хозяйства. Кризис был усугублен принятием Федерального закона “Об охоте...” в 2009 г. (Сухомиров, 2008, 2017).

Большинство новых владельцев охотничьих угодий заинтересовано лишь в получении быстрой прибыли, извлекаемой из продажи путевок на добычу копытных. По этой причине они из года в год сообщают о росте численности копытных (Государственный доклад, 2022, стр. 161), что на практике не соответствует действительности, но позволяет получить высокие лимиты на отстрел. Большинство зоологов, на протяжении длительного времени выполнявших исследования на юге Дальнего Востока России, выступают с критикой и недоверием к современным учетным данным по копытным (Данилкин, 2023), считая их завышенными (Зайцев, 2006; Юдин, Юдина, 2009; Экономов и др., 2022; Юдин, 2022).

До последнего времени популяция амурского тигра относительно благополучно существовала благодаря высокой плодовитости и экологической пластичности кабана. Однако в июле 2019 г. в российской части ареала тигра зарегистрирована вспышка африканской чумы свиней (АЧС), высококонтагиозного вирусного заболевания, которое начало распространяться из западных районов Приморского края и уже в июне 2020 г. достигло южных районов Хабаровского края (Zakharova et al., 2021; Захарова и др., 2022). Очаг заболевания занял практически весь ареал тигра в России, в результате чего лишь местами сохранились небольшие группы и одиночные особи кабана. Драматические снижения численности данного вида в результате классической чумы свиней происходили в ареале амурского тигра и раньше (Мальцева, 2004; Терехова и др., 2016), но они не вызывали столь серьезных как в настоящее время последствий для редкого хищника. По нашему мнению, это связано с продолжающейся деградацией местообитаний и низкой плотностью населения изюбря и косули. Эпизоотия кабана стала переломным моментом, который вскрыл все накопившиеся за последние десятилетия экологические проблемы,

связанные с системой истощительного природопользования на юге Дальнего Востока. Последовавшие события в популяции тигра, высшего хищника и индикатора состояния экосистем кедрово-широколиственных лесов, во многом оказались ожидаемыми (Гапонов, 2009; Юдин, Юдина, 2009).

Следует отметить, что на большей части ареала амурского тигра, кроме юга Приморья и восточных склонов Сихотэ-Алиня (к югу от Сихотэ-Алинского заповедника), кабан и изюбрь являются его основными объектами добычи (Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, 1990; Ткаченко, 1996, 2012; Miquelle et al., 1996, 2010; Петруненко, 2021, наши данные). В зависимости от плотности популяции этих видов меняются и размеры индивидуальных участков обитания тигра (Hojnowski et al., 2012; Гудрич и др., 2005, 2010; Miquelle et al., 2010). Середкин с соавторами (2012) и, позже, Петруненко (2021) показали, что в зимний глубокоснежный период, даже при высокой численности изюбря и пятнистого оленя, кабан является важным объектом питания тигра. При этом у кабана выработались определенные поведенческие механизмы “защиты” от хищничества тигра (Зайцев и др., 2013).

Основная цель наших исследований – оценить состояние ключевой популяционной группировки тигра, обитающей в Хабаровском крае вне особо охраняемых природных территориях (ООПТ) федерального значения, в период резкого ухудшения трофических условий в результате африканской чумы свиней (АЧС) и продолжающейся деградации местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Участок исследований. В Хабаровском крае основные местообитания тигра сосредоточены на западном макросклоне Сихотэ-Алиня в бассейнах рек Ануй (нижнее и среднее течение), Пихца, Дурмин, Обор, Немта, Мухен, Кия, Подхоренок, Бира, бассейне среднего течения реки Хор с его притоками (рис. 2). В бассейне р. Гур, на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, а также на левобережье Амура тигр значительно более редок. Фактически изолированной от основной части ареала территорией, которую населяет тигр в Хабаровском крае, является хребет Хехцир (Ткаченко, 1996). Но этот отделенный от Сихотэ-Алиня открытыми равнинными пространствами и дорогами участок, который в последние годы населяют два-три взрослых тигра (Андронов и др., 2018), не может играть существенную роль в поддержании стабильности группировки тигра в Хабаровском крае. Определяющее значение для сохранения этого вида в исследуемом регионе имеет область, расположенная в предгорьях западного макросклона Центрального



Рис. 2. Схема маршрутов и районы основных исследований в 2018–2023 гг.: 1 – Хорский участок, 2 – Вяземский участок.

Сихотэ-Алиня (к юго-востоку от Среднеамурской низменности), где сосредоточена единая жизне-способная группировка тигра вне ООПТ федерального значения (рис. 2).

В период с 2018 по 2023 г. нами проведены полевые исследования на двух модельных площадках, расположенных в зоне типичных местообитаний вида: кедрово-широколиственных лесах среднегорья, пройденных выборочными рубками разной интенсивности (рис. 2). Первая площадка (около 1300 км²) расположена в бассейнах верхнего течения рек Дурмин, Обор, Малая Сидима, Кия и среднем течении реки Хор с ее правыми притоками (между селами Гвасюги и Кутузовка) (Хорский участок). Вторая площадка (2400 км²) включает бассейны рек Первая Седьмая, Вторая Седьмая, Третья Седьмая, Аван, Подхоренок и Бира в границах заказника регионального значения “Бирский” (Вяземский участок).

Результаты троплений. Исследования 2018–2019 гг. касались, преимущественно, пространственного распределения, характера переходов и маркировочной активности тигра. Систематические наблюдения, в том числе учеты численности на модельном участке “Хор” в рамках проведения государственных выборочных учетов тигра и сбора их биологических образцов для ДНК-анализа, осуществлялись нами и ранее, начиная с февраля 2010 г. (Швецов, 2012). Полученные данные

впоследствии были использованы в качестве сравнительных и корректирующих показателей при оценках численности.

В ноябре–декабре 2020 г. (Хорский участок) и в феврале–марте 2021 г. (Вяземский участок) в течение 40 дней (конец ноября – начало декабря 2020 г. и февраль – начало марта 2021 г.) выполнен 51 автомобильный и пеший маршрут, общей протяженностью 510 км. В течение следующей зимы с 15 ноября 2021 г. по 15 марта 2022 г. выполнено 4500 км рекогносцировочных автомаршрутов, более 1100 км снегоходных маршрутов и около 100 км пеших (преимущественно на Вяземском участке), включая одноразовые рекогносцировочные маршруты на сопредельных территориях за пределами исследуемых участков. На 771 км маршрутов регистрировались все следы жизнедеятельности тигров, независимо от их возраста и сохранности, а также суточные следы потенциальных жертв. Известные даты последних снегопадов и порош позволяли оценивать свежесть следов.

Для оценки численности изучаемых группировок и обеспечения методической преемственности мы придерживались традиционной в исследованиях амурского тигра методики зимних учетов (Абрамов, 1961; Юдаков, Николаев, 1987; Пикун и др., 2014). Мы принимали во внимание, что практически все взрослые однополые особи имеют стандартные размеры отпечатков лап (Юдин, 2005, 2006;

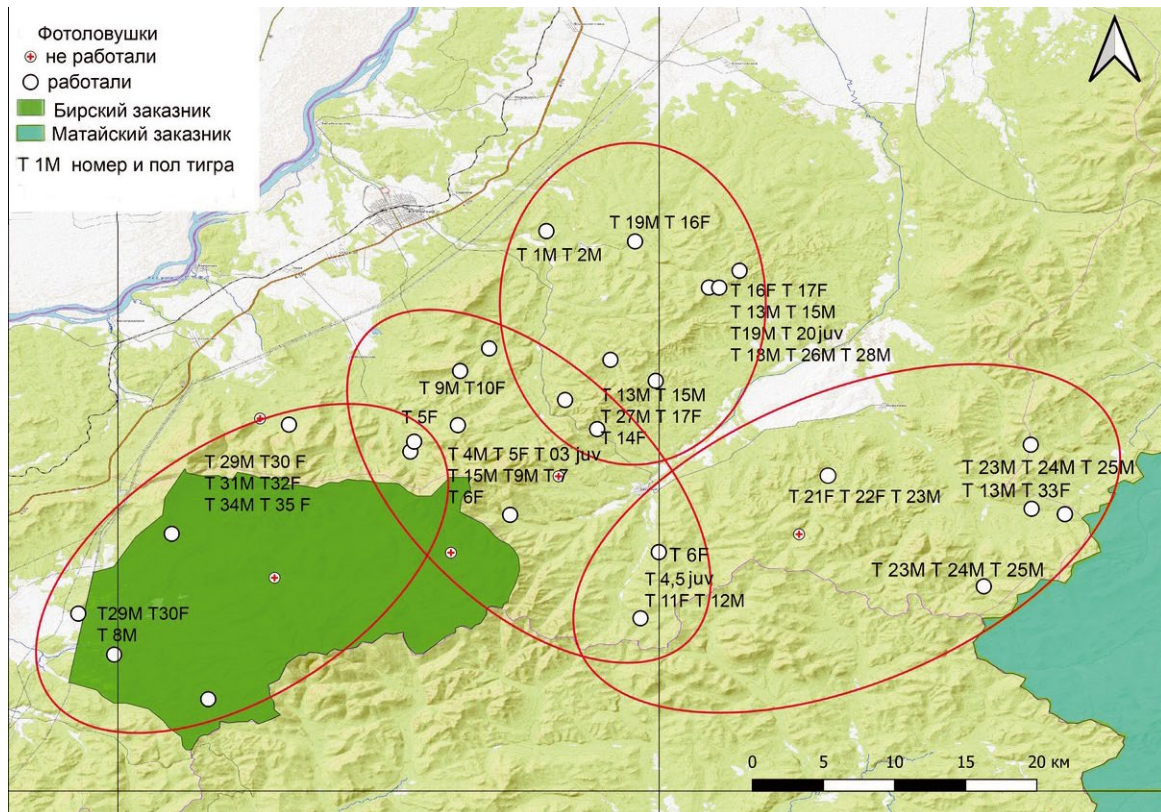


Рис. 3. Схема размещения фотоловушек и пространственное распределение репродуктивных групп тигра на Вяземском участке. Эллипсами обозначены гипотетические границы репродуктивных ядер. Указаны номер и пол (F – самка, M – самец) тигров, зарегистрированных фотоловушками.

Юдин, Юдина, 2009). Животных с шириной большой подушки передней лапы (пальмарной мозоли) 8–8.5 см, передвигающихся в одиночку, относили к категории молодых самок; с шириной подушки 8.6–9.5 см – к категории взрослых самок; с шириной подушки 9.6–10 см – к категории молодых самцов. Все свежие следы с шириной подушки более 10.1 см относили к категории взрослых самцов. Для каждой цепочки следов мы выполняли несколько замеров.

Маршруты закладывали с учетом известных критериев выбора пути тигром – вдоль долин, по террасам и низким гребням горных отрогов (Матюшкин, 1977). В настоящее время практически повсеместно в таких местах проложены лесовозные дороги, которыми активно пользуются тигры.

Следы жизнедеятельности тигра регистрировали на обоих участках с географической привязкой при помощи программы для смартфона с навигатором Locus Map Pro 3.56.5. Каждый след описывали подробно с учетом размеров, половозрастной категории, давности, направления перемещения, особенностей поведения животного и других признаков (Lukarevskiy et al., 2021). Для визуализации собранных данных использовали программу

QGIS3.30. Для сравнения данных использовали методы ранговой корреляции Спирмена и линейной корреляции Пирсона, непараметрический тест Манна-Уитни (с учетом поправки Боннферони), приведены данные о стандартном отклонении (sd) и коэффициенте вариации (cv). Для расчета и подготовки графиков использовали программы Excell 2016 и R4.4.1 (R Core Team, 2024).

Важный фактор, влияющий на благополучие тигра, – это состояние популяций его основных видов-жертв. Для оценки их относительного обилия мы регистрировали на трансектах все свежие (суточные) следы диких копытных. Для поиска различий выполнены попарные сравнения совокупностей встреч следов копытных и тигра по высоте местности с помощью теста Манна-Уитни с поправкой Боннферони для множественных сравнений.

Регистрация фотоловушками. С целью оценки численности и структуры группировки, сосредоточенной в пределах Вяземского участка, нами зимой 2021/2022 гг. была заложена сеть из 30 фоторегистраторов “Browning reapon force”, оснащенных сенсором движения и инфракрасной вспышкой для съемки в ночное время. Камеры были установлены на площади около 2400 км² таким образом, чтобы

в каждом квадрате размером 10×10 км находился один регистратор (Сутырина и др., 2013) (рис. 3). Фотоловушки устанавливали в местах наиболее вероятных проходов животных — на лесовозных дорогах, просеках, гребнях низких водоразделов и у маркировочных деревьев. Индивидуальная идентификация тигров проводилась по уникальному для каждой особи рисунку расположения и формы полос и пятен на теле (Schaller, 1967; Karanth, Nichols, 1998). Пол и возраст сфотографированных тигров определялись по видимым первичным половым признакам, форме и относительным размерам тела. Характер пребывания (территориальный статус) особи на исследуемой территории определялся по частоте ее регистраций. Тигров, отмеченных редкими снимками, относили к нетерриториальным (проходящим).

Также, чтобы проанализировать косвенное влияние эпизоотии АЧС, мы оценивали физическое состояние тигров по их внешним признакам. Были выделены следующие категории:

1. *Зверь в хорошей физической форме.* Шерсть ровная, лоснящаяся. Линия спины в районе плечевых и тазобедренных суставов ровная и плавная. Бока округлые. Живот сильно или немного обвисший (имеется жировая складка).

2. *Зверь худой.* Шерсть ровная, но не лоснящаяся. Линия спины в районе плечевых и тазобедренных суставов имеет заметные перепады. Полностью отсутствуют округлости. Бока впалые, живот подтянут. Иногда заметны выпирающие маклаки. Шерсть на внутренней стороне ног имеет потертости.

3. *Зверь истощен.* Шерсть всклокоченная, часто грязная. Линия спины в районе плечевых и тазобедренных суставов имеет резкие перепады. Бока впалые. Хорошо заметны выпирающие маклаки, характерна угловатость. Шерсть на внутренней стороне ног сильно стерта.

Примерный возраст тигрят определяли по следующим признакам: размеры, пропорции тела, окраска, ширина подушки передней лапы. Известно, что после рождения выводок до трех месяцев находится в логове (Юдин, Юдина, 2009). До года тигрята быстро растут и развиваются и имеют характерные внешние признаки, позволяющие оценить их возраст (Юдин, Юдина, 2009). Для анализа использовали фотографии и видеосъемки тигрят, официальные данные из ветеринарных протоколов вскрытия, а также данные, полученные с помощью автоматических камер и результаты измерений следов на снегу.

Анализ конфликтных ситуаций и случаев гибели. Важным косвенным признаком степени благополучия изучаемых группировок является смертность тигров и их конфликтное взаимодействие

с человеком. Для анализа конфликтных ситуаций, фактов гибели и отлова тигров нами была использована информация с официального сайта Управления охотничьего хозяйства Правительства Хабаровского края (<https://ohota.khabkrai.ru/>), а также собственные данные. К конфликтным ситуациям мы относили выходы тигров в населенные пункты, нападения на человека, собак и сельскохозяйственных животных. Всего проанализировано 609 сообщений о конфликтных ситуациях с тигром, произошедших на юге Хабаровского края в районе наших исследований. Нами составлена база данных за 2010–2023 гг., включающая как конфликтные ситуации, так и все известные факты гибели тигров с указанием пола, оценочного возраста и причин гибели.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Следовые учеты. В феврале 2010 г. на Хорском участке было зарегистрировано шесть тигров: три взрослые самки и три взрослых самца. В зимний период 2010/2011 гг. здесь же отмечено 10 особей, в том числе шесть взрослых тигров (три самки и три самца) и два выводка по два тигренка в каждом. Через год, зимой 2011/2012 гг., нами отмечено здесь восемь тигров: четыре взрослых самца, две взрослые самки и две молодые самостоятельные особи.

Зимой 2020/2021 гг. на Хорском участке зарегистрировано 50 следов тигра, 136 поскребов и 53 точки маркировки деревьев и кустарников, которые идентифицированы как принадлежащие девяти тиграм, в том числе двум взрослым самкам, одна из которых имела двух тигрят-сеголеток, четверем взрослым самцам и одному молодому самцу.

Таким образом, репродуктивное ядро группировки тигра на Хорском участке в годы проведения следовых наблюдений включало до трех взрослых самок и трех-четырёх взрослых самцов.

В бассейне р. Подхоренок в 2020/2021 гг. на части обследуемого в его пределах участка, размерами 810 км^2 (реки Пихта, Щекотинка, 4-й Подхоренок, ключ Светлый, верхние течения рек Первая Седьмая и Вторая Седьмая), зарегистрировано 78 следов, принадлежащих семи-восьми тиграм, в том числе трем-четырем взрослым самцам и четырем самкам. Обитающие на данном участке тигры имели тесные внутрипопуляционные связи с группировками, локализованными в бассейнах рек Матай (левый приток р. Хор) и Алчан (правый приток р. Бикин), что подтверждалось активным перемещением некоторых особей в бассейны указанных рек и обратно.

Результаты фотоучета. На Вяземском участке за период с декабря 2021 г. по май 2022 г. отработано 2678 фотоловушко/суток, получено

Таблица 1. Половозрастная структура репродуктивных группировок тигра на Вяземском участке по данным фотоловушек

Репродуктивное ядро	Половозрастная группа	Индекс на карте (рис. 3)	Количество
Северное	Самец взрослый	T1M, T2M, T19M, T15M, T26M,	5 (2 резидентные особи)
	Самка взрослая	T16F, T17F,	2
	Самка молодая (предположительно старше 20–25 месяцев)	T14F	1
	Самец молодой	T13M, T28M, T27M,	3
	Детеныш	T20juv	1
Центральное	Самец взрослый	T4M, T9M, T15M	3 (2 резидентные особи)
	Самка взрослая	T5F, T6F, T10F	3 (2 резидентные особи)
	Молодая особь, пол не определен	T7, T0	2
	Котенок-сеголеток	T3juv (M)	1
Юго-восточное	Самец взрослый	T23M, T24M, T25M, T13M	4 (3 резидентные особи)
	Самка взрослая	T33F, T6F, T11F	3
	Самец молодой	T12M,	1
	Самка молодая (предположительно старше 20–25 месяцев)	T 21F, T22F	2
	Котята до года	T4,5juv (один выводок)	2
Юго-западное	Самец взрослый	T8M, T29M, T31M, T34M,	4
	Самка взрослая	T30F, T35F	2
	Самка молодая (предположительно старше 20–25 месяцев)	T32F	1

211 фоторегистраций тигра, которые принадлежат 35 особям: 12 взрослым самцам, четырем молодым самцам в возрасте около двух лет, трем особям неопределенного пола, девяти взрослым самкам, трем молодым самкам в возрасте около двух лет, двум детенышам в возрасте около семи–деяти месяцев, двум детенышам в возрасте четырех–пяти месяцев (рис. 3, табл. 1). На основе этих данных и наблюдений по следам мы условно выделили четыре репродуктивных ядра, каждое из которых включало не менее одной-двух размножающихся самок и одного-двух взрослых самцов. Кроме них здесь же присутствовали тигрята текущего и предыдущего выводков, а также временно заходящие молодые кочующие самцы (рис. 3).

Физическое состояние тигров мы оценили по внешним признакам, проанализировав данные, полученные на Вяземском участке с помощью фотоловушек. Истощенные особи отмечались с ноября по май (21.4% встреч), в том числе 18.9% отнесены ко второй категории и 2.5% — к третьей. 76% всех регистраций животных, физическое состояние которых можно было оценить как плохое (категории 2 и 3), сделаны с января по март с максимумом в январе (41.1% от всех регистраций).

