

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 3

Март 2023



# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



[www.sciencejournals.ru](http://www.sciencejournals.ru)



# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 102, номер 3, 2023

---

---

A New Species of <i>Pseudotocepheus</i> Balogh 1960 (Acari, Oribatida, Otocepheidae) from <i>Dipterocarpus alatus</i> in Vietnam, with a Key to the Known Species of the Genus from the Oriental Region <i>S. G. Ermilov, V. M. Salavatulin</i>	243
Пауки (Агапеи) перигляциальных ландшафтов Цейского ущелья (Кавказ, Северная Осетия-Алания) <i>А. Б. Бабенко, А. В. Пономарев</i>	251
Переописание <i>Canthocamptus latus</i> Borutzky 1947 (Сорепода, Harpacticoida, Canthocamptidae) из озера Байкал <i>Т. М. Алексеева, Т. Д. Евстигнеева, Н. Г. Шевелева, О. А. Тимошкин</i>	266
Ассоциативное обучение и память наездников <i>Trichogramma telengai</i> (Hymenoptera, Trichogrammatidae) <i>М. А. Федорова, С. Э. Фарисенков, А. В. Тимохов, А. А. Полилов</i>	284
Новые и малоизвестные виды жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) острова Сахалин <i>Ю. Н. Сундуков</i>	291
Новый вид рода <i>Thinodromus</i> Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Малайзии <i>М. Ю. Гильденков</i>	300
Два новых вида выемчатокрылых молей рода <i>Helcystogramma</i> Zeller 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) из Панамы <i>М. М. Омелько, Н. В. Омелько</i>	304
Birds as Hosts of Parasitic Louse Flies (Diptera) in the South of the Russian Far East <i>Е. Р. Nartshuk, А. V. Matyukhin, V. P. Shokhrin</i>	310
Сезонная динамика спектра питания пары орлов-могильников ( <i>Aquila heliaca</i> , Accipitridae, Accipitriformes) в левобережье Среднего Поволжья <i>М. В. Коренов, Л. А. Арбузова</i>	317
Структура и неоднородность местообитаний определяют вероятность успешного гнездования ушастой совы ( <i>Asio otus</i> , Strigidae, Strigiformes) <i>А. В. Шариков, Т. С. Массальская, С. В. Волков, Т. С. Ковинька</i>	325
Морфометрические параметры эритроцитов некоторых видов морских млекопитающих <i>Т. В. Селиверстова</i>	335
Оценка влияния множественного отцовства на иммунный статус детенышей сирийского хомяка ( <i>Mesocricetus auratus</i> , Cricetidae, Rodentia) <i>Е. В. Поташникова, Е. В. Кузнецова, Н. Ю. Феоктистова, Н. А. Васильева, С. И. Мещерский</i>	340

---

## Методика зоологических исследований

Применение Bootstrap метода в анализе поведенческих данных и метод визуализации данных выбора из трех объектов <i>А. В. Дудорова, Д. А. Подгрудков, Е. П. Крученкова</i>	349
---	-----

---

## Потери науки

Дмитрий Люмбергович Иванов (14.09.1955–4.10.2022) <i>К. Г. Михайлов, Е. М. Крылова</i>	354
---	-----

---

---

# Contents

---

---

## Volume 102, No 3, 2023

---

---

A New Species of <i>Pseudotocepheus</i> Balogh 1960 (Acari, Oribatida, Otocepheidae) from <i>Dipterocarpus alatus</i> in Vietnam, with a Key to the Known Species of the Genus from the Oriental Region <i>S. G. Ermilov, V. M. Salavatulin</i>	243
Spiders (Aranei) of the Periglacial Landscapes of the Tsei Gorge North Ossetia-Alania, Caucasus, Russia <i>A. B. Babenko, A. V. Ponomarev</i>	251
A Redescription of <i>Canthocamptus latus</i> Borutzky 1947 (Copepoda, Harpacticoida, Canthocamptidae) from Lake Baikal <i>T. M. Alekseeva, T. D. Evstigneeva, N. G. Sheveleva, O. A. Timoshkin</i>	266
Associative Learning and Memory in <i>Trichogramma telengai</i> (Hymenoptera, Trichogrammatidae) <i>M. A. Fedorova, S. E. Farisenkov, A. V. Timokhov, A. A. Polilov</i>	284
New or Little-Known Species of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) from the Sakhalin Island <i>Yu. N. Sundukov</i>	291
A New Species of the Genus <i>Thinodromus</i> Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Malaysia <i>M. Yu. Gildenkov</i>	300
Two New Species of Gelechiid Moths of the Genus <i>Helcystogramma</i> Zeller 1877 (Lepidoptera, Gelechiidae) from Panama <i>M. M. Omelko, H. B. Omelko</i>	304
Birds as Hosts of Parasitic Louse Flies (Diptera) in the South of the Russian Far East <i>E. P. Nartshuk, A. V. Matyukhin, V. P. Shokhrin</i>	310
Seasonal Dynamics of the Ration of Imperial Eagles ( <i>Aquila heliaca</i> , Accipitridae, Accipitriformes) in the Left-Bank Middle Volga Region <i>M. V. Korepov, L. A. Arbuzova</i>	317
Habitat Structure and Heterogeneity Determine a Successful Breeding Probability of the Long-eared Owl ( <i>Asio otus</i> , Strigidae, Strigiformes) <i>A. V. Sharikov, T. S. Massalskaia, S. V. Volkov, T. S. Kovinka</i>	325
Marine Mammals: Morphometric Parameters of Erythrocytes <i>T. V. Seliverstova</i>	335
Evaluation of the Influence of Multiple Paternity on the Immune Status of Syrian Hamster ( <i>Mesocricetus auratus</i> , Cricetidae, Rodentia) young <i>E. V. Potashnikova, E. V. Kuznetsova, N. Yu. Feoktistova, N. A. Vasilieva, S. I. Meshcherskii</i>	340

---

### Methods of Zoological Investigations

Bootstrap Method Application in Behavioral Data Analysis and the Data Visualization Method of Choice from Three Objects <i>A. V. Dudorova, D. A. Podgrudkov, E. P. Kruchenkova</i>	349
---	-----

---

### Obituary

Dmitry Lyumbergovich Ivanov (14.09.1955–4.10.2022) <i>K. G. Mikhailov, E. M. Krylova</i>	354
---	-----

---

---

УДК 595.4

**A NEW SPECIES OF *PSEUDOTOCEPHEUS* BALOGH 1960  
(ACARI, ORIBATIDA, OTOCEPHEIDAE) FROM *DIPTEROCARPUS ALATUS*  
IN VIETNAM, WITH A KEY TO THE KNOWN SPECIES  
OF THE GENUS FROM THE ORIENTAL REGION**

© 2023 S. G. Ermilov<sup>a, \*</sup>, V. M. Salavatulin<sup>a, b, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

<sup>b</sup>Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center,  
Southern Branch, Ho Chi Minh City, Vietnam

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

\*\*e-mail: v.salavatulin@gmail.com

Received June 14, 2022

Revised July 12, 2022

Accepted July 14, 2022

A new mite species of the genus *Pseudotocepheus* (Oribatida, Otocepheidae), collected from the bark of *Dipterocarpus alatus* in the Cat Tien National Park, southern Vietnam, is described. *Pseudotocepheus cattienensis* sp. n. differs from *P. setiger* in a smaller body size, a fusiform bothridial seta, two pairs of medial prodorsal condyles, poorly developed medial notogastral condyles, the lamellar seta being distinctly removed from the bothridium, a tuberculate posterior part of the notogaster, and a setiform seta *d* on leg femora I and II. In addition, an identification key to the species of *Pseudotocepheus* from the Oriental Region is given.

**Keywords:** oribatid mites, taxonomy, morphology, arboreal habitat, tropical forest, Cat Tien National Park, Vietnam

**DOI:** 10.31857/S0044513423030042, **EDN:** BWIKNI

The oribatid mite genus *Pseudotocepheus* (Acari, Oribatida, Otocepheidae) was proposed by Balogh (1960), with *Pseudotocepheus paulinai* Balogh, 1960 as type species. The main generic traits were summarized by Ermilov (2016). The genus comprises 46 species (including uncounted *P. mahunkai* (Pérez-Íñigo, Baggio 1980)), which are distributed in the Afrotropical, Australasian and Oriental regions (Subías, 2004, 2022). Among the oribatid mite materials collected from different trees in Vietnam, we found one presumably arboreal new species of *Pseudotocepheus*. The main goal of our paper is to describe and illustrate this new species under the name *Pseudotocepheus cattienensis* sp. n. Earlier, one species of the genus was found in Vietnam (see summarized data in Corpuz-Raros, Ermilov, 2020): *P. setiger* Hammer 1972.

The identification keys to representatives of *Pseudotocepheus* from the Australasian and Neotropical regions were presented in Ermilov and Minor (2019) and Ermilov (2016), respectively. An additional goal of our paper is to present an identification key to the known species of this genus from the Oriental region.

## MATERIALS AND METHODS

**S p e c i m e n s.** Samples of bark were collected via climbing trees (using spikes and other special equipment) and removing outer bark. Mites were subsequently extracted by high-pressure flushing and further heptane flotation under laboratory conditions. Detailed descriptions of arboreal acarofauna collection and extraction techniques are presented in Salavatulin (2019).

**O b s e r v a t i o n a n d d o c u m e n t a t i o n.** Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for the identification of all taxa, as well as measurement and illustration of the new species. 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 of notogaster in dorsal view. Lengths of body setae were measured in lateral aspect. All body measurements are presented in micrometers. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter–femur–genu–tibia–tarsus (femulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu–tibia–tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica transmission light microscope “Leica DM 2500”.

**Terminology and conventions.** Morphological terminology used in this paper mostly follows that of F. Grandjean: see Travé and Vachon (1975) for references; Norton (1977) for leg setal nomenclature; Mahunka and Zombori (1985) for body setal nomenclature; and Norton and Behan-Pelletier (2009) for overview.

**Abbreviations and notations.** Prodorsum: *cos* – costula; *tcos* – transcostula; *tu* – tutorial carina; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* – rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial seta, respectively; *co.pm*, *co.pl* – medial and lateral prodorsal condyle, respectively. Notogaster: *co.nm*, *co.nl* – medial and lateral notogastral condyle, respectively; *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* – setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* – lyrifissures; *gla* – opisthotal gland opening. Gnathosoma: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta;  $\omega$  = palp solenidion; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. Epimeral and lateral podosomal regions: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* = epimeral setae; *z* = aperture of supracoxal gland; *Pd I*, *Pd II* – pedotectum I, II, respectively. Anogenital region: *g*, *ag*, *ad*, *an* – genital, aggenital, adanal, and anal seta, respectively; *iag*, *iad* – aggenital and adanal lyrifissure, respectively. Legs: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = trochanter, femur, genu, tibia, and tarsus, respectively;  $\omega$ ,  $\phi$ ,  $\sigma$  = solenidia;  $\varepsilon$  = famulus; *v*, *ev*, *bv*, *l*, *d*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv* – setae.

***Pseudotocepheus cattienensis***

Ermilov et Salavatulin sp. n.

(Figs 1–3)

**Type material.** Holotype (♀) and two paratypes (1♂, 1♀): Vietnam, Dong Nai Province, Dong Nai Biosphere Reserve, Cat Tien National Park, 11°26'30" N, 107°25'56" E, about 130 m a.s.l., bark of the *Dipterocarpus alatus* tree at the height of 25.5 m (sample 13-3), 20.06.2021–04.07.2021 (collected by V.M. Salavatulin and A.A. Kudrin).

The holotype and paratypes are deposited in the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are preserved in ethanol with a drop of glycerol.

**Diagnosis.** Body length: 540–645. Dorsal side of prodorsum with large, dense foveolae; notogaster and anogenital region with small, sparse, poorly visible foveolae; posterior part of notogaster densely tuberculate. Costula reaching insertion of lamellar seta. Transcostula present. Rostral seta setiform, barbed; lamellar, interlamellar and notogastral setae thickened, erect, mediolaterally heavily shortly ciliate (and indistinctly bushed); interlamellar seta distinctly removed from bothridium. Two pairs of medial prodorsal condyles present; medial notogastral condyles present but poorly developed. All genital setae needleform; aggenital setae filiform, slightly roughened; adanal and anal setae filiform, erect, slightly barbed; *ad*,

located in preanal position. Adanal lyrifissure oblique. Leg setae *u* on all tarsi filiform (not thorn-like).

**Description. Measurements.** Body length: 645 (holotype), 540 (paratype, male), 645 (paratype, female); notogaster width: 285 (holotype), 225 (paratype, male), 300 (paratype, female). Body length/width ratio: 2.1–2.4.

**Integument.** Body color light brown, but all legs, genital plates, subcapitular genae and rutelli, and distal part of chelicerae dark brown. Body surface microgranulate (well visible under high magnification, 10 × 100); dorsal side of prodorsum (between costulae) and lateral part of epimeres I, II with large, dense foveolae (diameter up to 11); notogaster (except posterior part), anogenital region, subcapitular mentum, and lateral side of prodorsum with small, sparse, poorly visible foveolae (diameter up to 7); posterior part of notogaster and lateral part of body (between bothridium and acetabula II, III) with dense tubercles (diameter up to 11).

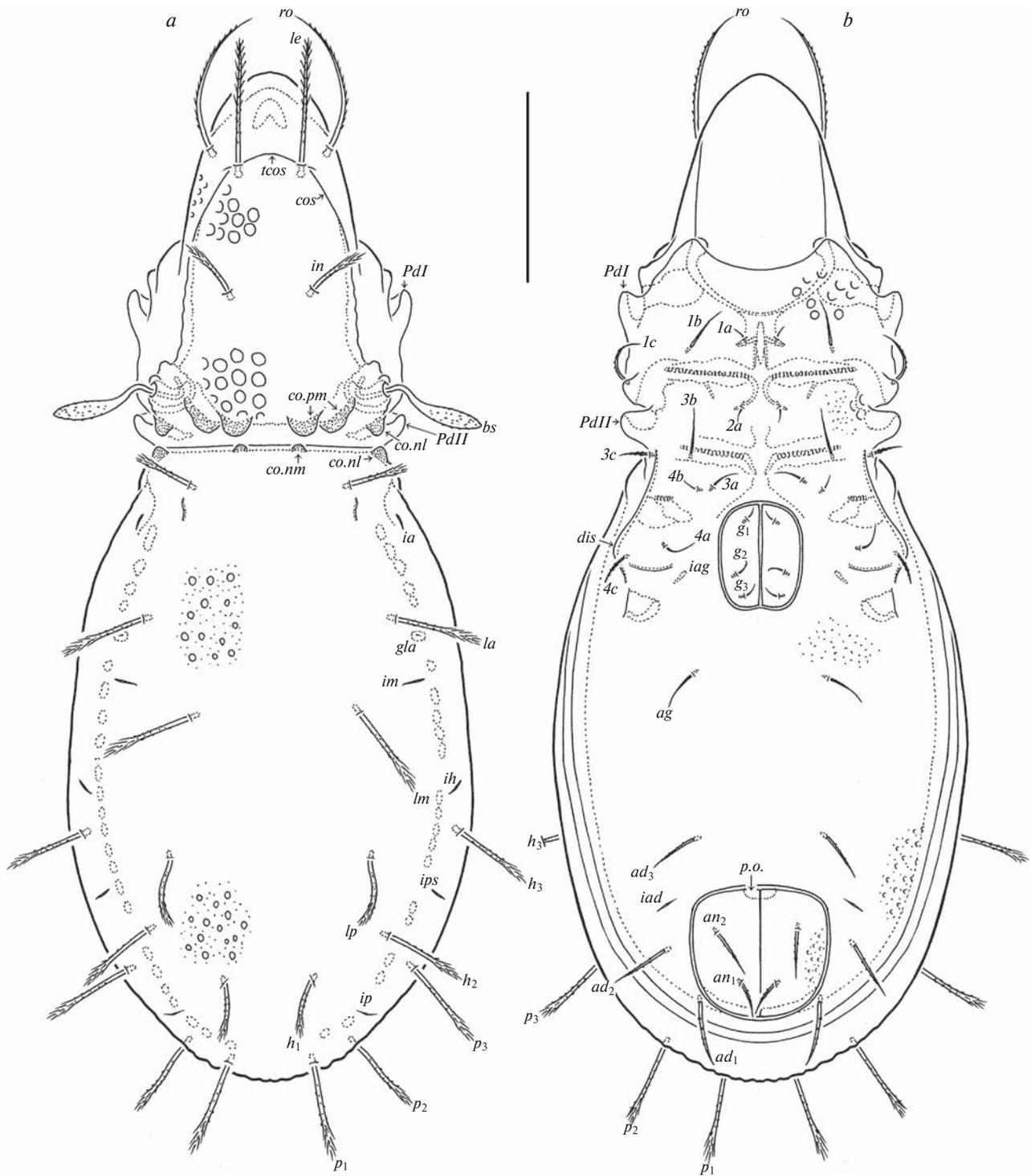
**Prodorsum.** Rostrum broadly rounded. Costula long, reaching insertion of lamellar seta but slightly developed mediolaterally. Transcostula lineate, convex medially. Tutorial carina present, short, poorly observed. Rostral seta (79–90) setiform, barbed, curving and directed anteromedially. Lamellar (79–90) and interlamellar (56–71) setae thickened, erect, mediolaterally heavily shortly ciliate (and indistinctly bushed); interlamellar seta distinctly distant from bothridium. Exobothridial seta (4) needleform. Bothridial seta (their length out of bothridium: 64–67) fusiform, slightly barbed. One pair of lateral and two pairs of medial prodorsal condyles simple, tubercle-like; medial condyles connected mediobasally; medial and lateral condyles located separately.

**Notogaster.** One pair of lateral and one pair of medial notogastral condyles simple, tubercle-like; medial condyles poorly developed. All notogastral setae (49–64) thickened, erect, mediolaterally heavily shortly ciliate (and indistinctly bushed). All lyrifissures and opisthotal gland opening distinct; *ia* located posterolateral to seta *c*; *gla* anterior to *im*.

**Gnathosoma.** Subcapitulum size: 120–135 × 86–90; subcapitular setae (*a*: 22–26; *m*, *h*: 37–45) filiform, slightly barbed. Palp (length: 64–67) with setation 0–2–1–3–8(+ $\omega$ ); postpalpal seta (7) spiniform, slightly roughened. Chelicera length: 120–135; cheliceral setae (*cha*: 37–41; *chb*: 19–22) filiform, barbed.

**Epimeral and lateral podosomal regions.** Apodemes I, II, III and sejugal apodeme well developed. Epimeral setal formula: 3–1–3–3; setae *1a*, *2a*, *4b* (15–19) needleform; *1b*, *3b* (49–52), *3a*, *4a* (26–30) filiform, slightly roughened; *1c* (49–52) filiform, slightly barbed; *3c*, *4c* (22) filiform, erect, slightly barbed. Pedotectum I represented by small lamina. Discidia triangular, round distally.

**Anogenital region.** Aggenital lyrifissure located lateral to genital aperture. All genital setae (11–15) needleform; aggenital setae (30–34) filiform, slightly

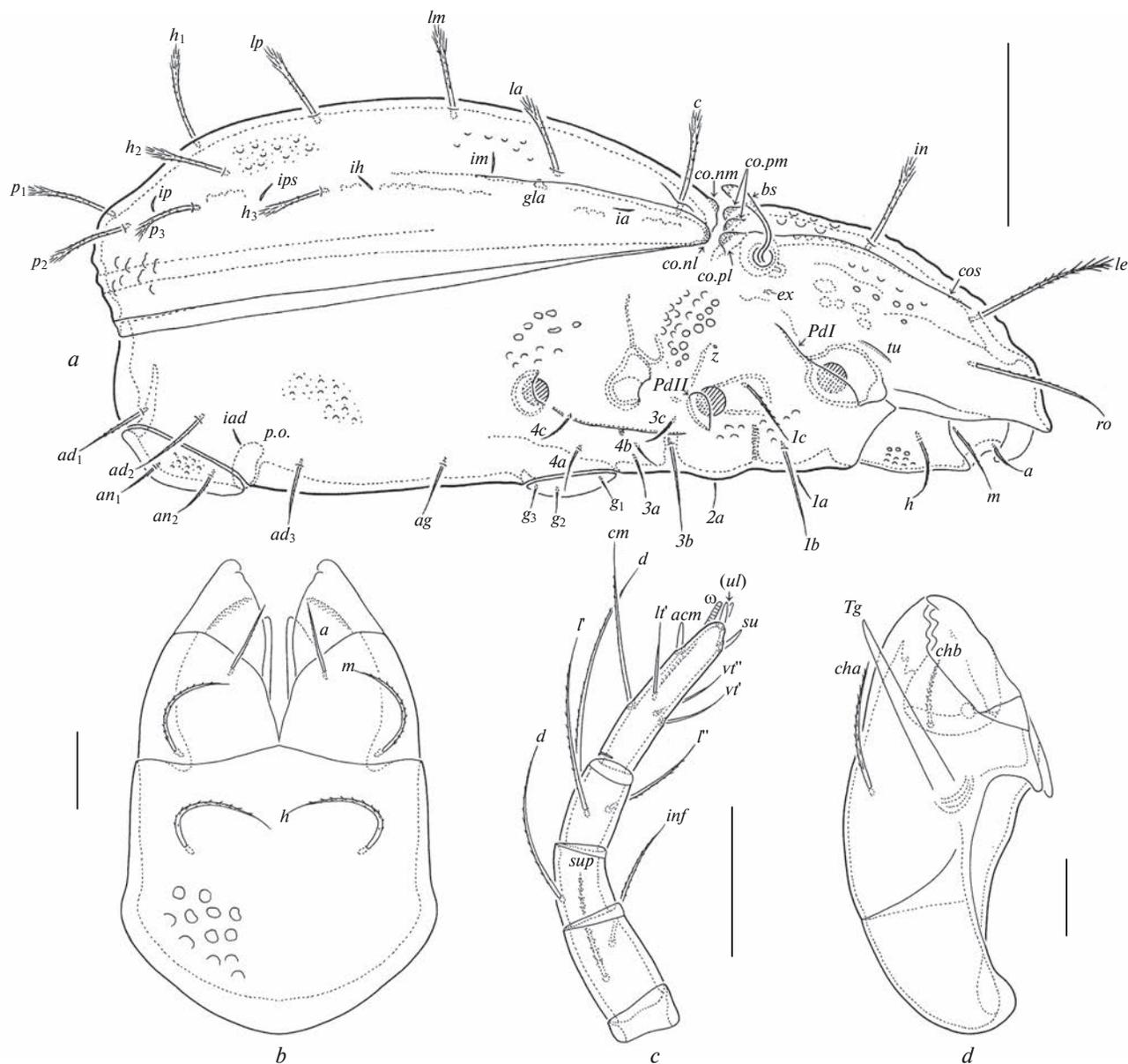


**Fig. 1.** *Pseudotocepheus cattienensis* sp. n., adult: *a* – dorsal view, *b* – ventral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 100  $\mu$ m.

roughened; adanal ( $ad_1, ad_2$ : 45–52;  $ad_3$ : 34–37) and anal ( $an_1$ : 22;  $an_2$ : 26–30) setae filiform, erect, slightly barbed;  $ad_3$  located in preanal position, distance  $ad_3$ – $ad_3$  shorter than  $ad_2$ – $ad_2$ ; distance  $an_1$ – $an_1$  shorter

than  $an_2$ – $an_2$ . Adanal lyrifissure oblique, located lateral to anal plate and slightly distanced from it.

**Legs.** Claw of all leg strong, slightly barbed on dorsal side. Dorsal side of tarsi I–IV without teeth. Dorsoparaxial porose area on femora I–IV well developed



**Fig. 2.** *Pseudotocepeus cattienensis* sp. n., adult: *a* – right lateral view (legs not shown); *b* – subcapitulum, ventral view; *c* – palp, left, paraxial view; *d* – chelicera, left, paraxial view. Scale bar ( $\mu\text{m}$ ): *a* – 100; *b*–*d* – 20.

versus not observed on trochanters III, IV. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–3–4–16) [1–2–2], II (1–4–3–3–15) [1–1–2], III (2–3–0–2–15) [1–1–0], IV (1–2–1–2–15) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Solenidia  $\phi_1$  on tibia I and  $\phi$  on tibia II setiform;  $\omega_2$  on tarsus II filiiform; other solenidia slightly bacilliform. Famulus short, erect, swollen and truncate distally, inserted between solenidium  $\omega_1$  and seta  $ft''$ . Setae  $u$  on all tarsi filiiform (not thorn-like). Distal setae of tarsi I–IV (e.g.,  $p$  except leg I;  $ft$  on leg IV; and  $it$ ,  $tc$ ,  $u$ ,  $a$ ) swollen distally.

**Comparison.** *Pseudotocepeus cattienensis* sp. n. is morphologically most similar to *P. setiger* Ham-

mer, 1972 in having: large and dense foveolae on the prodorsum; small and sparse foveolae on the notogaster; all prodorsal and notogastral condyles; and medium-sized, thickened, erect, mediolaterally heavily shortly ciliate (and indistinctly bushy) lamellar, interlamellar and notogastral setae. However, the new species differs from the latter in: smaller body size (length: 540–645 versus 730); fusiform, narrowed distally (versus clavate, rounded distally) bothridial seta; two pairs (versus one pair) of medial prodorsal condyles; poorly developed (versus well developed) medial notogastral condyles; localization of lamellar seta (distinctly distant from bothridium versus located close to bothridium); tuberculate (versus not tubercu-



**Fig. 3.** *Pseudotocepheus cattienensis* sp. n., adult: *a* – leg I, right, antiaxial view, *b* – leg II, without tarsus, right, antiaxial view, *c* – leg III, without tarsus, left, antiaxial view; *d* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar 50  $\mu$ m.

late) posterior part of notogaster; and setiform (versus dilated mediolaterally) seta *d* on leg femora I, II.

**Etymology.** The specific name *cattienensis* refers to the place of origin, Cat Tien National Park.

**GENERAL REMARKS**

Species of the family Otocepheidae prefer to live mainly in forest soil-litter, as well as in various ground substrates (e.g., Aoki, 1967; Corpuz-Raros, Ermilov,

**Table 1.** Leg setation and solenidia of adult *Pseudotocepheus cattienensis* sp. n.

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

Roman letters refer to normal setae, Greek letters – to solenidia (except  $\varepsilon$  = famulus). Single prime (') marks setae on the anterior and double prime (") – setae on the posterior side of a given leg segment. Parentheses refer to a pair of setae.

2019, 2020). Some otocephoids (for example, *Fissicepheus curvisetosus* Kubota, 2001) are considered arboreal dwellers (Kubota, 2001). We assume that *P. cattienensis* sp. n. is a representative of arboreal fauna because 1) it was collected from tree bark at the height of 25.5 m, and 2) it has not been registered in the Cat Tien National Park previously, where soil-litter mite fauna has been sufficiently well studied (Ermilov, 2015). However, our assumption is preliminary and requires confirmation because 1) all three specimens of this species were recovered from the same tree, and 2) despite the height of the collection locale, it is possible that the new species migrated along the tree trunk from soil-litter, which is known for some species of Otocephidae, e.g., *Fissicepheus coronarius* Aoki 1967; *Pseudotocepheus pauliensis* Pérez-Íñigo, Baggio 1993; *Pseudotocepheus* sp. (Aoki, 1967; Proctor et al., 2002; Karasawa, Hijii, 2008; Accattoli et al., 2013).