Значимые различия обнаружены и среди половозрастных групп ($\chi^2 = 11.6$, $df = 3$, $p = 0.009$). Доля взрослых самок в плохом внешнем физическом состоянии составила 8.5%, взрослых самцов — 19.3%, молодых самостоятельных особей — 35.7%, тигрят до года — 61.5%. К третьей категории крайне истощенных были отнесены только три взрослых самца и один молодой тигр.

В западном репродуктивном ядре (рис. 3) из восьми тигров трех мы отнесли ко второй категории, в том числе двух молодых самцов и взрослую самку. Остальные звери были в хорошем состоянии. В центральном репродуктивном ядре в начале зимы все тигры были в хорошем физическом состоянии, однако к весне состояние взрослой самки с тигренком ухудшилось (вторая категория), но к середине лета они вновь пришли в норму. В восточном репродуктивном ядре к концу зимы две взрослые самки и два взрослых самца сильно похудели (вторая категория), а два молодых самца были истощены (третья категория). Остальные тигры, зарегистрированные в данном ядре, были в хорошем состоянии. В северном репродуктивном ядре в феврале два молодых тигра относились к третьей категории, четыре особи — ко второй,

и лишь одна самка и взрослый самец были в хорошем состоянии.

Учеты следов копытных. Свежие (суточной давности) следы жизнедеятельности копытных учтены на 771 км маршрутов. Встречаемость следов на 10 км маршрута составила для изюбря — 5.1 ($sd = 4.12$, $cv = 154.64$), косули — 3.7 ($sd = 3.25$, $cv = 129.32$), кабана — 1.1 ($sd = 1.1$, $cv = 184.62$). Отмечены следы одиночных кабанов, редко небольших групп из двух–трех особей и однократно встречена группа из 5–7 особей. С декабря 2021 г. по май 2022 г. на 30 фоторегистраторах (Вяземский участок) были зарегистрированы только две группы кабанов из трех и пяти особей.

По нашим данным, после вспышки АЧС в Хабаровском крае в 2020–2022 гг. соотношение следов копытных на исследуемых площадках составило 1.0: 3.4: 4.7 (кабан: косуля: изюбрь). Статистической связи между обнаруженными следами копытных и тигра на маршрутах не выявлено ($\chi^2 = 0.019$, $df = 2$, $p = 0.991$). Распределение следов кабана и изюбря в зимний период по высоте над уровнем моря сходно с таковым для тигра. Косуля занимает в большей степени нижние части склонов и прирусловые долины, где снежный покров ниже, чем на гребнях хребтов (рис. 4). Достоверные различия критерия Манна–Уитни обнаружены между распределением по высоте над уровнем моря косули и остальных видов (табл. 2).

Конфликты, гибель, изъятие. В 2022 г. и особенно в 2023 г. на юге Хабаровского края резко возросло число конфликтов между тигром и местным населением. Только за 2023 г. тигры совершили более 430 заходов в 88 населенных пунктов на юге

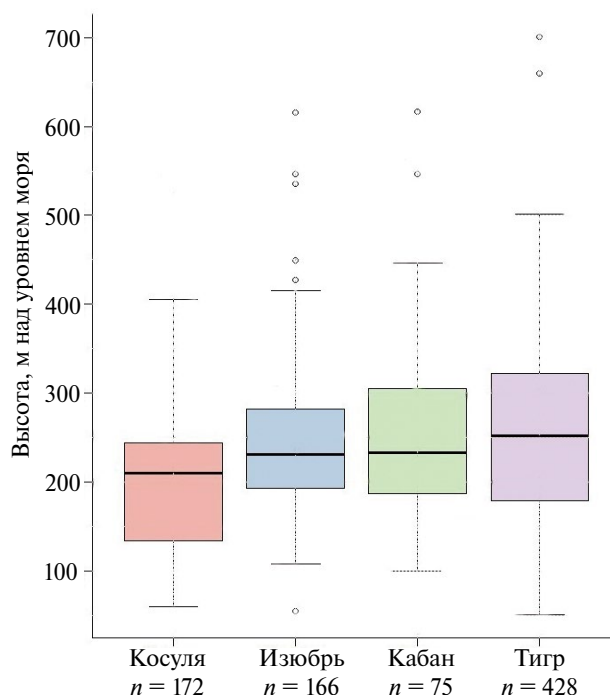


Рис. 4. Распределение следов косули, изюбря, кабана и тигра по высоте местности в зимний период. Указаны интерквартильные диапазоны (верхняя и нижняя границы прямоугольника), максимальные и минимальные значения, выбросы. Жирной линией в каждом прямоугольнике представлены медианные значения.

Таблица 2. Результаты теста Манна–Уитни (U) для сравнения высоты местности, на которой встречены следы тигра и копытных

Вид 1	Вид 2	U статистика	P-значение	Скорректированное P-значение (поправка Бонферрони)	Разность медиан	Доверительный интервал (95%)
Косуля	Изюбрь	12974.5	2.548523e-09***	1.529114e-08***	–31.5	[–64.00005, –32.00009]
Косуля	Кабан	5254.0	3.949846e-03**	2.369908e-02**	–1.5	[–68.00004, –12.00003]
Косуля	Тигр	25208.5	6.803266e-10***	4.081960e-09***	–39.5	[–68.00000, –34.00007]
Изюбрь	Кабан	9902.0	2.585316e-01	1.000000e+00	30.0	[–10.99993, 32.99999]
Изюбрь	Тигр	49567.5	8.889878e-01	1.000000e+00	–8.0	[–16.00002, 13.99998]
Кабан	Тигр	16206.0	4.773155e-01	1.000000e+00	–38.0	[–33.00006, 16.00001]

Примечания. ***Значимые различия при уровне значимости $P < 0.001$; **Значимые различия при уровне значимости $P < 0.05$.

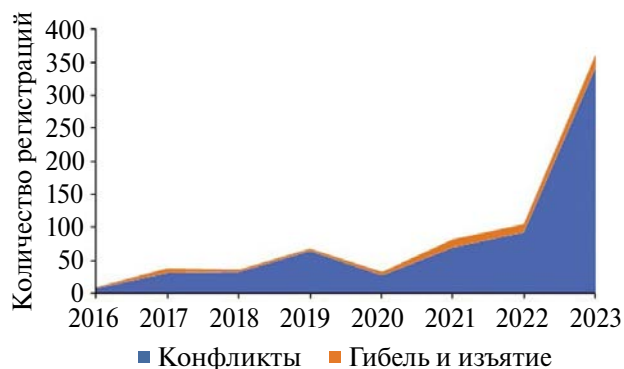


Рис. 5. Динамика конфликтных ситуаций, гибели и изъятия тигров в районе исследований (первые регистрации гибели кабана от АЧС в регионе отмечены в 2020 г.).

Хабаровского края, в ходе которых ими было убито 243 собаки, шесть лошадей, три коровы, одна свинья, одна коза и три гуся (рис. 5). Ряд населенных пунктов интенсивно посещался голодными тиграми на протяжении всего холодного периода года (рис. 6). Наиболее заметный рост числа конфликтов произошел в малых населенных пунктах, расположенных в долине р. Амур (Нанайский и Хабаровский муниципальные районы), где ранее заходы тигров были единичны. За 2016–2020 гг. на этот район приходилось 17.3% (17 случаев) от всех

конфликтных ситуаций с тигром в крае. А только за зиму 2022/2023 гг. (декабрь–март) здесь было зарегистрировано 32.3% (198 случаев) конфликтов. Значительный рост числа конфликтов наблюдался не только зимой, но и в летние месяцы с 2022 г. (8) по 2023 г. (69).

Вблизи границ национального парка «Ануйский» (Нанайский муниципальный район) только в течение зимы 2022/2023 гг. (ноябрь–март) тигры посетили не менее 16 населенных пунктов (54 захода), убив при этом не менее 49 собак и одну лошадь. За этот же период сосредоточенная в районе данной ООПТ группировка тигра лишилась не менее шести особей в результате гибели от истощения, отлова службой охотнадзора и отстрела браконьерами. С 2020 по 2023 г. на участке федеральной трассы Хабаровск – Комсомольск-на-Амуре, проходящей вблизи западной границы национального парка, произошло четыре дорожно-транспортных происшествия с участием тигров, во время которых погибли три взрослые особи (две самки и самец).

На модельных участках также отмечены многочисленные случаи гибели истощенных тигров. Например, 16 декабря 2021 г. в поселке Шумный Вяземского района (Вяземский участок) под крыльцом дома были обнаружены трупы двух тигрят возрастом четыре–пять месяцев, погибших от истощения. 26 февраля 2022 г. здесь же была отловлена взрослая истощенная тигрица, возможно, их мать. В этот же день в 30 км к северо-востоку

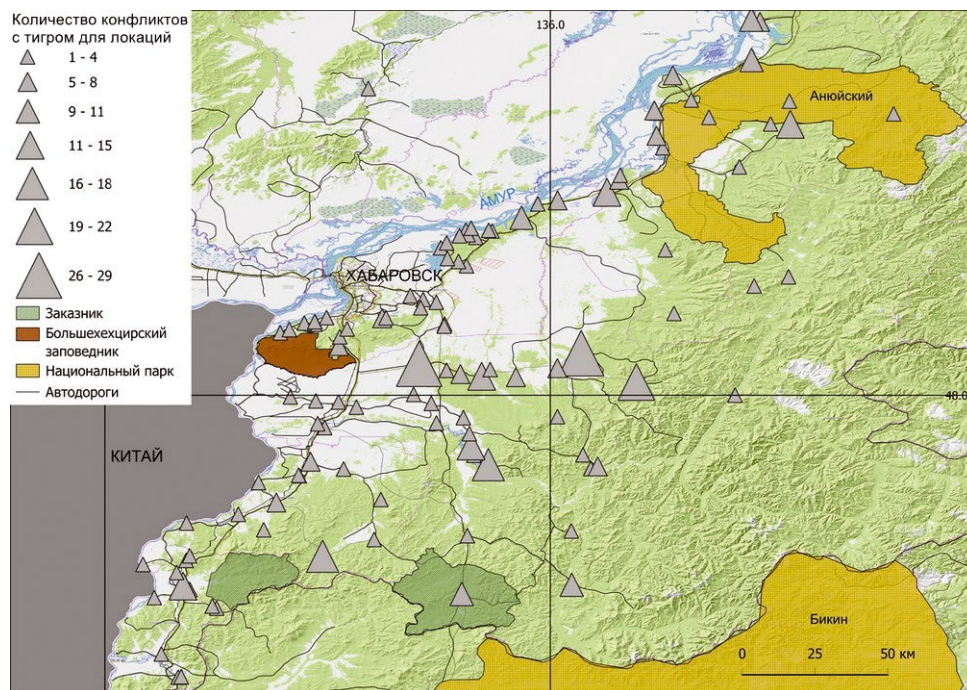


Рис. 6. Распределение конфликтных ситуаций тигр–человек в районе исследований в 2021–2023 гг.

в долине р. Подхоренок на обочине лесовозной дороги был найден мертвый истощенный тигренок с обмороженными конечностями из другого выводка. Детеныша принесла в зубах и оставила на дороге тигрица. Другие два тигренка в возрасте около четырех месяцев, зарегистрированные в начале января в долине реки Левый Подхоренок, впоследствии исчезли. Учитывая физическое состояние взрослых тигров, зарегистрированных фотоловушками, можно предположить, что детеныши погибли. Два других тигренка из выводка, родившегося в октябре-ноябре 2021 г. в бассейне реки Подхоренок, смогли пережить первую зиму, но следующая оказалась для них, по-видимому, фатальной. В конце ноября, после первого снегопада, семья тигров дважды посещала охотничьи избышки в бассейне верхнего течения р. Левый Подхоренок. Животные проникали на веранды и в подполы строений, разрывали мешки и коробки в поисках пищи. В декабре их следы на исследуемой территории исчезли.

В течение всей зимы (с декабря 2021 г. по март 2022 г.) в поселках Медвежий и Шумный несколько обитавших поблизости тигров регулярно убивали собак. Например, в пос. Шумный в течение 2,5 месяцев тигры убили не менее 16 собак. Несколько реже тигры посещали другие населенные пункты в пределах данного участка исследований (рис. 6).

Также случаи гибели, истощения и конфликтного поведения тигров наблюдались на Хорском участке. В бассейне р. Хор (ключ Верхние Толчи) 8 февраля 2023 г. на лесовозной дороге был обнаружен труп полугодовалого тигренка-самки с признаками крайнего истощения. В декабре в данном месте регистрировался выводок из четырех тигрят идентичного возраста, впоследствии исчезнувший.

Девятого марта 2023 г. в бассейне р. Малая Сидима водитель лесовоза подобрал на дороге истощенного тигренка (возраст около шести месяцев), который погиб во время транспортировки в реабилитационный центр.

В первой декаде марта 2023 г. из бассейна р. Малая Сидима в бассейн р. Дурмин переместился взрослый истощенный самец, имевший травмы неустановленного происхождения (зверь перемещался боком, выгнув дугой спину и сильно припадая на переднюю и заднюю ноги). В ночное время тигр трижды посетил стоянку лесозаготовителей. Здесь хищник убил и съел кошку, ходил среди жилых строений, поднимался на крыльцо дома, утащил сверток с замороженной рыбой возле вагона-бытовки, где ночевали люди.

Второго марта 2023 г. из бассейна р. Обор в бассейн р. Дурмин (9 км от предыдущего места) переместился другой тигр-самец (оба зверя зарегистрированы фотоловушками), также находящийся

в состоянии крайнего истощения. Ночью хищник пришел на территорию охотничьей базы, где безуспешно пытался достать из вольера собаку. Тигр зубами и когтями повредил конструкцию вольера из досок и металлической сетки, после чего оставил попытку и утащил к дороге обнаруженный здесь же бак с замороженными внутренностями изюбря. Затем зверь по лесовозной дороге вернулся в бассейн р. Обор.

Всего проанализировано 484 сообщения о конфликтных ситуациях в 2021–2023 гг. в Хабаровском крае. Зимой 2021/2022 гг. здесь зарегистрирована гибель не менее шести выводков тигра, зимой 2022/2023 гг. — гибель четырех выводков, в то время как в сезон 2018/2019 гг. гибель тигрят в Хабаровском крае не регистрировалась.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши экспедиционные исследования 2018–2023 гг. охватили около половины площади лучших местообитаний тигра в Хабаровском крае вне ООПТ федерального значения, что позволяет относительно корректно экстраполировать полученные данные на весь юг Хабаровского края и сопредельные районы.

Распределение тигров на исследуемой территории неравномерно и приурочено к наиболее удаленным от населенных пунктов участкам бассейнов верхних течений рек с относительно сохранившимися массивами смешанных лесов, где хищники образуют небольшие **репродуктивные ядра** (рис. 3). Каждое из них включает не менее одной–трех взрослых самок репродуктивного возраста и одного–трех взрослых самцов. Здесь же могут присутствовать тигрята-сеголетки, молодые самостоятельные особи из распавшихся выводков, а также кочующие нетерриториальные звери, преимущественно самцы. Согласно нашим данным, численность животных репродуктивного возраста в популяционной группировке тигров на Вяземском участке составляет не более 18–20 особей, т.е. фактически чуть более ее половины. Именно эта часть группировки формирует пространственно-этологическую структуру популяции и определяет ее репродуктивные свойства (Лукаревский и др., 2021). Молодые тигры до возраста 20–35 месяцев обитают на территории родителей и часто регистрируются фотоловушками совместно или последовательно с интервалом один–два дня.

На Хорском участке в годы проведения нами следовых учетов (2010–2012 гг., 2020/2021 гг.) численность взрослых особей оставалась относительно стабильной: две-три самки и три-четыре самца. Число находящихся при самках тигрят изменялось от 0 до четырех, а общая численность

группировки — от шести до 10 особей. Наибольшего размера данная группировка, по-видимому, достигла в середине исследуемого периода (см. также: Баталов, 2018; Дунищенко, Ермолин, 2020). Так, в 2016 г. на Хорском участке с помощью фотоловушек было зарегистрировано одновременное присутствие 20 особей: трех самок с детенышами-сеголетками (девять тигрят), одной самки с детенышами-второгодками (три тигренка) и четырех взрослых самцов. При этом две самки с выводками обитали в бассейне верхнего течения р. Дурмин (наши неопубл. данные). Высокие репродуктивные свойства данной группировки создали потенциал для заселения молодыми особями сопредельных территорий. Примечательно, что в этот же период начали регистрироваться активные заходы тигров на островной хребет Хехцир (Ткаченко, 2014), где впоследствии был сформирован новый репродуктивный очаг (Андронов и др., 2018), — ближайшие к нему местообитания хищника сосредоточены на Хорском участке.

Рост численности тигра на локальных участках, по нашему мнению, был обусловлен благоприятными условиями для формирования группировок с ненарушенной пространственно-этологической структурой, которым присущи максимальные репродуктивные свойства (Лукаревский и др., 2021). Положительная динамика численности тигра в подобных местах, а также результаты эксперимента по восстановлению исчезнувшего очага обитания вида на левобережье Амура (Еврейская автономная область) (Лощилов, 2018; Рожнов и др., 2021) стали благодатной основой для утверждений о значительном росте популяции тигра и дальнейших позитивных перспективах (Мурзин, 2018; Дунищенко, Арамилев, 2019; Арамилев, 2021). На фоне декларируемых успехов в сохранении тигра высказывались предложения о целесообразности его интродукции в Горный Алтай и Южное Прибайкалье (Медведев, 2018; Дунищенко, Арамилев, 2019), ведутся подготовительные работы по заселению амурским тигром Южного Прибалхашья (Казахстан), где обитал ныне исчезнувший туранский подвид *P. t. virgata* (Королева, 2021). На наш взгляд, подобные предложения и программы не имеют природоохранной перспективы и лишь отвлекают от реальных проблем популяции амурского тигра, жизнеспособность которой зависит сегодня исключительно от очага обитания на Сихотэ-Алине, где продолжает динамично развиваться целый комплекс угроз, препятствующих сохранению тигра в России в долгосрочной перспективе. И именно на это должны быть направлены основное внимание и усилия государства.

Одной из главных проблем для сохранения тигра на Дальнем Востоке России была и остается

интенсивная трансформация его местообитаний (Гапонов, 2005, 2006, 2009; Даренский, Дунищенко, 2006; Юдин, Юдина, 2009; Дунищенко, 2010; Журавлев, 2010; Баталов, 2018). Зона кедрово-широколиственных лесов с середины XX столетия является ареной масштабных лесозаготовок, где вырубается около половины древесины от всего объема заготовок в Дальневосточном регионе (Алексеев, 2018). В первую очередь изымаются наиболее ценные для трофических и защитных свойств экосистемы виды — дуб монгольский, сосна корейская, липа амурская (*Tilia amurensis*), ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica*) и др. В Хабаровском крае многолетними рубками охвачена вся территория наших исследований, включая наиболее значимые для сохранения популяции тигра заказники регионального статуса — “Бирский” и “Матайский”, природоохранный режим которых прямо запрещает разрушение среды обитания редких видов (Антонов, Олейников, 2007). На Хорском участке, помимо повсеместных лесозаготовок (Баталов, 2018), высока угроза разработки рудного золотосеребряного месторождения, расположенного в самом центре обитания репродуктивного ядра тигра — на стыке водоразделов бассейнов рек Дурмин, Обор, Кия и Хор (Колчин и др., 2012).

Успешные эксперименты по реинтродукции тигра на территорию Еврейской автономной области в 2010-х гг. позволили сформировать здесь два репродуктивных очага (Лощилов, 2018; Рожнов и др., 2021), наиболее значимый из которых располагался на отрогах Помпеевского хребта, где сохранился обширный массив малонарушенных кедрово-широколиственных лесов. Это был последний уцелевший участок в данном регионе, где могла существовать полноценная и относительно многочисленная группировка тигра, включающая до 15–20 особей. Для этих целей здесь планировалось организовать ООПТ федерального значения (Горобейко и др., 2018; Лощилов, 2018). Однако никаких реальных мер для сохранения местообитаний воссозданного очага тигра предпринято так и не было: основные массивы коренных лесов на Помпеевском хребте были отданы в аренду под заготовку древесины, освоение крупных месторождений брусита, графита, марганца и драгоценных металлов.

Именно деградация местообитаний может стать основной угрозой сохранению популяции тигра в России в долгосрочной перспективе, когда последствия этого процесса, имеющего многолетний накопительный эффект, примут необратимый характер с последующим быстрым и катастрофическим снижением численности тигра (Журавлев, 2010).

Создававшаяся иллюзия благополучия популяции тигра была разрушена с началом эпизоотии АЧС (Zakharova et al., 2021), ставшей триггером

катастрофических изменений. На большей части ареала тигра в России наиболее предпочитаемой добычей хищника является кабан (Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, Юдина, 2009; Ткаченко, 1996, 2012; Kerley et al., 2015, и др.). Смертность зараженных АЧС домашних свиней (*S. domesticus*) и диких кабанов превышает 90–95% (Penrith, Vosloo, 2009; Sauter-Louis et al., 2021). Схожий уровень смертности кабана после эпизоотии АЧС указывают для Сихотэ-Алинского и Хинганского заповедников, а также для национального парка “Ануйский” (Waller et al., 2022; Андропова и др., 2023; Кастрикин и др., 2023). Согласно официальной статистике, в Хабаровском крае численность кабана с 2020 по 2022 гг. сократилась на 76% (с 11 800 до 3800 особей) (<https://khabkrai.ru>) (рис. 7).

Несмотря на то, что первые очаги АЧС в ареале амурского тигра были зафиксированы еще в 2019–2020 гг., заметные последствия этого заболевания для популяции хищника проявились лишь в начале зимнего сезона 2021/2022 гг. с резким ростом количества конфликтных ситуаций (рис. 5) и встреч тигрят-сирот. Вероятно, элиминация кабанов шла постепенно, тигры могли питаться ослабленными и погибшими животными, после чего увеличили свой пресс на изюбря и косулю, численность которых и без того была невысока.

Низкая численность копытных и браконьерство также являются серьезными угрозами сохранению тигра в России (Юдин, Юдина, 2009; Салькина, 2010; Дунишенко, Долинин, 2018). Причины этого обусловлены кризисом в системе управления охотничьими и лесными ресурсами и бедственным экономическим положением сельских жителей, стимулирующим браконьерство (Сухомиров, 2007; Гапонов, 2009). Экономический и социальный кризис усугубил недовольство местного населения в последние десятилетия, в том числе из-за обострившейся конфронтации с тигром (Гапонов, 2009; Skidmore, 2023). Существующая система контроля и учета охотничьих ресурсов на фоне всеобщей безответственности малоэффективна (Юдин, Юдина, 2009). Несмотря на катастрофическую ситуацию с гибелью тигров и конфликтами с ними, оперативных мер, достаточных для стабилизации ситуации, уполномоченными органами принято не было. Трехлетний запрет охоты на кабана был введен в Хабаровском крае только с июня 2023 г., в то время как охота на изюбря и косулю не ограничивалась.

Согласно данным учета следов копытных, наиболее многочисленной жертвой тигра остается изюбрь. Для распределения следов копытных характерны высокие значения стандартного отклонения и коэффициента вариации, что говорит об их неравномерном распределении в пространстве.

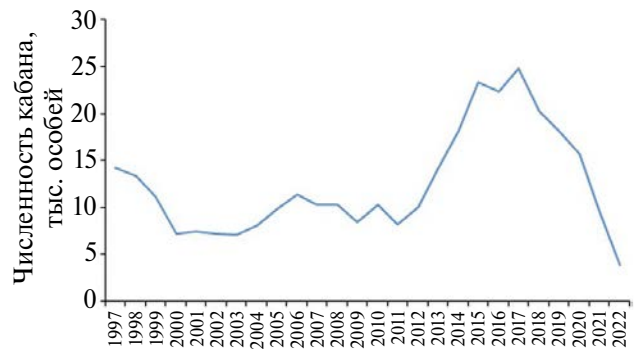


Рис. 7. Динамика численности кабана в Хабаровском крае в 1997–2022 гг. (по данным государственной службы учета охотничьих ресурсов России).

Наиболее высокий коэффициент вариации отмечен для следов кабана, что подтверждает его очаговое распространение.

Косуля является второстепенной жертвой тигра и не может быть основой благополучия его популяции (Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, Юдина, 2009), что подтверждают и полученные нами данные о значимых различиях в распределении копытных в зимний период (рис. 5). Известно, что даже при низкой численности кабана популяционные группировки тигра могут благополучно существовать при условии достаточной плотности населения изюбря (Матюшкин, 1992; Ткаченко, 2012). Динамика конфликтов с тигром после начала эпизоотии АЧС однозначно свидетельствует и о неблагоприятном состоянии популяции изюбря в ареале хищника. Не являются исключением и ООПТ федерального значения. Например, значительное количество конфликтов зарегистрировано у границ национального парка “Ануйский” (рис. 6) — многие хищники из-за голода покидали охраняемую территорию и охотились на собак в близлежащих поселках (Андропова и др., 2023; наши данные). Основную роль в этом сыграли непродуманные действия администрации национального парка. Благодаря многолетней интенсивной подкормке кабана, в данном месте удалоськратно увеличить его численность, что в относительно короткий срок повлекло и рост числа обитающих здесь тигров (Дунишенко, Долинин, 2018; Андропова и др., 2023). Созданные искусственным образом высокие плотности кабана и тигра у северных пределов ареала в районах, где регулярно выпадает глубокий снег и отмечается хронически низкая плотность населения косули и изюбря, сыграли роль в обострении конфликтов и увеличении смертности тигров после вспышки АЧС. Резкое снижение численности кабана при низкой численности других копытных вынудило большую часть

тигров анюйской группировки выходить в поисках доступной пищи во вторичные малопродуктивные леса и плотно заселенные людьми территории, расположенные в долине Амура.

Искусственная подкормка способствует увеличению плотности населения кабана за счет роста выживаемости и рождаемости. В результате возросшее поголовье не соответствует естественной емкости местообитаний. Подкормка меняет пищевое поведение, пространственную структуру и частоту взаимодействия кабанов. Места кормления становятся местами концентрации разных групп животных, особенно в зимнее время. Это значительно повышает риск передачи инфекций, в том числе АЧС (Sorensen et al., 2014; Guberti et al., 2019). В таких условиях вирус распространяется быстро и эффективно.

В целом зима 2022/2023 гг. оказалась наиболее критичной для выживания тигров. Если в предшествующую зиму хищники посещали преимущественно лесные поселки, расположенные в непосредственной близости от их типичных местообитаний, то теперь они стали проникать далеко за их пределы, выходя на слабо облесенные равнины в долинах Амура и Уссури. Наиболее напряженная ситуация сложилась в населенных пунктах, расположенных вдоль основных федеральных автодорог в пределах Хабаровского края (рис. 5, 6). Необходимо отметить и закономерный рост числа случаев столкновения тигров с автомобильным и железнодорожным транспортом (Oleynikov et al., 2024). В предыдущие годы такие случаи были единичны.

Наиболее часто участниками конфликтов становятся взрослые тигры и молодые расселяющиеся особи двух–трех лет. Именно такие животные из-за высокой двигательной активности в условиях снижения обилия пищи и использования для перемещения многочисленных дорог создают иллюзию высокой численности (Юдин, Юдина, 2009). Важно отметить, что, несмотря на значительное количество случаев добычи тиграми собак, происходивших в том числе в дневное время, хищники исключительно редко проявляли агрессию по отношению к человеку в населенных пунктах.

Анализ физиологического состояния тигров с помощью фотоловушек после начала эпизоотии АЧС показал высокую долю истощенных особей, что характерно для условий низкого обилия жертв. Значительная доля истощенных особей отмечалась в возрастных группах тигрят до года (61.5%) и от года до трех лет (35.7%). Это связано с тем, что до возраста полутора лет детеныши полностью зависят от способности тигрицы добывать крупных жертв, а отошедшие от матери молодые особи еще не обладают совершенными охотничьими навыками (Юдин, Юдина, 2009). Известно, что истощение

является одной из основных естественных причин гибели тигрят на Дальнем Востоке России (Любченко и др., 2019). Среди взрослых особей доля истощенных самцов оказалась выше, чем самок. Возможная причина этого — размножающиеся самки всегда занимают лучшие по качеству участки обитания (Гудрич и др., 2005). Кроме того, у самцов выше потребность в пище, выше конкуренция с другими самцами за оптимальные местообитания с достаточным обилием жертв и значительно больше размер участка обитания (Юдаков, Николаев, 1987; Юдин, Юдина, 2009; Simcharoen et al., 2014). При анализе фотоснимков установлено, что в худшем состоянии оказались молодые самцы из распавшихся выводков, а также нетерриториальные взрослые самцы, в то время как молодые самки находились в значительно лучшей физической форме. Это можно объяснить более толерантным к ним отношением со стороны тигров-резидентов.

Большинство встреч истощенных животных совпадает с зимне-весенним периодом с максимумом в январе–марте, что соотносится с известными факторами, влияющими на доступность и обилие пищевых ресурсов амурского тигра (Юдин, Юдина, 2009). Результаты анализа информации о состоянии отловленных и погибших хищников также подтверждают наблюдения, сделанные с помощью фотоловушек, с той лишь разницей, что тигры с плохими физическими кондициями наблюдались и до эпизоотии АЧС. Это свидетельствует о том, что некоторая доля неблагополучных особей всегда присутствует в популяции, значительно увеличиваясь при ухудшении условий обитания.

Еще одним косвенным следствием ухудшения условий существования тигра стало снижение эффективности воспроизводства. В начале зимы 2021/2022 гг. тигрята-сеголетки большинства (пяти из шести) зарегистрированных нами выводков имели возраст не менее семи–восьми месяцев (рождены в апреле–мае), тогда как зимой 2022/2023 гг. большинство известных нам выводков с детенышами-сеголетками оказались поздними, рожденными в августе–октябре. Известно, что, несмотря на свойственный амурскому тигру полициклический тип размножения, большинство спариваний происходит в феврале–апреле с последующим рождением потомства в мае–августе (Юдин, Юдина, 2009). Такая репродуктивная стратегия наиболее рациональна для популяции тигра, обитающей у северной границы ареала: к началу зимы семи–восьмимесячные тигрята уже имеют высокий уровень жизнеспособности, их зубная система позволяет им питаться мясной пищей, что важно в условиях низких отрицательных температур (Юдин, Юдина, 2009). Мы предполагаем, что эффективность спариваний и выживаемость

новорожденных значительно снизились на фоне голодания и плохого физиологического состояния тигров в период обычных сроков гона и беременности. Это могло привести и к повышенной резорбции эмбрионов. Однако такие предположения требуют дополнительных исследований.

В 2023 г. вспышки АЧС среди домашних и диких свиней были повторно зафиксированы в Хасанском, Уссурийском, Михайловском и Октябрьском муниципальных районах Приморского края, а также в Хабаровском и Вяземском муниципальных районах Хабаровского края. Жизнеспособность вируса АЧС в условиях климата Дальнего Востока высока, он может сохраняться в течение всего холодного периода года (Mazur-Panasiuk, Woźniakowski, 2020). Если мы предположим наихудший сценарий, когда воздействие АЧС будет повторяться в течение длительного периода времени, а плотность кабана стабилизируется на гораздо более низких уровнях, чем прежде, можно ожидать серьезные трудности в перспективе сохранения тигра у северной границы ареала. Теоретически вакцинация может снизить долю восприимчивых к вирусу животных, но в настоящее время вакцины против вируса АЧС не существует, поэтому в условиях повторяющихся вспышек АЧС к возможным мерам восстановлению пищевых ресурсов тигра следует отнести прекращение подкормки кабана, запрет охоты, восстановление численности изюбра и косули. Рекомендуемое снижение плотности населения популяций кабана за счет высокой интенсивности охоты вряд ли применимо к условиям малонаселенных и плохо организованных охотхозяйств юга Дальнего Востока, поскольку для остановки экспансии АЧС необходимо равномерное изъятие не менее 70% особей (Ko et al., 2023). Кроме того, одной из важнейших мер должно стать прекращение заготовок древесины в зоне кедрово-широколиственных лесов, поскольку именно уничтожение спелых массивов дуба монгольского и сосны корейской сводит на нет потенциал восстановления поголовья кабана даже при условии снижения воздействия вируса АЧС.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, резкое снижение численности основной жертвы (кабана) при низкой плотности населения других копытных и продолжающейся деградации местообитаний вынудило многих тигров переключиться на добычу домашних животных и вступать в конфликт с человеком намного чаще, чем прежде. По этим причинам мы прогнозируем сокращение численности, усиление фрагментации местообитаний и ареала амурского тигра в ближайшие годы. Данный процесс будет сопряжен с нарушением структуры репродуктивных

групп, ослаблением внутрипопуляционных контактов территориальных группировок, снижением эффективности воспроизводства, высокой смертностью вследствие конфликтов с человеком, внутривидовой конкуренции и голода. Изъятие и гибель резидентных особей, наряду с высокой смертностью тигрят, могут стать критическим фактором для сохранения жизнеспособных группировок тигра у северной границы ареала.

Высокий уровень напряженности в отношениях “тигр–человек” обесценивает многолетние усилия государства по сохранению исчезающего вида, способствует дискредитации охраны тигра в глазах местного населения и усилению протестного браконьерства.

Для стабилизации ситуации и сохранения популяции тигра в фауне России в долгосрочной перспективе считаем необходимым: 1) провести инвентаризацию местообитаний тигра и сопутствующих видов-жертв с целью бонитировки и выявления актуальной “экологической структуры” ареала тигра: сохранившихся репродуктивных группировок хищника и “проблемных” участков с низким обилием (отсутствием) тигра и копытных, определения потенциальной емкости местообитаний; 2) исключить промысел копытных в местах их низкой численности с усилением контроля соблюдения запрета и борьбы с браконьерством; 3) внести дуб монгольский в перечень видов, заготовка древесины которых запрещена; 4) внести поправки в Лесной кодекс, исключающие рубку сосны корейской при осуществлении любой лесохозяйственной деятельности; 5) сформировать “экологический каркас” популяции тигра, предусматривающий ограничение лесо- и недропользования и создание новых ООПТ в ключевых местах его обитания, обеспечивающих поддержание репродуктивных группировок тигра и внутрипопуляционный обмен между ними; 6) содействовать развитию экологического туризма с активным вовлечением местного населения как альтернативы потребительских форм природопользования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны благотворительному фонду “Забывшие животные” за поддержку в проведении полевой экспедиций зимой 2021/2022 гг. Особую признательность выражаем охотоведам А.Д. Степных, А.С. Баталову, Н.М. Сацюку, охотникам В.Н. Гордееву, В.Г. Трачу, А. Яцуку, А. Ольховскому, С. Булгакову и многим другим, которые предоставили приют в своих охотничьих угодьях и без помощи которых выполнение данной работы оказалось бы невозможным.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено частично в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования России (проекты № 121021500060-4).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов В.К., 1974. Тигр в Уссурийском крае и его охрана // Доклады Московского общества испытателей природы природы. Октябрь 1971 г. – июнь 1972 г. Зоология и ботаника. М.: Изд-во МГУ. С. 16–17.
- Абрамов К.Г., 1958. Оберегать тигра // Охота и охотничье хозяйство. № 11. С. 23.
- Абрамов К.Г., 1960. Охрана тигра на Дальнем Востоке // Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюллетень Комиссии по охране природы АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. № 5. С. 92–95.
- Абрамов К.Г., 1961. К методике учета тигров // Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. Тезисы докладов. М.: Московское общество испытателей природы. С. 53–54.
- Алексеев А.Ю., 2018. Совершенствование лесохозяйственных мероприятий и ограничения использования лесов в ареале обитания амурского тигра // Международный научно-практический симпозиум “Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы”. Сб. материалов. 28–29 июня 2018 г., Хабаровск. С. 145–150.
- Андронов В.А., Андропова Р.С., Петров Т.А., Шайдуров К.В., 2018. Обитание амурского тигра на хребте Хехцир // там же. С. 131–139.
- Андропова Р.С., Никитина И.А., Готванский А.В., 2023. Определяющие динамику численности и население амурских тигров факторы в национальном парке “Ануйский” (Хабаровский край, Россия) // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: Материалы международной научно-практической конференции, приуроченной к 120-летию со дня рождения профессора В.Н. Скалона, в рамках XII международной научно-практической конференции “Климат, экология, сельское хозяйство Евразии”, Молодежный, 24–28 мая 2023 года. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского. С. 4–10.
- Антонов А.Л., Олейников А.Ю., 2007. Влияние лесозаготовок на состояние местообитаний и пространственное распределение популяций копытных в Бирском заказнике. Материалы совещания в заповеднике “Бастак”. Биробиджан. С. 12–15.
- Арамилев С.В., 2021. Амурский тигр *Panthera tigris altaica* Temminck, 1844 // Красная книга Российской Федерации. Том “Животные”. 2-е издание. М.: ФГБУ “ВНИИ Экология”. С. 991–993.
- Арсеньев В.К., 1914. Китайцы в Уссурийском крае. Записки Приамурского Отдела Русского Географического общества. Т. 10. Вып. 1. Хабаровск. 203 с.
- Бромлей Г.Ф., 1964. Уссурийский кабан (*Sus scrofa ussuriensis* Heude, 1888). М.: Наука. 109 с.
- Байков Н.А., 1925. Маньчжурский тигр. Харбин: Общество изучения Маньчжурского края. 18 с.
- Байков Н.А., 1927. Тигры на Дальнем Востоке // Охотник. № 8. С. 23–24.
- Баталов А.С., 2018. Влияние лесозаготовок на среду обитания амурских тигров // Международный научно-практический симпозиум “Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы”. Сб. материалов. 28–29 июня 2018. Хабаровск. С. 151–154.
- Гапонов В.В., 2005. История таежного природопользования Южно-Уссурийского региона. Владивосток: Апельсин. 385 с.
- Гапонов В.В., 2006. Научные основы увеличения численности копытных на юге Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 52 с.
- Гапонов В.В., 2009. Вопросы охраны амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) // Проблемы региональной экологии. № 5. С. 85–91.
- Горобейко В.В., Дарман Ю.А., Осипов П.Е., 2018. Проблема сохранения экосистем Хинганского ущелья // Международный научно-практический симпозиум “Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы”. Сб. материалов. 28–29 июня 2018 г., Хабаровск. С. 27–34.
- Государственный доклад, 2022. О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2022 году. Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. С. 160–161. https://www.mnr.gov.ru/docs/gosudarstvennye_doklady/gosudarstvennyy_doklad_o_sostoyanii_i_ob_okhrane_okruzhayushchey_sredy_rossiyskoy_federatsii_v_2022/
- Гудрич Дж.М., Керли Л.Л., Микелл Д. Дж., Смирнов Е.Н., Шлейер Б.О., Куигли Х.Б., Хорнокер М.Г., Уфыркина О.В., 2005. Социальная структура популяции амурского тигра в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике // Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение. Ред.: Микелл Д. Дж., Смирнов Е.Н., Гудрич Дж.М. Владивосток: ПСП. 224 с.