#### KEY TO KNOWN SPECIES OF *PSEUDOTOCEPHEUS* FROM THE ORIENTAL REGION

1 Three or four pairs of slightly developed medial prodorsal condyles or thickenings instead them; medial and lateral notogastral condyles not developed; all notogastral setae flagellate; adanal lyrifissure transverse or inverse oblique to anal plate; body length: 632–781 ..... *P. amonstruosus* Mahunka 1973 (= *P. septemtuberculatus* Balogh, Mahunka 1978; = *P. simplex* Pérez-Íñigo, Baggio 1980; = *P. transversalis* Mahunka 1978) [see Mahunka, 1973, 1978; Balogh, Mahunka, 1978; Pérez-Íñigo, Baggio, 1980]. Distribution: Afrotropical and Neotropical regions, Sri Lanka

– One or two pairs of well developed medial prodorsal condyles; medial and lateral notogastral condyles developed; notogastral setae setiform or rod-like, or thickened; adanal lyrifissure oblique or parallel to anal plate ..... 2

2 Two pairs of medial prodorsal condyles ..... 3

– One pair of medial prodorsal condyles ..... 4

3 Lamellar, interlamellar and notogastral setae thickened, mediolaterally heavily shortly ciliate (and indistinctly bushed); medial notogastral condyles poorly developed; notogastral foveolae small versus dorsal prodorsal foveolae large; posterior part of

notogaster tuberculate; body length: 540–645 ..... *P. cattienensis* sp. n. Distribution: Vietnam

– Lamellar, interlamellar and notogastral setae rod-like, barbed; medial notogastral condyles well developed; notogastral and dorsal prodorsal foveolae large; posterior part of notogaster not tuberculate; body length: 602–823 .... *P. mahunkai* (Pérez-Íñigo, Baggio 1980) (= *P. longus* Mahunka 1973) [see Mahunka, 1973; Pérez-Íñigo, Baggio, 1980]. Distribution: Sri Lanka

4 All notogastral setae medium-sized (*lm* not reaching insertion of *lp*), thickened; adanal seta *ad*<sub>3</sub> in preanal position, distance *ad*<sub>3</sub>–*ad*<sub>3</sub> shorter than *ad*<sub>2</sub>–*ad*<sub>2</sub> ..... 5

– All notogastral setae long (*lm* extending anteriorly beyond insertion *lp*), rod-like or setiform; adanal seta *ad*<sub>3</sub> in adanal position, distance *ad*<sub>3</sub>–*ad*<sub>3</sub> longer than *ad*<sub>2</sub>–*ad*<sub>2</sub> ..... 6

5 Bothridial seta clavate, rounded distally; lamellar, interlamellar and notogastral setae mediolaterally heavily shortly ciliate (and indistinctly bushed); body length: 730 ..... *P. setiger* Hammer 1972 [see Hammer, 1972]. Distribution: Tahiti, Congo, Vietnam

– Bothridial seta fusiform, narrowed distally; lamellar, interlamellar, and notogastral setae barbed; body length: 703–709 ..... *P. hammerae* Chakrabarti, Kundu 1978 [see Chakrabarti et al., 1978]. Distribution: India

6 Bothridial seta bacilliform; notogastral seta *p*<sub>1</sub> comparatively long, setiform versus other notogastral setae medium-sized, rod-like; body length: 1020–1135 ..... *P. contractus* Grobler 1997 [see Grobler, 1997]. Distribution: South Africa, India

– Bothridial seta fusiform, narrowed distally; all notogastral setae long, setiform ..... 7

7 Costula reaching insertion of lamellar seta but not extending anteriorly beyond of it; transcostula present; medial prodorsal condyles separated; adanal lyrifissure oblique to anal plate; body length: 1000–1018 ..... *P. gobletus* Chakrabarti, Mondal 1978 [see Chakrabarti et al., 1978]. Distribution: India

– Costula extending anteriorly beyond insertion of lamellar seta; transcostula absent; medial prodorsal condyles connected basally; adanal lyrifissure parallel to anal plate; body length: 850–958 ..... *P. orientalis* Mondal,

Kundu 1984 [see Mondal, Kundu, 1984]. Distribution: Oriental region.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was performed within the framework of the Joint Russian-Vietnamese Biological Expedition, financially supported by the Russian Academy of Sciences. We cordially thank Dr. Umukusum Ya. Shtanchaeva and Prof. Dr. Luis S. Subías (Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain) for consultations; Dr. Alexey A. Kudrin (Institute of Biology of Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia) for sampling assistance; Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing; and the staff of the Cat Tien National Park for their support during the field work. Collecting of materials were conducted under an Agreement № 505/HD on the scientific cooperation between Cat Tien National Park and the Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center. This research was partially supported by the cooperative agreement No. FEWZ-2021-0004 from the Russian Ministry of Science and Higher Education.

#### REFERENCES

- Accattoli C., Salazar Martinez A.E., Martinez P.A.*, 2013. Oribátidos (Acari: Oribatida) de la Selva Marginal de Punta Lara, Buenos Aires, Argentina // *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*. Vol. 72. № 1–2. P. 75–82.
- Aoki J.*, 1967. A preliminary revision of the family Otocephidae (Acari, Cryptostigmata). II. Subfamily Tetracondylinae // *Bulletin of the National Museum of Natural Science, Tokyo*. Vol. 10. № 3. P. 297–359.
- Balogh J.*, 1960. Oribatides (Acari) nouveaux de Madagascar (1re série) // *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, Série A*. Vol. 14. P. 7–37.
- Balogh J., Mahunka S.*, 1978. New data to the knowledge of the oribatid fauna of the Neogaea (Acari). III // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. Vol. 24. № 3–4. P. 269–299.
- Chakrabarti D.K., Mondal B.K., Kundu B.G.*, 1978. Two new species of *Pseudotocepheus* (Acari: Otocephidae) from West Bengal, India // *Indian Journal of Acarology*. Vol. 3. P. 43–50.
- Corpuz-Raros L., Ermilov S.G.*, 2019. Catalogue of oribatid mites (Acari: Oribatida) from the Malay Archipelago // *Zootaxa*. Vol. 4716. № 1. P. 1–240.
- Corpuz-Raros L., Ermilov S.G.*, 2020. Catalogue of oribatid mites (Acari: Oribatida) from Continental Southeast Asia // *Zootaxa*. Vol. 4893. № 1. P. 1–216.
- Ermilov S.G.*, 2015. A list of oribatid mites (Acari, Oribatida) of Vietnam // *ZooKeys*. Vol. 546. P. 61–85.
- Ermilov S.G.*, 2016. A new species of *Pseudotocepheus* (Acari, Oribatida, Otocephidae) from Chile, with a key to species of the genus from the Neotropical region and discussion on taxonomic status of *Constrictocepheus* // *Systematic and Applied Acarology*. Vol. 21. № 2. P. 209–217.
- Ermilov S.G., Minor M.*, 2019. New *Pseudotocepheus* (Acari, Oribatida, Otocephidae) from New Zealand, with a key to known species of the genus from the Australian region // *International Journal of Acarology*. Vol. 45. № 3. P. 131–140.
- Grobler L.*, 1997. The subfamily Pseudotocepheinae subfam. nov. (Acari, Oribatida, Otocephidae) // *Navorsinge van die Nasionale Museum, Bloemfontein*. Vol. 13. № 1. P. 1–43.
- Hammer M.*, 1972. Tahiti. Investigation on the oribatid fauna of Tahiti, and on some oribatids found on the atoll Rangiroa // *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*. Vol. 19. № 3. P. 1–66.
- Karasawa S., Hijii N.*, 2008. Vertical stratification of oribatid (Acari, Oribatida) communities in relation to their morphological and life-history traits and tree structures in a subtropical forest in Japan // *Ecological Research*. Vol. 23. P. 57–69.
- Kubota T.*, 2001. A new arboreal species of the family Otocephidae (Acari: Oribatida) found from *Quercus gibba* in Shikoku, West Japan // *Journal of the Acarological Society of Japan*. Vol. 10. № 2. 111–118.
- Mahunka S.*, 1973. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum IX. Otocephid species from Ceylon // *Redia*. Vol. 54. P. 83–103.
- Mahunka S.*, 1978. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XXXIV. A compendium of the oribatid (Acari) fauna of Mauritius, Reunion and the Seychelles Is. II // *Revue suisse de Zoologie*. Vol. 85. № 2. P. 307–340.
- Mahunka S., Zombori L.*, 1985. The variability of some morphological features in oribatid mites // *Folia Entomologica Hungarica*. Vol. 46. № 1. P. 115–128.
- Mondal B.K., Kundu B.G.*, 1984. A new species of *Pseudotocepheus* (Acari: Otocephidae) from Darjeeling, India // *Indian Journal of Acarology*. Vol. 8. P. 63–67.
- 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., Baggio D.*, 1980. Oribátidos edáficos do Brasil. I // *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo*. Vol. 5. P. 111–147.
- Proctor H.C., Montgomery K.M., Rosen K.E., Kitching R.L.*, 2002. Are tree trunks habitats or highways? A comparison of oribatid mite assemblages from hoop-pine bark and litter // *Australian Journal of Entomology*. Vol. 41. P. 294–299.
- Salavatulin V.*, 2019. Microhabitat distribution of arboreal oribatid mites (Oribatida), associated with the Siberian pine (*Pinus sibirica*) of Western Siberia // *Experimental and Applied Acarology*. Vol. 78. P. 469–483.
- Subías L.S.*, 2004. Listado sistemático, sinónimo y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758–2002) // *Graellsia*. № 60. P. 3–305.
- Subías L.S.*, 2022. Listado sistemático, sinónimo y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). 16ª actualización. Online version accessed in March 2022. 537 p. [http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO\\_1.pdf](http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf)
- Travé J., Vachon M.*, 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // *Acarologia*. Vol. 17. № 1. P. 1–19.

## НОВЫЙ ВИД *PSEUDOTOCEPHEUS* BALOGH 1960 (ACARI, ORIBATIDA, ОТОСЕРПНЕИДАЕ) С *DIPTEROCARPUS ALATUS* ВО ВЬЕТНАМЕ И КЛЮЧ К ИЗВЕСТНЫМ ВИДАМ РОДА В ОРИЕНТАЛЬНОМ РЕГИОНЕ

С. Г. Ермилов<sup>1, \*</sup>, В. М. Салаватулин<sup>1, 2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

<sup>2</sup>Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр, Южное отделение, Хошимин, Вьетнам

\*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

\*\*e-mail: v.salavatulin@gmail.com

Представлено описание нового вида рода *Pseudotocepheus* (Oribatida, Otocepheidae), собранного с коры дерева *Dipterocarpus alatus* в национальном парке Кат Тьен (южный Вьетнам). *Pseudotocepheus cat-tienensis* sp. n. отличается от *P. setiger* следующими признаками: меньшими размерами тела; веретеновидной трихоботрией; двумя парами медиальных продорсальных мышечков; ламеллярной щетинкой, значительно удаленной от ботридия; простой щетинкой *d* на бедрах ног I, II. В дополнение составлен идентификационный ключ к известным видам рода *Pseudotocepheus* в Ориентальном регионе.

*Ключевые слова:* панцирные клещи, таксономия, морфология, арбореальное местообитание, тропический лес, национальный парк Кат Тьен, Вьетнам

УДК 595.44(470.65)

## ПАУКИ (ARANEI) ПЕРИГЛЯЦИАЛЬНЫХ ЛАНДШАФТОВ ЦЕЙСКОГО УЩЕЛЬЯ (КАВКАЗ, СЕВЕРНАЯ ОСЕТИЯ-АЛАНИЯ)

© 2023 г. А. Б. Бабенко<sup>а</sup> \*, А. В. Пономарев<sup>б</sup> \*\*

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 191071 Россия

<sup>б</sup>Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

\*e-mail: lsd@mail.ru

\*\*e-mail: ponomarev1952@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2022 г.

После доработки 24.11.2022 г.

Принята к публикации 25.11.2022 г.

В рамках комплексных работ по изучению первичных сукцессий членистоногих в перигляциальных ландшафтах Северного Кавказа были обследованы группировки пауков на 10 разновозрастных участках (возрастной диапазон от 1 до 170 лет) в верховьях Цейского ущелья на высотах от 2071 до 2336 м над ур. м. По мере отступления ледника, на месте оголенных приледниковых участков формируются луговые сообщества, которые на участках возрастом 10–14 лет сменяются кустарниковыми, а на 30–35-летних поверхностях – лесными сообществами. Пауки появляются практически сразу после отступления ледника и уже на участке, освободившемся от льда год назад, обнаружены отдельные представители трех семейств. Эта пионерная группировка состоит не только из представителей высокогорной фауны, но и включает виды без ярко выраженного высотного предпочтения. Первичный комплекс недолговечен и уже через 10–15 лет полностью сменяется; особенно резкие перестройки населения пауков отмечены при переходе от луговой к лесной стадии сукцессии. Через 30–35 лет после отступления ледника формируются аранеокомплексы с уровнем разнообразия, вполне сопоставимым с таковым в развитых сообществах горно-лесного пояса. Сравнение состава перигляциальных группировок пауков Кавказа с таковыми в аналогичных условиях гор юга и севера Западной Европы свидетельствует о высокой региональной специфике, причем не только на видовом уровне, но даже на уровне семейств.

*Ключевые слова:* Кавказ, отступление ледников, первичная сукцессия, пионерные виды

**DOI:** 10.31857/S0044513423030030, **EDN:** BWGSTH

В настоящее время реальность глобальных климатических изменений уже не вызывает сомнений (см. IPCC Sixth Assessment Report, [https://www/ipcc.ch/assessment-report/ar6](https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6)). Прямым следствием этого процесса считаются таяние и прогрессирующее отступление горных ледников, наблюдаемые практически во всех регионах Земного шара (Oeglemaans, 2005; Jomelli et al., 2011; Malcomb, Wiles, 2013), в том числе и на Северном Кавказе (Соломина, 1999; Золотарев, 2009; Соломина и др., 2012; Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013 и др.). Потепление может приводить к фрагментации ареалов, вымиранию или смещению вверх по склону зон обитания субнивальных видов животных и растений. У отдельных видов жуков и многоножек был даже установлен уровень этого смещения на 50–350 м за столетие (Moret et al., 2016; Gildado et al., 2021; Panza, Gobbi, 2022).

В результате таяния ледников в горах появляются обширные и практически безжизненные поверх-

ности, открытые для колонизации разными группами организмов. Изучение первичных сукцессий на подобных территориях было начато ботаниками в Норвегии (Elven, Ryvarde, 1975; Elven, 1978, 1980). Имеются аналогичные работы для Австрийских Альп (Raffl, 1999; Moreau et al., 2005; Raffl et al., 2006) и Аляски (Chapin et al., 1994). Позднее эта проблема привлекла внимание и зоологов. Так, Zingerle (1999) изучал пауков и сенокосцев у подножия ледников в Доломитовых Альпах. Известна целая серия работ, которые выполнены в Австрийских Альпах (Kaufmann, 2001, 2002; Kaufmann et al., 2002; Kaufmann, Raffl, 2002) и в которых показаны очень быстрая смена группировок членистоногих на начальных этапах сукцессии и ее более чем существенное замедление на более зрелых поверхностях. Однако явный приоритет в данной области принадлежит скандинавским ученым, и основная масса работ была выполнена на ледниках Исландии, Шпицбергена и Норвегии (Hodkinson et al.,

Таблица 1. Краткое описание пробных площадок

№ пробной площадки	Год обнажения	Характеристика	Координаты	Высота, м над ур. м.
I	2020	Песчано-галечная поверхность без явных признаков растительности	42.7751°N, 43.8602°E	2336
II	2017	Песчано-галечная поверхность с одиночными цветковыми и отдельными пятнами мхов на крупных камнях	42.7753°N, 43.8609°E	2320
III	2014	Вейниковый луг с мелкими кустиками ив на каменистой гряде	42.7759°N, 43.8605°E	2318
IV	2007	Разреженная кустарниковая ассоциация: ивово-березовая поросль и отдельные молодые сосны	42.7766°N, 43.8613°E	2295
V	1987	Молодой смешанный лес с богатым разнотравьем	42.7782°N, 43.8632°E	2249
VI	1950–1960	Высокотравный березняк	42.7788°N, 43.8646°E	2244
VII	1946	Частый разнотравный березняк	42.7798°N, 43.8665°E	2233
VIII	1921–1925	Разреженный сосняк с березой и рододендром	42.7815°N, 43.8685°E	2205
IX	1911–1913	Смешанный лес с сосной, березой и ивой	42.7830°N, 43.8701°E	2193
X	Середина XIX века	Зрелый сосняк с покровом из черники, земляники и рододендрона	42.7846°N, 43.8782°E	2071
XI	?	Крупнотравный кленовый лес	42.4712°N, 43.5321°E	1984

2004; Skubala, Gulvik, 2005; Seniczak et al., 2006; Vater, 2006; Bråten, Flø, 2009; Hågvar et al., 2009; Alfredsen, 2010; Hågvar, 2010, 2012; Bråten et al., 2012; Ingimarsdottir et al., 2012, 2013), где восстановительные процессы в условиях низких летних температур, скорее всего, замедлены, а видовое разнообразие относительно невелико (Hågvar et al., 2020).

Аналогичные отечественные работы были начаты только в 2021 г. сотрудниками лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН в рамках выполнения гранта РНФ 22-24-00162 “По пятам отступающих ледников Кавказа: первичные сукцессии сообществ членистоногих”. В ходе этих работ на территории Цейского ущелья (Северный Кавказ), помимо проведения основных сборов почвенных микроартропод, был получен ограниченный материал по другим группам беспозвоночных (Golovatch, Antipova, 2022; Makarchenko et al., 2022, 2022a), в том числе по паукам, анализу которого и посвящена настоящая работа. Ее основная цель – выявить специфику пионерных группировок пауков на молодых поверхностях, открывшихся после отступления Цейского ледника, и оценить масштаб и характер изменений комплексов на участках разного возраста в диапазоне от 1 до 150 лет.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Настоящее сообщение основано на сборах пауков, проведенных в верхней части Цейского ущелья в июле 2021 г. в рамках комплексной работы по

изучению пионерных сообществ беспозвоночных перигляциальной зоны. При выборе конкретных участков для этих работ мы ориентировались на карту, на которой отображены стадии отступления Цейского ледника, начиная с середины XIX века (рис. 1). Данная карта была составлена И.С. Бушуевой (Институт географии РАН) на базе многолетних исследований ледников Северного Кавказа (Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013 и др.) и современных спутниковых снимков. Согласно этим данным, с середины XIX века Цейский ледник отступил приблизительно на 1.8 км. На этой территории возрастом от 0 до примерно 170 лет были выбраны 10 пробных участков, охватывающих основные стадии первичной сукцессии растительного покрова: от практически голого грунта у самого подножья ледника через луговую и кустарниковую стадии до смешанного, а затем зрелого соснового (*Pinus sylvestris* ssp. *hamata*) леса (табл. 1, рис. 2–4). Участки располагались в диапазоне высот от 2071 до 2336 м над ур. м.). Дополнительно был обследован кленовый лес (*Acer trautvetteri*), расположенный еще ниже по склону (1984 м над ур. м.) вне датированных участков.

Сборы поверхностно-активных беспозвоночных, включая пауков, проводили с 18 по 29 июля по стандартной методике с помощью почвенных ловушек (пластиковые стаканы объемом 200 мл и диаметром 6.5 см). На каждом из выбранных участков было установлено по 15 ловушек без фиксатора, которые проверялись через день. Общий объем

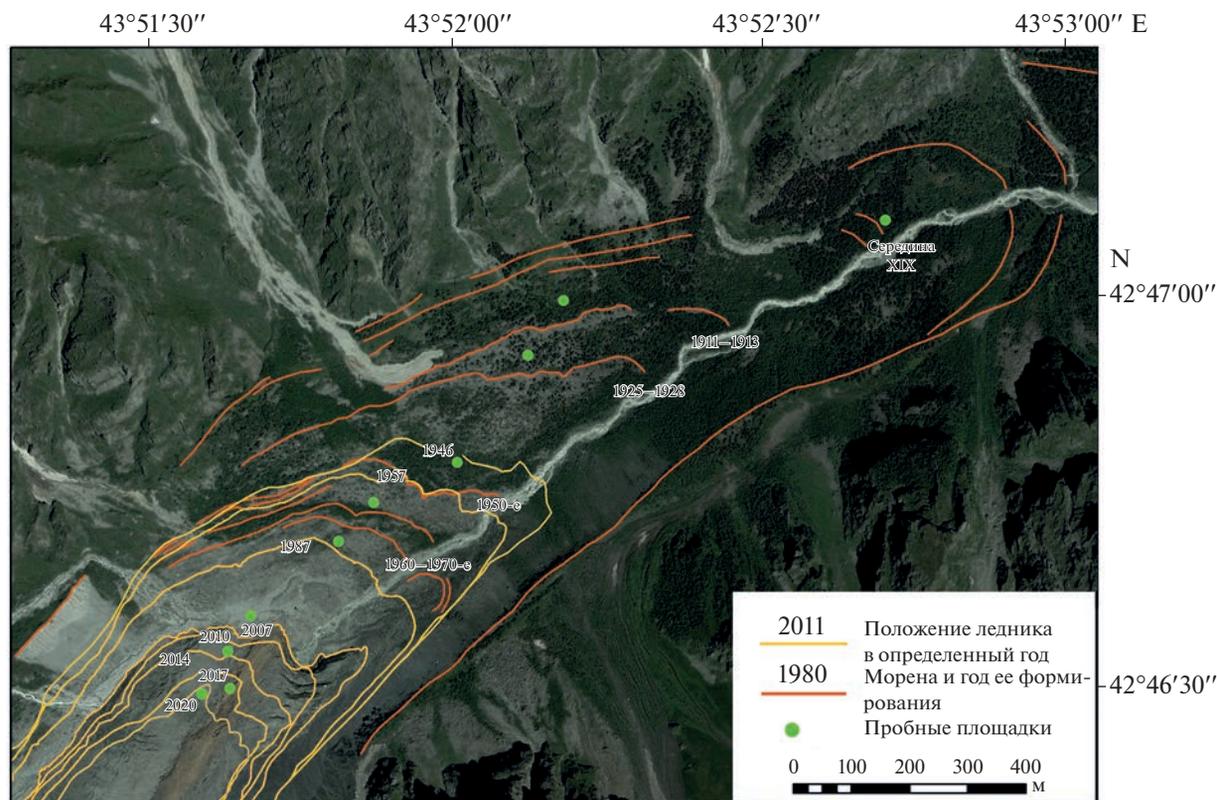


Рис. 1. Карта верховий Цейского ущелья (Северный Кавказ) с указанием на положение края ледника в разные годы (по данным дендрохронологии, аэрофотосъемки и спутниковых снимков; авт. И.С. Бушуева).

сборов составил 1470 ловушко/сут, поскольку часть ловушек на наиболее молодых участках в силу естественных (обрушение льда, затопление) или антропогенных причин (туристы и их собаки) временами не работала. Кроме того, пауков ловили вручную, а на участках со сформировавшейся подстилкой использовали сифтование (по 10–30 л подстилки на участок). Всего на пробных площадках за две недели работ разными методами было отловлено 389 пауков, в том числе 126 ювенильных.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего на пробных площадках в верховьях Цейдона было обнаружено 47 видов пауков из 36 родов 11 семейств (табл. 2). Три из них, *Pardosa tatarica* (Lycosidae), *Psammitis ninnii* и *Xysticus* aff. *desidiosus* (Thomisidae), были собраны вручную вне датированных участков и в дальнейших сравнениях не рассматриваются. Подавляющее большинство видов принадлежит к семейству Linyphiidae (25 видов), наиболее разнообразно представлены роды *Tenuiphantes* (4 вида) и *Pardosa* (3 вида). Восемь видов удалось определить только до рода, а два вида — только до семейства (подсемейства) из-за недостатка материала или ювенильного статуса особей. В

частности, род *Tegenaria* Latreille 1804 (Agelenidae) изучен в целом на Кавказе очень плохо (Пономарёв, Шматко, 2022), и определить видовую принадлежность единственной самки, имеющейся в нашем материале, оказалось невозможно. Исключительно самками и/или ювенильными особями представлены также не определенные виды родов *Drassodes* Westring 1851 (Gnaphosidae), *Neriene* Blackwall 1833, *Macrargus* Dahl 1886 и *Tenuiphantes* Saaristo et Tanasevitch 1996 (Linyphiidae), *Attulus* Simon 1889, *Heliophanus* C.L. Koch 1833 и *Pseudeuophrys* Dahl 1912 (Salticidae), а также *Robertus* O. Pickard-Cambridge 1879 (Theridiidae). При этом, например, самка рода *Attulus* из наших сборов явно отличается от всех известных видов рода и, вероятно, представляет собой новый для науки вид.

Пауки появляются на обследованном профиле практически сразу после отступления ледника. На участках, освободившихся только год назад (2020), были зарегистрированы представители сразу трех семейств — Araneidae, Tetragnathidae и Lycosidae (табл. 3), весьма различающихся образом жизни. Первые Linyphiidae были зарегистрированы лишь на 4-летнем участке (№ II, 2017 г.), физиономически не сильно отличающемся от самого молодого, но уже с отдельными цветковыми растениями.

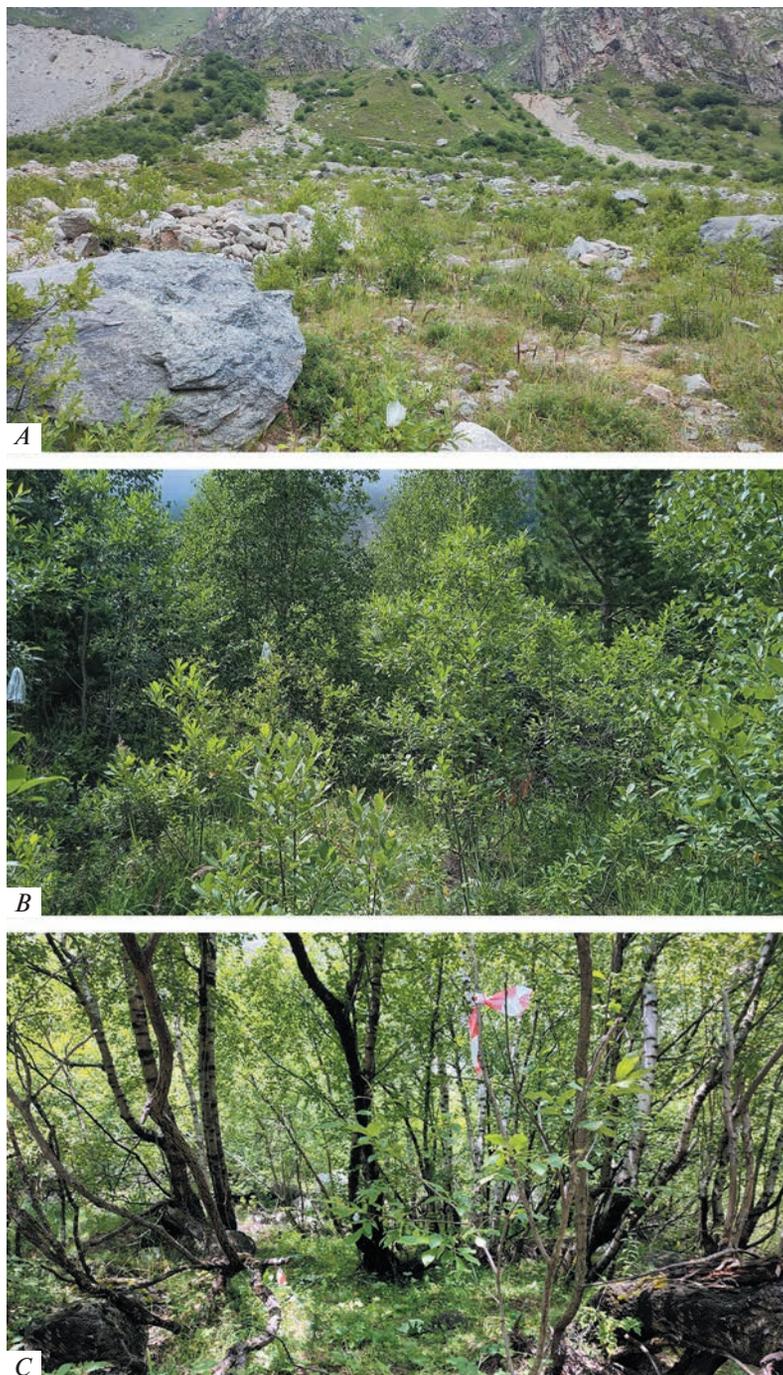


**Рис. 2.** Пробные площадки (Цейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021): *A* и *B* – участок I (голый грунт у края ледника), *C* – участок III (луговая стадия).

Из пионерных видов только *Pardosa* sp. aff. *ibex* является представителем характерной высокогорной фауны (Баканов, Пономарев, 2016, 2020), остальные пять видов (*Araneus diadematus*, *Metellina segmentata*, *Erigone dentipalpis*, *Oedothorax meridionalis* и *Araeoncus caucasicus*), зарегистрированные на начальных стадиях постгляциальной сукцессии (до 4 лет), рас-

пространены на Кавказе достаточно широко, населяя разнообразные биотопы в разных высотных поясах.

В обследованных биотопах, возраст которых варьирует от 1 до примерно 170 лет, регистрируется от 3 до 12 видов, как правило, относящихся к разным родам. Высокого разнообразия (11 видов на



**Рис. 3.** Пробные площади (Цейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021): *A* – участок IV (молодая кустарниковая ассоциация), *B* – участок V (молодой смешанный лес), *C* – участок VII (разнотравный березняк).

биотоп) фауна достигает уже на 35-летнем участке (№ V, свободен ото льда с 1987), занятом молодым смешанным лесом с богатым разнотравьем, и сохраняется примерно на этом уровне в пределах всех более зрелых участков горно-лесного пояса. Наибольшая общая уловистость (= число пауков, отловленных ловушками), в основном за счет высокой активности такого кавказского вида как

*Pardosa caucasica*, была характерна для участков 60–70-летнего возраста, занятых березняками. В поясе более старых сосновых лесов с развитым моховым покровом уловистость резко снижалась (табл. 3).

Состав группировок пауков существенно меняется со временем. При сравнении списков видов на обследованном профиле четко выделяются



**Рис. 4.** Пробные площадки (Шейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021): *A* – участок IX (зрелый смешанный лес с сосной, березой и ивой), *B* – участок X (зрелый сосняк), *C* – участок XI (крупнотравный кленовый лес).

два кластера (рис. 5A), уровень сходства между которыми минимален. Первый (пионерный) объединяет группировки трех наиболее молодых сообществ (участки I, II и III), освободившихся ото льда соответственно один, четыре и семь лет назад. Растительность на самом старом из них достигает луговой стадии (вейниковый луг с мелкими кусти-

ками ив). Во втором кластере объединяются все лесные участки (V–XI) разного возраста и состава. Промежуточное положение занимает участок IV возрастом 14 лет, представляющий собой разнотравно-кустарниковую ассоциацию с молодыми ивами, березами и соснами. Однако фаунистическое сходство группировки пауков этого участка

Таблица 2. Список пауков, собранных разными методами в верховьях Цейского ущелья, Северный Кавказ (июль 2021)

Семейство, вид	Ловушки	Сифтер	Вручную
<b>Agelenidae</b>			
<i>Pireneitega spasskyi</i> (Charitonov 1946)	7 m, 2 f		1 m, 1 f
<i>Tegenaria</i> sp.	1 f		
<b>Araneidae</b>			
<i>Araneus diadematus</i> Clerck 1758	1 f		1 f
<i>Gibbaranea omoeda</i> (Thorell 1870)	1 m		
<b>Clubionidae</b>			
<i>Clubiona frisia</i> Wunderlich et Schuett 1995	1 m	1 f, 9 j	
<b>Gnaphosidae</b>			
<i>Drassodes</i> sp.	1 j		
<i>Micaria pulicaria</i> (Sundevall 1831)	1 m, 9 f		
<i>Zelotes subterraneus</i> (C.L. Koch 1833)	5 m, 4 f, 5 j		
<b>Linyphiidae</b>			
<i>Agyneta conigera</i> (O. Pickard-Cambridge 1863)	1 f	1 f	
<i>A. rurestris</i> (C.L. Koch 1836)	1 m		
<i>A. subtilis</i> (O. Pickard-Cambridge 1863)	12 f	5 f	
<i>Araeoncus caucasicus</i> Tanasevitch 1987	1 m, 1 f		1 m
<i>Bolyphantes alticeps</i> (Sundevall 1832)		1 f	
<i>Centromerus sylvaticus</i> (Blackwall 1841)	1 f	1 f	
<i>Diplocephalus latifrons</i> (O. Pickard-Cambridge 1863)	2 m, 7 f	9 f	
<i>Erigone dentipalpis</i> (Wider 1834)	1 m, 1 f		
Erigoninae gen. sp.	1 m, 1 f		
<i>Gongylidiellum latebricola</i> (O. Pickard-Cambridge 1871)	1 m	3 m, 1 f	
<i>Macrargus</i> sp.		3 f, 1 j	
<i>Microneta viaria</i> (Blackwall 1841)		1 f	
<i>Neriene</i> sp.	1 j		
<i>Oedothorax meridionalis</i> Tanasevitch 1987	7 f		1 m, 1 f
<i>Oreoneta</i> sp. aff. <i>tatrica</i> (Kulczyński 1915)		1 f	
<i>Peponocranium orbiculatum</i> (O. Pickard-Cambridge 1882)	1 m, 1 f		
<i>Pocadicnemis pumila</i> (Blackwall 1841)		1 f	
<i>Porrhomma campbelli</i> F.O. Pickard-Cambridge 1894		1 f	
<i>P. convexum</i> (Westring 1851)	1 f		
<i>Russocampus polchaninovae</i> Tanasevitch 2004	1 f		
<i>Tenuiphantes contortus</i> (Tanasevitch 1986)	1 m, 1 f	1 m, 2 f	
<i>T. flavipes</i> (Blackwall 1854)	2 m		
<i>T. perseus</i> (Helsdingen 1977)	1 m, 3 f	1 m	
<i>Tenuiphantes</i> sp.	1 f	1 f	1 j
<i>Walckenaeria corniculans</i> (O. Pickard-Cambridge 1875)		1 f	
<b>Lycosidae</b>			
<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck 1758)	26 f, 2 j		
<i>Pardosa caucasica</i> Ovtsharenko 1979	14 m, 96 f, 13 j	1 f, 16 j	
<i>Pardosa</i> sp. aff. <i>ibex</i> Buchar et Thaler 1998	2 f, 4 j		4 j
<i>P. tatarica</i> (Thorell 1875)			1 m, 1 f, 1 j
<b>Phrurolithidae</b>			
<i>Phrurolithus festivus</i> (C.L. Koch 1835)	6 f		

Таблица 2. Окончание

Семейство, вид	Ловушки	Сифтер	Вручную
<b>Salticidae</b>			
<i>Attulus</i> sp.	1 f		
<i>Heliophanus</i> sp.		3 j	
<i>Pseudeuophrys</i> sp.		3 j	
<b>Tetragnathidae</b>			
<i>Metellina segmentata</i> (Clerck 1758)	1 f, 1 j	2 j	
<b>Theridiidae</b>			
<i>Robertus</i> sp.		1 j	
Theridiidae gen. sp.	1 j		
<b>Thomisidae</b>			
<i>Psammitis ninnii</i> (Thorell 1872)			1 f
<i>Xysticus</i> sp. aff. <i>desidiosus</i> Simon 1875			1 f
<i>X. cor</i> Canestrini 1873	2 f	2 j	
Всего видов*	<b>34 (17)</b>	<b>22 (10)</b>	<b>9 (3)</b>

\* В скобках указано число видов, собранных исключительно данным методом; f – самки, m – самцы, j – ювенильные особи.

с таковыми на первых этапах сукцессии почти не прослеживается и по составу это уже вполне лесное сообщество (табл. 3).

При анализе структуры группировок на обследованном хронологическом ряду с учетом числа отловленных особей каждого вида (рис. 5B), помимо пионерного и лесного кластеров, обособляется также участок XI (крупнотравный кленовый лес), расположенный ниже датированного про-

филя и по составу растительности сильно отличающийся от вышележащих лесных участков (сосняков и березняков). Фаунистически этот биотоп не был обособлен столь сильно (рис. 5A).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В целом арахнофауна Северной и Южной Осетий изучена совсем неплохо (Пономарев, Кома-

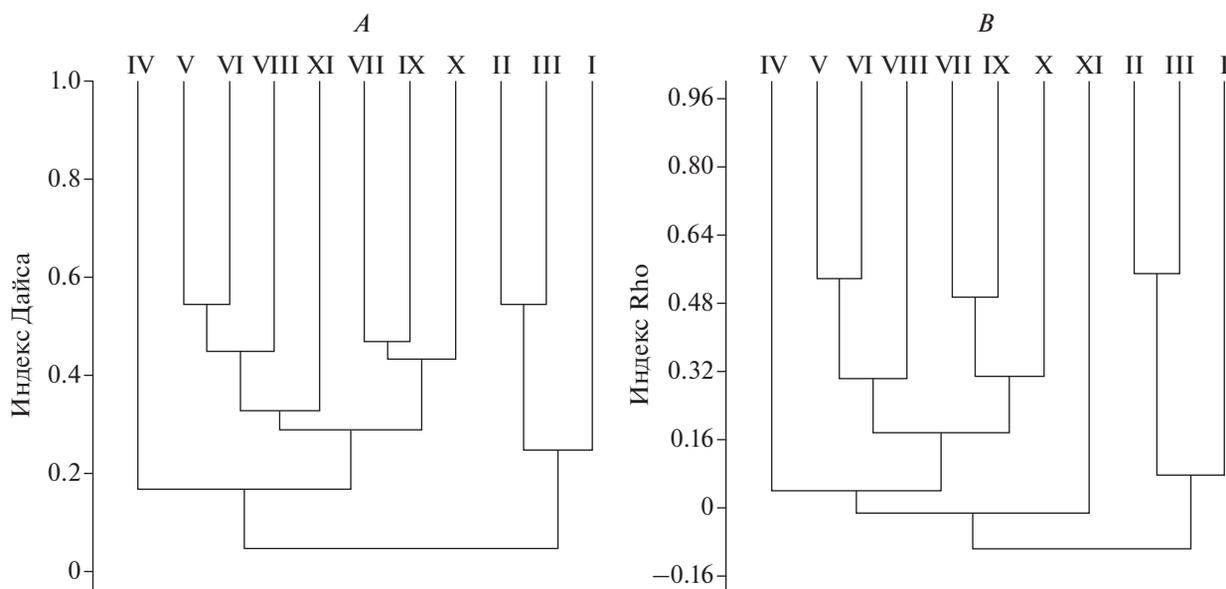


Рис. 5. Кластерный анализ фаунистического (A) и ценогического (B) сходства группировок пауков обследованных участков (Сейское ущелье, С. Кавказ, июль 2021). Обозначение пробных площадей см. табл. 1. Программа PAST, индексы сходства Dice и Rho.

Таблица 3. Состав группировок пауков на разных этапах постгляциальной сукцессии (Цейское ущелье, Северный Кавказ, июль 2021)

Таксон, показатель	№ пробной площадки (год обозначения)										
	I (2020)	II (2017)	III (2014)	IV (2007)	V (1987)	VI (1950–1960)	VII (1946)	VIII (1921–1925)	IX (1911–1913)	X (~1850)	XI (?)
<i>Aranus diadematus</i>	1 f						1 j		1 j		1 j
<i>Metellina segmentata</i>	1 f										
<i>Pardosa</i> sp. aff. <i>ibex</i>	1 f, 3 j	1 f, 4 j	1 j				1 j				
<i>Erigone dentipalpis</i>		1 f	1 m								
<i>Oedothorax meridionalis</i>		1 m, 2 f	5 f								1 f
<i>Araeoncus caucasicus</i>		2 m	1 f								
<i>Attulus</i> sp.			1 f								
<i>Clubiona frisia</i>			1 j		1 f, 1 m, 4 j	1 j	3 j				
<i>Zelotes subterraneus</i>			1 m, 1 f	2 m, 2 f, 4 j		1 m	2 m	2 m, 1 f, 1 j	1 m, 1 f	3 m	
<i>Pireneitega spasskyi</i>				1 f							
<i>Drassodes</i> sp.				1 j							
<i>Agyneta rurestris</i>				1 m							
<i>Micaria pulicaria</i>				2 f	2 f, 2 j	3 f	1 f	1 m, 1 f			
<i>Tenuiphantes flavipes</i>				2 m							
Erigoninae gen. sp.				1 m							
<i>Diplocephalus latifrons</i>											
<i>Oreoneta</i> sp. aff. <i>tatrica</i>					1 f	2 m, 10 f		1 f	1 f	1 f	2 f
<i>Pocadicnemis pumila</i>					1 f						
<i>Porrhonna campbelli</i>					1 f						
<i>Heliophanus</i> sp.					1 j			2 j			
<i>Gongylidiellum latebricola</i>					1 m	3 m		1 f			
<i>Peponocranium orbiculatum</i>					1 m, 1 f						
<i>Pardosa caucasica</i>					2 m, 2 f, 5 j	5 m, 47 f, 10 j	4 m, 38 f, 7 j	2 f, 2 j	2 m, 7 f, 1 j	1 m, 1 f, 3 j	1 j
<i>Agyneta subtilis</i>					5 f	12 f					
<i>Microneta viaria</i>						1 f					

Таблица 3. Продолжение

Таксон, показатель	№ пробной площадки (год обозначения)											
	I (2020)	II (2017)	III (2014)	IV (2007)	V (1987)	VI (1950–1960)	VII (1946)	VIII (1921–1925)	IX (1911–1913)	X (~1850)	XI (?)	
<i>Porrihotta convexum</i>						1 f						2 m, 2 f
<i>Tenuiphantes perseus</i>						1 f						
<i>Alopecosa pulverulenta</i>							16 f, 2 j	9 f	1 f			
<i>Agyneta conigera</i>							1 f					1 f
<i>Walckenaeria corniculans</i>							1 f					
<i>Xysticus cor</i>							2 f					2 j
<i>Macrargus</i> sp.							3 f, 1 j					
<i>Pseudeuophrys</i> sp.								1 j				2 j
<i>Phrurolithus festivus</i>								6 f				
<i>Tegenaria</i> sp.									1 f			
<i>Tenuiphantes</i> sp.									1 j			1 f
<i>Robertus</i> sp.												
<i>Gibbaranea omoeda</i>												1 m
<i>Tenuiphantes contortus</i>												1 m, 1 f
<i>Bolyphantes alticeps</i>												1 f
<i>Russocampus polchaniinovaе</i>												1 f
<i>Neriene</i> sp.												1 f
<i>Centromerus sybaticus</i>												1 j
Theridiidae gen. sp.												2 f
Araneidae												1 j
Gnaphosidae						1 j						
Linyphiidae		1 j		1 j	7 j							4 j
Lycosidae		4 j		1 j					2 j			
Число экземпляров (все сборы)	6	17	12	18	39	115	82	30	19	28	23	
Число видов	3	5	7	7	11	11	10	8	7	10	12	

ров, 2013, 2015; Триликаускас, Комаров, 2014; Пономарев, Шматко, 2019, 2020; Баканов, Пономарев, 2016, 2020; Пономарев и др., 2021), и всего в этом районе Большого Кавказа отмечено более 540 видов. Тем не менее, наши небольшие материалы (47 видов, меньше 400 особей) добавили к этому списку еще 5 видов: *Agyneta subtilis*, *Erigone dentipalpis*, *Psammotis ninnii*, *Xysticus cor* и *Xysticus* sp. aff. *desidiosus*, которые ранее не отмечались ни в Северной, ни в Южной Осетии. Несмотря на весьма обширные ареалы, свойственные многим видам пауков Палеарктики, три из обнаруженных нами видов, а именно *Tenuiphantes contortus* (Linyphiidae), *Pardosa caucasica* и *Pardosa* sp. aff. *ibex*<sup>1</sup> (Lycosidae) на настоящий момент считаются эндемиками Кавказа, что составляет около 6.4% от общего списка зарегистрированных нами видов. Учитывая весьма небольшой объем собранных нами материалов, судить о значимости этой величины явно преждевременно.

Пауки (за исключением представителей отдельных семейств) по праву считаются очень мобильной группой организмов и практически мгновенное их появление в верховьях Цейского ущелья на территориях, освобождающихся от ледникового покрова, не вызывает особого удивления. Их постоянное присутствие в составе пионерных перигляциальных комплексов, появляющихся еще до формирования заметного растительного покрова, хорошо документировано как для самых северных (Vater, 2006; Bråten et al., 2012; Ingimarsdóttir et al., 2012; Franzén, Dieker, 2014; Sint et al., 2019; Hågvar et al., 2020), так и для южных горных районов (Janetschek, 1949; Kaufmann, 2001; Gobbi et al., 2006, 2006a, 2017; Tampucci et al., 2015; Vernasconi et al., 2019; Hågvar et al., 2020). Явление “перевернутой трофической пирамиды”, характерное для первых этапов постгляциальных сукцессий (появление хищников раньше продуцентов и фитофагов) (Hodkinson et al., 2001), получило название “predator first paradox” и весьма активно обсуждалось на протяжении последнего десятилетия (Sint et al., 2019; Hågvar et al., 2020). Пауки, как группа, действительно обладают всеми необходимыми предпосылками для преодоления экологических фильтров при освоении новых территорий (Hodkinson et al., 2001; Hågvar et al., 2020): высокой способностью к расселению, толерантностью к условиям среды, значительным репродуктивным потенциалом и слабой пищевой специализацией. Основной вопрос, который возникает при обсуждении этого парадокса, это природа пище-

вых ресурсов, которые используются хищниками на этих территориях – являются ли они локальными, т.е. формируются *in situ*, или пассивно переносятся с окружающих территорий (Hågvar et al., 2020). Судя по нашим данным, пионерные комплексы самых начальных этапов перигляциальных сукцессий, по крайней мере, на Кавказе весьма разнообразны и включают, помимо пауков, целый ряд почвенных микроартропод (коллембол и клещей), трипсов, щитовок, тлей, личинок двукрылых и жуков, которыми вполне могут питаться пауки.

Согласно имеющимся опубликованным данным, в состав перигляциальных комплексов пауков Северной Европы чаще всего входят виды двух семейств – Lycosidae и Linyphiidae (Hodkinson et al., 2004; Vater, 2006; Ingimarsdóttir et al., 2012), реже и для более зрелых участков упоминаются представители семейства Gnaphosidae (Franzén, Dieker, 2014). Аналогичные группировки в Альпах на территории Австрии и Италии немного богаче и, помимо трех указанных выше семейств, включают отдельные виды Theridiidae, Agelenidae и Thomisidae (Kaufmann, 2001; Gobbi et al., 2006, 2006a; Hågvar et al., 2020). При этом как в северных, так и в южных горах на наиболее молодых участках по численности обычно доминируют представители линифид и пауков-волков, что характерно и для высокоширотных арахнофаун (Еськов, 1985; Есюнин, 1999; Марусик, 2007; Марусик, Еськов, 2009; Marusik et al., 2016; Нехаева, 2018 и др.).

По сравнению с данными по высокогорьям Альп пионерные группировки пауков сравнительно возраста в Цейском ущелье заметно разнообразнее как по числу видов, так и по набору семейств. Так, уже на поверхностях моложе семи лет здесь были отмечены представители семи семейств – Araneidae, Clubionidae, Tetragnathidae и Salticidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, из которых только три последних характерны для аналогичных группировок Альп и Северной Европы. Совсем немного и пересечений нашего видового списка с таковыми других исследователей, изучавших постгляциальные сукцессии. Так, только два вида (из 44), обнаруженных нами в обследованных перигляциальных ландшафтах Кавказа (*Agyneta rurestris* и *Erigone dentipalpis*), отмечались в аналогичных группировках Итальянских Альп (Gobbi et al., 2006, 2017; Tampucci et al., 2015; Vernasconi et al., 2019), и только один (*Zelotes subterraneus*) – в северной Европе (Vater, 2006). Таким образом, можно утверждать, что перигляциальные комплексы пауков на территории Европы и Кавказа характеризуются весьма высокой региональной спецификой.

Несмотря на достаточно высотное расположение наиболее молодых участков, изученных нами

<sup>1</sup> По строению эпигины самки из нашей коллекции очень схожи с *P. ibex*, который был изначально описан из Дагестана (Buchar, Thaler, 1998), однако имеются некоторые различия, которые не позволяют с полной уверенностью диагностировать этот вид как *P. ibex*.

на Кавказе (выше 2300 м над ур. м.), на первых этапах сукцессии в составе пионерных группировок были зарегистрированы не только такие специфические высокогорные виды как *Pardosa* sp. aff. *ibex*, но и виды, встречающиеся в широком высотном диапазоне, что подтверждает высокий потенциал группы к освоению территорий, недавно освобождающихся ото льда. При этом пионерный комплекс пауков оказался не слишком долговечным — на 14-летнем участке (кустарниковая стадия) он сменился практически полностью, и уже через 30–35 лет после отступления ледника (молодой смешанный лес) аранеокомплексы достигли уровня разнообразия, вполне сопоставимого с таковыми в развитых сообществах горно-лесного пояса (табл. 3). При этом как состав, так и структура разновозрастных лесных группировок пауков существенно варьировали. Особенно заметно своеобразие структуры доминирования в населении участка XI (крупнотравный кленовый лес). Это обстоятельство, а также “нарушенный” порядок кластеризации лесных группировок пауков (рис. 5), вероятно, указывают на то, что существенную роль в формировании населения пауков играют особенности растительного покрова конкретных участков, а не только их возраст.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны И.С. Бушуевой (Институт географии РАН, Москва), создавшей подробную карту верховий р. Цейдон, на которой показаны перигляциальные зоны Цейского ледника разного возраста, а также руководству Северо-Осетинского государственного заповедника, О.И. Дзалаеву и К.П. Попову, и его егерям за неоценимую помощь в организации полевых работ. Мы также высоко ценим помощь наших коллег, М.Д. Антиповой, Н.А. Воронцовой, О.Л. Макаровой и Д.М. Палатова, в сборе полевых материалов.

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ), грант № 22-24-00162.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов М.Ю., Пономарев А.В., 2016. Высотно-поясное распределение околородных пауков рода *Pardosa* (Aranei: Lycosidae) на территории республики Северная Осетия-Алания // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Материалы VI Всерос. симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым, посвященного памяти Л.А. Жильцовой. Владикавказ: Северо-Осетинский государственный университет им. К.Л. Хетагурова. С. 13–18.
- Баканов М.Ю., Пономарев А.В., 2020. Высотно-поясное распределение околородных пауков-волков (Aranei: Lycosidae) на территории республики Северная Осетия-Алания // Наука юга России. Т. 16. № 3. С. 69–75. <https://doi.org/10.7868/S25000640200308>
- Бушуева И.С., 2013. Колебания ледников на Центральном и Западном Кавказе по картографическим, историческим и биоиндикационным данным за последние 200 лет. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Москва: Институт географии РАН. 24 с.
- Бушуева И.С., Соломина О.Н., 2012. Колебания ледника Кашкаташ за последние четыре столетия по картографическим, дендрохронологическим и лихенометрическим данным // Лед и снег. № 2 (118). С. 121–130.
- Еськов К.Ю., 1985. Пауки тундровой зоны СССР // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 139. С. 121–128.
- Есюнин С.Л., 1999. Структура и разнообразие населения пауков зональных и горных тундр Урала // Зоологический журнал. Т. 78. № 6. С. 654–671.
- Золотарев Е.А., 2009. Эволюция оледенения Эльбруса. Москва: Научный мир. 238 с.
- Марусик Ю.М., 2007. Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 43 с.
- Марусик Ю.М., Еськов К.Ю., 2009. Пауки тундровой зоны России // Бабенко А.Б., Матвеева Н.В., Макарова О.Л., Головач С.И. (ред.). Виды и сообщества в экстремальных условиях. Москва–София: Товарищество научных изданий КМК и PenSoft Pbl. С. 92–123.
- Нехаева А.А., 2018. Фауна и сезонная активность пауков (Arachnida, Aranei) Кольского полуострова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 23 с.
- Пономарев А.В., Комаров Ю.Е., 2013. Предварительное обобщение материалов по фауне пауков (Aranei) Республики Северная Осетия-Алания // Труды Северо-Осетинского государственного заповедника. № 2. С. 76–111.
- Пономарев А.В., Комаров Ю.Е., 2015. Пауки (Aranei) Республики Южная Осетия // Юг России: экология, развитие. Т. 10. № 11. С. 116–147.
- Пономарев А.В., Шматко В.Ю., 2019. Обзор пауков рода *Zelotes* Gistel, 1848 группы *subterraneus* (Aranei: Gnaphosidae) Кавказа и Предкавказья // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 15. № 1. С. 3–22.
- Пономарев А.В., Шматко В.Ю., 2020. Обзор пауков родов *Trachyzelotes* Lohmander, 1944 и *Marinarozelotes* Ponomarev, gen. n. (Aranei: Gnaphosidae) юго-востока Русской равнины и Кавказа // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 16. № 1. С. 125–139. <https://doi.org/10.23885/181433262020161-125139>
- Пономарев А.В., Алексеев С.К., Комаров Ю.Е., Шматко В.Ю., 2021. Пауки (Aranei) долины Терека в Моздокском районе Республики Северная Осетия–Алания, Россия // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 17. № 2. С. 351–374. <https://doi.org/10.23885/181433262021172-351374>
- Пономарев А.В., Шматко В.Ю., 2022. Обзор пауков рода *Teegenaria* Latreille, 1804 (Aranei: Agelenidae) российского Кавказа и Предкавказья. I. Виды, близкие к *Teegenaria abchasica* Charitonov, 1941 // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 18. № 2. С. 211–221. <https://doi.org/10.23885/181433262022182-211221>

- Соломина О.Н., 1999. Горное оледенение Северной Евразии в голоцене. Москва: Научный мир. 263 с.
- Соломина О.Н., Бушуева И.С., Кудерина Т.М., Мацковский В.В., Кудиков А.В., 2012. К голоценовой истории ледника Уллукам // Лед и снег. № 1 (117). С. 85–94.
- Триликаускас Л.А., Комаров Ю.Е., 2014. К фауне пауков (Arachnida: Aranei) Северной и Южной Осетии // Человек и природа – взаимодействие на особо охраняемых природных территориях. Материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 25-летию создания Шорского национального парка. Горно-Алтайск. С. 149–162.
- Alfredsen A.N., 2010. Primary succession, habitat preferences and species assemblages of carabid beetles in front of the retreating glacier Midtdalsbreen, Finse, southern Norway. Master thesis, University of Bergen. 83 p.
- Bernasconi M.G., Borgatti M.S., Tognetti M., Valle B., Caccianiga M., Casarotto C., Ballarin F., Gobbi M., 2019. Checklist Ragionata Della Flora e Degli Artropodi (Coleoptera: Carabidae e Arachnida: Araneae) dei Ghiacciai Centrale e Occidentale del Sorapiss (Dolomiti d'Ampezzo) // Frammenti Conoscere e Tutelare la Natura Bellunese. № 9. P. 49–65.
- Bråten A.T., Flø D., 2009. Primary succession of arthropods (Coleoptera and Araneae) on a newly exposed glacier foreland at Finse, southern Norway. Master thesis, Norwegian University of Life Sciences. 85 p.
- Bråten A.T., Flø D., Hågvar S., Hanssen O., Mong C.E., Aakra K., 2012. Primary succession of surface active beetles and spiders in an alpine glacier foreland, central south Norway // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 44. № 1. P. 2–15. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-44.1.2>
- Buchar J., Thaler K., 1998. Lycosidae from the high alpine zone of the Caucasus range, with comparative remarks on the fauna of the Alps (Arachnida: Araneae) // Linzer Biologische Beiträge. Vol. 30. № 2. P. 705–717.
- Chapin F.S., Walker L.R., Fastie C.L., Sharman L.C., 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // Ecological Monographs. Vol. 64. № 2. P. 149–175. <https://doi.org/10.2307/2937039>
- Elven R., 1978. Association analysis of moraine vegetation at the glacier Hardangerjøkulen, Finse, South Norway // Norwegian Journal of Botany. Vol. 25. № 3. P. 171–191.
- Elven R., 1980. The Omnsbreen glacier nunataks – A case study of plant immigration // Norwegian Journal of Botany. Vol. 27. № 1. P. 1–16.
- Elven R., Ryvarden L., 1975. Dispersal and primary establishment of vegetation // Wielgolaski F.E. (Ed.) Fennoscandian Tundra Ecosystems. Ecological Studies. Vol. 16. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 81–85. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-80937-8\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-80937-8_8)
- Franzén M., Dieker P., 2014. The influence of terrain age and altitude on the arthropod communities found on recently deglaciated terrain // Current Zoology. Vol. 60. № 2. P. 203–220. <https://doi.org/10.1093/czoolo/60.2.203>
- Gildado J.D., Rusterholz H., Baur B., 2021. Millipedes step up: species extend their upper elevational limit in the Alps in response to climate warming // Insect Conservation and Diversity. Vol. 15. № 1. P. 61–72. <https://doi.org/10.1111/icad.12535>
- Gobbi M., De Bernardi F., Pelfini M., Rossaro B., Brandmayr P., 2006. Epigeal arthropod succession along a 154-year glacier foreland chronosequence in the Forni Valley (Central Italian Alps) // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 38. № 3. P. 357–362. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2006\)38\[357:EAS-AAY\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2006)38[357:EAS-AAY]2.0.CO;2)
- Gobbi M., Fontaneto D., De Bernardi F., 2006a. Influence of climate changes on animal communities in space and time: The case of spider assemblages along an alpine glacier foreland // Global Change Biology. Vol. 12. № 10. P. 1985–1992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01236.x>
- Gobbi M., Ballarin F., Brambilla M., Compostella C., Isaia M., Losapio G., Maffioletti C., Seppi R., Tampucci D., Caccianiga M., 2017. Life in harsh environments: Carabid and spider trait types and functional diversity on a debris-covered glacier and along its foreland // Ecological Entomology. Vol. 42. P. 838–848. <https://doi.org/10.1111/een.12456>
- Golovatch S.I., Antipova M.D., 2022. The millipedes (Diplopoda) of the Republic of North Ossetia–Alania, northern Caucasus, Russia, with special reference to the fauna of the North Ossetian Nature Reserve // Arthropoda Selecta. Vol. 31. № 2. P. 133–142. <https://doi.org/10.15298/arthscl.31.2.01>
- Hågvar S., 2010. Primary succession of springtails (Collembola) in a Norwegian glacier foreland // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 42. № 4. P. 422–429. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.4.422>
- Hågvar S., 2012. Primary succession in glacier forelands: How small animals conquer new land around melting glaciers // Young S.S., Silvern S.E. (Eds). International Perspectives on Global Environmental Change. London: Intech Open Access Publisher. P. 151–172. Available from [www.intechopen.com](http://www.intechopen.com) (accessed on 15 October 2022). <https://doi.org/10.5772/26536>
- Hågvar S., Solhøy T., Mong C., 2009. Primary succession of soil mites (Acari) in a Norwegian glacier foreland, with emphasis on Oribatid species // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. Vol. 41. № 2. P. 219–227. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-41.2.219>
- Hågvar S., Gobbi M., Kaufmann R., Ingimarsdóttir M., Caccianiga M., Valle B., Pantini P., Fanciulli P.P., Vater A., 2020. Ecosystem Birth near Melting Glaciers: A Review on the Pioneer Role of Ground-Dwelling Arthropods // Insects. Vol. 11. № 9. P. 644. <https://doi.org/10.3390/insects11090644>
- Hodkinson I.D., Coulson S.J., Harrison J., Webb N.R., 2001. What a wonderful web they weave: Spiders, nutrient capture and early ecosystem development in the high Arctic—Some counter-intuitive ideas on community assembly // Oikos. Vol. 95. № 2. P. 349–352. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.950217.x>
- Hodkinson I.D., Coulson S.J., Webb N.R., 2004. Invertebrate community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic // Journal of Animal Ecology. Vol. 73. № 3. P. 556–568.
- Ingimarsdóttir M., Caruso T., Ripa J., Magnúsdóttir O.B., Migliorini M., Hedlund K., 2012. Primary assembly of soil communities: Disentangling the effect of dispersal and lo-