- Гудрич Д. М., Микелл Е. Н., Смирнов Л. Л., Керли и др., 2010. Размер индивидуального участка, характеристики пространственного распределения и расчетная плотность популяции амурского тигра // Международная научно-практическая конференция “Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке”. Сб. научн. трудов. 15–18 марта 2010 г. Владивосток: Дальнаука. С. 49–59.
- Данилкин А. А., 2023. К проблеме сохранения тигра и леопарда в России: кормовой аспект // Вестник охотоведения. Т. 20. № 1. С. 14–24.
- Даренский А. А., Дунишенко Ю. М., 2006. Итоги инвентаризации среды обитания амурского тигра в Хабаровском крае в 2000–2001 гг. // Материалы международной конференции по сохранению амурского тигра. Хабаровск, 25–27 сентября 2003 г. Владивосток: Дальнаука. С. 125–127.
- Дунишенко Ю. М., 2010. Динамика ареала и численности амурского тигра в Хабаровском крае // Международная научно-практическая конференция “Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке”. Сб. науч. трудов. 15–18 марта 2010 г. Владивосток: Дальнаука. С. 32–38.
- Дунишенко Ю. М., Долинин В. В., 2018. Ключевые вопросы сохранения популяции амурского тигра // Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы: международный научно-практический симпозиум. Хабаровск: Правительство Хабаровского края, Хабаровский краевой музей им. Н. И. Гродекова. С. 76–83.
- Дунишенко Ю. М., Арамилев С. В., 2019. Горный Алтай – новый дом амурского тигра? // Вестник охотоведения. Т. 16. № 2. С. 137–146.
- Дунишенко Ю. М., Ермолин А. Б., 2020. Итоги мониторинга амурского тигра в северной части ареала // Вестник охотоведения. Т. 17. № 3. С. 181–188.
- Журавлев Ю. Н., 2010. История и итоги изучения амурского тигра // Международная научно-практическая конференция “Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке”. Сб. науч. трудов. 15–18 марта 2010 г. Владивосток: Дальнаука. С. 7–20.
- Зайцев В. А., 2006. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. Ред. Травина И. В., Зименко А. В. М.: Центр охраны дикой природы. 120 с.
- Зайцев В. А., Середкин И. В., Петруненко Ю. К., 2013. Влияние тигра (*Panthera tigris altaica*) на пространственное распределение репродуктивных групп кабана (*Sus scrofa*) в Центральном Сихотэ-Алине // Успехи современной биологии. Т. 133. № 6. С. 594–609.
- Захарова О. И., Блохин А. А., Торопова Н. Н., Бузова О. А., Яшин И. В., Коренной Ф. И., 2022. Плотность популяции дикого кабана и распространение африканской чумы свиней в Российской Федерации // Ветеринария сегодня. Т. 1. № 2. С. 104–113.
- Капланов Л. Г., 1948. Тигр. Изюбрь. Лось. Москва. Изд-во: Московское общество испытателей природы. 128 с.
- Кастрикин В. А., Бабыкина М. С., Куницкий С. Н., 2023. Эпидемия африканской чумы свиней в Хинганском государственном заповеднике // VIII Дружининские чтения: Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. С. 431–433.
- Колчин С. А., Майстренко П. А., Олейников А. Ю., 2012. Проблемы существования тигра у северной границы ареала (на примере модельного участка “Хорский”) // Актуальные проблемы современной териологии. Материалы конференции, Новосибирск, 18–22 сентября 2012 г. С. 171.
- Королева Е. Г., 2021. Тигр в Казахстане: ретроспектива, реинтродукция и долгосрочные перспективы // Экологические проблемы и устойчивое развитие регионов и городов республики Казахстан. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 30-летию независимости Республики Казахстан и 20-летию Казахстанского филиала Московского университета. Нур-Султан: изд-во Казахстанского филиала МГУ имени М. В. Ломоносова. С. 118–127.
- Корякин В. Н., 2007. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России. Хабаровск: ДальНИИЛХ. 359 с.
- Костоглод В. Е., 1983. Необходимость разработки способов отлова живых амурских тигров // Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана. Материалы III Всесоюзного совещания. М.: ИЭМЭЖ и ВТО АН СССР. С. 112–113.
- Кучеренко С. П., 1983. Былая численность амурского тигра. Редкие виды млекопитающих СССР и их охрана // там же. С. 122–123.
- Кучеренко С. П., 1985. Тигр. М.: Агропромиздат. 144 с.
- Кучеренко С. П., 2001. Амурский тигр на грани столетий // Охота и охотничье хозяйство. № 10. С. 12–15.
- Лошилов К. С., 2018. Восстановление популяции амурского тигра в Еврейской автономной области, проблемы и пути решения // Международный научно-практический симпозиум “Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы”. Сб. материалов. 28–29 июня 2018 г., Хабаровск. С. 114–120.
- Лукаревский В. С., Колчин С. А., Олейников А. Ю., Салькина Г. П., Лукаревский С. В., 2021. Оценка состояния популяции амурского тигра на обширных территориях: анализ различных подходов // Ветеринарная патология. № 3. С. 59–71.
- Любченко Е. Н., Короткова И. П., Иванчук Г. В., Кухаренко Н. С., 2019. Патоморфологические изменения

- в органах при алиментарной дистрофии диких кошачьих Дальнего Востока // Дальневосточный аграрный вестник. № 1(49). С. 66–72.
- Мальцева Б.М., 2004. Стационарно-неблагополучные очаги классической чумы свиней — угроза возникновения эпизоотий [Новосибирская обл.] // Ветеринария. Реферативный журнал. № 2. С. 647.
- Матюшкин Е.Н., 1977. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М.: Наука. С. 146–178.
- Матюшкин Е.Н., 1992. Тигр и изюбрь на приморских склонах Сихотэ-Алиня // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 97. Вып.1. С. 3–20.
- Матюшкин Е.Н., 1996. Численность, структура ареала и состояние среды обитания амурского тигра на Дальнем Востоке России / Е.Н. Матюшкин, Д.Г. Пикунов, Ю.М. Дунишенко, Д.Г. Миксуэлл и др. Заключительный отчет для Проекта по природоохранной политике и технологии на Дальнем Востоке России Американского Агентства Международного развития. 65 с.
- Медведев Д.Г., 2018. Предпосылки создания питомника по разведению тигра (*Panthera tigris* L., 1758) на ограниченной территории в природных условиях Южного Предбайкалья // Международный научно-практический симпозиум “Сохранение популяции амурского тигра: итоги, проблемы и перспективы”. Сб. материалов. 28–29 июня 2018 г., Хабаровск. С. 121–125.
- Мурзин А.А., 2018. Построение модели динамики популяции амурского тигра и прогнозные расчеты его численности на период с 2015 по 2022 год // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. № 11–2. С. 333–340.
- Николаев И., 1985. Гибель тигров прошлой зимой // Охота и охотничье хозяйство. № 9. С. 18–19.
- Петруненко Ю.К., 2021. Трофическая экология тигра *Panthera tigris altaica*: новые подходы в исследовании. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.
- Пикунов Д.Г., Микелл Д.Г., Серёдкин И.В., Николаев И.Г., Дунишенко Ю.М., 2014. Зимние следовые учеты амурского тигра на Дальнем Востоке России (методика и история проведения учетов). Владивосток: Дальнаука. 132 с.
- Пржевальский Н.М., 1870. Путешествие в Уссурийском крае. 1867–1869 гг. СПб. 369 с.
- Раков Н.В., 1965. Современное распространение тигра в Амуро-Уссурийском крае // Зоологический журнал. Т. XLIV. № 3. С. 433–441.
- Рожнов В.В., Найденов С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Чистополова М.Д., Сорокин П.А., Яценникова А.А., Блудченко Е.Ю., Калинин А.Ю., Кастрикин В.А., 2021. Восстановление популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) на северо-западе ареала // Зоологический журнал. Т. 100. № 1. С. 79–103.
- Салмин Ю.А., 1940. К распространению, биологии и промыслу амурского тигра, *Felis tigris longipilis* Fitzin., в горной стране Сихотэ-Алинь // Научно-методич. записки Главн. Упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. М. Вып. № 7. С. 251–254.
- Салькина Г.П., 2010. Браконьерство как главный фактор смертности амурского тигра // Международная научно-практическая конференция “Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке”. Сб. научн. трудов. 15–18 марта 2010 г. Владивосток: Дальнаука. С. 143–146.
- Серёдкин И.В., Зайцев В.А., Гудрич Дж.М., Микелл Д.М., Петруненко Ю.Е., 2012. Состав добычи и значение кабана в питании тигра (*Panthera tigris altaica*) Среднего Сихотэ-Алиня // Успехи наук о жизни. № 5. С. 77–93.
- Силантьев А.А., 1898. Обзор промысловых охот в России. СПб. 619 с.
- 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.
- Сухомиров Г.И., 2007. Тасжное природопользование на Дальнем Востоке России. Хабаровск: РИО-ТИП. 384 с.
- Сухомиров Г.И., 2008. Основные проблемы развития охотничьего хозяйства // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов. Иркутск: ИрГСХА. С. 23–29.
- Сухомиров Г.И., 2017. О проблемах охотничьего хозяйства России // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Современные проблемы охотоведения: материалы VI международной научно-практической конференции и Первого межрегионального симпозиума работников охотничьего хозяйства России. Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского. С. 153–159.
- Стратегия сохранения амурского тигра в Российской Федерации, 2010. (утв. распоряжением Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 02.07.2010 № 25-р). 49 с.
- Теребова С.В., Колтун Г.Г., Подвалова В.В., Животовский В.А., 2016. Эпизоотическая ситуация по классической чуме свиней в Приморском крае // Дальневосточный аграрный вестник. № 3(39). С. 77–82.
- Ткаченко К.Н., 1996. Тигр, *Panthera tigris* (Carnivora, Felidae), в Большехехцирском заповеднике (Хабаровский край) // Зоологический журнал. Т. 75. № 11. С. 1729–1736.
- Ткаченко К.Н., 2012. Особенности питания амурского тигра *Panthera tigris altaica* (Carnivora, Felidae)

- в густонаселенной местности (на примере Большехецирского заповедника и его окрестностей) // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 336–345.
- Ткаченко К.Н., 2014. Новые заходы тигра на хребет Хехцир // Амурский зоологический журнал. 6(3). С. 317–318.
- Хисамутдинов А.А., 2012. “Охотничайте, пашите, сейте”: русские старообрядцы в Китае и их исход // Традиционная культура. № 4. С. 62–76.
- Целищев М.И., 1925. Экономические очерки Дальнего Востока. Владивосток: Книжное дело. 131 с.
- Швецов Е.П. (сост.), 2012. Отчет о выполнении выборочных учетов амурского тигра в зимний сезон 2011–2012 гг. (в продолжение Программы мониторинга популяции амурского тигра, реализуемой с 1998 г.). Владивосток: ФБУ Специнспекция “Тигр”. 84 с. (рукопись).
- Экономов А.В., Колесников В.В., Долинин В.В., Сергеев А.А., 2022. Ресурсы кабана (*Sus scrofa* L., 1758) в ареале амурского тигра (*Panthera tigris* L., 1758) на Дальнем Востоке Российской Федерации // Дальневосточный аграрный вестник. № 2(62). С. 98–106.
- Юдаков А.Г., Николаев И.Г., 1987. Экология амурского тигра. М.: Наука. 152 с.
- Юдин В.Г., 1990. Экология питания тигра // Охота и охотничье хозяйство. № 11. С. 10–13.
- Юдин В.Г., 2005. Индивидуальные и возрастные особенности размеров больших мозолей лап амурского тигра // Многолетние наблюдения в ООПТ. История. Современное состояние. Перспективы. Красноярск: Кларетианум. С. 171–179.
- Юдин В.Г., 2006. Возрастные изменения плантарной мозоли амурского тигра // Материалы международной конференции по сохранению амурского тигра. Хабаровск, 25–27 сентября 2003 г. Владивосток: Дальнаука. С. 220–227.
- Юдин В.Г., 2022. О кабарге и не только // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: Материалы национальной конференции с международным участием в рамках XI международной научно-практической конференции. Молодежный: Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского. С. 271–276.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В., 2009. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 485 с.
- Goodrich J., Lynam A., Miquelle D., Wibisono H., Kawanishi K., Pattanavibool A., Htun S., Tempa T., Karki J., Jhala Y., Karanth U., 2015. *Panthera tigris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T15955A50659951.
- Guberti V., Khomenko S., Masiulis M., Kerba S., 2019. African swine fever in wild boar: ecology and biosecurity. FAO Animal Production and Health Manual. № 22. Rome, FAO, WOAH and EC.
- Henry P., Miquelle D., Sugimoto T., McCullough D.R., Caccone A., Russello M.A., 2009. In situ population structure and ex situ representation of the endangered Amur tiger // Molecular Ecology. V. 18. P. 3173–3184.
- Hojnowski C.E., Miquelle D.G., Myslenkov A.I., Strindberg S., Smirnov E.N., Goodrich J.M., 2012. Why do Amur tigers maintain exclusive home ranges? Relating ungulate seasonal movements to tiger spatial organization in the Russian Far East // Journal of Zoology. V. 287. P. 276–282.
- Karanth K.U., Nichols J.D., 1998. Estimating tiger densities in India from camera trap data using photographic captures and recaptures // Ecology. V. 79. P. 2852–2862.
- Kerley L.L., Mukhacheva A.S., Matyukhina D.S., Salzmanova E., Salkina G.P., Miquelle D.G., 2015. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East // Integrative Zoology. V. 10. P. 354–364.
- Ko C., Cho W., Hwang B., Chang B., Kang W., Ko D.W., 2023. Simulating Hunting Effects on the Wild Boar Population and African Swine Fever Expansion Using Agent-Based Modeling // Animals. V. 13, 298.
- Lukarevskiy V.S., Lukarevskiy S.V., Kolchin S.A., Oleynikov A. Yu., 2021. Population structure and spatial distribution of the tiger (*Panthera tigris*, Felidae, Carnivora) in Southwestern Primorye (Russian Far East) // Ecologica Montenegrina. V. 43. P. 1–15.
- Matiukhina D.S., Vitkalova A.V., Rybin A.N., Aramilev V.V., Shevtsova E.I., Miquelle D.G., 2016. Camera-trap monitoring of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in Southwest Primorsky Krai, 2013–2016: preliminary results // Nature Conservation Research. V. 1(3). P. 36–43.
- Mazur-Panasiuk N., Woźniakowski G., 2020. Natural inactivation of African swine fever virus in tissues: influence of temperature and environmental conditions on virus survival // Veterinary microbiology. 242:108609.
- Miquelle D.G., Goodrich J.M., Smirnov E.N., Stephens P.A., Zaumyslova O. Yu., Chapron A., Kerley L., Murzin A.A., Hornocker M.G., Quigley H.B., 2010. The Amur tiger: a case study of living on the edge // The biology and conservation of wild felids. Loveridge, A.J., MacDonald, D.W. (eds). Oxford: Oxford University Press. P. 325–339.
- Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H.G., Hornocker M., Nikolaev I.G., Matyushkin E.N., 1996. Food habits of Amur tigers in Sikhote-Alin Zapovednik and the Russian Far East, and implications for conservation // Journal of Wildlife Research. V. 1(2). P. 138–147.
- Oleynikov A. Yu., Kolchin S.A., Salkina G.P., 2024. Tigers on thin ice: analysing traffic accidents for Amur tiger *Panthera tigris altaica* conservation in the Russian Far East // Oryx. V. 2 (in print).

- Penrith M.L., Vosloo W., 2009. Review of African swine fever: transmission, spread and control // Journal of the South African Veterinary Association. V. 80(2). P. 58–62.
- R Core Team, 2024. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from: <https://www.r-project.org/>
- Sanderson E., Forrest J., Loucks C., Ginsberg J., Dinerstein E., Seidensticker J., Leimgruber P., Songer M., Heydlauff A., O'Brien T., Bryja G., Klenzendorf S., Wikramanayake E., 2006. Setting Priorities for the Conservation and Recovery of Wild Tigers 2005–2015. A Technical Report. New York, Washington, DC.
- Sauter-Louis C., Conraths F.J., Probst C., Blohm U., Schulz K., Sehl J., Fischer M., Forth J.H., Zani L., Depner K., Mettenleiter T.C., Beer M., Blome S., 2021. African swine fever in wild boar in Europe – a review // Viruses. V. 13, 1717.
- Schaller G.B., 1967. The deer and the tiger: a study of wildlife in India. University of Chicago Press. Chicago. 370 p.
- Simcharoen A., Savini T., Gale G.A., Simcharoen S., Duangchantrasiri S., Pakpien S., Smith J.L.D., 2014. Female tiger *Panthera tigris* home range size and prey abundance: important metrics for management // Oryx. V. 48(3). P. 370–377.
- Skidmore A., 2023. Exploring the motivations associated with the poaching and trafficking of Amur tigers in the Russian Far East // Deviant Behavior. V. 44(3). P. 331–358.
- Sorensen A., van Beest F.M., Brook R.K., 2014. Impacts of wildlife baiting and supplemental feeding on infectious disease transmission risk: a synthesis of knowledge // Preventive Veterinary Medicine. V. 113(4). P. 356–363.
- Sorokin P.A., Rozhnov V.V., Krasnenko A.U., Lukarevskiy V.S., Naidenko S.V., Hernandez-Blanco J.A., 2016. Genetic structure of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population: Are tigers in Sikhote-Alin and southwest Primorye truly isolated? // Integrative Zoology. V. 11. P. 25–32.
- Zakharova O.I., Titov I.A., Gogin A.E., Sevskikh T.A., Korennoy F.I., Kolbasov D.V., Abrahamyan L., Blokhin A.A., 2021. African Swine Fever in the Russian Far East (2019–2020): Spatio-Temporal Analysis and Implications for Wild Ungulates // Frontiers in Veterinary Science. V. 8. P. 723081.
- Waller S.J., Brodie J., Miquelle D.G., Robinson H., Hebblewhite M., 2022. Evaluating the Use of Camera Traps to Monitor Prey Populations in the Russian Far East. University of Montana, ScholarWorks at University of Montana.

PERSPECTIVES OF AMUR TIGER (*PANTHERA TIGRIS ALTAICA*) CONSERVATION, A POPULATION IN THE Khabarovsk Krai TAKEN AS AN EXAMPLE

V. S. Lukarevskiy^{1*}, A. Yu. Oleynikov², S. A. Kolchin³

¹ The Center for Research and Conservation of Wild Cats (ABCR), Chernogolovka, 242432 Russia

² Zoology Institute, Almaty, 050060 Kazakhstan

³ Institute of Water and Ecology Problems, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, 680000 Russia

*e-mail: vlukarevsky@mail.ru

The study is aimed at assessing the status of the key Amur tiger population, *Panthera tigris*, in the Khabarovsk Krai in the conditions of sharply deteriorated trophic conditions caused by the African swine fever outbreak and ongoing habitat degradation. Two relatively large areas where typical regional economic activities are conducted were chosen as study sites. The research was conducted using both traditional (snow tracking) and modern (camera traps) methods, which, in combination, helped reduce subjectivity in interpreting the results. An analysis of critically important factors negatively impacting the tiger population at the northern limit of their distribution was performed. Excessive tiger mortality in recent years has been demonstrated, which could lead to long-term negative processes in the population and significant reduction. Possible measures to reduce the emerging threats to the northernmost Amur tiger population (*Panthera tigris altaica*) are discussed.

Keywords: African swine fever, conflict tiger individuals, distribution, mortality

КОНЦЕНТРАЦИЯ КОРТИЗОЛА В ВОЛОСАХ БАЙКАЛЬСКИХ НЕРП (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, CARNIVORA, PHOCIDAE): СВЯЗЬ С ПОЛОМ, ВОЗРАСТОМ ЖИВОТНЫХ И ДИНАМИКОЙ РАЗРУШЕНИЯ ЛЬДА

© 2024 г. П. Ю. Шибанова*, М. А. Соловьёва, П. С. Журавлёва, Д. М. Глазов,
В. В. Рожнов, С. В. Найдено

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: polina_shibanova@mail.ru

Поступила в редакцию 26.08.2023 г.

После доработки 22.09.2024 г.

Принята к публикации 22.09.2024 г.