- cal environment // *Oecologia*. Vol. 170. P. 745–754.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2334-8>
- Ingimarsdóttir M., Ripa J., Hedlund K.*, 2013. Corridor or drift fence? The role of medial moraines for fly dispersal over glacier // *Polar Biology*. Vol. 36. P. 925–932.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-013-1316-6>
- Janetschek H.*, 1949. Tierische Successionen auf Hochalpinem Neuland. Nach Untersuchungen am Hintereis-, Niederjoch- und Gepatschferner in den Ötztaler Alpen // *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck*. Vol. 48/49. 215 p. Available online: [https://www.zobodat.at/pdf/BERI\\_48\\_49\\_0001-0215.pdf](https://www.zobodat.at/pdf/BERI_48_49_0001-0215.pdf) (accessed on 15 October 2022).
- Jomelli V., Khodri M., Favier V., Brunstein D., Ledru M.-P., Wagnon P., Blard P.-H., Sicar J.-E., Braucher R., Grancher D. et al.*, 2011. Irregular tropical glacier retreat over the Holocene epoch driven by progressive warming // *Nature*. Vol. 474 (7350). P. 196–199.  
<https://doi.org/10.1038/nature10150>
- Kaufmann R.*, 2001. Invertebrate succession on an Alpine glacier foreland // *Ecology*. Vol. 82. № 8. P. 2261–2278.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2261:ISOAAG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2261:ISOAAG]2.0.CO;2)
- Kaufmann R.*, 2002. Glacier foreland colonisation: distinguishing between short-term and long-term effects of climate change // *Oecologia*. Vol. 130. № 3. P. 470–475.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-001-0815-2>
- Kaufmann R., Fuchs M., Gosterxeier N.*, 2002. The soil fauna of an alpine glacier foreland: Colonization and succession // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. Vol. 34. № 3. P. 242–250.  
<https://doi.org/10.1080/15230430.2002.12003491>
- Kaufmann R., Raffl C.*, 2002. Diversity in primary succession: The chronosequence of a glacier foreland // *Körner C., Spehn E.M. (Eds). Global Mountain Biodiversity: A Global Assessment*. London: Parthenon. P. 177–190.
- Makarchenko E.A., Semenchenko A.A., Palatov D.M.*, 2022. Chironomids are commensals of the larvae and pupae of Blephariceridae and Simuliidae from the North Caucasus (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae) // *Zootaxa*. Vol. 5141. № 4. P. 373–384.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5141.4.5>
- Makarchenko E.A., Semenchenko A.A., Palatov D.M.*, 2022a. Redescription of the caucasian endemic *Diamesa caucasica* Kownacki et Kownacka (Diptera: Chironomidae: Diamesinae) // *Zootaxa*. Vol. 5159. № 3. P. 445–450.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5159.3.9>
- Malcomb N.L., Wiles G.C.*, 2013. Tree-ring-based reconstructions of North American glacier mass balance through the Little Ice Age – Contemporary warming transition // *Quaternary Research*. Vol. 79. № 2. P. 123–137.  
<https://doi.org/10.1016/j.yqres.2012.11.005>
- Marusik Y.M., Koponen S., Makarova O.L.*, 2016. A Survey of Spiders (Araneae) Collected on the Arctic Island of Dolgiy (69°12' N), Barents Sea // *Arachnology*. Vol. 17. № 1. P. 10–24.  
<https://doi.org/10.13156/arac.2006.17.1.10>
- Moreau M., Laffly D., Joly D., Brossard T.*, 2005. Analysis of plant colonization on an arctic moraine since the end of the Little Ice Age using remotely sensed data and a Bayesian approach // *Remote Sensing of Environment*. Vol. 99. № 3. P. 244–253.  
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.03.017>
- Moret P., De Los Angeles Arauz M., Gobbi M., Barragan A.*, 2016. Climate warming effects in the tropical Andes first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador // *Insect Conservation and Diversity* Vol. 9. № 4. P. 342–350.  
<https://doi.org/10.1111/icad.12173>
- Oerlemans J.*, 2005. Extracting a climate signal from 169 glacier records // *Science*. Vol. 308(5722). P. 675–677.  
<https://doi.org/10.1126/science.1107046>
- Panza R., Gobbi M.*, 2022. Areal contraction, upward shift and habitat fragmentation in the cold-adapted ground beetle *Nebria germarii* Heer, 1837 in the Brenta Dolomites, Italy // *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*. Vol. 33. P. 923–931.  
<https://doi.org/10.1007/s12210-022-01112-6>
- Raffl C.*, 1999. Vegetationsgradienten und Sukzessionsmuster in einem Gletschervorfeld in den Zentralalpen (Ötztaler Alpen, Tirol). Diploma Thesis, University of Innsbruck. 102 p.
- Raffl C., Mallaun M., Mayer R., Erschbamer B.*, 2006. Vegetation succession pattern and diversity changes in a glacier valley, central Alps, Austria // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. Vol. 38. № 3. P. 421–428.  
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2006\)38\[421:VSP-ADC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2006)38[421:VSP-ADC]2.0.CO;2)
- Seniczak A., Solhøy T., Seniczak S.*, 2006. Oribatid mites (Acari: Oribatida) in the glacier foreland at Hardangerjøkulen (Norway) // *Biological Letters*. Vol. 43. № 2. P. 231–235.
- Skubala P., Gulvik M.*, 2005. Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats // *Polish Journal of Ecology*. Vol. 53. № 3. P. 395–407.
- Sint D., Kaufmann R., Mayer R., Traugott M.*, 2019. Resolving the predator first paradox: Arthropod predator food webs in pioneer sites of glacier forelands // *Molecular Ecology*. Vol. 28. № 2. P. 336–347.  
<https://doi.org/10.1111/mec.14839>
- Tampucci D., Gobbi M., Boracchi P., Cabrini E., Compostella C., Mangili F., Marano G., Pantini P., Caccianiga M.*, 2015. Plant and arthropod colonisation of a glacier foreland in a peripheral mountain range // *Biodiversity*. Vol. 16. № 4. P. 213–223.  
<https://doi.org/10.1080/14888386.2015.1117990>
- Vater A.E.*, 2006. Invertebrate and arachnid succession on selected glacier forelands in southern Norway. Ph. D. Thesis. Swansea, UK: University of Wales. 372 p.
- Zingerle V.*, 1999. Spider and harvestman communities along a glaciation transect in the Italian Dolomites // *Journal of Arachnology*. Vol. 27. № 1. P. 222–228.

**SPIDERS (ARANEI) OF THE PERIGLACIAL LANDSCAPES OF THE TSEI GORGE, NORTH OSSETIA-ALANIA, CAUCASUS, RUSSIA****A. B. Babenko<sup>1, \*</sup>, A. V. Ponomarev<sup>2, \*\*</sup>**<sup>1</sup>*The Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*<sup>2</sup>*Federal Research Center of the Southern Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006 Russia**\*e-mail: lsd@mail.ru**\*\*e-mail: ponomarev1952@mail.ru*

In the framework of a comprehensive study of arthropods taking part in the primary successions of the periglacial landscapes in the North Caucasus, spiders were collected from 10 sites of different ages (ranging from 1 to 170 years) in the upper reaches of the Tsei Gorge at altitudes of 2071 to 2336 m a.s.l. As the glacier retreats, meadow communities are formed at the site of bare near-glacial areas, these being first replaced by shrubs in areas aged 10–14 years, and then by forest communities on 30–35-year old surfaces. Spiders appear almost immediately after the retreat of the glacier, and representatives of at least three families are found already in the area that was freed from ice just a year ago. This pioneer complex consists not only of representatives of the alpine fauna, but it also includes species without pronounced altitudinal preferences. However, the primary assemblage is short-lived, being completely replaced in 10–15 years, especially sharp rearrangements of the spider populations being noted during the transition from meadow to the forest stage of succession. In 30–35 years following the retreat of the glacier, the spider complexes reach a level of diversity that is quite comparable with that in developed communities of the mountain forest belt. A comparison of the periglacial assemblages of Caucasian spiders with those formed under similar conditions in the southern and northern mountains of Western Europe indicates a profound regional specificity not only at the level of species, but even at the level of families.

*Keywords:* Caucasus, glacier retreat, primary succession, pioneer species

УДК 595.341.5(282.256.341)

## ПЕРЕОПИСАНИЕ *CANTHOCAMPTUS LATUS* BORUTZKY 1947 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2023 г. Т. М. Алексеева<sup>а</sup> \*, Т. Д. Евстигнеева<sup>а</sup>, Н. Г. Шевелева<sup>а</sup>, О. А. Тимошкин<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Лимнологический институт СО РАН,  
ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033 Россия

\*e-mail: atm171@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.2022 г.

После доработки 08.10.2022 г.

Принята к публикации 10.10.2022 г.

На основе нового материала приведено иллюстрированное переописание самки и самца *Canthocamptus latus* Borutzky 1947 – массового эндемичного вида гарпактикоид из литоральной зоны озера Байкал, играющего важную роль в пищевых цепях мелководья. В сравнении с другими эндемичными байкальскими видами рода *Canthocamptus* Westwood 1836, данный представитель хорошо отличается от остальных видов строением каудальных ветвей и плавательных ног; морфологически вид близок только к *Canthocamptus bulbifer* Borutzky 1947. Приведены сведения о неоптимальном типе (типичные серии были утеряны). Впервые с использованием сканирующего электронного микроскопа была подробно изучена морфология данного вида; приводится описание ротовых конечностей и антеннул, значительно дополнено описание плавательных ног, показано строение генитального поля; представлены данные по морфологической изменчивости.

**Ключевые слова:** пресноводные Harpacticoida, морфология, таксономия, мейофауна, эндемики, Байкал

**DOI:** 10.31857/S0044513423020034, **EDN:** HQKNEQ

Байкальские гарпактикоиды – одна из важнейших групп мейозообентоса, отличающаяся необычным таксономическим разнообразием, глубиной эндемизма, а также важной ролью в функционировании бентосных сообществ. В последней таксономической сводке этой группы для Байкала указано 69 видов и еще 9 видов, определенных только до рода (Евстигнеева, Окунева, 2001). Более 80% видов являются эндемиками озера. Помимо них, в коллекции авторов, хранящейся в Лимнологическом институте СО РАН, находилось к тому времени более 30 видов неясного таксономического положения (Евстигнеева, Окунева, 2001). Следовательно, в результате дальнейших исследований с применением современных методов исследования (в частности, СЭМ) видовое богатство байкальских гарпактикоид может значительно возрасти. Сходное мнение недавно высказано Фефиловой с соавторами (2018): имеются предпосылки к описанию большого числа новых таксонов, особенно при изучении глубоководной фауны.

Численность гарпактикоид в прибрежной зоне может достигать нескольких сотен тысяч на метр квадратный, что подчеркивает их исключительную важность при изучении трофических взаимоотношений и круговорота органического ве-

щества в Байкале (Евстигнеева, Окунева, 2001). Гарпактикоиды широко освоили не только биотопы прибрежной зоны (Окунева, 1976; Евстигнеева, 2007); они были найдены также в самых глубоких районах озера (Тахтеев и др., 1993). Несмотря на это, Harpacticoida – одна из наименее изученных групп байкальских ракообразных. Прежде всего это касается сведений об их морфологии на современном светооптическом, а также на электронно-микроскопическом уровнях. Подавляющее большинство видов семейства Canthocamptidae, куда входят почти все байкальские гарпактикоиды, нуждается в современной ревизии. Предыдущими исследователями проведена огромная работа по первоописанию новых таксонов, исследованию их экологии (Боруцкий, 1931, 1947, 1952; Окунева, 1983, 1989). К сожалению, в процессе этих исследований типовой материал авторами, как правило, не выделялся (либо в большинстве своем был утерян), что придает таксономическим исследованиям байкальских гарпактикоид особую важность и сложность. Аспекты экологии и биологии, связанные с байкальскими гарпактикоидами, также изучены мало. Это касается их трофических взаимоотношений, биотопической приуроченности, вертикального и горизонтального распределения в озере. Прак-

тически не изучены особенности эндемического видообразования байкальских гарпактикоид, современные схемы филогенетических отношений этой удивительной группы отсутствуют.

Известно, что примерно с 2010 г. мелководная зона Байкала — основной район обитания гарпактикоид — претерпевает сильнейший экологический кризис (Кравцова и др., 2012; Timoshkin et al., 2016). Каким образом негативные экологические процессы отразились на разнообразии гарпактикоид и их роли в донных биоценозах? Ответ на этот важный вопрос также пока отсутствует. Следовательно, актуальность междисциплинарных исследований Harpacticoida озера Байкал не вызывает сомнений. Вначале необходимо проведение таксономической ревизии подавляющего большинства известных и еще не известных науке видов на современном уровне.

В качестве первого объекта в данном направлении исследований нами выбран род *Canthocamptus* Westwood 1836. До настоящего момента в оз. Байкал он был представлен пятью эндемичными видами, два из которых ранее относились к подроду *Baikalocamptus* Borutzky 1931 (Боруцкий, 1931). После ревизии рода *Canthocamptus* Новиковым (Novikov, Sharafutdinova, 2022) данный подрод сведен в синонимы, а вид *Canthocamptus gibba* Okuneva 1983 оказался младшим синонимом *Atheyella* (*Neomrazekiella*) *nordenskioldii* Lilljeborg 1902, т.к. описания и рисунки видов идентичны. Оставшиеся представители рода значительно различаются между собой, кроме двух морфологически близких видов *Canthocamptus latus* и *Canthocamptus bulbifer* Borutzky 1947. Также были высказаны предположения, что *C. latus* является переходной формой от подрода *Baikalocamptus* к остальным байкальским представителям рода *Canthocamptus* (Боруцкий, 1952).

Нами выяснено, что типовой материал, по которому Е.В. Боруцким было выполнено первоописание вида *C. latus*, утерян.

Цель данной статьи — привести подробное, иллюстрированное описание одного из наиболее многочисленных, широко распространенных видов мелководной зоны озера — *Canthocamptus latus*.

Материал был собран в Южной котловине оз. Байкал на отрезке Утулик—Мурино в районе БЦБК (Байкальский целлюлозно-бумажный комбинат) 6 июня 2018 г., на каменистом грунте, с глубины 6.5 м. Отбор производили при помощи аквалангистов: камни поднимали со дна и помещали в непроницаемые мешки. На палубе корабля с камней счищали обрастания и промывали отфильтрованной байкальской водой через сачок из мельничного газа с ячеей 60 мкм. Материал фиксировали 40%-ным раствором формалина и затем промывали в лаборатории водопроводной водой. Пробу разбирали под бинокляром МБС—10.

Гарпактикоид препарировали, части монтировали в жидкости Фора—Берлезе. Исследование препаратов проводилось при помощи микроскопов Olympus CX21 FS 1 и Биомед—6. Идентификацию на уровне вида производили при помощи табличных ключей (Боруцкий, 1952; Окунева, 1989). Все рисунки были сделаны с помощью микроскопа Nikon Optiphot—2. Измерения производили по постоянным препаратам и микрофотографиям в программе “Levenhuk Lite”.

Для сканирующей электронной микроскопии образцы подготавливали следующим образом: особей обезжизивали в 96%-ном этаноле в течение суток, затем держали в гексаметилдисилазане в течение 5 мин; далее 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.

Тотальные препараты в жидкости Фора—Берлезе (аббревиатура ПЖФБ — от “препараты в жидкости Фора—Берлезе”) с препарированными особями гарпактикоид имеют нумерацию следующего вида: № Н1/1—01—060618, где Н1 — номер особи на предметном стекле, 1 — номер препарата (предметного стекла) из пробы, 01 — номер обработанной пробы, 060618 — дата отбора пробы.

Описание внешнего вида дано по фиксированным особям. Описательная терминология (нумерация каудальных щетинок, обозначение плавательных ножек) по: Huys, Voxshall, 1991.

Весь типовой материал хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН, Иркутск.

### *Canthocamptus latus* Borutzky 1947 (рис. 1—13)

Материал исследования. **Неотип № 1** самка: ПЖФБ № Н1/1—01—060618; из озера Байкал (Южная котловина), на отрезке Утулик—Мурино в районе БЦБК (51°31'22.4" N, 104°11'13.4" E), глубина 6.5 м, грунт крупные валуны, камни размером 2—5 см, расположенные на песке.

**Дополнительный материал:** 5 ♀♀: № 1 ♀: ПЖФБ № Н2/1—01—060618; № 2, 3: ♀♀ ПЖФБ № Н1—2/2—01—060618; № 4, 5 ♀♀: ПЖФБ № Н1—2/3—01—060618, все особи собраны там же, где и неотип. 6 ♂♂: № 1, 2 ♂♂: ПЖФБ № Н1—2/4—01—060618; № 3, 4 ♂♂: ПЖФБ № Н1—2/5—01—060618; № 5, 6: ♂♂ № ПЖФБ Н1—2/6—01—060618, собраны там же, где и неотип.

**Описание Самка** (рис. 1—8).

**Тело** (рис. 1А—1В, 3А). Длина от кончика рostrума до дистального края каудальных ветвей составляет 804—960 мкм (среднее 845 мкм,  $n = 6$ ). Цвет фиолетовый. Нукальный орган расположен по центру цефалосомы и имеет форму вытянутого

шестиугольника. Интегумент с мелкими волосками по всей поверхности (рис. 3A, 3D). Задний край сомитов тела с простой гиалиновой оборкой.

**Рострум** (рис. 4A) размером 22–26 мкм (среднее 25 мкм,  $n = 6$ ), треугольный с одной парой сенсилл.

**Генитальный двойной сомит** (рис. 4D) шире своей длины, с шипиками на задних боковых углах. Генитальное поле расположено по центру. Копулятивная пара небольшая, ведет к короткому семенному протоку; семенные сосуды маленькие. Рудиментарная Р6 в виде одной перистой щетинки. Ниже каждой рудиментарной ножки есть ситовидные поры (рис. 3E).

**Свободные абдоминальные сомиты** (рис. 2A–2C, 3D) с мелкими шипиками на вентральной стороне, которые уменьшаются в размере к центру сегментов. Терминальный сегмент с шипиками на вентральной стороне и по бокам, анальная пластинка полукруглая с 15–19 зубчиками (среднее 16,  $n = 6$ ). Анальное отверстие расположено терминально между каудальными ветвями; анальная бахрома глубоко надрезана, образует лопасти из щетинок.

**Каудальные ветви** (рис. 2A–2C, 3B–3C) в 2.3 раза больше своей ширины, с семью щетинками. Медиальный край более или менее ровный, латеральный край ровный. Дистальный край ветви окружен не сплошным рядом шипиков, который прерывается на дорсальной, вентральной и внутренней сторонах. Щетинки I–III голые; IV щетинка почти параллельна соседней, вооружена шипиками; V щетинка имеет небольшой изгиб, оперенная; VI щетинка короткая и голая; VII голая, на двойном цоколе.

**Антеннулы** (рис. 4A) длинные, 8-сегментные. Первый сегмент самый широкий, с одной щетинкой. Второй сегмент широкий, с девятью щетинками, одна из них с цоколем. Третий сегмент с пятью щетинками. Четвертый сегмент с одной свободной щетинкой и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Пятый сегмент с одной щетинкой. Шестой сегмент с тремя щетинками. Седьмой сегмент с двумя щетинками, одна из них с цоколем. Восьмой сегмент с пятью щетинками с цоколем и акротеком (две щетинки + эстетаск). Формула вооружения: 1 (1), 2 (9), 3 (5), 4 (1 + (1 + э)), 5 (1), 6 (3), 7 (2), 8 (5 + акротек). Щетинки, имеющие цоколи в основании, присутствуют на сегментах 2 (1), 7 (1) и 8 (5).

**Антенны** (рис. 5A–5B, 6A). Кокса с рядом шипиков. Аллобазис голый; абексоподальные щетинки односторонне перистые. Экзоподит двухсегментный с четырьмя щетинками (с одной мелко оперенной на первом сегменте и тремя мелко оперенными на втором). Свободный эндоподальный сегмент в средней части имеет два мощных шипа и два ряда шипиков (один переходит на

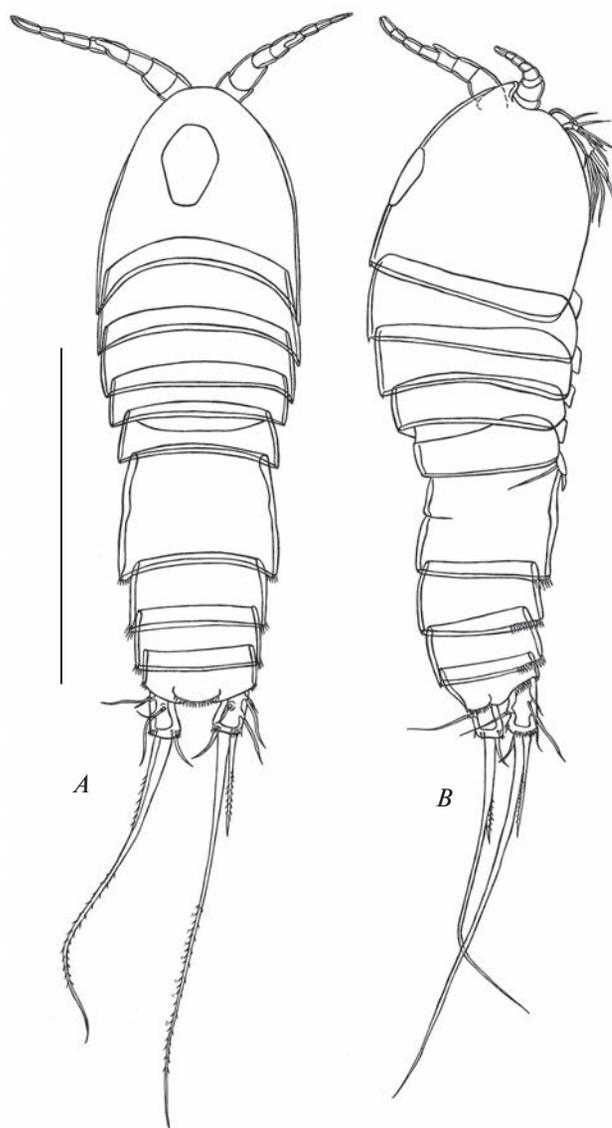
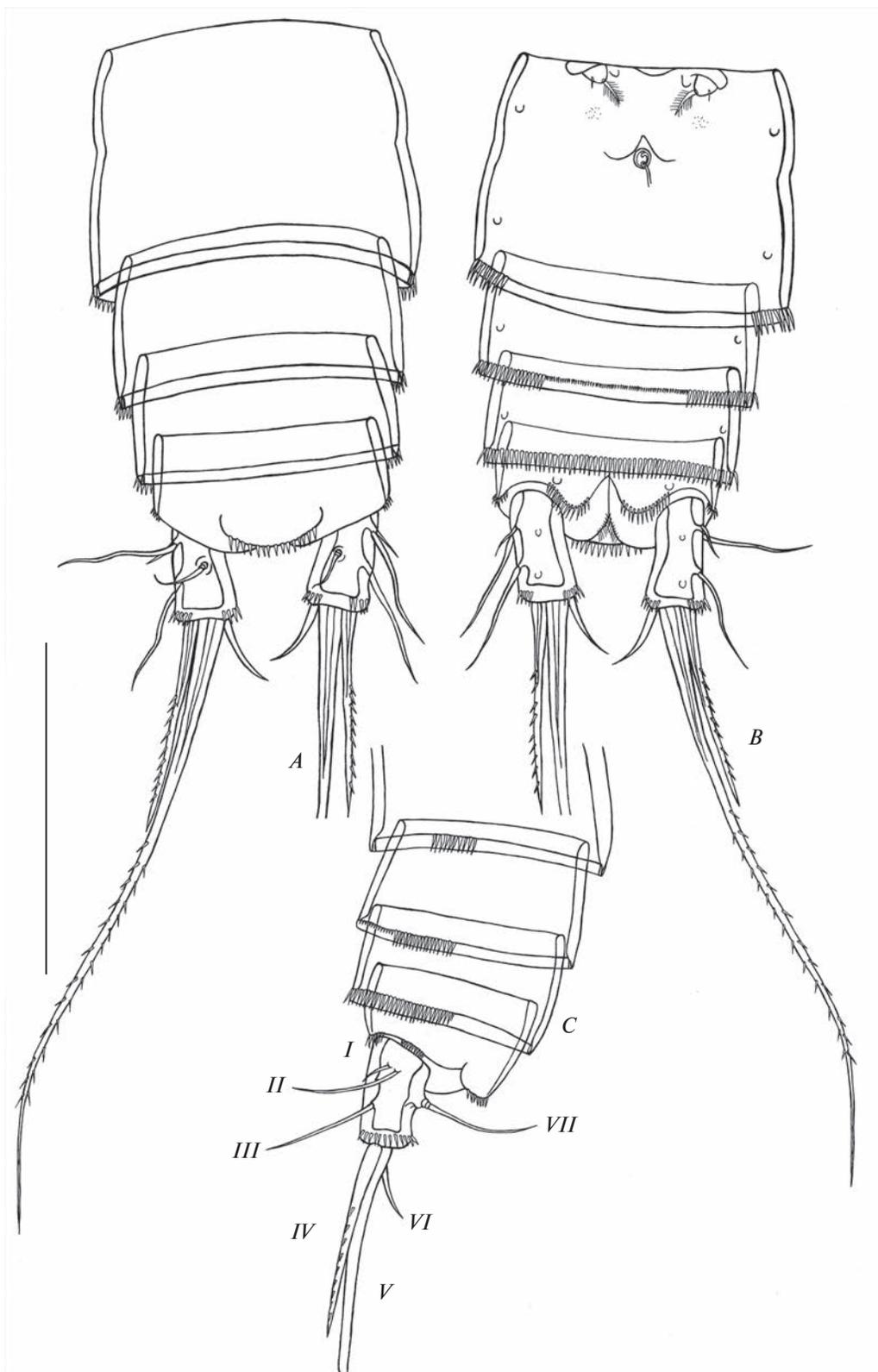


Рис. 1. *Canthocamptus latus*, самка неотип: А – внешний вид, дорсально; В – внешний вид, латерально. Масштаб 400 мкм.

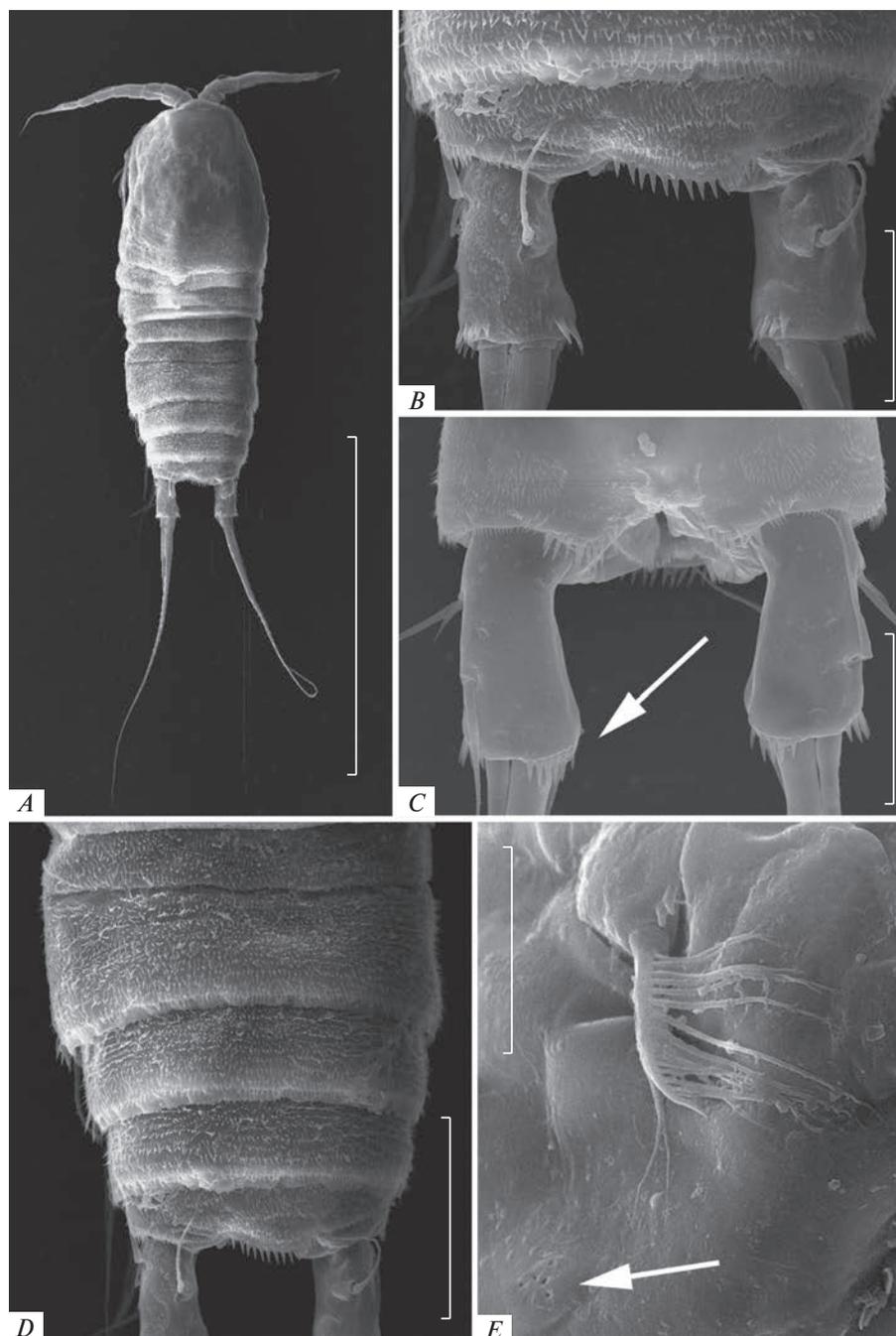
фронтальную сторону), расположенных каудально, и две группы мощных шипиков, расположенных фронтально; в апикальной части два шипа, три коленчатые (геникулирующие) щетинки и одна маленькая щетинка.

**Ламбрум** (рис. 4B–4C) ромбовидный, на дистальных углах шипики, на внутренней стороне на дистальном конце зубчики, расположенные как на рисунке.

**Мандибулы** (рис. 5C, 6A–6C). Кокса крепкая, гнатобаза с хорошо развитыми округлыми раздвоенными зубами, *pars incisiva* на фронтальной стороне, на проксимальном конце коксы полукруглый ряд шипиков, на дистальном углу одна щетинка. Пальпа двухсегментная; базис несет ряд



**Рис. 2.** *Canthocamptus latus*, самка неотип: *A* – abdomen, дорсально; *B* – abdomen, вентрально; *C* – часть abdomen, латерально: *I–VII* – фуркальные щетинки. Масштаб 200 мкм.

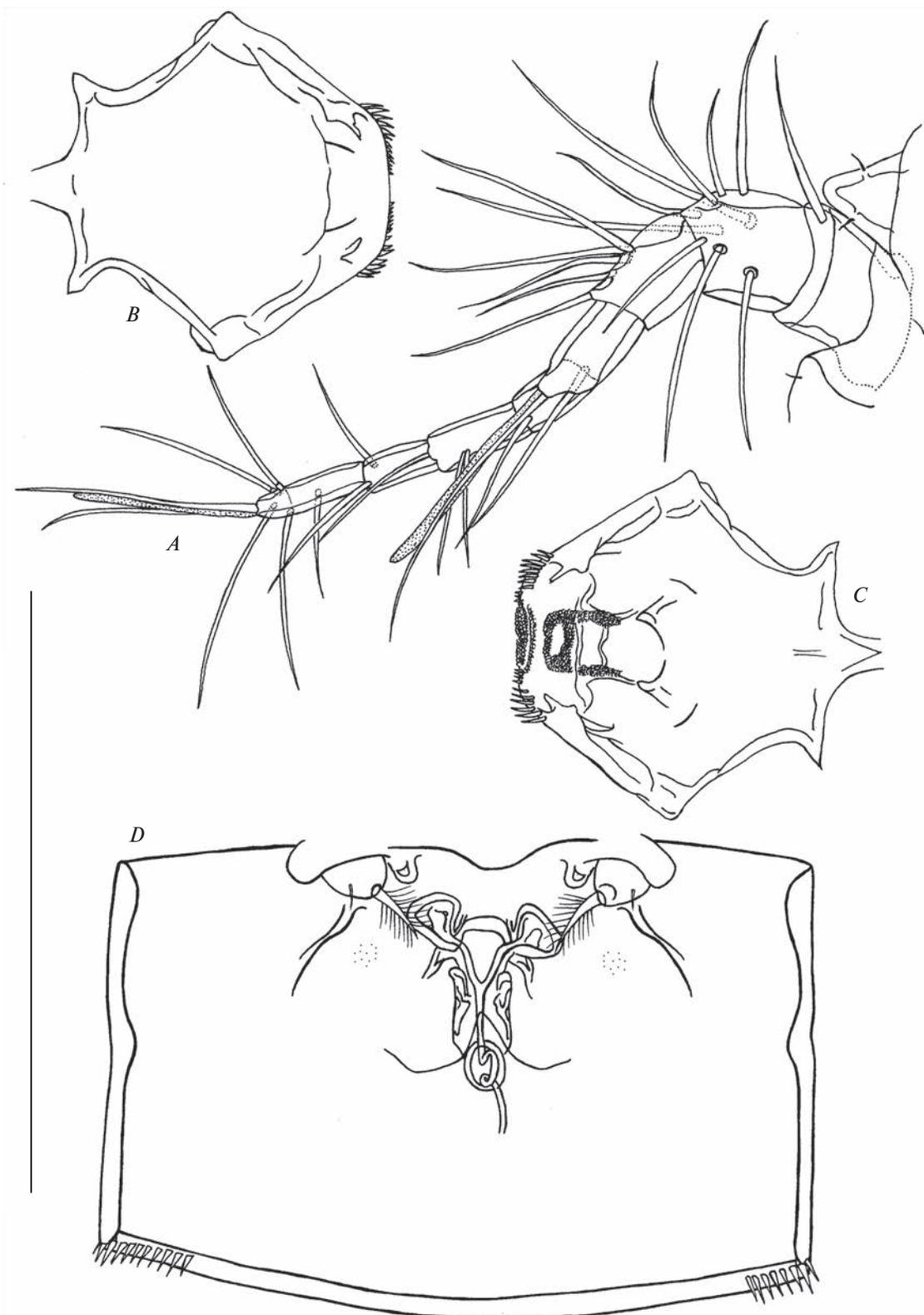


**Рис. 3.** *Canthocamptus latus*, самка: *A* – внешний вид, дорсально; *B* – фурка, дорсально; *C* – фурка, вентрально: стрелкой показана гладкость внутреннего края; *D* – abdomen, дорсально; *E* – P6, стрелкой показаны ситовидные поры. Масштаб, мкм: *A* – 500; *B–C* – 50; *D* – 100; *E* – 20.

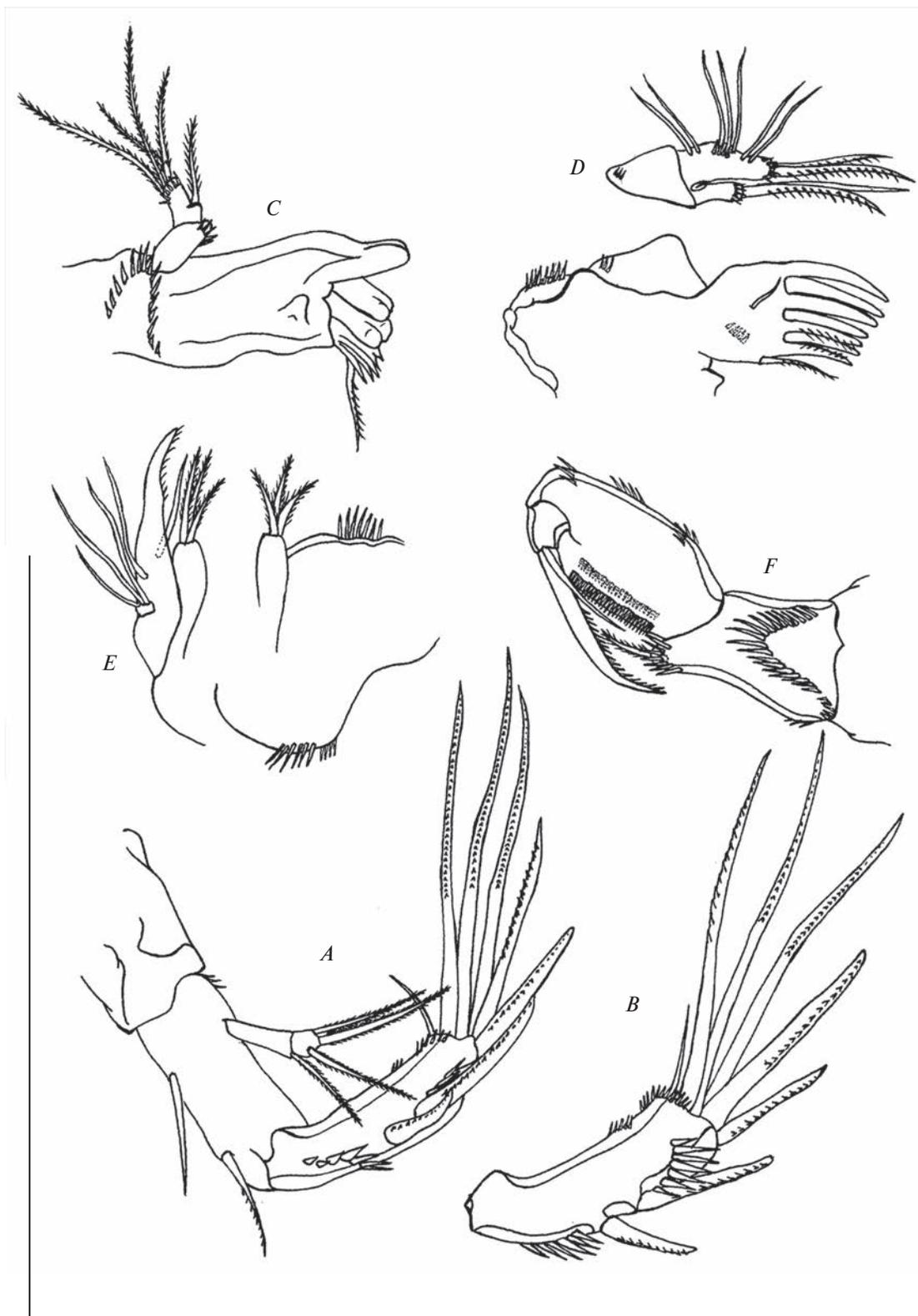
шипиков на фронтальной стороне; эндоподит с одной щетинкой на внутренней стороне, четырьмя апикальными щетинками и рядом шпиков на фронтальной стороне.

**Максиллулы** (рис. 5D, 6A). Прекокса с рядом коротких шпиков на дистальном крае. Прекоксальный артрит с семью шипами (два из которых оперены) и одной оперенной щетинкой на ди-

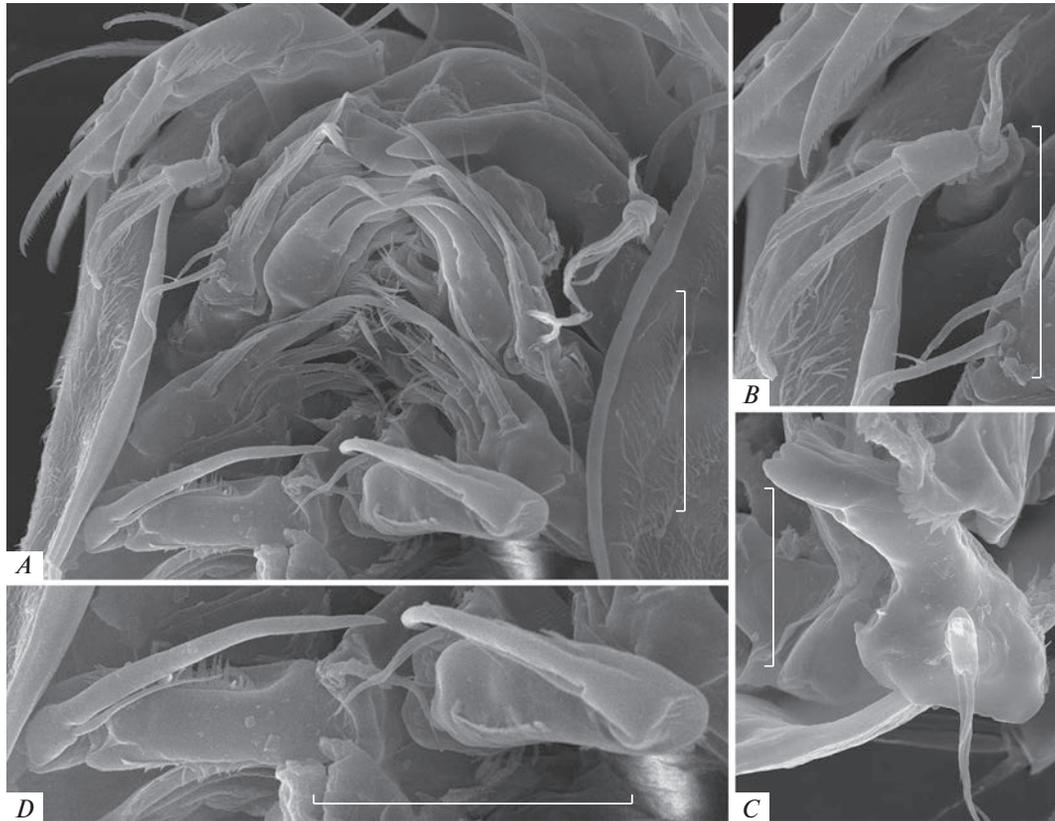
стальном крае; на фронтальной поверхности располагается голая короткая щетинка, на каудальной – короткий ряд шпиков. Кокса с рядом шпиков на фронтальной стороне; коксальный эндит с одной оперенной и одной голой щетинкой, и группой шпиков на дистальном его конце. Аллобазис с двумя оперенными щетинками на дистальном крае и группами щетинок: две с



**Рис. 4.** *Canthocamptus latus*, самка неотип: *A* – антеннула и рострум; *B* – ламбрум, внешняя сторона; *C* – ламбрум, внутренняя сторона; *D* – генитальное поле. Масштаб 200 мкм.



**Рис. 5.** *Canthocamptus latus*, самка: *A* – антенна; *B* – антенна, эндоподит; *C* – мандибулы; *D* – максиллулы; *E* – максиллы; *F* – максиллипеды. Масштаб 200 мкм.



**Рис. 6.** *Canthocamptus latus*, самка: *A* – ротовые конечности; *B* – пальпа мандибулы; *C* – мандибула; *D* – максиллипеды. Масштаб, мкм: *A, D* – 50; *B* – 30; *C* – 40.

внешнего края фронтальной стороны, три срединные, две внутренние; также имеются две группы шипиков – у трех срединных щетинок и на дистальном крае.

**Максиллы** (рис. 5E, 6A). Синкоксы с двумя эндитами, которые несут по три оперенные щетинки; на внутреннем и внешнем краях ряды шипиков. Аллобазис с эндитом в виде мощного когтя с шипиками имеет одну щетинку на фронтальной стороне и одну на каудальной. Эндоподит несет три щетинки.

**Максиллипеды** (рис. 5F, 6A, 6D). Синкоксы с оперенной щетинкой на дистальном выступе, и рядами шипиков. Базис немного больше синкоксы, с рядами шипиков на внутреннем и внешнем краях. Эндоподит несет мощный коготь с голой щетинкой у основания.

**P1** (рис. 7A). Интеркоксальный склерит почти в форме полумесяца с двумя рядами шипиков на дистальном крае. Прекоксы с рядом шипиков на внешнем крае. Коксы с одним рядом шипиков на наружном крае и одним рядом шипиков на передней стороне. Базис с наружной и внутренней мелкоперистыми щетинками (каждая имеет на базисе ряд шипиков, “покрывающих” основание щетинки), двумя рядами тонких длинных шипиков

на внутренней стороне, рядом шипиков на передней поверхности и рядом шипиков на дистальном крае. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков вдоль дистального и внешнего краев; проксимальный сегмент с одним внешним шипом; медиальный сегмент с одним внешним шипом и одной внутренней оперенной щетинкой; дистальный сегмент с одним внешним шипом, одним апикальным шипом и двумя апикальными щетинками. Эндоподит трехсегментный, длиннее экзоподита; проксимальный сегмент почти достигает конца медиального сегмента экзоподита, с рядом шипиков на внешнем и внутреннем краях и внутренней щетинкой; медиальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае и одной внутренней щетинкой, тесно соединен с последующим сегментом; дистальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае, частично заходящим на дистальный край, и тремя элементами (одна внутренняя короткая щетинка, одна длинная апикальная щетинка и один апикальный длинный шип).

**P2** (рис. 7B). Интеркоксальный склерит прямоугольный голый. Прекоксы с рядом шипиков на внешнем крае. Коксы почти прямоугольные, с одним рядом шипиков на наружном крае. Базис с

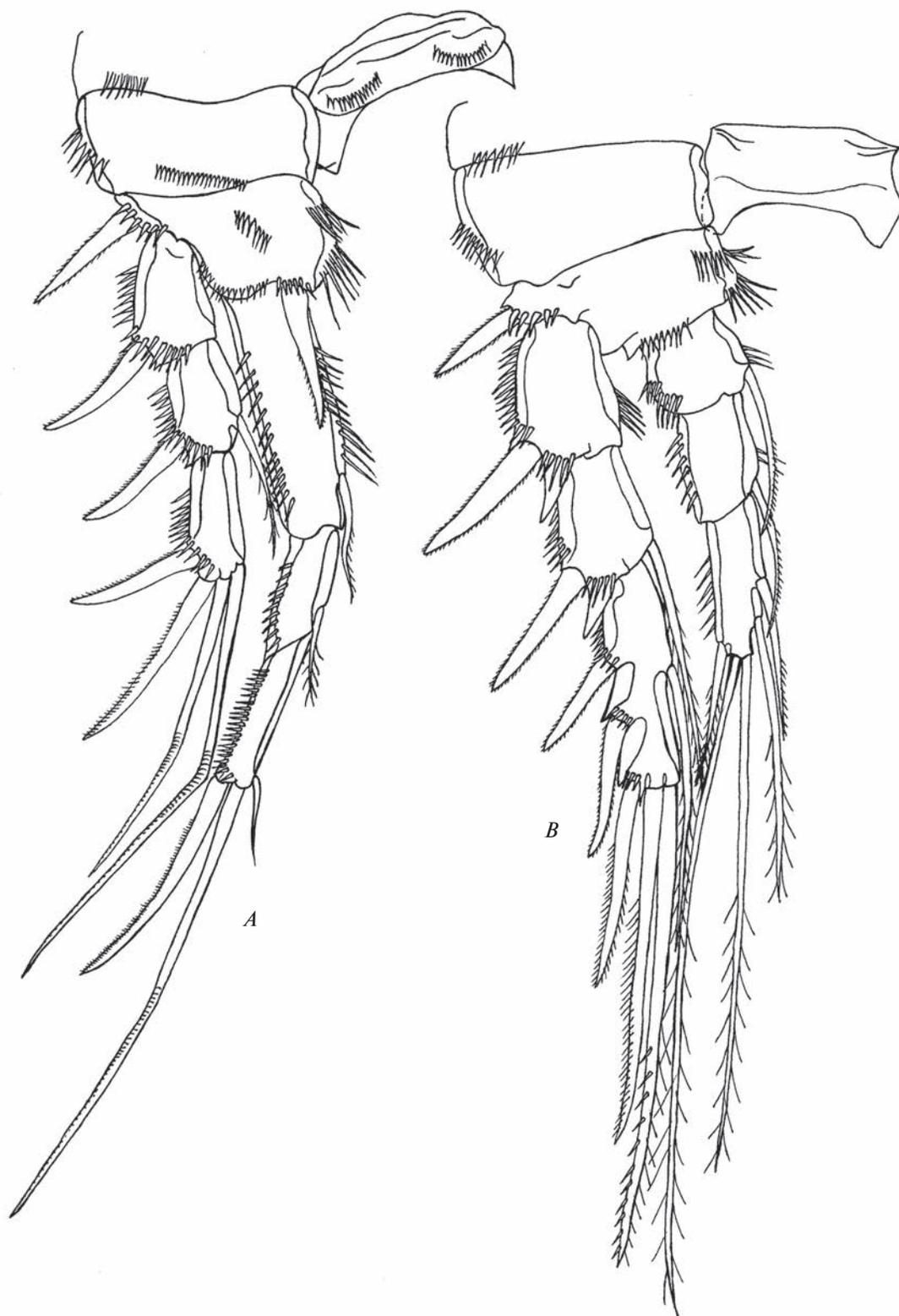


Рис. 7. *Canthocamptus latus*, самка неотип: А – P1, В – P2. Масштаб 200 мкм.



Рис. 8. *Santhosamptus latus*, самка неотип: А – P3, В – P4, С – P5. Масштаб 200 мкм.

наружным мелкоперистым шипом и рядом шипиков на наружном крае у основания шипа, у основания эндоподита и двумя рядами тонких длинных шипиков на внутреннем крае. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков вдоль внешнего края; проксимальный сегмент с одним внешним шипом, шиповидным выростом на дистально-латеральном углу и коротким рядом тонких длинных шипиков на внутреннем крае; медиальный сегмент с одним внешним шипом, шиповидным выростом на дистально-латеральном углу, оперенной внутренней щетинкой и коротким рядом шипиков на внутреннем крае; дистальный сегмент с шестью элементами (три внешних шипа, две апикальные щетинки и одна внутренняя щетинка). Эндоподит трехсегментный, достигает середины третьего сегмента экзоподита; проксимальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае, коротким рядом шипиков на внутреннем крае и одной мелкооперенной щетинкой там же; медиальный сегмент с рядом шипиков на внешнем крае, коротким рядом шипиков на внутреннем крае и одной мелкооперенной щетинкой там же; дистальный сегмент с пятью элементами (одна внешняя апикальная короткая щетинка, две апикальные и две внутренние щетинки).

РЗ (рис. 8А). Интеркоксальный склерит прямоугольный голый. Прекокса с рядом шипиков на внешнем крае. Кокса прямоугольная, с одним рядом шипиков на наружном крае. Базис с наружной голой щетинкой, рядами шипиков по внешнему и внутреннему краю и у основания эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков вдоль внешнего края; проксимальный сегмент с одним внешним шипом, шиповидным выростом и коротким рядом шипиков на внутреннем крае; медиальный сегмент с одним внешним шипом, шиповидным выростом, коротким рядом тонких длинных шипиков на внутреннем крае и внутренней оперенной щетинкой; дистальный сегмент с семью элементами (три внешних шипа, две апикальные и две внутренние щетинки). Эндоподит трехсегментный; проксимальный и медиальный сегмент с коротким рядом шипиков на внешнем крае и одной внутренней щетинкой; дистальный сегмент с пятью элементами (один внешний шип, две апикальные и две внутренние щетинки).

Р4 (рис. 8В). Интеркоксальный склерит прямоугольный голый. Прекокса с рядом шипиков на внешнем крае. Кокса почти прямоугольная, с одним рядом шипиков на внешнем крае. Базис с наружной голой щетинкой, одним рядом шипиков на внешнем крае, двумя рядами шипиков на внутреннем крае и рядом шипиков у основания эндоподита. Экзоподит трехсегментный; проксимальный и медиальный сегмент с рядом шипиков вдоль внешнего края, одним внешним шипом и

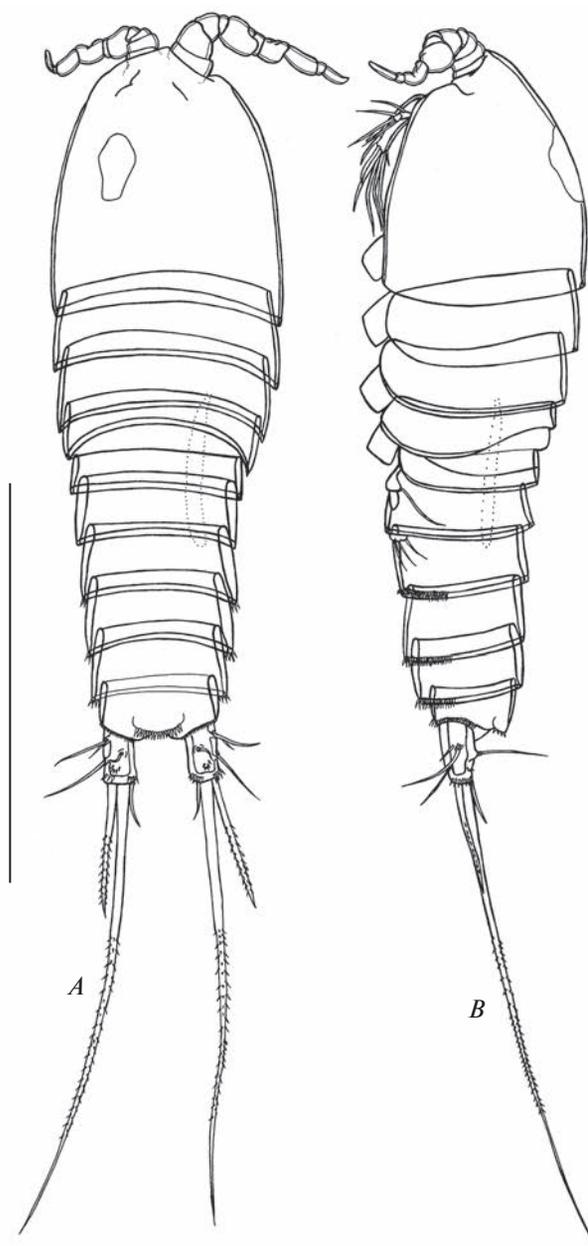
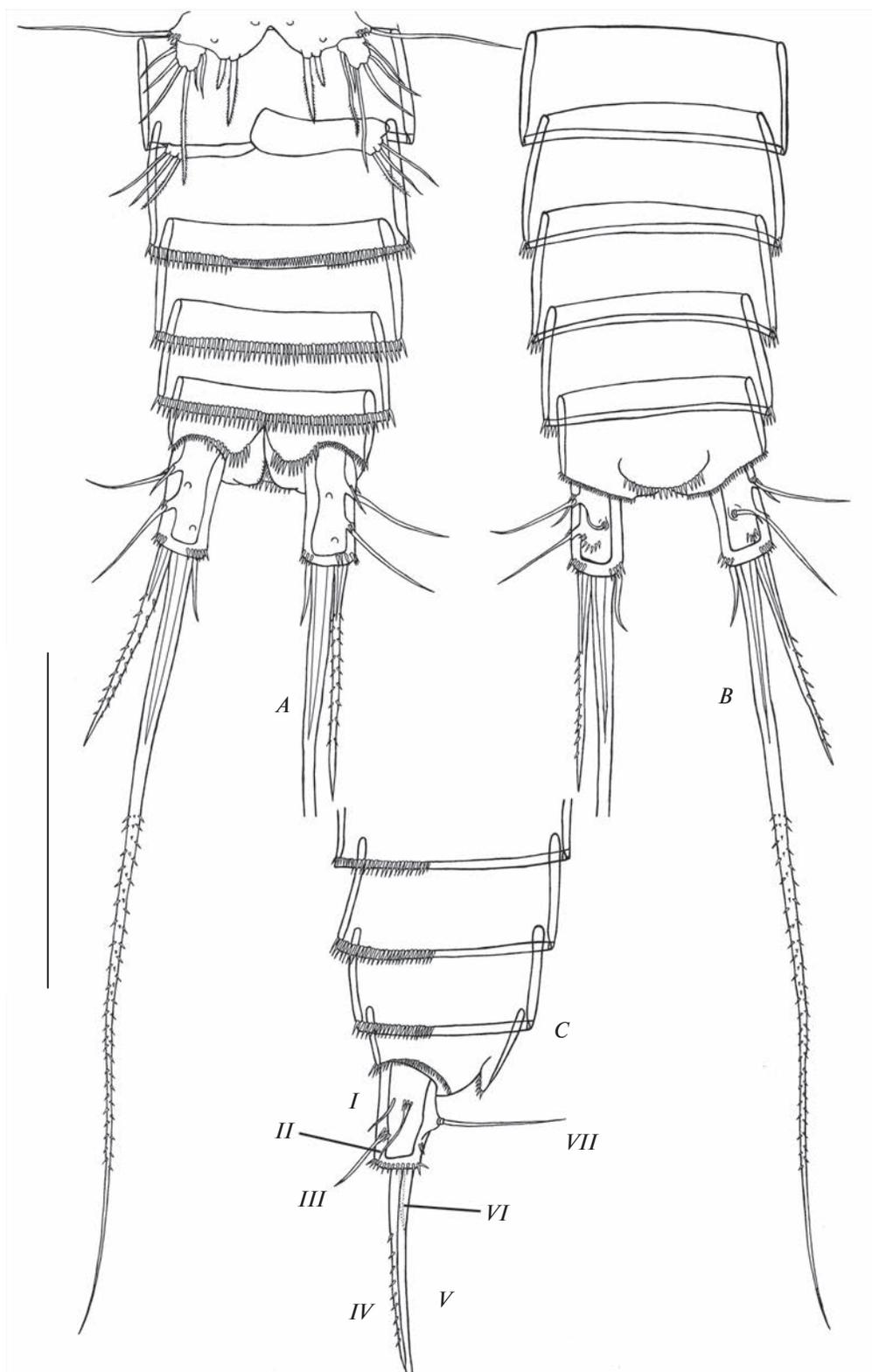
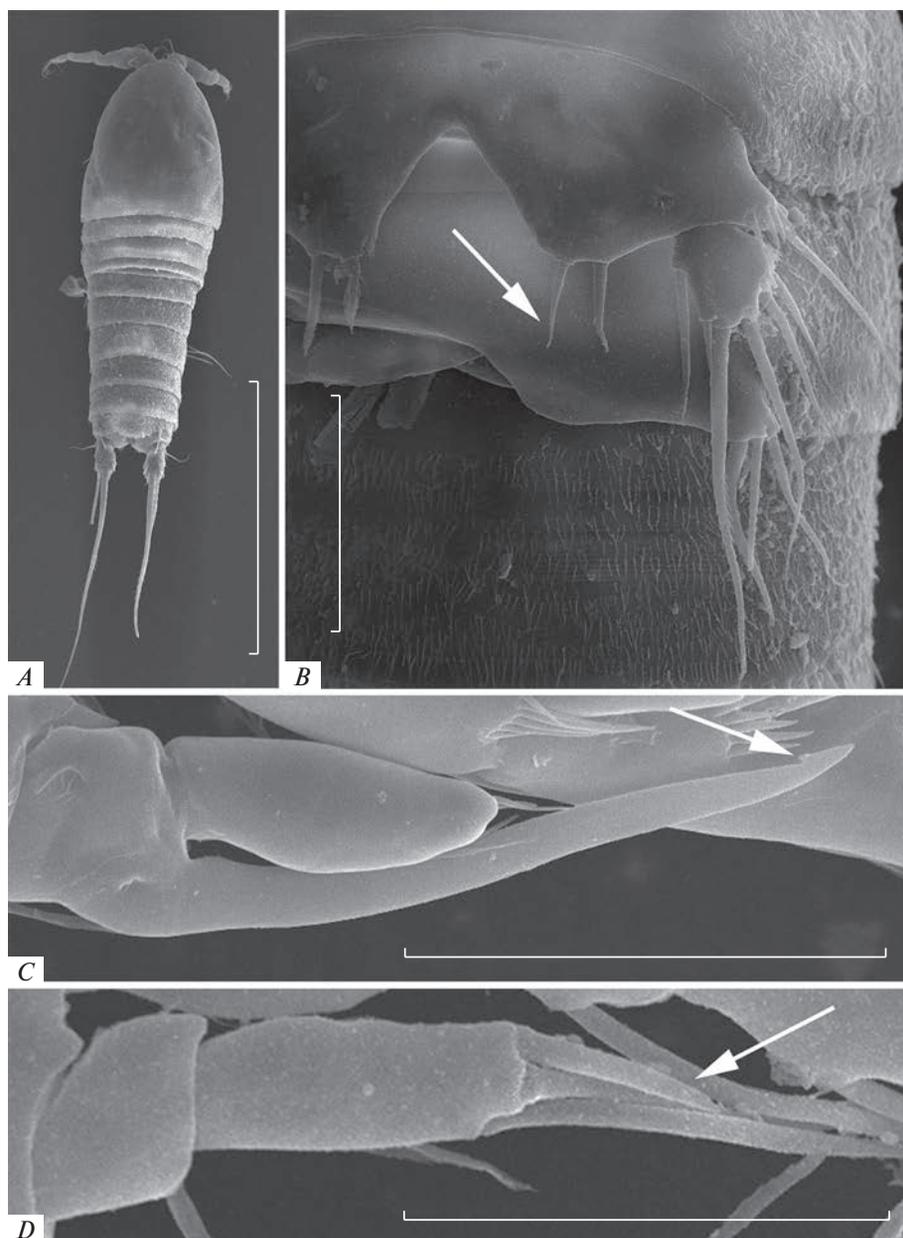


Рис. 9. *Canthocamptus latus*, самец: А — внешний вид, дорсально; В — внешний вид, латерально. Масштаб 400 мкм.