Описан первый опыт использования волос для определения гормонального статуса байкальской нерпы (*Pusa sibirica*). Материал для исследования был собран с живых нерп, отловленных в районе архипелага Ушканьи острова во время летних комплексных экспедиций на озеро Байкал в 2019 и 2021 гг. Выявлены статистически значимые возрастные различия: у молодых нерп (до 3 лет) концентрация кортизола в волосах была выше, чем у более взрослых животных. Возрастные различия могут быть связаны как с различной степенью использования жировых запасов и успеха охоты нерп, так и с их конкуренцией на береговых залежах. Не обнаружено достоверных половых различий в концентрации кортизола в волосах молодых животных. Среди молодых нерп отмечены межгодовые различия концентрации кортизола — в 2019 г. этот показатель был выше, чем в 2021 г., однако эти различия не сопряжены с различиями в ледовой обстановке и, вероятно, связаны с рядом других факторов.

Ключевые слова: гормональный статус, Байкал, Сибирь

DOI: 10.31857/S0044513424100087, **EDN:** tlzcug

Байкальская нерпа (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) — представитель семейства настоящих тюленей (Phocidae), эндемик озера Байкал. Благодаря тому, что этот вид находится на высшем трофическом уровне, оценка физиологического состояния особей является ключевым моментом в мониторинге популяции нерпы и состояния всей экосистемы озера, что особенно актуально в условиях изменения климата и повышения антропогенной нагрузки на озеро. Одним из способов оценки благополучия вида является исследование гормонального статуса отдельных особей.

Кортизол — глюкокортикоид, секреция которого усиливается в результате активации гипоталамо-гипофизарно-надпочечникового пути при воздействии на организм стресс-факторов. Кортизол влияет на метаболические, иммунные и воспалительные процессы организма: вызывает угнетение иммунного ответа и активности репродуктивной системы, повышение системного артериального давления, усиление глюконеогенеза в печени, повышение содержания глюкозы в крови, ускорение

распада белков в большинстве тканей и оказывает липолитическое воздействие (Sapolsky et al., 2000; Rose, Herzig, 2013). Комплексное действие глюкокортикоидов на организм является частью механизма адаптации организма к стрессовому воздействию, что позволяет использовать кортизол в качестве показателя благополучия организма.

В настоящее время для исследований гормонального статуса животных широко используются кератинизированные структуры организма (Sheriff et al., 2011; Hunt et al., 2014; Karpovich et al., 2020; Naidenko et al., 2022), к которым относятся волосы. Кортизол, как и ряд других гормонов, накапливается в волосах во время их роста (Meyer, Novak, 2012; Terwissen et al., 2013; Heimbürge, Otten, 2019), что позволяет оценить гормональный статус животного за прошедший период, связанный со временем линьки (Sheriff et al., 2011; Heimbürge, Otten, 2019; Keogh et al., 2020).

Преимуществом использования волос, как и других кератинизированных структур, в исследованиях уровня стрессированности животных является

независимость значений концентраций кортизола от длительности процедуры отлова животных. В крови повышенные концентрации глюкокортикоидов регистрируются спустя 3–5 минут после начала влияния стрессового фактора (Sheriff et al., 2011) – таким образом, для получения показательных результатов процедура взятия крови должна укладываться в данный временной промежуток. При использовании волос кратковременный стресс животного во время отлова не влияет на полученные результаты, так как значения кортизола в волосах отражают влияние внешних воздействий в уже прошедший период роста волос. Основным требованием для детальной интерпретации результатов гормональных исследований с использованием волос является точное определение скорости роста волос и закономерностей смены волосяного покрова у изучаемого вида.

Данные преимущества использования волос для гормональных исследований позволили применить этот метод для изучения ластоногих. Сезонность линьки и стабильность концентраций гормонов в волосах в течение года стали преимуществом использования волос для исследований представителей ушастых тюленей (Meise et al., 2016; Keogh et al., 2020), в результате которых были выявлены взаимосвязи между социальным окружением животных и концентрациями гормонов в их волосах.

В данной работе будут приведены результаты первого опыта использования волос для гормональных исследований байкальских нерп. У этого вида, как представителя настоящих тюленей, смена волосяного покрова происходит один раз году и длится с конца мая по начало июня около двух недель, иногда растягиваясь на летние месяцы (Пастухов, 1993; Петров и др., 2021). Мы предполагаем, что уровень кортизола в волосах позволит оценить гормональный статус нерп в период линьки – одного из ключевых событий в годовом жизненном цикле байкальской нерпы, успешность которого влияет на прохождение нагульного периода и репродуктивный успех животного (Пастухов, 1993). Стабильность концентрации гормонов в волосах (Webb et al., 2010; Yamanashi et al., 2016; Keogh et al., 2020) позволяет использовать материалы,

собранные в летний период, когда нерпы образуют залёжки на островах и доступны исследователям, для оценки состояния животного в период линьки.

Для выявления экологических факторов, влияющих на гормональный статус байкальских нерп во время линьки, необходимо предварительно определить, какие характеристики животных (пол, возраст) вносят свой вклад в уровень кортизола в организме. Выявление этих закономерностей является основной целью работы. Также мы попытались оценить связь между сроками таяния льда и концентрацией кортизола в волосах как показателем хронического стресса животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор волос от байкальских нерп проводили на архипелаге Ушканьи острова во время летних комплексных экспедиций на озеро Байкал с 5 по 12 июля в 2019 г. и с 21 июля по 16 августа в 2021 г. Волосы собирали с живых нерп, отловленных сотрудниками Байкальского филиала ФГБУ “ВНИРО” с помощью сетей в воде или скрадыванием с залёжек на островах. Пробы были собраны у 47 особей: 21 проба в 2019 г. и 26 – в 2021 г. (табл. 1). Минимальный возраст нерп определяли по количеству полных сегментов на их когтях по методике, описанной Пастуховым (1993).

Для исключения погрешностей, связанных с изменчивостью уровней гормонов в волосах с разных частей тела (Terwissen et al., 2013; Burnett et al., 2014; Gundlach et al., 2014; Acker et al., 2018), волосы состригали только с одного участка тела нерп – со спинной части ближе к основанию хвоста; волосы собирали без волосяных луковиц с помощью машинки для стрижки животных (Pet grooming hair clipper Kit, Baziator, Китай) (рис. 1). При наличии неперелинявших участков в области поясницы для анализа брали только волосы, отросшие в период последней линьки предшествующей весной (весной 2019 и 2021 года). Пучок волос массой более 0.5 г помещали в индивидуальный пакет

Таблица 1. Половозрастной состав выборки нерп, отловленных во время экспедиций 2019 и 2021 гг.

Пол	Возраст, полных лет							
	0	1	2	3	4	5	6	7
2019								
Самки	2	3	2	0	1	0	0	1
Самцы	1	8	3	0	0	0	0	0
2021								
Самки	5	2	0	0	0	4	1	3
Самцы	5	6	0	0	0	0	0	0



Рис. 1. Отбор волос у байкальской нерпы

и в дальнейшем хранили и транспортировали в морозильной камере при $T = -18^{\circ}\text{C}$.

Экстракция гормонов из волос. Обработка волос (несколько этапов) и измерение концентраций гормонов проводились в лаборатории ИПЭЭ РАН. Первым этапом при работе с волосами в качестве материала исследования гормонального статуса была экстракция гормонов, которую проводили по методу Мастромонако с соавторами (Mastromonaco et al., 2014). Волосы промывали в течение двух минут в 100% метаноле для удаления потенциальных остатков гормонов из других биологических источников. Затем промытые волосы высушивали в течение нескольких минут при температуре $+50^{\circ}\text{C}$, измельчали ножницами и взвешивали с точностью до 0.001 г (1 мг), а затем добавляли 100% метанол из расчета 10 мл метанола на 0.1 г

волос. Пробирку герметично закупоривали и ставили на 24-часовую экстракцию в мини-ротатор (Bio RS-24 Mini-Rotator, Biosan, Южная Корея). После проведения экстракции отбирали 2 мл раствора, которые помещали в пробирки Эппендорфа (2 пробирки по 1 мл) для выпаривания при температуре $+55^{\circ}\text{C}$. После полного испарения метанола в каждую пробирку добавляли по 200 мкл фосфатно-солевого буфера (PBS) для растворения гормонов, после чего содержимое переливали в пробирку и хранили в морозильной камере (-18°C).

Иммуноферментный анализ. Измерения концентраций гормонов из полученного экстракта проводили с использованием коммерческих наборов ИФА компании ХЕМА (Москва) для определения уровня кортизола (REF K210S) в слюне. Стандарты были изготовлены на основе стандартов производителя путем сериального разведения стандарта наибольшей концентрации в PBS. Концентрации стандартов составили для кортизола — 0, 0.703, 1.406, 2.813, 5.625, 11.25, 22.5, 45 нг/мл (чувствительность набора 0.035 нг/мл). Кросс-реактивность антител составляла 5.6% к преднизолону, 0.9% к 11-дезоксикортизолу, 0.6% к кортикостерону, менее 0.1% к 11-дезоксикортикостерону, прогестерону, 17-гидроксипрогестерону, тестостерону, эстрадиолу, эстриолу, менее 0.01% к даназолу. Все измерения проводили согласно протоколам производителя. Измерение оптической плотности осуществлялось с помощью микропланшетного спектрофотометра (Multiskan FC, ThermoFisher Scientific, США). Полученную концентрацию в растворе (X) использовали для расчета концентрации гормона в волосах (Y), согласно формуле $Y = X \cdot D \cdot 101/5$, где D — коэффициент разведения (при отсутствии разведения D = 1).

Статистический анализ. Статистическую обработку результатов проводили в программе R (R Core Team, 2019). Для проверки нормальности использовали функцию `shapiro.test`. Все сравнения проводили с помощью теста Манна–Уитни (функция `wilcox.test`). Графики были построены с помощью функции `ggplot` (пакет `ggplot2`, (Wickham, 2016)), формат графиков — `boxplot`.

Сравнение гормонального статуса нерп по волосам проводили внутри выборок, собранных в 2019 и 2021 гг. Все особи были разделены на три возрастные группы (молодые, нерпы переходного возраста, взрослые) на основании данные о сроках созревания половой системы байкальской нерпы по Пастухову (1993) и современным данным о репродуктивных параметрах байкальских нерп (Ткачев и др., 2016; Болтнев, 2023). К молодым относили нерп возрастом от 0 до 3 лет (половая система еще не развита, у большинства самок овуляция не наблюдается), к нерпам переходного возраста — от 4

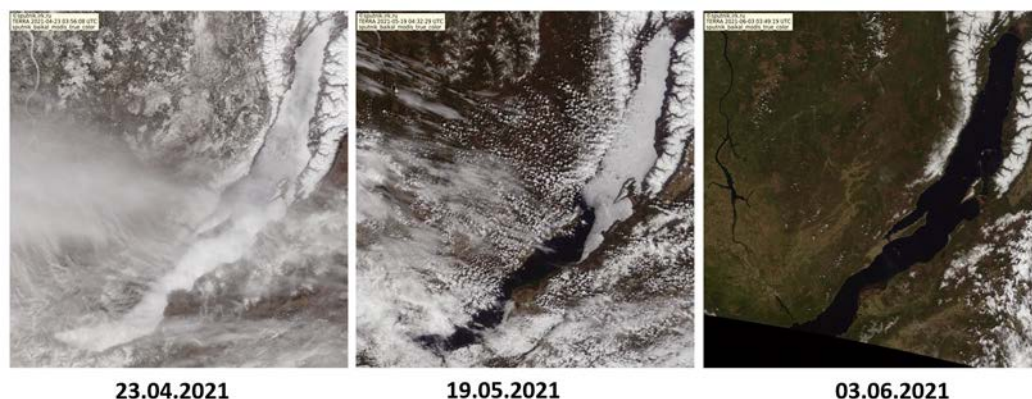


Рис. 2. Распределение льда на озере Байкал весной 2021 г. по данным спутниковых снимков (прибор Modis, спутник Terra), <http://sputnik.irk.ru/>

до 6 лет (потенциально зрелые — с развитой половой системой, но чаще всего не вступающие в размножение; большинство самок — овулирующие). Нерп, возраст которых был 7 лет и старше, относили ко взрослым — их половая система полностью развита, и они регулярно размножаются (Пастухов, 1993; Ткачев и др., 2016). Для оценки возрастных различий использовалась выборка 2021 г., из-за малого числа взрослых особей при сравнении взрослые нерпы и особи переходного возраста объединялись. Для выявления половых и межгодовых различий сравнивали особей одной возрастной категории, чтобы исключить влияние возрастного фактора на результат сравнения.

Оценка ледовой обстановки. Для оценки ледовой обстановки были отмечены сроки освобождения акватории ото льдов по данным спутниковых снимков (прибор Modis, спутник Terra) из базы сайта <http://sputnik.irk.ru/>. Отмечали следующие даты: начало разрушения льдов, половина озера свободна ото льда (граница льда проходит вблизи острова Ольхон), Ушканьи острова свободны ото льда и лед отсутствует на всей акватории озера (рис. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрации кортизола в волосах были измерены у 47 особей байкальской нерпы, они варьировали в пределах от 0.10 до 402.59 нг/г.

Возрастные различия. Для оценки возрастных различий использовали выборку 2021 г. (18 молодых, 5 нерп переходного возраста, 3 взрослых нерпы). Были обнаружены различия в концентрации кортизола в волосах между молодыми нерпами и выборкой взрослых особей и нерп переходного возраста — у молодых концентрация кортизола оказалась достоверно выше по сравнению с этим показателем у более взрослых нерп ($W = 27$,

$p = 0.01$). Значения концентраций кортизола в волосах нерп переходного возраста занимают промежуточное положение между таковыми у молодых и взрослых нерп (рис. 3).

Половые различия. При сравнении концентрации кортизола у молодых самцов и самок внутри выборок 2019 и 2021 гг. (7 самок и 12 самцов в 2019 г., 7 самок и 11 самцов в 2021 г.) статистически значимых различий не обнаружено ($W = 23$, $p > 0.05$ для 2019 г.; $W = 54$, $p > 0.05$ для 2021 г.). Сравнение в категориях нерп переходного возраста и взрослых животных не проводили из-за малого числа особей данных возрастных категорий в выборках.

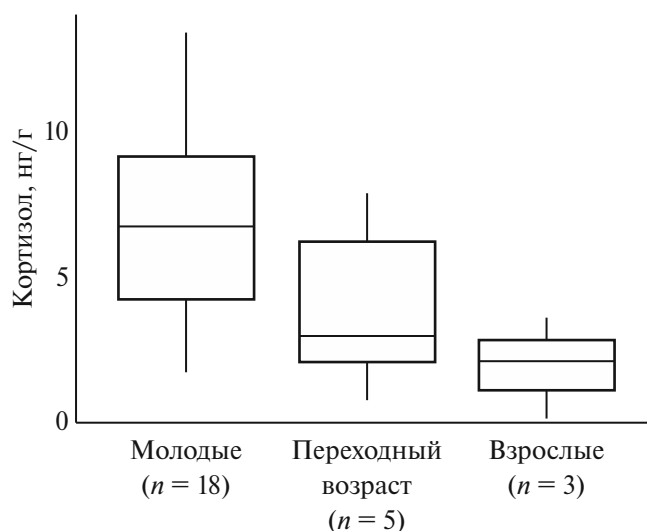


Рис. 3. Концентрация кортизола в волосах нерп в выборке лета 2021 г. (Ушканьи острова). Обозначены медиана, 1 и 3 квартили — границы “ящика”, максимум и минимум — границы “усов”.

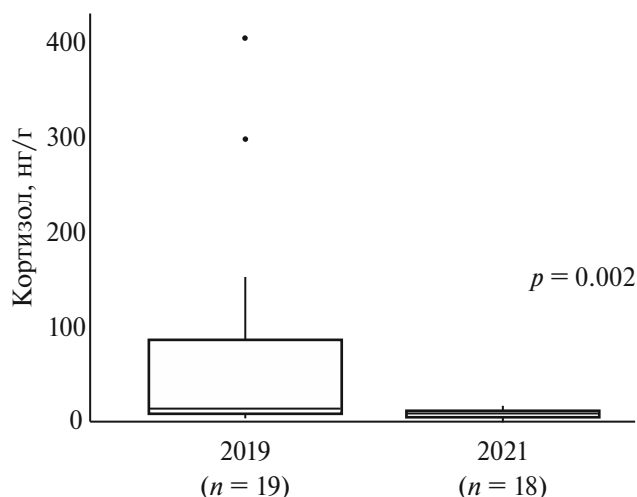


Рис. 4. Концентрация кортизола в волосах молодых нерп, отловленных летом 2019 и 2021 гг. на Ушканьих островах. Обозначены медиана, 1 и 3 квартили — границы “ящика”, максимум и минимум — границы “усов”.

Межгодовые различия. В выборках 2019 и 2021 гг. сравнение уровня кортизола в волосах было проведено только среди молодых особей (19 и 18 особей соответственно). Выявлено наличие статистически значимых различий: в пробах, собранных в 2019 г., концентрации кортизола были достоверно выше, чем в пробах 2021 г. ($W = 270$, $p = 0.002$, рис. 4).

Оценка ледовой обстановки. Основываясь на данных спутниковых снимков, мы получили сроки освобождения акватории ото льдов в 2019 и 2021 годах. В 2019 г. появление первых проталин в южной части озера пришлось на 18 апреля, половина акватории озера была свободна ото льда 11 мая, 29 мая освободились Ушканьи острова, полное отсутствие льдов наблюдалось со 2 июня. В 2021 г. начало таяния льдов пришлось на 24 апреля, 19 мая лед наблюдался только на северной половине озера, Ушканьи острова освободились ото льда ко 2 июня, а к 3 июня лед полностью растаял.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для интерпретации полученных результатов исследований гормонального статуса байкальских нерп с использованием волос следует рассмотреть закономерности протекания линьки и образ жизни животных в данный период. Основной период линьки (с конца мая по начало июня) байкальские нерпы проводят на льдах, однако при неблагоприятных условиях, например при быстром таянии льдов Байкала, нерпы продолжают линьку на береговых залёжках (Пастухов, 1993), где недолинявшие звери могут встречаться на протяжении

всего летнего сезона (Петров и др., 2021). При сборе волос в летний период мы не имеем возможности оценить, в какой момент произошла линька у пойманного перелинявшего животного, и, соответственно, однозначно определить условия среды при этом процессе. По этой причине полученные результаты будут рассмотрены с двух сторон: исходя из предположения, что линька завершилась в основной сезон, и рассматривая возможность протекания линьки в летний период на береговых залёжках.

Возрастные различия. У нерп из выборки 2021 г. обнаружены возрастные различия в концентрации кортизола в волосах: у молодых особей уровень кортизола был выше, чем у более взрослых животных, особи переходного возраста занимали промежуточное положение между молодыми и взрослыми особями. Более высокая концентрация кортизола в волосах у молодых животных по сравнению с более взрослыми показана для северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*) (Keogh et al., 2020) и для некоторых других млекопитающих, например для коров (González-de-la-Vara et al., 2011), лошадей (Comin et al., 2012) и зеленых мартышек (*Chlorocebus aethiops sabaeus*) (Laudenslager et al., 2012). По-видимому, и у молодых особей байкальской нерпы в период линьки активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечникового пути существенно выше по сравнению со взрослыми.