шиповидным выростом на дистальном углу; медиальный сегмент с внутренней оперенной щетинкой; дистальный сегмент с семью элементами (три внешних шипа, две апикальные щетинки и две внутренние щетинки). Эндоподит двухсегментный; проксимальный сегмент с коротким рядом шипиков на внешнем крае и внутренней щетинкой; дистальный сегмент с коротким рядом шипиков на внешнем крае и пятью элементами (один внешний шип, две апикальные и две внутренние щетинки).



**Рис. 10.** *Canthocamptus latus*, самец: *A* – абдомен, дорсально; *B* – абдомен, вентрально; *C* – часть абдомена, латерально: *I–VII* – фуркальные щетинки. Масштаб 200 мкм.



**Рис. 11.** *Canthocamptus latus*, самец: *A* – внешний вид, дорсально; *B* – P5: стрелкой показано отсутствие оперения шипов; *C* – эндоподит P3: стрелкой показана зазубренность апофизы второго сегмента и щетинки на третьем сегменте; *D* – эндоподит P4: стрелкой показан обычный шип. Масштаб, мкм: *A* – 400; *B–D* – 50.

Формула вооружения плавательных ног представлена в табл. 1.

P5 (рис. 8С). Интеркоксальный склерит очень маленький прямоугольный. Базисендоподит и экзоподит отчетливо разные. Базисендоподит вооружен шестью мелкооперенными щетинками, из которых первая, пятая и шестая от внутреннего края – самые короткие. Экзоподит немного длиннее внутренней лопасти базисендоподита и несет 5 щетинок; вторая от внутреннего края – самая длинная, третья лишена оперения.

С а м е ц (рис. 9–13).

*Тело* (рис. 9А–9В, 11А). Длина от конца рострума до дистального конца каудальных ветвей 752–925 мкм (среднее 847 мкм,  $n = 6$ ). Форма тела, интегумент как у самки.

*Рострум* от 25 до 28 мкм (среднее 26 мкм,  $n = 6$ ), треугольный с парой сенсилл.

*Абдоминальные сегменты* (рис. 8А–8С) несут на вентральной стороне более мощные ряды шипиков, чем у самки.

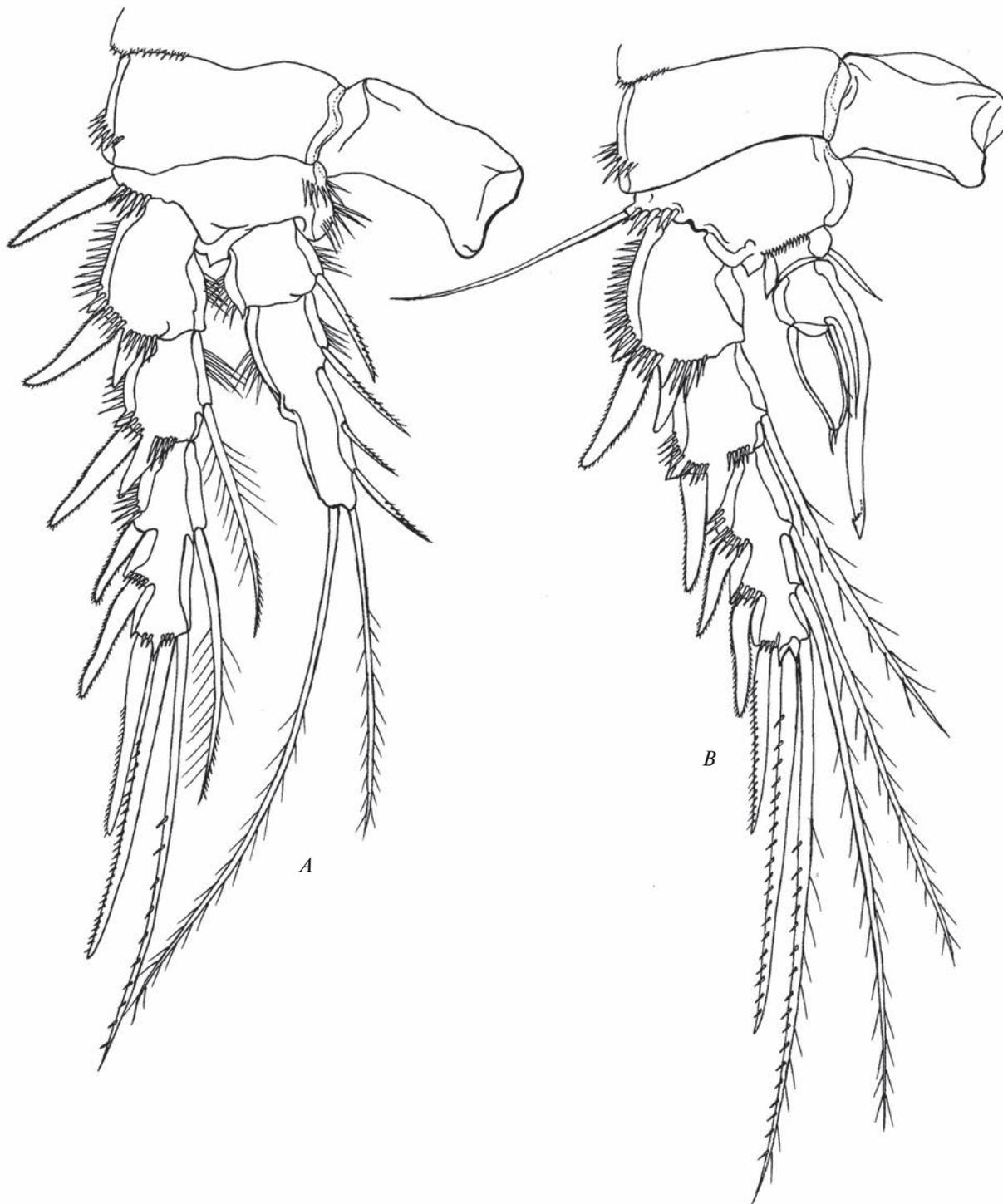


Рис. 12. *Canthocamptus latus*, самец: А – P2, В – P3. Масштаб 200 мкм.

Каудальные ветви (рис. 10А–10С) такой же длины и ширины, как у самки. На дорсальной стороне ветвей есть группа шипиков между VII дорсальной щетинкой и дистальным концом. Дистальный край ветви окружен не сплошным рядом шипиков, который прерывается на дорсальной,

вентральной и внутренней сторонах. Щетинки I–III голые, в основании имеют 2–4 шипика; IV–VII щетинки как у самки.

Антеннулы (рис. 13А–13В) 10-сегментные, гап-лоцерные с геникуляцией между седьмым и вось-



**Рис. 13.** *Canthocamptus latus*, самец: *A* – антеннула и рostrum; *B* – 3 и 4 сегменты антеннулы; *C* – P4; *D* – P5; *E* – P6. Масштаб 200 мкм.

**Таблица 1.** Формула вооружения плавательных ног (по: Sewell, 1949)

Ноги	Кокса	Базис	Экзоподит	Эндоподит
P1	0-0	I-I	I-0; I-1; II,2,0	0-1; 0-1; 1,1,1
P2	0-0	0-I	I-0; I-1; III,2,1	0-1; 0-1; 1,2,2
P3	0-0	0-1	I-0; I-1; III,2,2	0-1; 0-1; 1,2,2
P4	0-0	0-1	I-0; I-1; III,2,2	0-1; I,2,2

мым сегментами. Первый сегмент с одной щетинкой и рядом шипиков у основания. Второй сегмент с девятью щетинками, одна из них с цоколем. Третий сегмент с семью щетинками, одна из них с цоколем. Четвертый сегмент – небольшой, с двумя щетинками. Пятый сегмент немного вздутый, с шестью щетинками (из них одна с цоколем и две оперенные) и сросшимися в основании щетинкой и эстетаском. Шестой сегмент короткий с тремя щетинками, одна из них оперенная. Седьмой сегмент с одной щетинкой, зубчатый выростом и углублением в центре, в котором расположены три ряда мелких шипов. Восьмой сегмент с углублением в центре и зубчатым отростком. Девятый сегмент короткий с одной щетинкой. Десятый сегмент с семью щетинками, из них шесть с цоколем, и акротеком (две щетинки + эстетаск). Формула вооружения: 1(1), 2(9), 3(7), 4(2), 5(4 + 2 плюмозы + (1 + э)), 6(2 + 1 плюмоза), 7(1 + зубчатый отросток), 8(зубчатый отросток), 9(1), 10(7 + акротек). Щетинки с цоколями присутствуют на сегментах 2(1), 3(1), 5(1) и 10(6).

*Антенны, ламбрум, мандибулы, максиллулы, максиллы, максиллипеды и P1* как у самки.

**P2** (рис. 12A). Интеркоксальный склерит прямоугольный голый. Прекокса с рядом шипиков на дистальном крае. Кокса почти прямоугольная, с рядом шипиков на внешнем крае. Базис с наружным мелкоперистым шипом, одним рядом шипиков на внешнем крае и двумя рядами шипиков на внутреннем крае. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков вдоль внешнего края; проксимальный и медиальный сегменты с наружным шипом и шиповидным выростом и коротким рядом шипиков на внутреннем крае; медиальный сегмент с внутренней оперенной щетинкой; дистальный сегмент с шестью элементами (3 внешних шипа, две апикальные и одна внутренняя щетинки). Эндоподит двухсегментный с неясно отделенным третьим сегментом, оба сегмента с короткими рядами шипиков на внутреннем и внешнем краях; проксимальный сегмент короткий с внутренней щетинкой; медиальный сегмент с круглым хитиновым утолщением, двумя апикальными и тремя внутренними щетинками.

**P3** (рис. 11C, 12B). Интеркоксальный склерит прямоугольный голый. Прекокса с рядом корот-

ких шипиков на дистальном крае. Кокса почти прямоугольная, с рядом шипиков на внешнем крае. Базис с наружной голой щетинкой, одним рядом шипиков на внешнем крае и одним рядом шипиков на передней стороне у основания эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков вдоль внешнего края; проксимальный и медиальный сегменты с наружным шипом и шиповидным выростом и коротким рядом шипиков на внутреннем крае; медиальный сегмент с внутренней оперенной щетинкой; дистальный сегмент с семью элементами (3 внешних шипа, две апикальные и две внутренние щетинки). Эндоподит трехсегментный; проксимальный сегмент короткий, с внутренней щетинкой; медиальный сегмент несет апофизу (с зубчатой апикальной частью как на рис. 11C) во внутреннем дистальном углу, которая примерно в 3 раза длиннее базальной части сегмента; дистальный сегмент округлый, с двумя короткими щетинками на дистальном конце и двумя щетинками на внутреннем крае (рис. 11C).

**P4** (рис. 11D, 13C). Интеркоксальный склерит прямоугольный голый. Прекокса с рядом коротких шипиков на дистальном крае. Кокса почти прямоугольная, с рядом шипиков на внешнем крае. Базис с наружной голой щетинкой, одним рядом шипиков на внешнем крае, двумя рядами шипиков на внутреннем крае и одним рядом шипиков на фронтальной стороне у основания эндоподита. Экзоподит трехсегментный, каждый сегмент с рядом шипиков вдоль внешнего края; проксимальный и медиальный сегменты с наружным шипом и шиповидным выростом; медиальный сегмент с внутренней оперенной щетинкой; дистальный сегмент с семью элементами (3 внешних шипа, две апикальные и две внутренние щетинки). Эндоподит двухсегментный почти как у самки; проксимальный сегмент короткий, с внутренней оперенной щетинкой; дистальный сегмент с одним внешним шипом (рис. 11D), двумя голыми апикальными щетинками, двумя внутренними короткими редуцированными щетинками (у самки длинные) и коротким рядом тонких шипиков на внешнем крае.

**P5** (рис. 10A, 11B, 13D) медиально срослены, базиэндоподит и экзоподит разделены. Базиэндоподит с наружной щетинкой и коротким рядом наружных шипиков у ее основания. Эндоподальная лопасть меньше, чем у самки, с двумя оперенными шипами разной длины. Экзоподит с парой шипиков на наружном крае и шестью щетинками, из которых самая короткая вторая от внутреннего края.

**P6** (рис. 10A, 13E) срослены с сомитом, каждая из ножек имеет по три щетинки; внутренняя щетинка оперенная, срединная и внешняя – голые. Пластинка покрывает функционирующий гонопор.

**Изменчивость.** На P5 самки вторая щетинка от наружного края может быть равна первой по длине либо может быть несколько короче нее. Е.В. Боруцкий указывал наличие мелкого шипика на экзоподите P5; все проанализированные нами особи имели развитую щетинку. Первописание приводит данные, что экзоподит P5 самца вооружен как у самки (т.е. несет 5 щетинок и мелкий шипик) — наши особи имеют 6 щетинок и ряд мелких шипиков на внешнем крае. Также у самцов на P5 наблюдается различие в длине первой внутренней щетинки на экзоподите: у особи № 1 ♂ на одном из сегментов эта щетинка в два раза длиннее и оперена (рис. 10А). Шипы на базисно-эндоподите P5 самца могут быть голыми (рис. 11В). Покрывающая пластинка на P6 расположена либо справа, либо слева в зависимости от того, какой семенник функционирует.

**Дифференциальный диагноз.** По морфологическим признакам данный вид сходен с *C. bulbifer*, главным образом отличается строением фуркальных ветвей, а именно прямой IV щетинкой и ровными основаниями IV и V щетинок. Каудальные ветви менее расширены у дистального края. Такое небольшое количество различий между *C. latus* и проанализированными нами самками *C. bulbifer*, а также отсутствие описания самца этого вида, несмотря на его массовость, оставляет вопрос о систематическом положении *C. bulbifer* открытым. Для выяснения реального таксономического статуса *C. bulbifer* необходимо использовать методы молекулярной биологии, т.к. этот таксон, вероятно, имеет статус ниже видового.

**Географическое распространение.** Вид встречается по всему Байкалу, на глубине 1–20 м на песчаных и каменистых грунтах (Окунева, 1989).

Сокращения, используемые в тексте и обозначениях на рисунках согласно Huys, Voxshall, 1991: P1–P6 – плавательные ножки 1–6, э – эстетаск.

*Canthocamptus latus* — один из наиболее распространенных видов байкальских эндемичных гарпактикоид, чья морфология из-за широкого ареала претерпевает некоторую изменчивость. В статье выполнено подробное описание морфологии самца и самки этого вида с привлечением СЭМ, впервые дано описание ротовых конечностей, расширено описание плавательных ног, антеннул; представлены данные по морфологической изменчивости. Данный вид принадлежит к литофильному комплексу гарпактикоид и массово обитает на глубинах 1–20 м; редко встречается и на больших глубинах — вплоть до 260 м (Окунева, 1989; Евстигнеева, 2007).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность Е.Б. Фефиловой (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар) за ценные советы и правки к рукописи.

Авторы так же благодарят сотрудников приборного центра коллективного пользования “Электронная микроскопия”, входящего в состав Объединенного Центра ультрамикрoанализа Лимнологического института СО РАН.

Отбор проб осуществлен в рамках госбюджетного проекта № 0345–2019–0009 “Крупномасштабные изменения в экологии и биоразнообразии сообществ прибрежной зоны озера Байкал: междисциплинарное исследование, выявление причин, прогноз развития” 2016–2020 гг. (руководитель О.А. Тимошкин). Оформление коллекции, анализ материала, а также написание статьи выполнены в рамках проекта № 0279–2021–0007 “Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал: многолетняя динамика сообществ под воздействием различных экологических факторов и биоразнообразии; причины и последствия негативных экологических процессов” 2019–2024 гг. (руководитель О.А. Тимошкин).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруцкий Е.В., 1931. Пресноводная фауна. Пресноводные и солоноватоводные Naupacticoida СССР. Выпуск 3. Л.: Печатня. 246 с.
- Боруцкий Е.В., 1947. Материалы по фауне Copepoda, Naupacticoida Байкала // Доклады Академии Наук СССР. Т. 58. № 8. С. 1825–1829.
- Боруцкий Е.В., 1952. Naupacticoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3. № 4. М., Л.: Изд-во Академии наук СССР. 426 с.
- Евстигнеева Т.Д., Окунева Г.Л., 2001. Гарпактициды (Naupacticoida) // Анн. список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. 1. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 1. С. 451–467.
- Евстигнеева Т.Д., 2007. Экологическая характеристика гарпактицид в литорали озера Байкал // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов. Борок, 2–7 октября 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 163–166.
- Кравцова Л.С., Изболдина Л.А., Ханаев И.В., Помазкина Г.В., Домышева В.М. и др., 2012. Нарушение вертикальной зональности зеленых водорослей в прибрежной части залива Лиственничный озера Байкал // Доклады Академии наук. Т. 447. № 2. С. 227–229.
- Окунева Г.Л., 1976. Гарпактициды Южного Байкала // Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Отв. ред. О.М. Кожова. Иркутский государственный университет. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. С. 94–116.

- Окунева Г.Л., 1983. Новые виды Соперода, Harpacticoida в фауне озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 62. № 9. С. 1343–1352.
- Окунева Г.Л., 1989. Гарпактициды озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 152 с.
- Тахтеев В.В., Снимщикова Л.Н., Окунева Г.Л., Тимошкин О.А., Оболкина Л.А., Таничев А.И., 1993. Характеристика донного населения глубинной зоны Байкала // Экология. № 6. С. 60–68.
- Фефилова Е.Б., Евстигнеева Т.Д., Майор Т.Ю., 2018. Перспективы исследования гарпактицид (Crustacea: Соперода: Harpacticoida) Байкала // Пресноводные экосистемы – современные вызовы. Иркутск, 10–14 сентября 2018 г. Иркутск: ООО “Мега-принт”. С. 143.
- Huys R., Boxshall G.A., 1991. Copepod Evolution. London: The Ray Society Publ. 468 p.
- Novikov A.A., Sharafutdinova D., 2022. Revision of the genus *Canthocamptus* (Copepoda: Harpacticoida) with a description of a new species from the Lena River Delta (North-eastern Siberia) // European Journal of Taxonomy. V. 826. P. 33–63.
- Sewell R.B.S., 1949. The littoral and semi-parasitic Cyclopoida, the Monstrilloida and Notodelphyoida // Scientific Reports of the John Murray Expedition. Publ. British Museum (Natural History). V. 9. № 2. P. 17–199.
- Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I. et al., 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world’s greatest freshwater biodiversity in danger? // Journal of Great Lakes Research. V. 42. P. 487–497.

## REDESCRIPTION OF *CANTHOCAMPTUS LATUS* BORUTZKY 1947 (COPEPODA, HARPACTICOIDA, CANTHOCAMPTIDAE) FROM LAKE BAIKAL

T. M. Alekseeva<sup>1</sup>, \*, T. D. Evstigneeva<sup>1</sup>, N. G. Sheveleva<sup>1</sup>, O. A. Timoshkin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Limnological Institute, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

\*e-mail: atm171@mail.ru

An illustrated redescription of both female and male of *Canthocamptus latus* Borutzky 1947, a mass endemic species of harpacticoid from the littoral zone of Lake Baikal, which plays important roles in the food chains of shallow waters, is given based on newly collected material. This species is well distinguished from other endemic Baikal species of the genus *Canthocamptus* Westwood 1836 in the structure of the caudal rami and swimming legs. Morphologically, the species is similar to *Canthocamptus bulbifer* Borutzky 1947. Information on the neotype is presented, because type material was lost. The morphology of this species was studied in detail using scanning electron microscopy for the first time. Illustrated descriptions of the mouthparts and antennules are given, and the description of the swimming legs is expanded. The structure of the genital field is shown, and data on morphological variability are presented.

**Keywords:** freshwater Harpacticoida, morphology, taxonomy, meiofauna, endemics, Baikal

УДК 595.731

## АССОЦИАТИВНОЕ ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ НАЕЗДНИКОВ *TRICHOGRAMMA TELENGAI* (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

© 2023 г. М. А. Федорова<sup>а</sup>, \*, С. Э. Фарисенков<sup>а</sup>, А. В. Тимохов<sup>а</sup>, А. А. Полилов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра энтомологии, Москва, 119234 Россия

\*e-mail: mariafedorova1997@gmail.com

Поступила в редакцию 13.09.2022 г.

После доработки 10.01.2023 г.

Принята к публикации 14.01.2023 г.

Вследствие миниатюризации перед насекомыми встает задача сохранить жизненно необходимые функции организма при значительном уменьшении размеров тела. На примере паразитоидов *Trichogramma telengai* исследовали влияние миниатюризации на функционирование нервной системы насекомых. Несмотря на уменьшение числа нейронов и их объема, у *T. telengai* было выявлено наличие ассоциативного обучения и сохранение следов памяти вплоть до 6 часов после обучения. Обучение и тестирование памяти микронасекомых происходило на термоарене. Установка работала по принципу водного лабиринта Морриса, что давало возможность сравнивать скорости обучения животных разных таксономических групп. Полученные данные расширяют представление о влиянии миниатюризации на когнитивные способности животных и позволяют определить, какие структурные факторы ограничивают минимальные размеры полноценно функционирующего мозга.

**Ключевые слова:** ассоциативное обучение, память, Trichogrammatidae, *Trichogramma telengai*, микронасекомые, миниатюризация

**DOI:** 10.31857/S0044513423030054, **EDN:** BWOYYL

Центральная нервная система и органы чувств миниатюрных перепончатокрылых подробно исследуются в последние годы (Макарова, Полилов, 2013; Makarova et al., 2015, 2021; Fischer et al., 2018, 2019). ЦНС миниатюрных наездников имеет ряд особенностей, характерных для микронасекомых, в частности уменьшенное число нейронов, их объем, а также компактизация нервных ганглиев (Макарова, Полилов, 2013). Характерная для микронасекомых аллометрия отдельных зон мозга подвергается регуляции со стороны естественного отбора. Он помогает предотвратить фатальные изменения в функционировании нервной системы, которые привели бы к снижению когнитивных способностей (Bolstad et al., 2015). План строения головных ганглиев *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) соответствует общему плану для насекомых (Макарова, Полилов, 2013; Makarova et al., 2021). Мозг *T. telengai* состоит из примерно 17000 нейронов со средним диаметром  $2.26 \pm 0.08$  мкм (Макарова et al., 2021). Уменьшение их размеров происходит за счет сокращения объема цитоплазмы, в результате которого ядро занимает 50–60% клетки (Макарова, Полилов, 2013). Объем мозга *T. evanescens* составляет 0.46 нл, и он занимает 7.3% от объема тела (Макарова, Полилов, 2013).

Предшествующие исследования показали способность трихограммы к запоминанию запахов (Huigens et al., 2009; Kruidhof et al., 2012; Farahani et al., 2014) и визуальных стимулов (Keasar et al., 2000). Исследования памяти наездников рода *Trichogramma* показывают возможность формирования кратковременной (van der Woude et al., 2018), устойчивой к анестезии и долговременной памяти, длительностью вплоть до 24 ч (Huigens et al., 2009; Kruidhof et al., 2012) после обучения на ольфакторных стимулах. При этом уменьшение размеров тела не влияло на способность к сохранению следов памяти – крупные и мелкие особи *T. evanescens* показывали одинаковые результаты в экспериментах с ольфакторными и визуальными стимулами (van der Woude et al., 2018).

*Trichogramma telengai* (Sorokina 1987) (Hymenoptera, Trichogrammatidae) – распространенный яйцевой паразит бабочек (Сорокина, 1987). Это вид с телитокическим партеногенезом, самцы встречаются крайне редко (Сорокина, 1987). В дикой природе *T. telengai* приурочен к листовым лесам и садам (Теленга, 1959), трофически связан с листовертками Tortricidae (Сорокина, 1987; Теленга, 1959). В лабораториях разводится, в основном, на яйцах *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera, Gelechiidae).

Данная статья продолжает серию работ авторов по изучению ассоциативного обучения микронасекомых (Федорова и др., 2022). Ранее была показана способность трипсов *Thrips tabaci* Lindeman 1889 (Thysanoptera, Thripidae) к ассоциативному обучению, а также к сохранению следов памяти до часа после обучения. Термическая арена, использованная в исследовании, является универсальной для любых видов миниатюрных членистоногих и позволяет сравнивать их скорости обучения и длительность сохранения следов памяти.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Объект исследования** — имаго *Trichogramma telen-gai* Sorokina 1987 (Hymenoptera, Trichogrammatidae) (длина тела около 460 мкм). Трихограмма, задействованная в эксперименте, культивируется в Лаборатории экспериментальной энтомологии С.Я. Резника, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella*. Выведение трихограммы из яиц хозяйина происходило при температуре  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  и 12-часовом световом дне. В экспериментах использовали имаго не старше трех дней. Эксперименты проводили в августе и сентябре 2020 г. Между тестами на наличие следов памяти насекомых помещали в отдельные пробирки с ниткой, смоченной в медовом растворе.

**Экспериментальная установка**, на которой проводили исследования ассоциативного обучения и памяти, была подробно описана нами в предыдущей работе, посвященной когнитивным способностям трипсов (Федорова и др., 2022) (рис. 1). Установка представляет собой термическую арену со светодиодным экраном на периферии. Диаметр арены составляет 28 мм, что является достаточно большой площадью для микронасекомого и делает случайный поиск неэффективной стратегией. Арена была нагрета до температуры, вызывающей реакцию избегания,  $-37 \pm 0.5^\circ\text{C}$ . В каждый момент времени во время обучения на арене присутствовал участок с комфортной температурой, которая соответствовала температуре содержания насекомых и составляла  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ . Комфортный участок мог находиться в одном из четырех возможных положений, и его положение меняли после каждой попытки обучения. Рисунок установленного вокруг арены экрана составлял целевой паттерн — вертикальная черная полоса, обрамленная двумя вертикальными белыми полосами, и горизонтальные полосы, обеспечивающие равномерное освещение. Положение целевого паттерна в экспериментах с тестовой группой совпадало с комфортным участком, за счет чего насекомые обучались находить его, ориентируясь по рисунку на экране.

**Протокол эксперимента** подробно был описан в предыдущей работе (Федорова и др., 2022). Каж-

дую особь помещали на арену, где она проходила тестирование изначальных предпочтений ( $T_{\Pi}$ ), за которым следовали 10 циклов обучения. Далее проводили тестирование на наличие следов памяти: сразу после обучения ( $T_0$ ), а также через 2 ч ( $T_2$ ) и через 6 ч ( $T_6$ ) после обучения.

Эксперимент был проведен на 180 особях (по 90 в тестовой и контрольной группах), из которых в итоговом анализе использованы 80 (по 40 в тестовой и контрольной группах). Особи, которые не могли найти холодный участок в течение 5 мин или не смогли выполнить 10 циклов поиска, были выбракованы.

### *Регистрация и анализ данных*

Передвижение насекомых было зафиксировано на цифровую камеру Moticam 3. С помощью программы Tracker 5.0.5 (<https://physlets.org/tracker>) были получены координаты траекторий движения. По координатам были рассчитаны длина треков при поиске комфортного участка, а также время, проведенное в каждом из четырех секторов.

Поведение насекомых во время сеансов обучения и во время тестов анализировали отдельно. В первом случае анализировали длину пути, пройденную от одного комфортного участка до другого. Во втором — распределение времени, проведенного насекомым в каждом из секторов, доля времени в целевом секторе (четверть арены, соответствующая целевому паттерну экрана) и индекс обучения (отношение разности между временем в целевом секторе и временем в противоположном секторе к общему времени в этих двух секторах) в тестах  $T_{\Pi}$  —  $T_6$ . Целевой сектор в каждом тесте является соседним от того, в котором насекомое находится изначально. Индекс обучения показывает, правильно ли насекомым было выбрано направление поиска, поскольку целевой и противоположный от него сектора находятся на одинаковом расстоянии от изначального, но в противоположных направлениях.