Известно, что линька у животных, в том числе у тюленей, является очень энергозатратным процессом (Ashwell-Erickson et al., 1986; Kershaw, Hall, 2016; Thometz et al., 2021). Линяющие тюлени, залегая на льдах или на берегу, питаются мало и нерегулярно, их жировой слой значительно сокращается (McLaren, 1958; Ryg, Oritsland 1991; Worthy et al., 1992; Пастухов, 1993). По данным Пастухова (1993), для годовалых байкальских нерп первая зимовка настолько сложный процесс, что к весне их вес становится сопоставим с весом 2.5-месячных нерп. У впервые размножающихся самок также отмечены значительные потери веса весной, в период первого гона, которые впоследствии компенсируются нагулом (для взрослых самок такие закономерности не характерны — они во время гона активно питаются для кормления детеныша молоком). Голодание или ограничения в питании ведут к увеличению уровня глюкокортикоидов у млекопитающих (Bergendahl et al., 1996; Jensen et al., 2013; Heimbürge, Otten, 2019), в том числе ластоногих (Ortiz et al., 2001; Kershaw, Hall, 2016), что, в частности, связано с участием кортизола в метаболизме жиров. Различия в закономерностях и степени использования жировых запасов у молодых и взрослых животных могли стать причиной

возникновения возрастных различий в концентрациях кортизола в волосах.

Важным фактором для благополучия животных в период линьки является успешность охоты в зимний период, предшествующий периоду нерегулярного питания. Чувствительным периодом можно считать также первые недели после линьки, когда животные приступают к активной добыче корма в начале летнего нагула. Возрастные различия в концентрации кортизола могут быть связаны с особенностями питания особей разных возрастных групп и различиями в энергетических затратах на охоту.

Рацион питания нерп во многом определяется доступностью и численностью объектов питания — рачков и рыб “голомянко-бычкового комплекса”. При переходе на самостоятельное питание у молодых особей часто отмечается питание исключительно рачками (Пастухов, 1993). Также молодые особи чаще держатся в прибрежной зоне, где добывают преимущественно донных бычков (Пастухов, 1993), позже осваивают глубоководные места обитания, где обитают более энергетически выгодные голомянки и пелагические бычки. Как у молодых, так и у взрослых нерп в рационе встречается большая голомянка (*Comephorus baikalensis*) (Петров, Егорова, 1998), однако более доступной для нерп считается малая голомянка (*Comephorus dybowskii*), населяющая верхние сублиторальные слои воды.

Предположительно, молодые байкальские нерпы имеют менее продолжительную задержку дыхания, чем взрослые, и во время охоты они проводят под водой меньше времени и погружаются под воду на меньшую глубину (Пастухов, 1993). Глубина погружения молодых особей при нырянии в период с сентября по май в большинстве случаев составляет 10–15 м, случаи освоения глубин более 200 м редки и, как предполагают авторы работы, связаны скорее не с добычей пищи, а с поиском доступных продухов во льдах (Stewart, 1996). У нескольких взрослых особей характеристика погружений была исследована в летний период, и средняя глубина погружений составила 68.9 м, отмечались погружения до 245 м (Watanabe, 2004). Для эффективной охоты молодым тюленям приходится прилагать больше усилий, чем взрослым (Burns, 1999), что может быть причиной более высоких уровней глюкокортикоидов.

Возрастные различия в концентрации кортизола у байкальской нерпы могут быть связаны также с конкуренцией на береговых залежках во время завершения линьки. Хотя возрастная иерархия в поведении нерп на береговых залежках не отмечается (Петров и др., 2021a), взрослые животные всё же имеют некоторые преимущества перед молодыми: из-за трудностей в обосновании и удержании места на камне молодые нерпы часто

оттесняются на край лежбища более крупными животными. Трудности в освоении молодыми нерпами места на камнях связаны и с доступностью этих камней (Петров и др., 2021): так, один из крупных камней на береговой залежке острова Тонкий, который является постоянным местом залегания нерп, при низком уровне воды становится практически недоступен для молодых особей. Даже на небольших камнях, на которых, полностью выбравшись из воды, может расположиться только одна нерпа, в большинстве случаев такая особь относительно крупная и способна отгонять других нерп от камня. Такие нерпы чаще проявляют агрессивное поведение по отношению к животным, стремящимся забраться на уже занятое место (Петров и др., 2021a). Наши наблюдения за нерпами на острове Тонкий в 2020–2022 гг. подтверждают приведенные факты. Так, подобное неравенство может привести к возрастным различиям в уровне стрессированности, который наиболее высок у молодых особей и показателем которого является концентрация кортизола в волосах.

Половые различия. Анализ половых различий уровня кортизола проведен только в выборке молодых нерп из-за отсутствия в выборках достаточного количества взрослых животных. Нами не обнаружено статистически достоверных различий в концентрации кортизола в волосах самок и самцов. У молодых нерп отсутствует половая активность (Пастухов, 1993), которая может сама по себе рассматриваться как стрессовое и энергозатратное событие; также половые различия в концентрациях кортизола у взрослых животных могут возникать из-за воздействия половых гормонов на гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковый путь (McCormick, Mathews, 2007). У щенков некоторых представителей ушастых тюленей — сивучей (*Eumetopias jubatus*), калифорнийских морских львов (*Zalophus californianus*), северных морских котиков и антарктических морских котиков (*Arctocephalus gazella*) также не обнаружено половых различий в концентрациях кортизола в волосах (Maise et al., 2016; Keogh et al., 2020). Отсутствие половых различий в концентрациях кортизола в волосах вне периода гона показано для амурских лесных котов (*Prionailurus bengalensis euptilurus*) и домашних кошек (*Felis catus*) (Naidenko et al., 2022). У зеленых мартышек половые различия в концентрации кортизола в волосах появляются только начиная с периода полового созревания (в 3 года) и сохраняются во взрослом состоянии (Laudenslager et al., 2012). Таким образом, мы предполагаем, что при отсутствии половой активности факторы среды могут в равной степени воздействовать на молодых байкальских нерп обоих полов и, как следствие, самки и самцы нерп одинаково реагируют на данные факторы

среды и имеют сходные значения концентраций кортизола в волосах.

Межгодовые различия. Для выявления причин существенно более высоких концентраций кортизола у молодых нерп в 2019 г. по сравнению с 2021 г. мы сравнили ледовую обстановку в эти годы на озере Байкал. Ледовая обстановка и динамика таяния льдов в весенний период является важным фактором, определяющим успешность протекания периода размножения и линьки. В случае раннего таяния льдов нерпы вынуждены продолжать линьку на суше, что ведет к растяжению сроков линьки и отложенному началу интенсивного летнего нагула. Это в свою очередь может привести не только к ухудшению физического состояния животных, но и к прерыванию эмбриогенеза у беременных самок (Пастухов, 1993). Взаимосвязь между ранним таянием льдов и повышенным уровнем кортизола, низкой долей овулирующих и беременных самок, увеличением частоты встреч больных животных была отмечена у кольчатых нерп (Ferguson et al., 2017).

Сроки разрушения льдов на озере Байкал в 2019 и 2021 гг. были сходны: начало освобождения акватории ото льдов (появление первых проталин на южной части озера) пришлось на 18.04.2019 и 24.04.2021, полное отсутствие льдов наблюдалось 02.06.2019 и 03.06.2021. Динамику и скорость таяния льда также можно считать сопоставимыми.

Приведенные данные не позволяют установить связь межгодовых различий в концентрациях кортизола в волосах байкальской нерпы с ледовой обстановкой на озере. Вероятно, эти различия могли возникнуть из-за других факторов: физических характеристик льда, погодных условий в период линьки, числа животных на местах залежек, половозрастного состава группировки в период линьки, доступности объектов питания в зимний период и, соответственно, обеспеченности животных кормом и состояния особи к моменту начала голодания при линьке. Для оценки влияния данных факторов на физиологическое состояние байкальских нерп и на уровень кортизола в волосах необходим длительный мониторинг с регистрацией изменений этих параметров.

Таким образом, при анализе концентраций кортизола в волосах байкальских нерп, отловленных на Ушканьих островах в 2019 и 2021 гг., нами были выявлены возрастные и межгодовые различия; половые различия у неполовозрелых животных отсутствовали. Возможными причинами возрастных различий могут быть различия в закономерностях и степени использования жировых запасов, успехе охоты молодых и взрослых животных и конкурентные отношения нерп на береговых залежках. Не обнаружено межгодовых различий в весенней

динамике разрушения ледового покрова Байкала, следовательно, иные факторы среды могли обусловить межгодовые различия в концентрациях кортизола у молодых животных 2019 и 2021 годов. Для выявления этих факторов потребуются многолетние исследования изменения фонового уровня глюкокортикоидных гормонов у байкальской нерпы, в том числе с использованием волос и, возможно, других кератинизированных структур организма, с контролем условий среды в период их роста.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность директору ФГБУ “Заповедное Подлеморье” М.Е. Овдину и сотрудникам А.Е. Разуваеву и Е.Ю. Батурину, сотрудникам Байкальского филиала ФГБНУ “ВНИРО” В.В. Ткачеву и Н.И. Титову за помощь в организации экспедиций и отлове байкальских нерп, а также П.О. Ильиной и Г.Ю. Пилипенко за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований “Озеро Байкал” и ООО “ЕвроСибЭнерго-Гидрогенерация”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Методы работы с животными, которые были использованы в данной работе, одобрены Биоэтической комиссией Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН № 92.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Болтнев Е.А., 2023. Управление запасами байкальской нерпы в современных условиях // I Международная научно-практическая конференция “Рыбохозяйственный комплекс России: проблемы и перспективы развития (28–29 марта 2023 г.). С. 61–66.
- Пастухов В.Д., 1993. Нерпа Байкала: биологические основы рационального использования и охраны ресурсов. Новосибирск: Наука. 271 с.
- Петров Е.А., Егорова Л.И., 1998. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica*, Pinnipedia, Phocidae): питание и упитанность // Зоологический журнал. Т. 77. № 5. С. 593–600.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Филалов В.А., Бадардинов А.А., 2021. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin

- 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на острове Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 823–840.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Филалов В.А., Бадардинов А.А., 2021а. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 4. Поведение нерпы на береговых лежбищах на острове Тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 10. С. 1175–1194.
- Ткачев В.В., Варнавский А.В., Бобков А.И., Тугарин А.И., 2016. Современное состояние популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Вестник рыбохозяйственной науки. Т. 3. № 1. С. 53–63.
- Acker M., Mastromonaco G., Schulte-Hostedde A.I., 2018. The effects of body region, season and external arsenic application on hair cortisol concentration // Conservation Physiology. V. 6. № 1. P. 1–9.
- Ashwell-Erickson S., Fay F.H., Elsner R., Wartzok D., 1986. Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*) // Canadian Journal of Zoology. V. 64. № 5. P. 1086–1094.
- Bergendahl M., Vance M.L., Iranmanesh A., Thorner M.O., Veldhuis J.D., 1996. Fasting as a metabolic stress paradigm selectively amplifies cortisol secretory burst mass and delays the time of maximal nyctohemeral cortisol concentrations in healthy men // Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism. V. 81. № 2. P. 692–699.
- Burnett T.A., Madureira A.M.L., Silper B.F., Nadalin A., Tahmasbi A., Veira D.M., Cerri R.L.A., 2014. Short communication: Factors affecting hair cortisol concentrations in lactating dairy cows // Journal of Dairy Science. V. 97. № 12. P. 7685–7690.
- Burns J.M., 1999. The development of diving behavior in juvenile Weddell seals: pushing physiological limits in order to survive // Canadian Journal of Zoology. V. 77. № 5. P. 737–747.
- Comin A., Veronesi M.C., Montillo M., Faustini M., Valentini S., Cairoli F., Prandi A., 2012. Hair cortisol level as a retrospective marker of hypothalamic-pituitary-adrenal axis activity in horse foals // The Veterinary Journal. V. 194. P. 131–132.
- Ferguson S.H., Young B.G., Yurkowski D.J., Anderson R., Willing C., Nielsen O., 2017. Demographic, ecological, and physiological responses of ringed seals to an abrupt decline in sea ice availability // Peer J. V. 5. № 2957.
- González-de-la-Vara M. del R., Valdez R.A., Lemus-Ramírez V., Vázquez-Chagoyán J.C., Villa-Godoy A., Romano M.C., 2011. Effects of adrenocorticotrophic hormone challenge and age on hair cortisol concentrations in dairy cattle // Canadian Journal of Veterinary Research. V. 75. P. 216–221.
- Gundlach N., Krumbholz A., Siebert U., 2014. Hair cortisol as a parameter for stress assessment in harbor seals // 28th annual conference of the European Cetacean Society, Liège, Belgium, 5th – 9th April 2014.
- Heimbürge S.E., Otten W., 2019. The use of hair cortisol for the assessment of stress in animals // General and Comparative Endocrinology. V. 270. P. 10–17.
- Hunt K.E., Stimmelmayer R., George C., Hanns C., Suydam R., Brower H., Rolland R.M., 2014. Baleen hormones: A novel tool for retrospective assessment of stress and reproduction in bowhead whales (*Balaena mysticetus*) // Conservation Physiology. V. 2. № 1. P. 1–12.
- Jensen T.L., Kiersgaard M.K., Sørensen D.B., Mikkelsen L.F., 2013. Fasting of mice: a review // Laboratory Animals. V. 47. № 4. P. 225–240.
- Karpovich S.A., Horstmann L.A., Polasek L.K., 2020. Validation of a novel method to create temporal records of hormone concentrations from the claws of ringed and bearded seals // Conservation Physiology. V. 8. № 1. P. 1–11.
- Keogh M.J., Gastaldi A., Charapata P., Melin S., Fadeley B.S., 2020. Stress-related and reproductive hormones in hair from three north Pacific otariid species: Steller sea lions, California sea lions and northern fur seals // Conservation Physiology. V. 8. № 1. P. 1–13.
- Kershaw J.L., Hall A.J., 2016. Seasonal variation in harbour seal (*Phoca vitulina*) blubber cortisol – A novel indicator of physiological state? // Scientific Reports. V. 6. № 1.
- Laudenslager M.L., Jorgensen M.J., Fairbanks L.A., 2012. Developmental patterns of hair cortisol in male and female nonhuman primates: lower hair cortisol levels in vervet males emerge at puberty // Psychoneuroendocrinology. V. 37. P. 1736–1739.
- Mastromonaco G.F., Gunn K., McCurdy-Adams H., Edwards D.B., Schulte-Hostedde A.I., 2014. Validation and use of hair cortisol as a measure of chronic stress in eastern chipmunks (*Tamias striatus*) // Conservation Physiology. V. 2. № 1. P. 1–12.
- McCormick C.M., Mathews I.Z., 2007. HPA function in adolescence: role of sex hormones in its regulation and the enduring consequences of exposure to stressors // Pharmacology, Biochemistry & Behavior. V. 86. № 2. P. 220–233.
- McLaren I.A., 1958. The biology of the ringed seal (*Phoca hispida* Schreber) in the eastern Canadian Arctic // Bulletin no. 118. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Meise K., Von Engelhardt N., Forcada J., Hoffman J.I., 2016. Offspring hormones reflect the maternal prenatal social environment: Potential for foetal programming? // PLoS ONE. V. 11. № 1. P. 1–17.
- Meyer J.S., Novak M.A., 2012. Minireview: Hair cortisol: A novel biomarker of hypothalamic-pituitary-adrenocortical activity // Endocrinology. V. 153. № 9. P. 4120–4127.

- Naidenko S.V., Alekseeva G.S., Klyuchnikova P.S., Erofeeva M.N., 2022. Application of felid hair for non-invasive tracking of animal reproductive status and adrenal activity // *Animals* V. 12. № 2792.
- Ortiz R.M., Wade C.E., Ortiz C.L., 2001. Effects of prolonged fasting on plasma cortisol and TH in post-weaned northern elephant seal pups // *American Journal of Physiology – Regulatory Integrative Comparative Physiology*. V. 280. P. 790–795.
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL.
- Rose A.J., Herzig S., 2013. Metabolic control through glucocorticoid hormones: An update // *Molecular and Cellular Endocrinology*. V. 380. № 1–2. P. 65–78.
- Ryg M., Oritsland N.A., 1991. Estimates of energy expenditure and energy consumption of ringed seals (*Phoca hispida*) throughout the year // *Polar Research*. V. 10. P. 595–602.
- Sapolsky R.M., Romero L.M., Munck A.U., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions // *Endocrine Reviews*. V. 21. № 1. P. 55–89.
- Sheriff M.J., Dantzer B., Delehanty B., Palme R., Boonstra R., 2011. Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoids // *Oecologia*. V. 166. № 4. P. 869–887.
- Stewart B.S., Petrov E.A., Baranov E.A., Ivanov A.T.M., 1996. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica* // *Marine Mammal Science*. V. 12. № 4. P. 528–542.
- Terwissen C.V., Mastromonaco G.F., Murray D.L., 2013. Influence of adrenocorticotrophin hormone challenge and external factors (age, sex, and body region) on hair cortisol concentration in Canada lynx (*Lynx canadensis*) // *General and Comparative Endocrinology*. V. 194. P. 162–167.
- Thometz N.M., Hermann-Sorensen H., Russell B., Rosen D.A.S., Reichmuth C., 2021. Molting strategies of Arctic seals drive annual patterns in metabolism // *Conservation Physiology*. V. 9. № 1.
- Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N., 2004. Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night // *Marine Ecology progress series*. V. 279. P. 283–289.
- Webb E., Thomson S., Nelson A., White C., Koren G., Rieder M., Van Uum S., 2010. Assessing individual systemic stress through cortisol analysis of archaeological hair // *Journal of Archaeological Science*. V. 37. № 4. P. 807–812.
- Wickham H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York.
- Worthy G.A.J., Morris P.A., Costa D.P., Le Boeuf B.J., 1992. Moulting energetics of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) // *Journal of Zoology (Lond)*. V. 227. P. 257–265.
- Yamanashi Y., Teramoto M., Morimura N., Hirata S., Suzuki J., Hayashi M., Kinoshita K., Murayama M., Idani G., 2016. Analysis of hair cortisol levels in captive chimpanzees: Effect of various methods on cortisol stability and variability // *MethodsX*. V. 3. P. 110–117.

CORTISOL CONCENTRATION IN HAIR OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, CARNIVORA, PHOCIDAE): THE EFFECTS OF SEX, AGE, AND THE DYNAMICS OF ICE DESTRUCTION

P. Yu. Shibanova*, M. A. Solovyeva, P. S. Zhuravleva, D. M. Glazov,
V. V. Rozhnov, S. V. Naidenko

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: polina_shibanova@mail.ru

Measuring hair cortisol concentrations is a widespread method of hormonal research in natural populations. In particular, it has increasingly been used for assessing the chronic physiological stress over long time periods. This study showed for the first time the experience of using hair of Baikal seals to examine their hormonal status. We collected hair samples from live Baikal seals captured during summer expeditions to the Ushkany Islands, Lake Baikal in 2019 and 2021. Age differences in hair cortisol concentration were found: hair cortisol levels were higher among the young seals and declined with age. We suppose this may be related to different extents of nutritional stress, hunting success and social factors on summer rookeries. There was no sex effect on hair cortisol in young animals. We observed that hair cortisol concentrations were higher in young animals captured in 2019 compared to seals taken in 2021, with no differences in ice conditions between these years found.

Keywords: hormonal status, Baikal, Siberia

ПОТЕРИ НАУКИ

ВЛАДИСЛАВ ВИЛЬГЕЛЬМОВИЧ ХЛЕБОВИЧ

(27.02.1932–22.02.2024)



Владислав Вильгельмович Хлебович — советский и российский биолог, естествоиспытатель, автор концепции критической солености биологических процессов, создатель научной школы, изучающей закономерности соленостных адаптаций и осморегуляции водных организмов, специалист по биологии и систематике многощетинковых червей, эволюционист, популяризатор науки. В.В. Хлебович внес весомый вклад в разработку вопросов о значении фенотипических адаптаций и эпигенетической наследственности.