Статистический анализ был выполнен в STATISTICA 12 (t-test и ANOVA). При проведении множественных попарных сравнений применялась поправка Бонферрони.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Тесты памяти*

Достоверные различия наблюдаются при сравнении доли времени, проведенного насекомыми из тестовой группы в целевом секторе в  $T_{\Pi}$  и  $T_0$  (t-test,  $df = 63$ ,  $F = 1.317$ ,  $t = -4.392$ ,  $p < 0.001$ ), в  $T_{\Pi}$  и  $T_2$  (t-test,  $df = 59$ ,  $F = 1.380$ ,  $t = -3.595$ ,  $p < 0.001$ ) и  $T_{\Pi}$  и  $T_6$  (t-test,  $df = 68$ ,  $F = 2.754$ ,  $t = -2.049$ ,  $p = 0.044$ ). (рис. 2)

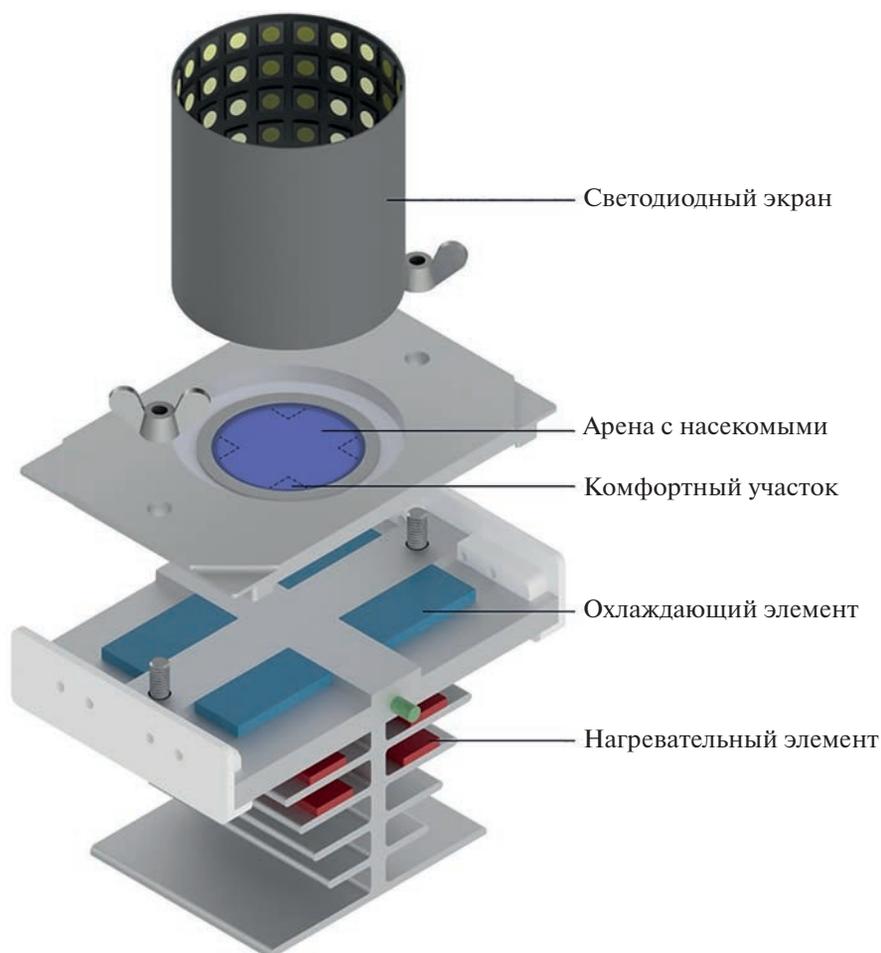


Рис. 1. Экспериментальная установка.

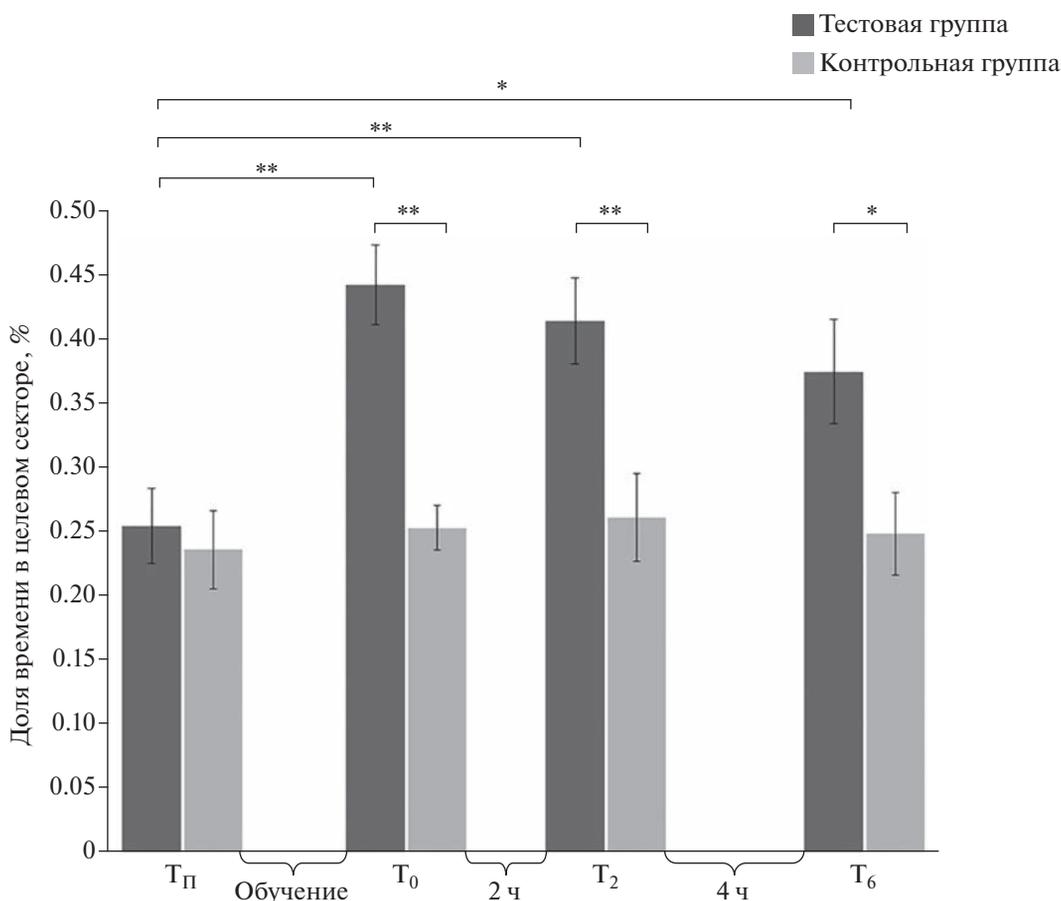
В тестовой группе наблюдаются достоверные различия при сравнении доли времени пребывания в целевом секторе с аналогичным показателем в остальных секторах в  $T_{II}$  и  $T_0$  (ANOVA,  $df = 60$ ,  $F = 5$ ,  $p < 0.001$ ),  $T_{II}$  и  $T_2$  (ANOVA,  $df = 56$ ,  $F = 4$ ,  $p < 0.001$ ) и  $T_{II}$  и  $T_6$  (ANOVA,  $df = 65$ ,  $F = 1$ ,  $p = 0.027$ ) (рис. 2). Доля времени нахождения в целевом секторе достоверно различалась у тестовой и контрольной групп во всех тестах памяти –  $T_0$  ( $t$ -test,  $df = 71$ ,  $F = 2.801$ ,  $t = 5.433$ ,  $p < 0.001$ ),  $T_2$  ( $t$ -test,  $df = 60$ ,  $F = 1.032$ ,  $t = 3.206$ ,  $p = 0.002$ ) и  $T_6$  ( $t$ -test,  $df = 73$ ,  $F = 1.950$ ,  $t = 2.189$ ,  $p = 0.032$ ) (рис. 3). По индексу обучения достоверные различия в тестовой группе наблюдаются при сравнении  $T_{II}$  и  $T_0$  ( $t$ -test,  $df = 63$ ,  $F = 2.177$ ,  $t = -3.767$ ,  $p < 0.001$ ),  $T_{II}$  и  $T_2$  ( $t$ -test,  $df = 59$ ,  $F = 1.401$ ,  $t = -2.255$ ,  $p = 0.028$ ) и  $T_{II}$  и  $T_6$  ( $t$ -test,  $df = 68$ ,  $F = 1.406$ ,  $t = -1.998$ ,  $p = 0.049$ ) (рис. 3).

Индекс обучения при сравнении тестовой и контрольной групп достоверно различался во всех тестах памяти –  $T_0$  ( $t$ -test,  $df = 71$ ,  $F = 1.507$ ,  $t = 4.875$ ,

$p < 0.001$ ),  $T_2$  ( $t$ -test,  $df = 60$ ,  $F = 1.670$ ,  $t = 2.403$ ,  $p = 0.019$ ) и  $T_6$  ( $t$ -test,  $df = 73$ ,  $F = 1.255$ ,  $t = 2.647$ ,  $p = 0.010$ ) (рис. 3).

#### Динамика обучения

Для исследования динамики обучения сравнивали длину пути до комфортного участка в тестовой и контрольной группах в каждой из десяти попыток. Начиная с 5-й попытки длина пути особей из тестовой группы становится достоверно короче ( $df = 76$ ,  $t = 2.107$ ,  $F = 4.982$ ,  $p = 0.038$ ), эта тенденция сохраняется и в последующих попытках (6:  $df = 70$ ,  $t = 3.661$ ,  $F = 4.952$ ,  $p < 0.001$ ; 7:  $df = 70$ ,  $t = 2.199$ ,  $F = 1.544$ ,  $p = 0.031$ ; 8:  $df = 70$ ,  $t = 2.700$ ,  $F = 4.281$ ,  $p = 0.009$ ; 9:  $df = 67$ ,  $t = 2.098$ ,  $F = 1.950$ ,  $p = 0.03$ ; 10:  $df = 70$ ,  $t = 2.443$ ,  $F = 2.364$ ,  $p = 0.017$ ) (рис. 4). Средний путь особей из тестовой группы в попытках 5–10 достоверно отличается от среднего пути тех же особей в попытках 1–2 ( $df = 282$ ,  $t = 3.636$ ,  $F = 2.261$ ,  $p < 0.001$ ) и от среднего пути



**Рис. 2.** Доля (%) времени, проведенного *T. telengai* в целевом секторе, в каждом из четырех тестов ( $M \pm SE$ ). *t*-test: \*  $0.01 \leq p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ .

особей из контрольной группы в попытках 5–10 ( $df = 433$ ,  $t = -6.227$ ,  $F = 3.204$ ,  $p < 0.001$ ) (рис. 4).

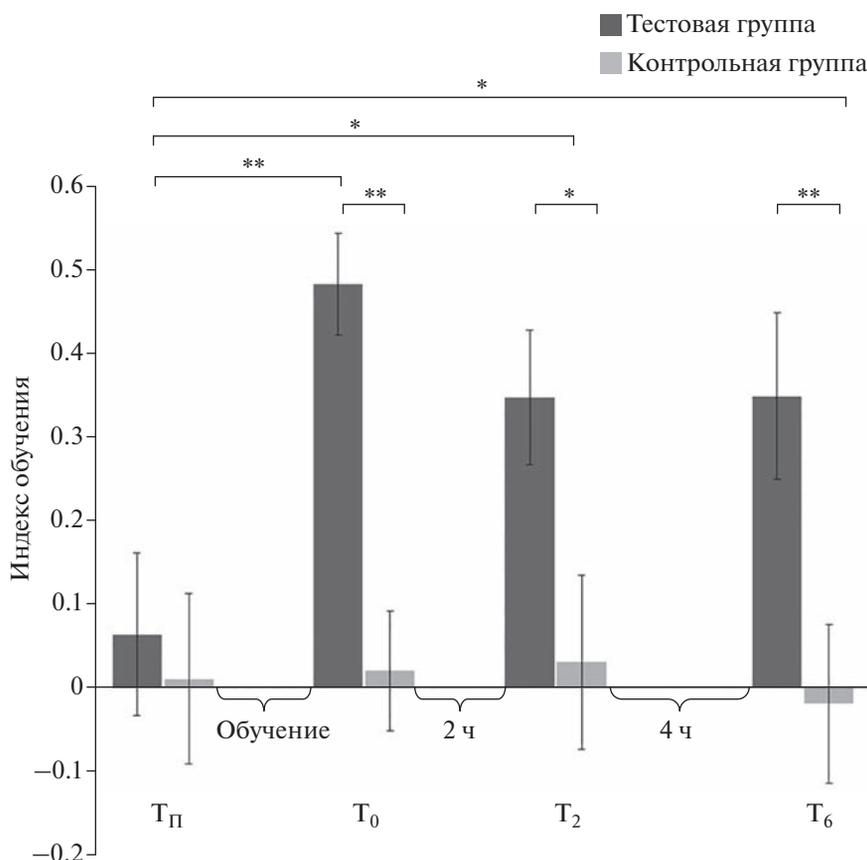
### ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе миниатюризации насекомые не лишаются способностей к ассоциативному обучению и памяти. Напротив, перепончатокрылые паразитоиды, значительная часть которых является представителями миниатюрного размерного класса, соперничают с социальными насекомыми за статус насекомых с самым сложным поведением (Farris, Schulmeister, 2011). Способности к ассоциативному обучению паразитоидов подробно исследуются в связи с их широким использованием в качестве модельных объектов нейробиологии, а также из-за их частого применения в качестве биологических агентов контроля численности вредителей сельского хозяйства. В экспериментах с ольфакторными стимулами паразитоиды *Leptopilina bouvardi* (Varbotin et al. 1979) (Hymenoptera, Figitidae) показывают кратковременную память, до 2 ч после одной попытки обучения, и долговременную, от 24 ч после многократных попыток (Kaiser et al.,

2003). После 1 ч обучения паразитоиды *Nasonia vitripennis* (Walker 1836) (Hymenoptera, Pteromalidae) были способны сохранять память до 96 ч (Schurmann et al., 2009), а *Lariophagus distinguendus* (Förster 1841) (Hymenoptera, Pteromalidae) – до 144 ч (Müller et al., 2006).

На разных видах паразитоидов можно наблюдать, как различия в способностях к обучению и памяти эволюционировали в соответствии с экологией и образом жизни насекомого (Hoedjes et al., 2011).

Сравнительные исследования когнитивных способностей насекомых разных видов были ограничены из-за сложности подбора универсального стимула, который имел бы одинаковую силу для разных объектов (Kruidhof et al., 2012). Термоарена на основе водного лабиринта Морриса позволяет сравнивать скорости обучения животных из разных групп. Возникновение ассоциативной связи между стимулами у *T. telengai* наблюдается после пяти повторностей обучения, что сравнимо с результатами обучения у других насекомых и млекопитающих (табл. 1). Сходные скорости обучения в водном лабиринте Морриса и его аналогах у жи-



**Рис. 3.** Индекс обучения (отношение разности между временем в целевом секторе и временем в противоположном секторе к общему времени в этих двух секторах) *T. telengai* в каждом из четырех тестов ( $M \pm SE$ ). *t*-test: \*  $0.01 \leq p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ .

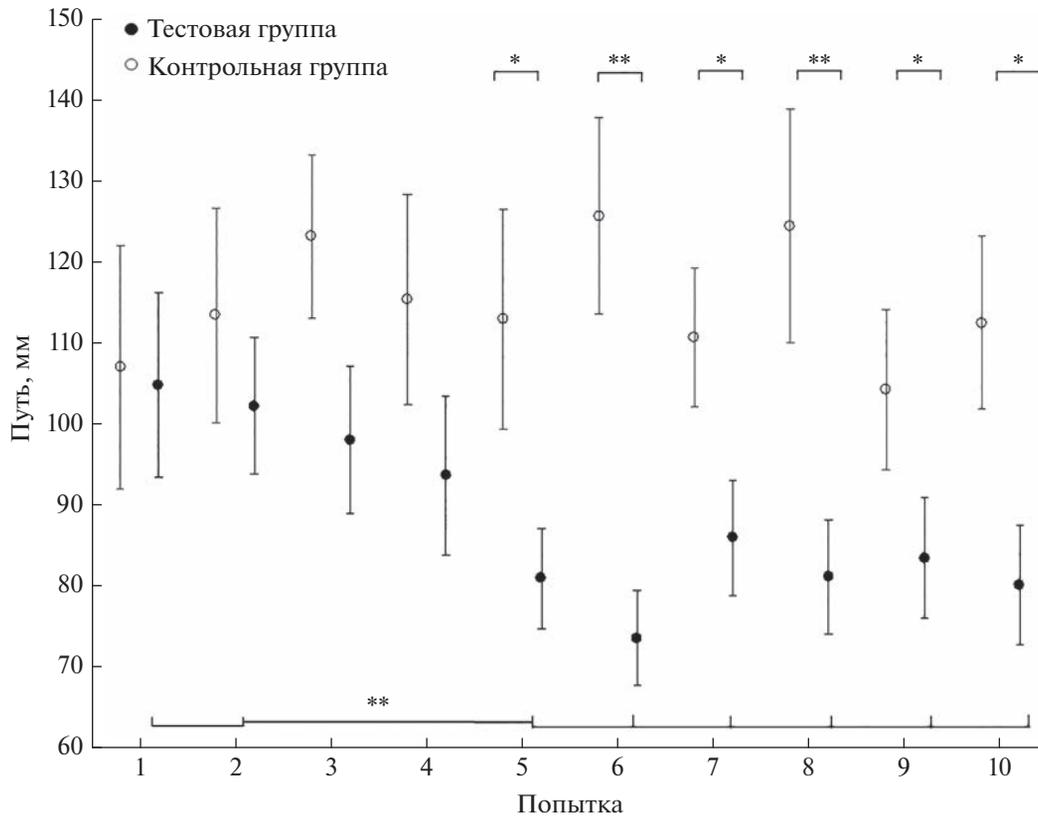
вотных со столь разными объемами мозга можно объяснить тем, что более крупный мозг, обеспечивая большую чувствительность и детализацию, не обязательно имеет преимущества при решении конкретных задач (Chittka, Niven, 2009).

У насекомых могут формироваться разные типы памяти, различающиеся по длительности и устой-

чивости. Кратковременная память, или чувствительная к анестезии, консолидируется в две формы памяти – устойчивую к анестезии и долговременную. Две эти формы формируются независимо (Tully et al., 1994), однако при усилении одной из них другая оказывается менее производительной (Lagasse et al., 2012). У паразитоидов рода *Cotesia*

**Таблица 1.** Число попыток, после которых формируется достоверно выявляемое обучение у разных животных в водном лабиринте Морриса и его аналогах

Объект	Число попыток, необходимое для обучения	Экспериментальная установка	Ссылка
<i>Rattus norvegicus</i> (Rodentia, Muridae)	3	Водный лабиринт Морриса	Муровец, Александров, 2020
<i>Drosophila melanogaster</i> (Diptera, Drosophilidae)	4	Термоарена	Ofstad et al., 2011
<i>Gryllus bimaculatus</i> (Orthoptera, Gryllidae)	4	Термоарена	Wessnitzer et al., 2008
<i>Trichogramma telengai</i> (Hymenoptera, Trichogrammatidae)	5	Термоарена для микронасекомых	Данная статья
<i>Thrips tabaci</i> (Thysanoptera, Thripidae)	8	Термоарена для микронасекомых	Федорова и др., 2022



**Рис. 4.** Зависимость длины пути ( $M \pm SE$ ) *T. telengai* при поиске участка с комфортной температурой от количества попыток. *t*-test: \*  $0.01 \leq p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ .

(Hymenoptera, Braconidae) консолидация памяти происходила через 1–2 ч после одной попытки обучения, причем тип консолидированной памяти зависел от условного стимула (van den Berg et al., 2011; Kruidhof et al., 2012). Эксперименты с *T. evanescens* (Huigens et al., 2009) показывают, что через час после одной попытки обучения память еще не успевает консолидироваться и остается кратковременной, а через 24 ч наблюдается уже долговременная память (Huigens et al., 2009). Мы наблюдаем сохранение следов памяти у *T. telengai* сразу после эксперимента, через 2 и через 6 ч после него, поэтому можем предположить наличие как кратковременной памяти, так и ее консолидированных форм.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Сергею Яковлевичу Резнику (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за предоставление живого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 22-74-10008).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Макарова А.А., Полилов А.А., 2013. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. 2. Мельчайшие перепончатокрылые (Hymenoptera, Mymaridae, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 92. № 6. С. 695–706.
- Муровец В.О., Александров А.А., 2020. Особенности влияния мемантина на обучение крыс в водном тесте Морриса // Журнал высшей нервной деятельности. Т. 70. № 1. С. 50–61.
- Сорокина А.П., 1987. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 1. С. 32–46.
- Теленга Н.А., 1959. Таксономическая и экологическая характеристика видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Научные труды украинского института защиты растений. Т. 8. С. 124–130.
- Федорова М.А., Фарисенков С.Э., Тимохов А.В., Полилов А.А., 2022. Ассоциативное обучение и память трипсов // Зоологический журнал. Т. 101. № 8. С. 1–12.
- Berg van den M., Duivenvoorde L., Wang G., Tribuhl S., Bukovinszky T., Vet L.E.M., Dicke M., Smid H.M., 2011. Natural variation in learning and memory dynamics studied by artificial selection on learning rate in parasitic wasps. // Animal Behaviour. Vol. 81. № 1. P. 325–333.

- Bolstad G.H., Cassara J.A., Márquez E., Hansen T.F., van der Linde K., Houle D., Pélabon C.*, 2015. Complex constraints on allometry revealed by artificial selection on the wing of *Drosophila melanogaster* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 112. № 43. P. 13284–13289.
- Chittka L., Niven J.*, 2009. Are bigger brains better? // Current Biology. Vol. 19. № 21. P. 995–1008.
- Farahani H.K., Ashouri A., Goldansaz S.H., Shapiro M.S., Golshani A., Abrun P.*, 2014. Associative learning and memory duration of *Trichogramma brassicae* // Progress in Biological Sciences. Vol. 4. № 1. P. 87–96.
- Farris S.M., Schulmeister S.*, 2011. Parasitoidism, not sociality, is associated with the evolution of elaborate mushroom bodies in the brains of hymenopteran insects // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 278. № 1707. P. 940–951.
- Fischer S., Lu Z., Meinertzhagen I.A.*, 2018. From two to three dimensions: the importance of the third dimension for evaluating the limits to neuronal miniaturization in insects // Journal of Comparative Neurology. Vol. 526. P. 653–662.
- Fischer S., Lu Z., Meinertzhagen I.A.*, 2019. Three-dimensional ultrastructural organization of the ommatidium of the minute parasitoid wasp *Trichogramma evanescens* // Arthropod Structure and Development. Vol. 48. P. 35–48.
- Hoedjes K.M., Kruidhof H.M., Huigens M.E., Dicke M., Vet L.E.M., Smid H.M.*, 2011. Natural variation in learning rate and memory dynamics in parasitoid wasps: opportunities for converging ecology and neuroscience // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 278. P. 889–897.
- Huigens M.E., Pashalidou F.G., Qian M., Bukovinszky T., Smid H.M., van Loon J.J.A., Dicke M., Fatouros N.E.*, 2009. Hitch-hiking parasitic wasp learns to exploit butterfly antiaphrodisiac // PNAS. Vol. 106. № 3. P. 820–825.
- Kaiser L., Pérez-Maluf R., Sandoz J.C., Pham-Delècue M.H.*, 2003. Dynamics of odour learning in *Leptopilina boulardi*, a hymenopterous parasitoid // Animal Behaviour. Vol. 66. № 6. P. 1077–1084.
- Keasar T., Ney-Nifle M., Mangel M.*, 2000. Evidence for learning of visual host-associated cues in the parasitoid wasp *Trichogramma thalense* // Israel Journal of Zoology. Vol. 46. № 3. P. 243–247.
- Kruidhof H.M., Pashalidou F.G., Fatouros N.E., Figueroa I.A., Vet L.E.M., Smid H.M., Huigens M.E.*, 2012. Reward value determines memory consolidation in parasitic wasps // PLoS ONE. Vol. 7. № 8. P. 1–10.
- Lagasse F., Moreno C., Preat T., Mery F.*, 2012. Functional and evolutionary trade-offs co-occur between two consolidated memory phases in *Drosophila melanogaster* // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 279. № 1744. P. 4015–4023.
- Makarova A.A., Veko E.N., Polilov A.A.*, 2021. Metamorphosis of the central nervous system of *Trichogramma telengai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Arthropod Structure and Development. Vol. 60. № 101005.
- Makarova A.A., Polilov A., Fischer S.*, 2015. Comparative morphological analysis of compound eye miniaturization in minute hymenoptera // Arthropod Structure and Development. Vol. 44. № 1. P. 21–32.
- Müller C., Collatz J., Wieland R., Steidle J.L.M.*, 2006. Associative learning and memory duration in the parasitic wasp *Lariophagus distinguendus* // Animal Biology. Vol. 56. № 2. P. 221–232.
- Ofstad T.A., Zuker C.S., Reiser M.B.*, 2011. Visual place learning in *Drosophila melanogaster* // Nature. Vol. 474. № 7350. P. 204–207.
- Schurmann D., Collatz J., Hagenbucher S., Ruther J., Steidle J.L.M.*, 2009. Olfactory host finding, intermediate memory and its potential ecological adaptation in *Nasonia vitripennis* // Naturwissenschaften. Vol. 96. № 3. P. 383–391.
- Tully T., Preat T., Boynton S.C., del Vecchio M.*, 1994. Genetic dissection of consolidated memory in *Drosophila* // Cell. Vol. 79. № 1. P. 35–47.
- Wessnitzer J., Mangan M., Webb B.*, 2008. Place memory in crickets // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 275. № 1637. P. 915–921.
- van der Woude E., Huigens M.E., Smid H.M.*, 2018. Differential effects of brain size on memory performance in parasitic wasps // Animal Behaviour. Vol. 141. P. 57–66.

## ASSOCIATIVE LEARNING AND MEMORY IN *TRICHOGRAMMA TELENGAI* (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)

M. A. Fedorova<sup>1</sup>\*, S. E. Farisenkov<sup>1</sup>, A. V. Timokhov<sup>1</sup>, A. A. Polilov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Entomology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

\*e-mail: mariafedorova1997@gmail.com

Miniaturization constrains insects with the task of preserving vital body functions in spite of significant reductions in body size. The effects of miniaturization on the functioning of the insect nervous system were investigated in the parasitoid *Trichogramma telengai*. Despite a decreased number of neurons and their volume, *T. telengai* demonstrated the ability for associative learning and memory retention for up to 6 h after training. Our thermal setup, in which we trained and tested the microinsects, based on the Morris water maze principle makes it possible to compare the associative learning abilities of animals from different taxonomic groups. Our data expand the understanding of the effects of miniaturization on the cognitive abilities of animals and will allow us to determine which structural factors limit the minimum size of the functional insect brain.

**Keywords:** microinsects, behaviour, miniaturization

УДК 595.762.12(571.642)

## НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ВИДЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ОСТРОВА САХАЛИН

© 2023 г. Ю. Н. Сундуков\*

ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

\*e-mail: yun-sundukov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.10.2022 г.

После доработки 20.10.2022 г.

Принята к публикации 25.10.2022 г.

Представлены сведения о 20 новых или малоизвестных видах жуужелиц, обнаруженных на юге Сахалина. Два вида (*Bembidion pliculatum* Bates 1883, *Apristus grandis* Andrewes 1937) впервые указаны для фауны России, а пять видов (*Dyschirius tristis* Stephens 1827, *Bembidion pseudolucillum* Netolitzky 1938, *Trechus nigricornis arsenjevi* (Jeannel 1962), *Harpalus nigrans* A. Morawitz 1862, *Lebia bifenestrata* A. Morawitz 1862) впервые для фауны Сахалина. Для 13 таксонов (*Carabus canaliculatus sichotensis* Born 1914, *Dyschirius aeneus ovicollis* Putzeys 1873, *Eobroschus lutshniki* (Roubal 1928), *Bembidion hiogoense* Bates 1873, *B. lucillum lucillum* Bates 1883, *B. variatum* (Olivier 1795), *Pterostichus longinquus* Bates 1873, *Agonum consimile* (Gyllenhal 1810), *Amara erratica* (Duftschmid 1812), *A. hicksi* Lindroth 1968, *Harpalus platynotus* Bates 1873, *Chlaenius inops inops* Chaudoir 1856, *Parana tripunctata* (Bates 1873)) приводятся новые точки находок.

**Ключевые слова:** жуужелицы, фауна, распространение, новые находки, Сахалин, Дальний Восток России

**DOI:** 10.31857/S0044513423030145, **EDN:** BXFGKP

В настоящем сообщении приведены данные о новых и малоизвестных для Сахалина видах Carabidae, собранных преимущественно Ю.Н. Сундуковым и М.Е. Сергеевым (Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток) и Л.А. Сундуковой (Лазо, Приморский край) в 2018, 2019 и 2022 годах на юге Сахалина. Материал хранится в коллекции Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток.

### АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ

Семейство Carabidae

Триба Carabini

***Carabus (Aulonocarabus) canaliculatus sichotensis***  
Born 1914

**Материал. Сахалин:** Охинский р-н, маяк Пильтун, 52.85153° N 143.30851° E, 07.2016, М. Морозова, 1♂.

**Распространение.** Россия: Северный Сихотэ-Алинь (севернее р. Бикин), горы Нижнего Приамурья (включая Становой хребет), Северный Сахалин, остров Большой Шантар (Sundukov et al., 2021).

**Местообитания.** Населяет темнохвойные леса и кустарниковые тундры.

**З а м е ч а н и я.** Был известен (Deuve, 1991) по 1 экз. с северо-запада Сахалина: “Sakhaline: Pol. Smidta, cote orientale, vallee de la riveere Langri (B. Brezina, 20 juillet 1990)” (= долина р. Лангры на восточном побережье против устья р. Амур).

Триба Dyschiriini

***Dyschirius (Dyschiriodes) aeneus ovicollis*** Putzeys 1873

**Материал. Сахалин:** р. Вахрушевка у с. Троицкое, 4.08.2018, Ю. и Л. Сундуковы, 2♂♂, 5♀♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир) (Лафер, 1989), Южный Сахалин, Приморский край (Лафер, 1989). Япония (Хоккайдо, Хонсю, Кюсю), Северная Корея, Северо-Восточный и Восточный Китай.