Владислав Вильгельмович Хлебович (рис. 1) родился 27 февраля в 1932 г. в городе Воронеже в семье заместителя директора Воронежского заповедника Вильгельма Казимировича Хлебовича и наблюдателя метеостанции Веры Михайловны Хлебович (ур. Лопыревой). В 1939 г. его отец перешел на преподавательскую работу доцентом в Воронежский государственный университет, и Владислав Вильгельмович стал учиться в 5-й Воронежской школе. В 1942 г. семья, кроме ушедшего в ополчение отца, в последний момент перед приходом немецких войск эвакуировалась в оказавшийся в прифронтовой полосе Воронежский заповедник. В 1945 г. семья Хлебовичей переехала

в город Браслав Полоцкой (ныне Витебской) области Белоруссии. В 1949 г. Владислав Вильгельмович окончил здесь школу с серебряной медалью и летом этого же года поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского университета, где специализировался на кафедре зоологии беспозвоночных. По предложению заведующего кафедрой В.А. Догеля Владислав Вильгельмович стал изучать фауну полихет Дальнего Востока под руководством П.В. Ушакова — ведущего специалиста в стране по этой группе животных. В 1954 г. им была защищена дипломная работа по фауне полихет острова Парамушир. Еще летом 1952 г., после третьего курса, В.В. Хлебович временно работал в Зоологическом институте АН СССР (ЗИН) лаборантом, а сразу после окончания университета он поступил в аспирантуру Зоологического института. Под руководством П.В. Ушакова Хлебович занимался изучением полихет литорали Курильской гряды. В 1959 г. Владислав Вильгельмович защитил кандидатскую диссертацию “Многощетинковые черви (Polychaeta) литорали Курильских островов”. По словам Владислава Вильгельмовича, работа над диссертацией позволила ему для дальнейшего исследования выбрать группу nereid (Nereididae). Она привлекла его разнообразием

форм размножения и личиночного развития, а также разнообразными отношениями ее представителей к солености водной среды, в которой они обитают. Еще в аспирантуре у Владислава Вильгельмовича проявился интерес к изучению влияния солености на гидробионтов. Первые опыты в этом направлении были сделаны им на биостанции ЗИН АН СССР в поселке Рыбачий на Куршской косе (Калининградская область). Объектами его исследований были не только многощетинковые черви, но также инфузории, копеподы, олигохеты и моллюски. Чтобы сосредоточиться на “соленостной” теме, В.В. Хлебович в 1962 г. перешел из ЗИНа на работу в Биологический научно-исследовательский институт ЛГУ, где он руководил лабораторией экспериментальной гидробиологии. Однако уже в 1965 г. Владислав Вильгельмович вернулся на работу в ЗИН и возглавил переданную институту из Карельского филиала АН СССР Беломорскую биологическую станцию на мысе Картеш с полномочиями формировать научные направления. С 1965 по 1978 г. В.В. Хлебович руководил Беломорской биостанцией ЗИН на мысе Картеш (ББС). По мнению многих гидробиологов, в то время она была лучшей морской биостанцией страны, не в последнюю очередь, по причине наличия аквариальных комнат с регулируемой температурой, которые позволяли круглогодично содержать морские организмы в комфортных для них условиях и проводить исследования при стандартных параметрах.

На ББС Владислав Вильгельмович смог сосредоточиться на изучении влияния солености на гидробионтов. Настоящую славу ему принесла разработка в 1960–1970-х гг. концепции “критической солености” в биологии. Ранее благодаря исследованиям Адольфа Ремане (Adolf Remane) была установлена особая значимость солености примерно 5–8‰ для поддержания состава фауны и обеспечения выживаемости отдельных видов гидробионтов. Ремане показал, что при более низкой солености преобладают пресноводные виды, а при более высокой — морские. Впоследствии Л.А. Зенкевичем были получены сходные данные для донных фаун Азовского и Каспийского морей. Кроме того, в ряде публикаций были сделаны частные заключения о соленостных границах выживания и личиночного развития, вместе указывающие на особую роль этого барьера.

Владислав Вильгельмович был одним из первых исследователей, кто занялся изучением зависимости осмотического давления внутренней среды водных организмов от солености, т.е. внешней среды. Осмотическое давление прямо связано с температурой замерзания жидкости, т.е. чем выше давление, тем ниже температура замерзания.

Исследователи обычно строили графики зависимости температуры замерзания полостной жидкости организмов от солености среды. Хлебович заметил, что если осмотическое давление внутренней среды организмов выразить в тех же единицах измерения солености внешней среды (промилле), то переломы кривых на графиках осморегуляции и выживаемости организмов при изменении солености среды совпадут. Переломы кривых приходятся на соленость 5–8‰. Проведенные им эксперименты и анализ литературных данных показали, что, с некоторыми оговорками, это предположение соответствует действительности. Сделанное В.В. Хлебовичем открытие позволило ему обобщить известные на тот момент данные о вселении морских групп в пресные воды и проследить происхождение пресноводной фауны.

В концепции “критической солености” также была отмечена связь гидрохимических показателей воды с биологическими процессами. Задолго до А.П. Лисицина, предложившего концепцию “маргинального фильтра океанов”, Владислав Вильгельмович писал, что в водоемах по разные стороны от зоны, соответствующей солености 5–8‰, характер органического осадкообразования может быть совершенно различным. Позднее в 1980–1990-х гг. В.В. Хлебовичем был опубликован ряд статей, в которых рассматривалась нелинейность физико-химических и биологических процессов в эстуариях рек. Концепция “критической солености” была изложена в монографии В.В. Хлебовича “Критическая соленость биологических процессов”, изданной в 1974 г.

Изучение солености закономерно привело Владислава Вильгельмовича к изучению явления акклимации животных к изменению солености, а затем и к другим факторам среды. Первоначально, как справедливо указал В.В. Хлебович, под акклимацией понимали процедуру предварительного выдерживания организмов, сравниваемых по физиологическим показателям, в лабораторных условиях при стандартных значениях факторов внешней среды. Однако при этом сроки и дозы фактора подбирали интуитивно. Осознание акклимации как биологического явления побудило Владислава Вильгельмовича и его учеников на ББС начать ее изучение. В результате были описаны характерные черты этого биологического явления и сделан вывод о том, что срок акклимации конечен и занимает, как правило 10–15 суток. Полученный результат сразу помог решить методическую проблему со сроками и дозами фактора при акклимации. Владиславом Вильгельмовичем и его учеником А.П. Кондратенковым был предложен метод ступенчатой акклимации. Другим значительным достижением стало экспериментальное

подтверждение генорегуляторной природы акклимации. Результаты изучения различных аспектов акклимации были изложены в монографии В.В. Хлебовича “Акклимация животных организмов”, вышедшей в свет в 1981 г.

В 1976 г. вышла совместная статья Ю.А. Лабаса и В.В. Хлебовича “Фенотипическое окно” генома и прогрессивная эволюция”. Анализируя такие проблемы, как акклимация организмов, ответ организма на стресс, морфогенетическая дискретность онтогенеза, авторы связали их с регуляцией генной активности и пришли к выводу, что *“геном как единое целое представляет собой (на уровне под-вергающейся ассоциирующему естественному отбору популяции) обучающуюся систему, способную решать логические задачи, основанные на дихотомизирующих выборах — “да” — “нет”*”.

В 1978 г. Владислав Вильгельмович оставляет руководство станцией и переходит на должность старшего научного сотрудника в отделение высших червей и мшанок лаборатории морских исследований ЗИН, в котором начинался его путь в науке.

В 1980-е гг. Хлебович вместе с учениками проводил полевые исследования на морях Дальнего Востока СССР и лабораторные эксперименты на биостанции ЗИН в поселке Рыбачий на Куршской косе. За это время им и его учениками были сделаны два значительных открытия.

Изучение фауны эстуариев Южного приморья дало возможность выявить в них группу физиологически пресноводных видов морского происхождения. Во взрослом состоянии они способны длительно выживать в практически пресной воде благодаря способности к гиперосмотической регуляции, но размножение таких видов происходит только во время нагонов морской воды в эстуарии, в результате чего соленость воды становится выше 5‰.

Кроме того, были выполнены лабораторные исследования по внекишечному поглощению растворенных органических веществ морскими организмами. В результате выяснилось, что этот процесс зависит от солености воды. У различных морских организмов он является наиболее интенсивным при соленостях выше 10–20‰ и прекращается при солености ниже 5‰. Иными словами, было показано, что поглощение растворенных органических веществ свойственно именно морским организмам, а у пресноводных животных оно практически отсутствует.

Во второй половине 1980-х гг. Владислав Вильгельмович активно работал по комплексной программе ликвидации последствий аварии на Чернобыльской атомной электростанции. Эти работы были отмечены сначала советским, а затем и российским правительствами: в 1987 г. он награжден

почетной грамотой, а в 1997 г. — медалью “За спасение погибавших”.

В трудные для науки 1993 и 1994 гг. В.В. Хлебович возглавлял международные арктические экспедиции. По результатам этих экспедиций в соавторстве с отечественными и зарубежными исследователями был опубликован ряд статей, в которых впервые были подробно описаны гидрохимические и биологические особенности существования фауны арктических эстуариев.

Владислав Вильгельмович никогда не прекращал исследования по систематике многощетинковых червей. Особое внимание он уделял любимым со студенческих лет нереидам. В 1996 г. в серии “Фауна России и сопредельных стран” вышла его монография “Многощетинковые черви Nereididae России и сопредельных вод”. На протяжении своей долгой жизни он руководил несколькими аспирантами, которые изучали многощетинковых червей, в том числе и из Китая.

Во второй половине 1990-х гг. В.В. Хлебович стал активно заниматься изучением дискретных адаптивных норм (термин Б.Н. Медникова) — адаптивных модификаций в животном и растительном мире, которые, в отличие от градуальных адаптивных норм, реализуются при достижении пороговых значений фактора четко и резко, без переходов, и различаются по принципу “да или нет”, т.е. каждое изменение четко адаптировано к определенному воздействию. Это один из видов модификационной изменчивости. Его интересовали как механизмы проявления дискретных адаптивных норм, так и их эволюционное значение. Он, совместно со своими учениками и аспирантами, провел ряд опытов, с помощью которых было доказано, что в основе явления дискретных адаптивных норм лежат относительно независимые генетические программы. В результате В.В. Хлебович пришел к тому же выводу, что и известный эволюционист Г.Ф. Гаузе: “Адаптивная модификация ...уже в силу своей адаптивности указывает на то, что случайно возникшая похожая на нее мутация будет подхвачена отбором и будет эволюционно закреплена”. Владислав Вильгельмович с 1970-х гг. был сторонником гипотезы о том, что источником происхождения как акклимации, так и дискретных адаптивных норм, являются дубликации генов. Результаты исследований и воззрения на появление и эволюцию дискретных адаптивных норм изложены в серии работ В.В. Хлебовича, вышедших с конца 1990-х гг. и до 2010 г.

В год перед своим 80-летием Владислав Вильгельмович решил обобщить свои взгляды на некоторые вопросы адаптации животных, к которым он пришел за долгую научную жизнь, и написал книгу “Очерки экологии особи (очерки фенотипических

адаптаций животных)”, которая была издана в 2012 г. после его юбилея. Основу книги составили материалы лекций, которые он читал студентам магистратуры на Биолого-почвенном факультете Санкт-Петербургского университета. Книга включает изложение его собственных, более чем полувековых, исследований по отношению организмов к солености среды, концепции критической солености, исследований явления акклимации, принципов гомеостаза и модификационной изменчивости.

После 2012 г. Хлебович выпустил серию статей, в которой критично пересмотрел свои некоторые взгляды с учетом вновь появившихся новых биологических данных и гипотез. В частности, он, с учетом гипотезы Ю.В. Наточина о роли ионов калия на ранних этапах эволюции жизни на Земле, уточнил концепцию критической солености. Еще в 1974 г. В.В. Хлебович отметил, что активность $K^+ - Na^+ - \text{АТФазы}$ исчезает при уменьшении окружающей клетку солености ниже 5‰. Отсюда и возникает необходимость пресноводным и наземным животным иметь внутреннюю соленость не менее 5‰ (правило Бидла). В настоящее время известно, что нуклеиновые кислоты могут оставаться в нативном состоянии только в калиевой среде. Ю.В. Наточин предположил, что становление жизни происходило во внешней среде с доминированием этого иона. В.В. Хлебович отметил, что по мере нарастания во внешней среде ионов натрия возникала опасность вытеснения ими ионов калия из окружения нуклеиновых кислот. Проблему, по-видимому, решило образование на мембране выкачивающего из клетки натриевого насоса в виде $K^+ - Na^+ - \text{АТФазы}$. В дальнейшем, на основе этого фермента выработались другие механизмы трансмембранного транспорта, и, как следствие, они в своем большинстве оказываются натрий-зависимыми. Таким образом, натрий превратился в обязательный ион вокруг клетки, которого должно быть не меньше, чем в морской воде с концентрацией 5‰.

Последнее десятилетие своей жизни Владислав Вильгельмович боролся с прогрессирующей слепотой. Тем не менее он писал статьи до того момента, пока мог хоть как-то видеть. Последняя его научная работа была написана и опубликована в 2019 г. Однако и после потери зрения он участвовал в научной жизни: диктовал рецензии и делал онлайн-доклады на конференциях. Оценкой научных достижений Владислава Вильгельмовича может служить то, что в 2008 г. Президиум РАН присудил В.В. Хлебовичу вместе с его учеником Н.В. Аладиным за их работы по проблеме “Фактор солености в зоологии” премию им. академика Е.Н. Павловского.

Владислав Вильгельмович занимался просветительской деятельностью. В 1987 г. вышла его книга

“Пока еще не домашние”. В ней он рассказал о новых подходах к одомашниванию диких животных и высказал собственные оригинальные взгляды на описываемую проблему. Книга получила высокую оценку: автору предложили возглавить в АН СССР отдел по одомашниванию животных. В книге “Агрозоология”, изданной в 1991 г., В.В. Хлебович доступно описал, чем полезны, а чем вредны для человека животные от простейших до млекопитающих и птиц, и как использовать полезные свойства животных для эффективного развития сельского хозяйства.

В.В. Хлебович писал не только научные и научно-популярные тексты. В последние два десятилетия своей жизни он опубликовал интересные биографические материалы. В 2007 г. вышла книга “Картеш и около”, в которой он рассказал о работавших в Зоологическом институте и на Беломорской биологической станции на мысе Картеш людях. В 2010 г. Владислав Вильгельмович опубликовал книгу “Кадры жизни одного зоолога”, которая широко описывает реалии советского времени, свидетелем которых был автор. Ее второе дополненное издание вышло в 2017 г. Последние, написанные им воспоминания “В науке и около”, увидели свет в 2018 г.

Тонкий наблюдатель природы, Владислав Вильгельмович опубликовал свои наблюдения о животных в небольшой книге “Животные и мы”, которую с удовольствием читают и взрослые, и дети.

Среди личных качеств Владислава Вильгельмовича необходимо отметить его постоянный интерес к происходящему не только в науке, но и в окружающем мире и социуме и целеустремленность в решении поставленных задач. Он обладал обостренным чувством справедливости, тяжело переживал неправду и ложь. Владислав Вильгельмович воспитал большое количество учеников и радовался их успехам. Он старался помогать людям и способствовал публикации работ своих коллег. Особенно хочется отметить его теплое отношение и благодарность к техническому персоналу, без которого никакое проведение научных работ было бы невозможным.

Увы, больше не удастся услышать его приветливое “Здравствуй, как я рад тебя слышать. Расскажи поподробнее, над чем ты сейчас работаешь...”.

БИБЛИОГРАФИЯ РАБОТ В.В. ХЛЕБОВИЧА

Хлебович В. В., 2020. “Древо жизни”-животные-человек-наука // Русский орнитологический журнал. Т. 29. № 1923. С. 2192–2195.

Хлебович В. В., 2019. О зарождении и судьбе цивилизаций // Успехи современной биологии. Т. 139. № 2. С. 206–208.

- Хлебович В. В., 2018. В науке и около. СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН. 100 с.
- Хлебович В. В., 2018. О стратегических решениях живой природы // Успехи современной биологии. Т. 138. № 6. С. 627–630.
- Хлебович В. В., Иванов В. В., 2018. Эстуарные экосистемы и их место в устьевых природных комплексах Арктики (на примере устьевой области Енисея) // Успехи современной биологии. Т. 138. № 2. С. 218–224.
- Хлебович В. В., 2017. Адаптивные реакции организма в меняющейся среде // Наука – школе. Сборник научных публикаций. Санкт-Петербург. С. 33–46.
- Хлебович В. В., 2017. Кадры жизни одного зоолога. Воспоминания. М.: Новый хронограф. 336 с.
- Хлебович В. В., 2017. Акклимация животных организмов: основы теории и прикладные аспекты // спехи современной биологии. Т. 137. № 1. С. 20–28.
- Khlebovich V. V., 2017. Acclimation of animal organisms: basic theory and applied aspects // Biology Bulletin Reviews. Т. 7. С. 279–286.
- Хлебович В. В., 2016. О таксоценах хищник-жертва // Биосфера. Т. 8. № 2. С. 151–154.
- Khlebovich V. V., 2015. Applied aspects of the concept of critical salinity // Biology bulletin reviews. Т. 5. № 6. С. 562–567.
- Хлебович В. В., 2015. Животные и мы. М.: Издательство КДУ. 92 с.
- Хлебович В. В., 2015. Новое окно в эпигенетику // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1231. С. 4639–4653.
- Хлебович В. В., 2015. Особь как квант жизни // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1188. С. 3265–3273.
- Хлебович В. В., 2015. Критическая соленость как маркер смены калиевой эпохи развития жизни на натриевую // Успехи современной биологии. Т. 135. № 1. С. 18–20.
- Хлебович В. В., 2015. Зарождение жизни и животных // Природа. № 6. С. 69–71.
- Хлебович В. В., 2015. Прикладные аспекты концепции критической солености // Успехи современной биологии. Т. 135. № 3. С. 272–278.
- Хлебович В. В., 2015. Презумпция морского начала в физиологии и экологии животных // Труды Зоологического института РАН. Т. 319. № 4. С. 536–544.
- Хлебович В. В., 2014. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Русский орнитологический журнал. Т. 23. № 1037. С. 2555–2571.
- Хлебович В. В., 2014. Контурсы протоэволюции // Природа. № 8. С. 93–94.
- Хлебович В. В., 2014. Этапы и принципы эволюции водно-солевых отношений организмов // Биосфера. Т. 6. № 2. С. 170–175.
- Хлебович В. В., 2013. Критическая соленость – гомеостаз – устойчивое развитие // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 3. С. 3–6.
- Хлебович В. В., 2013. Опыт анализа графиков экспериментальных и полевых гидробиологических данных // Астраханский вестник экологического образования. № 2(24). С. 71–81.
- Хлебович В. В., 2012. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб.: Изд. Зоол. ин-та РАН. 143 с.
- Хлебович В. В., 2012. Рост числа индивидуальностей в эволюции Вселенной // Биосфера. Т. 4. № 4. С. 493–494.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В., 2010. Фактор солености в жизни животных // Вестник РАН. Т. 80. № 5–6. С. 527–532.
- Telesh I. V., Khlebovich V. V., 2010. Principal processes within the estuarine salinity gradient: a review // Marine Pollution Bulletin. Т. 61. № 4–6. С. 149–155.
- Хлебович В. В., 2009. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Труды ЗИН РАН. Приложение № 1. С. 219–231.
- Хлебович В. В., 2007. Уровни гомеостаза // Природа. № 2. С. 61–65.
- Хлебович В. В., 2007. Картеши и около. М.: WWF России. 72 с.
- Хлебович В. В., 2006. Новое окно в эпигенетику // Природа. № 7. С. 22–29.
- Хлебович В. В., 2005. Уровни гомойотермии и гомойоосмии и вероятные причины, их определяющие // Журнал общей биологии. Т. 66. № 5. С. 431–435.
- Хлебович В. В., Дегтярев А. В., 2005. Механизм образования оборонительных морф у *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniidae) // Доклады Академии наук. Т. 404. № 1. С. 139–141.
- Хлебович В. В., Дегтярев А. В., 2005. Механизм образования оборонительных морф у *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae, Scenedesmaceae) // Доклады Академии наук. Т. 403. № 5. С. 715–717.
- Хлебович В. В., Кулангиева Л. В., Дегтярев А. В., 2004. Влияние актиномицина D на соленостную акклимацию *Paramecium calkinsi* (Ciliophora, Peniculia) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 1. С. 1–7.
- Хлебович В. В., Орлова М. И., 2004. Причины и тенденции антропогенного расселения эстуарных организмов // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М. – СПб.: Товарищество научных изданий КМК. С. 214–221.
- Хлебович В. В., Дегтярев А. В., 2003. Механизм образования оборонительных морф у *Euplotes aediculatus* (Ciliata, Hypotrichida) // Доклады Академии наук. Т. 392. С. 571–573.

- Хлебович В.В., 2003. Из истории беломорских биостанций // Biological Communications. № 4. С. 96–102.
- Khlebovich V.V., Komendantov A. Y., 2002. Temporary variation of paragnath arrangement in *Hediste diversicolor* and *H. japonica* (Polychaeta, Nereididae) // Зоологический журнал. Т. 81. № 4. С. 503–505.
- Хлебович В.В., 2002. Долговременное привыкание как частный случай акклимации // Доклады Академии наук. Т. 384. № 1. С. 139–141.
- Хлебович В.В., 2002. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // Успехи современной биологии. Т. 122. № 1. С. 16–25.
- Березина Н.А., Хлебович В.В., Панов В.Е., Запорожец Н.В., 2001. Соленостная резистентность интродуцированной в бассейн Финского залива (Балтийское море) амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) // Доклады Академии наук. Т. 379. № 3. С. 414–416.
- Khlebovich V.V., 2001. Caecal glands in Nereididae and a new tribe of the subfamily Nereidinae (Polychaeta, Phyllodocida) // Zoosystematica Rossica. Т. 10. № 1. С. 33–35.
- Khlebovich V.V., Abramova E. N., 2000. Some problems of crustacean taxonomy related to the phenomenon of Horohaliniticum // Hydrobiologia. Т. 417. С. 109–113.
- Орлова М.И., Панов В.Е., Крылов П.И., Телеш И.В., Хлебович В.В., 1999. Изменения в планктонных и донных сообществах восточной части Финского залива Балтийского моря в связи с биологическими инвазиями // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 279. С. 1–305.
- Хлебович В.В., 1999. Адаптивные нормы и генетические триады // Эволюционная биология: история и теория. Санкт-Петербург: Изд. СПбФНИИ-ЕТ. С. 93–101.
- Кержнер И.М., Хлебович В.В., Камелин Р.В., 1999. Систематика как основа исследований биологического разнообразия // Сохранение биологического разнообразия (материалы конф.). М.: РАН. С. 35–40.
- Хлебович В.В., Фокин С.И., Селеннова Т.В., 1999. Соленостная акклимация эвригалинных инфузорий *Paramecium calkinsi* и *P. woodruffi* (Ciliophora, Hymenostomatida) // Зоологический журнал. Т. 78. № 4. С. 421–425.
- Хлебович В.В., Селеннова Т.В., 1999. Соленостная акклимация эвригалинных инфузорий *Fabrea salina* и *Condylostoma arenarium* (Ciliophora, Heterotrichida) // Зоологический журнал. Т. 78. № 2. С. 142–145.
- Orlova M. I., Khlebovich V.V., Komendantov A. Y., 1998. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Aquatic Ecology. Т. 7. С. 17–28.
- Khlebovich V.V., 1997. Selection and criteria for biological indicator species for Arctic monitoring // Marine pollution bulletin. Т. 35. № 7–12. С. 381–383.
- Khlebovich V.V., Ivanov V.V., Makeyev V. M., 1997. Assessment aspect of contamination of the Arctic estuary ecosystems // Marine pollution bulletin. Т. 35. № 7–12. С. 222–225.
- Хлебович В.В., 1996. Многощетинковые черви семейства Nereididae морей России и сопредельных вод. Фауна России и сопредельных стран. Многощетинковые черви. Т. 3. Л.: Наука. 221 с.
- Хлебович В.В., 1996. Гидробиологические проблемы арктических эстуариев // VII съезд Гидробиологического общества РАН: Материалы съезда. Т. 1. Казань: Полиграф. С. 172–177.
- Khlebovich V.V., 1996. *Portlandia aesturiorum* (Mosswitsch), Bivalvia, Nuculanidae and its relation to salinity // Ruthenica: Русский малакологический журнал. Т. 6. № 2. С. 167–172.
- Khlebovich V.V., 1996. The susceptibility to loss of diapause capacity in hydrobionts of ephemeral waterbodies // Hydrobiologia. С. 83–84.
- Khlebovich V.V., 1996. On various types of antifreezes in active and resting stages of organisms // Hydrobiologia. Т. 320. № 1. С. 81–82.
- Baskaran M., Asbill S., Santschi P., Davis T., Brooks J., Champ M., Makeyev V., Khlebovich V., 1995. Distribution of $^{239,240}\text{Pu}$ and ^{238}Pu Concentrations in Sediments from the Ob and Yenisey Rivers and Kara Sea // Applied Radiation and Isotopes. Т. 46. № 11. С. 1109–1119.
- Хлебович В.В., 1993. Биотические отношения в таксоценозах // Успехи современной биологии. Т. 113. № 5. С. 532–541.
- Комендантов А.Ю., Хлебович В.В., 1992. Галопреферendum у *Lycastopsis augeneri* (Polychaeta: Nereididae) // Исследования фауны морей. Т. 43. № 51. С. 142–144.
- Хлебович В.В., 1991. Агрозоология. М.: Агропромиздат. 176 с.
- Хлебович В.В., 1990. Изучение соленостных отношений // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219. С. 87–100.
- Khlebovich V.V., 1990. Some physico-chemical and biological phenomena in the salinity gradient // Limnologia. Т. 20. № 1. С. 5–8.
- Хлебович В.В., Ардабьева А.Г., Катунин Д.Н., Татаринцева Т.А., 1989. Корреляция между величиной солёности, концентрацией кремния и развитием фитопланктона // Труды зоологического института АН СССР. Т. 196. С. 51–63.
- Комендантов А.Ю., Хлебович В.В., 1989. Солёностная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворённых органических веществ // Труды зоологического института АН СССР. Т. 196. С. 22–50.

- Хлебович В. В., 1989. Критическая соленость и хорога-линикум: современный анализ понятий // Труды зоологического института АН СССР. Т. 196. С. 5–11.
- Хлебович В. В., 1987. Пока еще не домашние. М.: Агро-промиздат. 160 с.
- Зюганов В. В., Лабас Ю. А., Хлебович В. В., 1987. Ион-ные каналы, гены и эволюция // Природа. № 9. С. 92–99.
- Хлебович В. В., 1986. К биологической типологии эстуа-риев Советского Союза // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 141. С. 3–9.
- Аладин Н. В., Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., 1986. Криоскопический метод в гидробиологии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 141. С. 127–135.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., 1986. Низкая осмо-тическая концентрация крови как общее свойство двустворчатых моллюсков, проникающих в прес-ные воды // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 152. С. 50–56.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., 1985. О физиоло-гически пресноводных беспозвоночных морского происхождения // Журнал общей биологии. Т. 46. № 3. С. 331–335.
- Комендантов А. Ю., Хлебович В. В., Аладин Н. В., 1985. Особенности осмотической и ионной регуляции двустворчатых моллюсков в зависимости от фак-торов среды // Экология. № 5. С. 35–42.
- Хлебович В. В., 1985. О разнообразии типов размноже-ния и развития полихет в связи с их географиче-ским распространением // Исследования фауны морей. Т. 34. № 42. С. 132–135.
- Хлебович В. В., Аладин Н. В., Комендантов А. Ю., 1983. Осмотическая регуляция у *Dreissena polymorpha* при разных сочетаниях температуры и солености среды // Моллюски: систематика, экология и за-кономерности распространения. Сб. 7. Л.: Наука. С. 223–224.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Яковишина Л. А., 1983. Осмотическая регуляция у *Lycostopsis augeneri* и *Tylorrhynchus heterohattis* (Polychaeta, Nereidae) в водах различной солености // Зооло-гический журнал. Т. 62. № 5. С. 796–799.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Яковишина Л. Я., 1982. Соленостная зависимость поглощения рас-творенного в воде глицина беломорскими и япо-номорскими *Mytilus edulis* // Зоологический жур-нал. Т. 61. № 5. С. 783–787.
- Хлебович В. В., 1981. Акклимация животных организ-мов. Л.: Наука. 136 с.
- Кондратенков А. П., Хлебович В. В., 1981. Динамика ак-климации и деакклимации гидробио // Биология моря. № 4. С. 55–58.
- Хлебович В. В., Яковишина Л. А., Комендантов А. Ю., 1981. Изменение содержания электролитов в мантийной жидкости и гемолимфе беломорской мидии при длительном опреснении внешней сре-ды // Биология моря. Т. 2. С. 86–89.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Шкляревич Г. А., 1980. Самостоятельность *Nereis virens*, *N. grandis*, *N. brandti* (Annelida, Polychaeta) и изменчивость числа их парагнат // Зоологический журнал. Т. 59. № 11. С. 1617–1624.
- Луканин В. В., Хлебович В. В., 1979. Влияние ингиби-торов синтеза белка на метаморфоз и адаптив-ную способность сцифомедузы *Aurelia aurita* (L.) при воздействии на них опреснения // Онтогенез. Т. 10. № 1. С. 80.
- Наточин Ю. В., Михайлова О. Ю., Лаврова Е. А., Хлебо-вич В. В., 1979. Содержание воды и электролитов в клетках аддуктора мидии *Mytilus edulis* в широ-ком диапазоне солености морской воды // Биоло-гия моря. Т. 15. № 4. С. 54–60.
- Бергер В. Я., Ковалева Н. М., Михайлова О. Ю., Нато-чин Ю. В., Хлебович В. В., 1979. Влияние ингиби-торов на ионный состав и объем клеток мышц морских моллюсков // Биология моря. Т. 15. № 4. С. 47–53.
- Хлебович В. В., Станкявичус А. Б., 1979. Пределы сту-пенчатой адаптации к опреснению *Macoma balthica*, *Mytilus edulis* и *Mya arenarea* из восточной части Балтийского моря // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л. С. 42–43.
- Наточин Ю. В., Михайлова О. Ю., Лаврова Е. А., Хлебо-вич В. В., 1979. Вода и электролиты клеток аддук-тора мидии *Mytilus edulis* в широком диапазоне солености морской воды // Биология моря. Т. 15. № 4. С. 19–24.
- Зюганов В. В., Хлебович В. В., 1979. Анализ механиз-мов, определяющих различное отношение спер-миев морской и пресноводной форм трехиглой колюшки к солености среды // Онтогенез. Т. 10. № 5. С. 506–509.
- Луканин В. В., Хлебович В. В., 1979. Влияние ингиби-торов синтеза белка на метаморфоз и адаптив-ную способность сцифомедузы *Aurelia aurita* (L.) при воздействии на них опреснения // Онтогенез. Т. 10. № 1. С. 80.
- Berger V. Y., Khlebovich V. V., Kovaleva N. M., Natochin Y. V., 1978. The changes of ionic composition and cell volume during adaptation of molluscs (*Littorina*) to lowered salinity. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 60(4), 447–452.
- Старобогатов Я. И., Хлебович В. В., 1978. Проблемы типологии солоноватых вод // Гидробиологиче-ский журнал. Т. 14. № 6. С. 3–6.
- Хлебович В. В., 1978. О трудностях удаленных стацио-наров // Вестник Академии наук. № 3. С. 52–54.
- Бергер В. Я., Хлебович В. В., 1977. Об абсолютном и относительном критериях устойчивости

- к абиотическим факторам среды // Журнал общей биологии. Т. 38. С. 836–840.
- Хлебович В.В., 1977. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе // Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука. С. 257–292.
- Хлебович В.В., 1977. Приспособления животных к изменениям солености и ионного состава воды // Океанология. Биология океана. Т. 1. М.: Наука. С. 26–35.
- Хлебович В.В., Виноградов Г.А., Дурин Д.К., Львова Т.Г., 1977. Натриевый и кальциевый обмен икры горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) в первые часы после ее оплодотворения в водах разной минерализации // Вопросы ихтиологии. Т. 17. № 3. С. 566.
- Хлебович В.В., Шкляревич Г.А., 1977. О происхождении *Nereis virens* Sars в Белом море // Зоологический журнал. Т. 56. № 3. С. 464–467.
- Хлебович В.В., Аладин Н.В., 1976. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmani* и *Podon leuckarti* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 12. № 6. С. 591–592.
- Хлебович В.В., Михайлова О.Ю., 1976. Осмотическая толерантность и адаптация к гипотоническому воздействию у *Echinorhynchus gadi* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) // Паразитология. Т. 10. С. 5.
- Хлебович В.В., 1976. Активность некоторых беломорских беспозвоночных при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды // Исследования фауны морей. Т. 17. С. 226–321.
- Лабас Ю.А., Хлебович В.В., 1976. “Фенотипическое окно” генома и прогрессивная эволюция // Исследования фауны морей. Т. 17. С. 4–25.
- Хлебович В.В., Бергер В.Я., 1975. Некоторые аспекты изучения фенотипических адаптаций // Журнал общей биологии. Т. 36. № 1. С. 11–25.
- Хлебович В.В., Орфеев Ю.В., 1975. О вероятном экологическом стимуле формирования протозойной колониальности и становления многоклеточности // Проблемы эволюции. Т. 4. С. 11–14.
- Хлебович В.В., Михайлова О.Ю., 1975. Влияние периодических изменений солености на активность *Hydrobia ulvae* // Зоологический журнал. Т. 54. № 10. С. 1452–1456.
- Хлебович В.В., 1975. О реакциях беломорских организмов на понижение солености в связи со сбросом пресных вод в морские заливы // Гидробиологический журнал. Т. 11. № 5. С. 88.
- Хлебович В.В., 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
- Хлебович В.В., 1973. Активность *Hydrobia ulvae* (Pennant) и планул *Aurelia aurita* (L.) при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды // Доклады АН СССР. Т. 208. № 5. С. 1221–1223.
- Khlebovich V.V., Kondratenkov A.P., 1973. Stepwise acclimation — a method for estimating the potential euryhalinity of the gastropod *Hydrobia ulvae* // Marine Biology. Т. 18. № 1. С. 6–8.
- Хлебович В.В., Кондратенков А.П., 1971. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска *Hydrobia ulvae* // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Т. 4. С. 37–38.
- Бергер В.Я., Луканин В.В., Хлебович В.В., 1970. Действие актиномицина D на способность личинок *Aurelia aurita* и *Ephera vineta* к акклимации при изменении к солености среды // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 6. С. 636–638.
- Хлебович В.В., Богданов В.Е., Кузьмина В.Г., 1970. Эвригалинность и осморегуляция беломорских *Mysis oculata* и *M. litoralis* (Crustacea, Mysidacea) // Зоологический журнал. Т. 49. № 7. С. 1085–1088.
- Хлебович В.В., Луканин В.В., 1970. Выживаемость сперматозоидов некоторых моллюсков в морской воде разной солености // Доклады АН СССР. Т. 192. № 1. С. 203–204.
- Khlebovich V.V., 1969. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal State // Marine Biology. Т. 2. № 4. С. 338–345.
- Khlebovich V.V., 1968. Some peculiar features of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters // Marine Biology. Т. 2. С. 47–49.
- Хлебович В.В., 1968. Выживаемость беломорской мидии в условиях длительного опреснения и высыхания // Моллюски и их роль в экосистемах, Л.: Наука. С. 45–46.
- Хлебович В.В., 1968. Осмотическая регуляция трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в воде различной солености // Зоологический журнал. Т. 47. № 4. С. 591–594.
- Хлебович В.В., 1968. Класс многощетинковые черви, Polychaeta // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая промышленность. С. 96–104.
- Русанова М.Н., Хлебович В.В., 1967. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 годов // Океанология. Т. 7. № 1. С. 164–167.
- Хлебович В.В., 1966. Зависимость изменений оптической плотности растворов тканевых белков некоторых пресноводных животных от солености среды // Цитология. Т. 8. № 3. С. 401–403.
- Хлебович В.В., Бергер В.Я., 1965. Опыт электрокондуктометрического исследования водносолевого обмена некоторых гидробионтов // Гидробиологический журнал. Т. 1. № 5. С. 57–61.
- Хлебович В.В., 1964. Многощетинковые черви (Polychaeta) из северной части Гренландского моря и района островов Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа // Труды ААНИИ. Т. 259. С. 167–180.

- Хлебович В. В., 1963. К биологии *Nereis virens* Sars в Кандалакшском заливе Белого моря // Труды Кандалакшского заповедника. Т. 4. С. 250–257.
- Хлебович В. В., 1963. О систематическом положении nereиды Каспийского моря // Зоологический журнал. Т. 42. № 1. С. 129–131.
- Хлебович В. В., 1963. Гистохимическое исследование сукцинооксидазной системы некоторых гидробионтов // Доклады Академии наук СССР. Т. 148. № 4. С. 966.
- Хлебович В. В., Баолин У, 1962. Многощетинковые черви Желтого моря. III. Семейство Nereidae (Polychaeta, Errantia) // Studia Marina Sinica. Т. 1. С. 33–53.
- Хлебович В. В., Баолин У, 1962. Многощетинковые черви Желтого моря. V. Дополнения к фауне Nereidae (Polychaeta, Errantia) // Acta Zoologica Sinica. Т. 14. № 2. С. 267–278.
- Хлебович В. В., 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды // Журнал общей биологии. Т. 23. № 2. С. 90–97.
- Хлебович В. В., 1962. Пелагические половые стадии полихет, пойманные на свет в районе Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Т. 8. С. 167–180.
- Наточин Ю. В., Хлебович В. В., Крестинская Т. В., 1961. Сукциндегидраза в транспортирующих натрий органах беспозвоночных животных // Доклады Академии наук СССР. Т. 137. № 6. С. 1474–1476.
- Хлебович В. В., 1961. Нахождение архианнелиды *Nerilla antennata* O. Schmidt на побережье Баренцева моря // Зоологический журнал. Т. 40. № 1. С. 130.
- Хлебович В. В., 1961. Многощетинковые черви (Polychaeta) литорали Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. Т. 7. С. 151–260.
- Хлебович В. В., 1960. О скорости гибели некоторых пресноводных и морских беспозвоночных в солоноватой воде различных концентраций // Доклады Академии наук СССР. Т. 135. № 3. С. 732–735.
- Хлебович В. В., 1959. Новая система классификации солоноватых вод // Зоологический журнал. Т. 38. № 9. С. 1437.
- Хлебович В. В., 1959. Новый случай хищничества у полихет // Природа. № 9. С. 118.
- Хлебович В. В., 1959. Новые и впервые отмечаемые для фауны СССР виды многощетинковых червей (Polychaeta) с литорали Курильских о-вов // Зоологический журнал. Т. 38. № 2. С. 167–180.
- Хлебович В. В., 1958. Анализ фауны многощетинковых червей (Polychaeta) литорали Курильских островов // Доклады АН СССР. Т. 120. № 6. С. 1370–1373.
- Хлебович В. В., 1958. О двух формах полихеты *Cirratulus cirratus* (O.F. Müller) // Доклады АН СССР. Т. 123. № 2. С. 375–376.
- Хлебович В. В., 1957. Наблюдения над морозостойкостью многощетинковых червей Курильской гряды // Доклады АН СССР. Т. 112. № 3. С. 542–544.

**И. С. Плотников*, А. В. Смирнов,
А. О. Смуров, Н. В. Аладин**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

**e-mail: igor.plotnikov@zin.ru*