**Местообитания.** Собиран на песчаных наносах в двух метрах от берега реки.

**З а м е ч а н и я.** Был указан из Новоалександровска как *D. aeneus aeneus* (Dejean 1825) (Федоренко, 1995; Fedorenko, 1996) и *D. ovicollis* Putzeys 1873 (Берлов, Берлов, 1997). Мы относим собранные экземпляры к подвиду *D. aeneus ovicollis* Putzeys 1873, т.к. они имеют рыжую окраску вершинной трети надкрылий.

***Dyschirius (Dyschiriodes) tristis*** Stephens 1827

**Материал. Сахалин:** р. Вахрушевка у с. Троицкое, 4.08.2018, Ю. и Л. Сундуковы, 1♂, 2♀♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир), Южный Сахалин, Магаданская обл., Хабаровский край, Приморский край, Амурская обл.; Якутия, Забайкалье, Сибирь, Урал, Кавказ, европейская часть. Япония (Хоккайдо, Хонсю, Кюсю), Корея, Монголия, Средняя Азия, Закавказье, Западная Европа.

**Местообитания.** Собран на речных песчаных наносах в пойменном ивняке.

**Замечания.** Впервые указан для фауны Сахалина.

#### Триба Broscini

##### *Eobrosca lutshniki* (Roubal 1928)

**Материал.** Сахалин: п. Ясноморское севернее Невельска, долина р. Ясноморка, 23.07.2019, М. Сергеев, 1♂.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир), Южный Сахалин, Приморский край, юг Хабаровского края. — Япония (Хоккайдо, Хонсю), Северная Корея, Северо-Восточный и Центральный Китай.

**Местообитания.** Прилетел на свет электролампы.

**Замечания.** Предыдущие указания *E. lutshniki* для Сахалина (Лафер, 1989; Kryzhanovskij et al., 1995; Lafer, 1998; Morita, 1990; Sundukov, Makarov, 2016) не содержат точных данных о местах находок.

#### Триба Bembidiini

##### *Bembidion (Notaphus) varium* (Olivier 1795)

**Материал.** Сахалин: р. Лютога 2 км южнее с. Петропавловское, берег реки, 6.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1♀.

**Распространение.** Полизональный транспалеарктический вид: от о-ва Сахалин и нижнего течения р. Амур на востоке до Атлантического побережья на западе, от среднего течения рек Лена, Енисей, Обь и Скандинавского п-ова на севере до о-ва Тайвань, китайской провинции Сычуань, Афганистана, Ирана, севера Аравийского п-ова и Северной Африки на юге.

**Местообитания.** Собран на заиленном берегу реки.

**Замечания.** Был указан из Южно-Сахалинска и с притока р. Сусуя (Крыжановский, Молодова, 1973; Yokoyma, Kano, 1927). Впоследствии был исключен из фауны острова Лафером (2011), по мнению которого “японские энтомологи под этим названием привели *B. pochlai* Kirschenhofer 1984 (согласно коллекции БПИ), а О.Л. Крыжановский — *B. (Notaphus) fasciatum* Motschulsky 1844 (согласно коллекции ЗИН)”.

##### *Bembidion (Plataphus) lucillum lucillum* Bates 1883

**Материал.** Сахалин: р. Лютога 2 км южнее с. Петропавловское, берег реки, 6.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 4♂♂, 3♀♀; р. Сусуя около п. Майское (севернее п. Новотроицкое), берег реки, 5.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 2♂♂, 1♀; р. Белая западнее п. Сокол, берег реки, 9.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 2♂♂, 31♀♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир), Сахалин. Япония (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю).

**Местообитания.** Собраны на галечниковых берегах рек.

**Замечания.** Предыдущие указания (Берлов, Берлов, 1997; Morita, 1991) относятся к более северным районам острова: Макаровскому (Поречье) и Долинскому (Фирсово).

##### *Bembidion (Plataphus) pseudolucillum* Netolitzky 1938

**Материал.** Сахалин: р. Белая западнее п. Сокол, берег реки, 9.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир, Шикотан), Южный Сахалин. Япония (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю).

**Местообитания.** Собран на галечниковом берегу реки.

**Замечания.** Впервые указан для Сахалина.

##### *Bembidion (Blepharoplataphus) hiogoense* Bates 1873

**Материал.** Сахалин: Новиково, берег реки, 5.08.1977, Г. Лафер, *Bemb. hiogoense* Bat., G. Lafer det. 04., 1♂, 1♀; р. Сусуя около СТ “Виктория” (западнее с. Троицкое), берег реки, 17.06.2018, Ю. Сундуков, 1♀; р. Сусуя около п. Майское (севернее п. Новотроицкое), берег реки, 5.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1♀; р. Средняя около с. Троицкое, 29.07.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 2♂♂, 1♀; р. Белая западнее п. Сокол, берег реки, 9.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 2♂♂, 2♀♀.

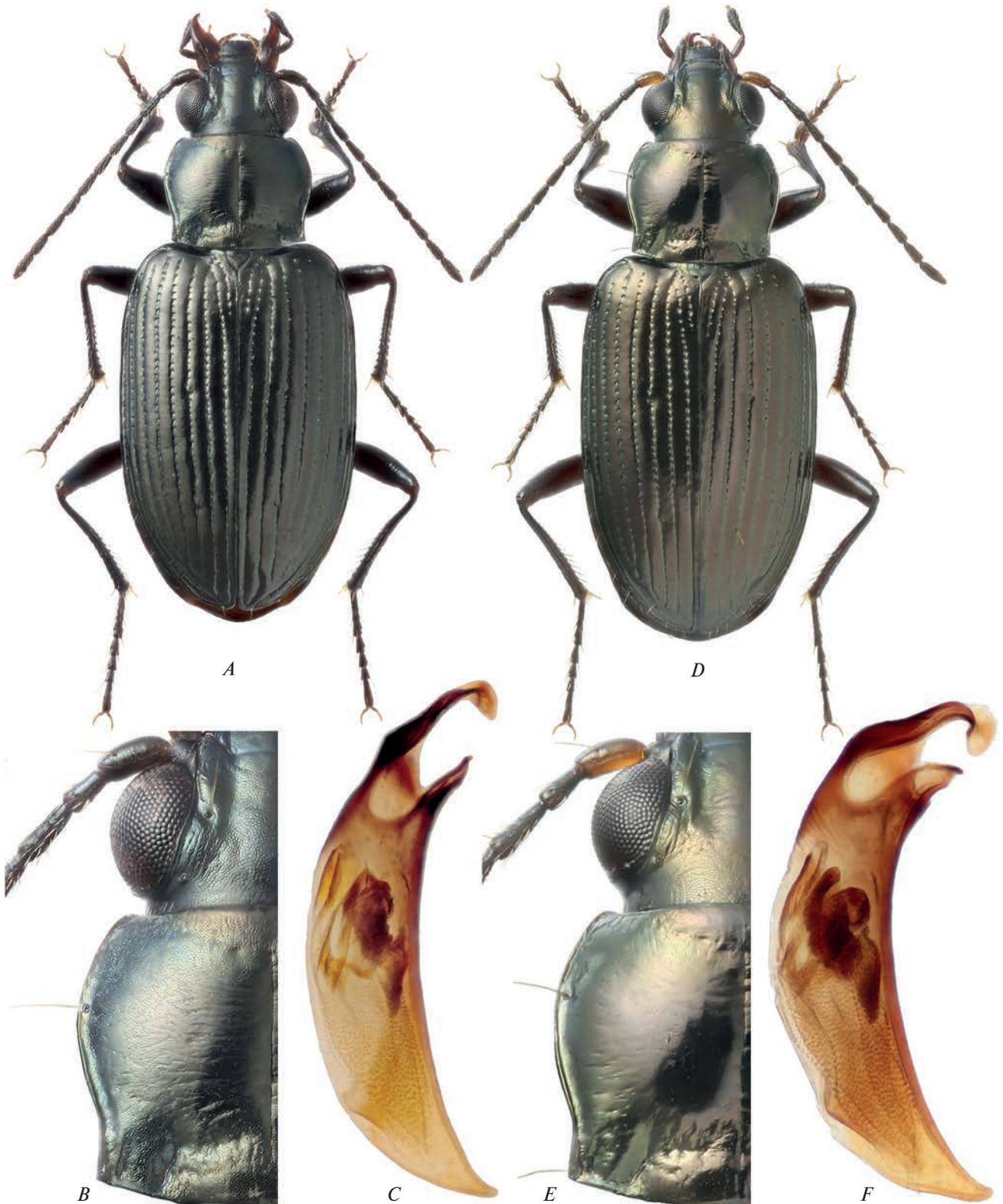
**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Уруп, Итуруп, Кунашир, Шикотан), Южный Сахалин. Япония (везде), Корейский п-ов, Монголия.

**Местообитания.** Собраны на галечниковых берегах рек.

**Замечания.** С Сахалина был известен по 1 экз. с р. Фирсовка у пос. Фирсово на юге Сахалина (Берлов, Берлов, 1997; Morita, 1991).

##### *Bembidion (Hirmoplataphus) pliculatum* Bates 1883 (рис. 1А–1С)

**Материал.** Сахалин: р. Сусуя около СТ “Виктория” (западнее с. Троицкое), берег реки, 17.06.2018, Ю. Сундуков, 4♂♂, 1♀; там же, 31.07.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 5♂♂, 1♀; р. Сусуя около п. Майское (севернее п. Новотроицкое), берег реки, 5.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 7♂♂, 2♀♀; р. Средняя около с. Троицкое, 29.07.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 3♂♂, 5♀♀.



**Рис. 1.** Дальневосточные виды жужелиц подрода *Hirmoplastaphus* Netolitzky 1943: *A–C* – *Bembidion pliculatum* Bates 1883, самец, р. Сусуя, Южный Сахалин (*A* – внешний вид, *B* – левая половина головы и переднеспинки, *C* – пенис); *D–F* – *B. hirmocaelum* Chaudoir 1850, самец, р. Кедровая, Приморский край (*D* – внешний вид, *E* – левая половина головы и переднеспинки, *F* – пенис).

**Распространение.** Россия: Южный Сахалин. Япония (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю).

**Местообитания.** Собраны на галечниковых берегах рек.

**Замечания.** Новый вид для фауны России. Указания *B. pliculatum* для Дальнего Востока России в каталоге Палеарктики (Marggi et al., 2003, 2017) основаны на ошибочном определении этого вида с Кунашира: “Третьяково, у горного ручья, VI, 1 экз., Долин leg. (ЗИН)” (Крыжановский и др., 1975). Изучение этого экземпляра показало, что он относится к *B. hiogoense* Bates 1873 (Sundukov, Makarov, 2016). Таким образом, до настоящей публикации действительных указаний *B. pliculatum* для фауны России не было.

В этом же каталоге *B. pliculatum* включен в подрод *Plataphus* Motschulsky 1864 (Marggi et al., 2017), хотя еще Ф. Нетолицкий поместил во вновь установленный им подрод *Hirmoplastaphus* Netolitzky 1943 три вида: *B. pliculatum* Bates 1883, *B. hirmocaelum* Chaudoir 1850 и *B. friebi* Netolitzky 1914 (Netolitzky, 1943).

Первым представителем подрода *Hirmoplastaphus* с Сахалина стал *B. hirmocaelum* Chaudoir 1850, обнаруженный в центральной части (Тымовский р-н, Восход) и на юге острова (Анивский р-н, Новоалександровск) (Берлов, Берлов, 1997; Лафер, Кузнецов, 1996). Причем, по мнению Г.Ш. Лафера, “сахалинские жуки с юга острова промежуточны между *hirmocaelum* и *pliculatum*, возможно эти два вида лишь географические формы” (Лафер, Кузнецов, 1996: 316). Наш анализ коллекционного материала и литературных данных (Bates, 1883; Mori, 2016; Netolitzky, 1943) показывает, что эти виды действительно близки, но заслуживают видового статуса. Сравнение экземпляров *B. pliculatum* с Сахалина и *B. hirmocaelum* с материковой части Азии (Приморский край, Чугуевский р-н, р. Усури около с. Кокшаровка, 23–24.07.2004, Ю. и Л. Сундуковы, 47 экз.; Приморский край, Хасанский р-н, р. Барабашевка около п. Барабаш, 7.08.2020, Ю. Сундуков, 48 экз.; Хабаровский край, Комсомольский заповедник, кордон Тихая на р. Горин, 2.08.2021, Ю. и Л. Сундуковы, 31 экз.; Хабаровский край, Ульчский р-н, п. Быстринск, берег р. Амур, 12–15.06.2014, О. Куберская, 10 экз.; Красноярский край, с. Плоское 30 км севернее г. Красноярск, 7.08.1996, Л. Сундукова, 2 экз.; Кемеровская обл., Осинники, верховья р. Красная Калтанка, 400–500 м, 28.05.2003, Ю. Сундуков, 4 экз.) показало, что эти таксоны имеют стабильные различия как во внешнем строении, так и в форме эдеагуса. Ниже приводится определитель для *B. pliculatum* и *B. hirmocaelum*, основанный на изученном материале.

1(2) Мельче (длина 4.5–4.8 мм); верх черный с зеленовато-синеватым блеском в ямках на голове

и переднеспинке; ноги черные; придатки головы черные или 1-й членик усиков слегка красноватый снизу (рис. 1A); основание переднеспинки с отчетливой микроскульптурой (рис. 1B); эдеагус (рис. 1C) ..... *B. pliculatum* Bates 1883

2(1) Крупнее (длина 4.8–5.8 мм); верх черной или смоляно-бронзовый, реже синий, темномалиновый или с зеленоватым отливом в бороздках надкрылий и ямках на голове и переднеспинке; ноги вишнево-черные или темнокрасноватые; придатки головы черные, 1-й членик усиков отчетливо красноватый (особенно с нижней стороны) (рис. 1D); основание переднеспинки без микроскульптуры (рис. 1E), редко с очень слабой сеточкой; эдеагус (рис. 1F) ..... *B. hirmocaelum* Chaudoir 1850

#### Триба Trechini

##### *Trechus (Epaphius) nigricornis arsenjevi* (Jeannel 1962)

**Материал.** Сахалин: оз. Длинное около г. Анива, 3.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1 ♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир, Юрий), Южный Сахалин, Приморский край, юг Хабаровского края, Амурская обл. (Сундуков, Макаров, 2021).

**Местообитания.** Собран на осоково-тростниковом болоте.

**Замечания.** Впервые указан для фауны Сахалина.

#### Триба Pterostichini

##### *Pterostichus (Phonias) longinquus* Bates 1873

**Материал.** Сахалин: оз. Лебяжье северо-западнее п. Стародубское, 29.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1 ♂, 2 ♀♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Уруп, Итуруп, Кунашир), Южный Сахалин, Приморский край. Япония (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку), Южная Корея, Восточный Китай.

**Местообитания.** Собран на влажном лугу в котловине озера.

**Замечания.** Ранее был указан (Вертянкин, 2014; Вертянкин, Шабалин, 2013) с юго-западного побережья Сахалина (Невельский р-н: Горнозаводск и Шебунино).

#### Триба Platynini

##### *Agonum (Europhilus) consimile* (Gyllenhal 1810)

**Материал.** Сахалин: оз. Длинное около г. Анива, 3.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1 ♀.

**Распространение.** Борейальный трансглоарктический вид. В Палеарктике: от Камчатки и Сахалина на востоке до Скандинавского п-ова на западе, от арктических тундр на севере до юга При-

морского края и Прибайкалья, Алтая, Среднего Урала и Латвии на юге.

**Местообитания.** Собран в зарослях тростника на берегу озера.

**Замечания.** Ранее (Лафер, 1989; Kryzhanovskij et al., 1995) точные сведения о местах сбора и изученных экземплярах *A. consimile* с Сахалина не были опубликованы.

Триба Zabrinini

*Amara (Amarocelia) erratica* (Duftschmid 1812)

**Материал.** Сахалин: пойма р. Большой Такой около п. Сокол, 29.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1♂.

**Распространение.** Бореальный трансголарктический вид. В Палеарктике: от Камчатки, Курильских и Японских о-вов на востоке до Исландии и Франции на западе, от тундровой зоны Азии, Полярного Урала, Кольского и Скандинавского полуостровов на севере до японского о-ва Хонсю, Северной Кореи, Тибета, Тянь-Шаня, Малой Азии и Южной Европы на юге.

**Местообитания.** Собран у обочины дороги в высокотравной речной пойме.

**Замечания.** С Сахалина был указан в каталоге жужелиц России (Kryzhanovskij et al., 1995) без данных о местах сбора и изученных экземплярах.

*Amara (Xenocelia) hicksi* Lindroth 1968

**Материал.** Сахалин: оз. Лебяжье северо-западнее п. Стародубское, 29.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 4♂♂, 1♀.

**Распространение.** Бореальный азиатско-неарктический вид. Палеарктика: от Чукотки, Камчатки и Сахалина на востоке до Урала и Алтая на западе, от тундровой зоны на севере до южного Сахалина, долины р. Амур, северного Китая и южного Алтая на юге.

**Местообитания.** Собран на приморском осоковом лугу на песчаной почве.

**Замечания.** Был указан (Nieke, 2001; Wrase, 1995) лишь для центрального Сахалина (Тымовский р-н: Зональное).

Триба Harpalini

*Harpalus (Harpalus) nigrans* A. Morawitz 1862

**Материал.** Сахалин: р. Лютога 2 км южнее п. Петропавловское, берег реки, 6.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 1♂.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Итуруп), Южный Сахалин, Приморский край, юг Хабаровского края, Амурская обл.; Бурятия, Иркутская и Кемеровская области, Алтай. Северная Корея, Северо-Восточный Китай.

**Местообитания.** Собран на границе песчаных речных наносов и ивово-ольховых зарослей.

**Замечания.** Первое указание для фауны Сахалина.

*Harpalus (Loboharpalus) platynotus* Bates 1873

**Материал.** Сахалин: р. Лютога 2 км южнее п. Петропавловское, берег реки, 6.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 7♂♂, 13♀♀.

**Распространение.** Россия: Южный Сахалин. Япония (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю), Корея (Kwon, Lee, 1986).

**Местообитания.** Собран на песчаных речных наносах среди редких зарослей ивняка.

**Замечания.** Впервые обнаружен в России в 1995 г., указан для юга Сахалина (Берлов, Берлов, 1997; Лафер, 1996; Kataev, 1997; Kryzhanovskij et al., 1995; Wrase, 1995).

Триба Chlaeniini

*Chlaenius (Chlaeniellus) inops inops* Chaudoir 1856

**Материал.** Сахалин: р. Средняя около с. Троицкое, 29.07.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 2♀♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир), Южный Сахалин, “Приамурье” (Якобсон, 1906). Япония (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю), Корея, Тайвань, Восточный Китай, Вьетнам.

**Местообитания.** Собран на галечниково-песчаном берегу реки.

**Замечания.** Указан с Сахалина по 1 экз., собранному в устье р. Каменка (приток р. Лютога) у с. Пожарское, 4.06.1988 Э. Берловым (Берлов, Берлов, 1997; Лафер, Кузнецов, 1996; Kryzhanovskij et al., 1995).

Триба Lebiini

*Parena tripunctata* (Bates 1873)

**Материал.** Сахалин: п. Ясноморское севернее Невельска, долина р. Ясноморка, 20.07.2019, М. Сергеев, 1♀; там же, 21–23.07.2019, М. Сергеев, 1♂.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Итуруп, Кунашир, Шикотан), Южный Сахалин, Приморский край, юг Хабаровского края. Япония (везде), Корея, Северо-Восточный и Центральный Китай.

**Местообитания.** Дендрофильный вид: обитает в лесах в кронах деревьев. Жуки собраны на свет электроламп.

**Замечания.** Сведения о местах сбора и изученных экземплярах *P. tripunctata* с Сахалина ранее не были опубликованы (Лафер, 1989; Kirschenhofer, 2006; Kryzhanovskij et al., 1995).

*Lebia (Poecilothais) bifenestrata* A. Morawitz 1862

**Материал.** Сахалин: п. Ясноморское севернее Невельска, долина р. Ясноморка, 20.07.2019,

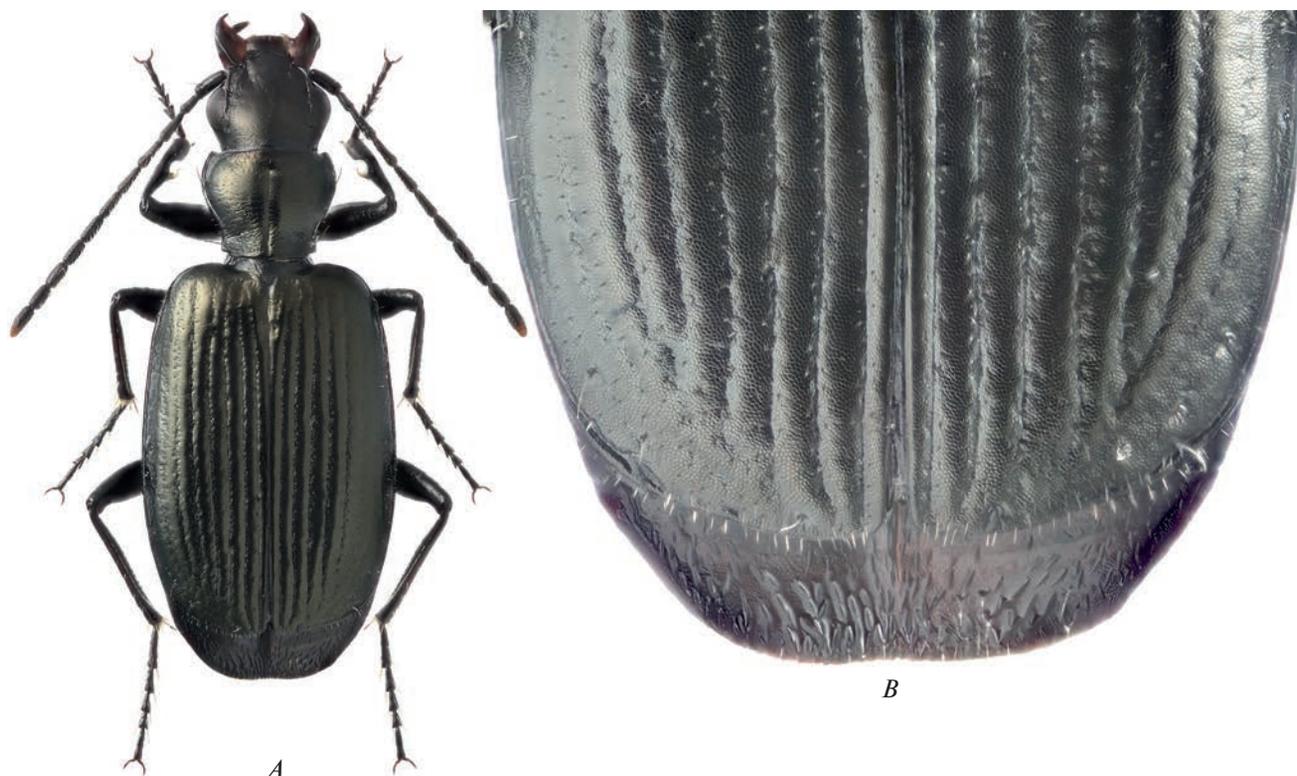


Рис. 2. Жужелица *Apristus grandis* Andrewes 1937, самка, р. Сусуя, Южный Сахалин: А – внешний вид, В – вершина надкрылий.

М. Сергеев, 2♂♂, 1♀; там же, 23.07.2019, М. Сергеев, 3♀♀.

**Распространение.** Россия: Южные Курилы (Кунашир, Шикотан), Южный Сахалин, Приморский край, юг Хабаровского края, Еврейская АО, юг Амурской обл. Япония (везде), Корея, Северо-Восточный Китай.

**Местообитания.** Дендрофильный вид: обитает в лесах в кронах деревьев и кустарников. Жуки собраны на свет электроламп.

**Замечания.** Первое указание для фауны Сахалина.

*Apristus grandis* Andrewes 1937 (рис. 2А, 2В)

**Материал. Сахалин:** р. Сусуя около СТ “Виктория” (западнее с. Троицкое), берег реки, 17.06.2018, Л. Сундукова, 1♀; р. Сусуя около п. Майское (севернее п. Новотроицкое), берег реки, 5.08.2022, Ю. и Л. Сундуковы, 18♂♂, 19♀♀.

**Распространение.** Россия: Южный Сахалин. Япония (везде).

**Местообитания.** Собраны на песчано-галечниковом берегу реки.

**Замечания.** Новый вид для фауны России. В связи с его находкой на Сахалине, требует проверки определение широко распространенного на материке *A. striatus* (Motschulsky 1844), указанного (Вертянкин, Лафер, 2012) с юга острова

(р. Сусуя у впадения р. Хомутовка). Ниже приводится определитель дальневосточных видов рода *Apristus* Chaudoir 1846, основанный на материале с Сахалина и Приморского края.

1(2) Промежутки надкрылий довольно плотно пунктированные вдоль бороздок, на апикальном крае густо опушены (рис. 2В); вершина надкрылий округленно-выпуклая (рис. 2А); верх черный; крупнее, длина 3.8–5.0 мм  
..... *A. grandis* Andrewes 1937

2(1) Промежутки надкрылий без пунктировки вдоль бороздок, их апикальный край без опушения, редко с отдельными волосками; вершины надкрылий прямолинейно обрезанные или слабо вогнутые; верх с отчетливым бронзовым блеском; мельче, длина 3.3–4.0 мм  
..... *A. striatus* (Motschulsky 1844)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Карабидофауна Сахалина – одна из наименее изученных на юге Дальнего Востока России (Сундуков, 2022). Анализ доступной нам литературы показывает, что, без учета современных подвидов и синонимов, для острова указано 279 видов жужелиц. 13 из них (кроме обнаруженного нами *B. varium*): *Amara aenea* (De Geer 1774), *A. ampliata* (Bates 1873), *A. curta* Dejean 1828, *Carabus smaragdi-*

*nus* Fischer von Waldheim 1823, *Chaetodera laetescripta* (Motschulsky 1860), *Cicindela gemmata* Faldermann 1835, *Clivina niponensis* Bates 1873, *Dyschirius nitidus* (Dejean 1825), *Elaphrus lapponicus* Gyllenhal 1810, *Harpalus brevis* Motschulsky 1844, *Nebria chinensis* Bates 1872, *Platynus protensus* (A. Morawitz 1863), *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius 1787) были исключены Лафером (2011). Еще один сахалинский вид, *Badister nigriceps* A. Morawitz 1863, исключен из фауны России Катаевым (Kataev, 1995) и Сундуковым (2008). В результате, с учетом новых находок, фауна Сахалина включает 271 вид Carabidae, часть которых требует подтверждения новым материалом, повторного определения или исключения из фауны.

На наш взгляд, к таким видам относятся *Amara aeneola* Porpius 1906 (указан Молодовой (1973); больше не обнаружен), *A. praetermissa* (C.R. Sahlberg 1827) (указан Крыжановским и Молодовой (1973) и Молодовой (1973) как *Amara* sp. рг. *praetermissa* с юга Сахалина; возможно это *A. sichotana* Lafer 1978 или *A. fujiii* Tanaka 1959), *A. similata* (Gyllenhal 1810) (указан Вертянкиным и Шабалиным (2013) и Вертянкиным (2014, 2015); на Дальнем Востоке замещен близким *A. chalcites* Dejean 1828), *Apristus striatus* (Motschulsky 1844) (указан Вертянкиным и Лафером (2012); смотри замечание выше), *Badister bullatus* (Schrank 1798) (указан Лафером (1989) и Берловыми (Берлов, Берлов, 1997) как *B. bipustulatus* (Fabricius 1792); по современным представлениям распространен на восток до Западной Сибири), *Bembidion captivorum* Netolitzky 1943 (указан Крыжановским и Молодовой (1973), Молодовой (1973), Павловой (1979) как *Bembidion* sp. рг. *captivorum*, Крыжановским с соавторами (Kryzhanovskij et al., 1995); на Сахалине замещен близким *B. poppii pohlai* Kirschenhofer 1984, требует проверки), *B. difficile* (Motschulsky 1844) (указан Лафером и Кузнецовым (1996) как *B. ?difficile*), *B. oxyglymma* Bates 1883 (указан японскими авторами (Yokoyma, Kano, 1927), больше не повторялся), *B. quadrimaculatum* (Linnaeus 1760) (указан Берловыми (Берлов, Берлов, 1997) как *B. mandli* Netolitzky 1932; на Сахалине замещен близким *B. paediscum* Bates 1883, требует проверки), *Carabus latreillei* Fischer von Waldheim 1820 (указан Берловыми (Берлов, Берлов, 1997) как «1 экз. с Сахалина от Первухина, требуется подтверждение»), *Chlaenius insularis* (Uéno 1964) (указан Вертянкиным и Шабалиным (2013); ошибочное написание *Ch. insularis* Kryzhanovskij 1973 = *Ch. circumductus* A. Morawitz 1862), *Elaphrus comatus* Goulet 1983 (указан японскими авторами (Yoshimatsu et al., 2018) по сборам “S. Saghalien: Saghalien Toyohara, 20.07.1937, N. Hirose leg.”; требует проверки), *Harpalus tardus* (Panzer 1796) (указан Павловой (1979); отсутствует на Дальнем Востоке, распространен на восток до Западной Сибири), *Nebria catenulata* Fischer von Waldheim 1820 (указан Берловыми

(Берлов, Берлов, 1997); с Сахалина известны близкие *N. baicalopacifica* Dudko et Shilenkov 2006 и *N. banksii* Crotch 1871 (Дудко, 2006), требует проверки), *Poecilus lamproderus* (Chaudoir 1868) (указан Крыжановским и Молодовой (1973) и Молодовой (1973); возможно, *P. samurai* (Lutshnik 1916)), *Pterostichus mandzhuricus* (Lutshnik 1916) (указан Павловым (1979); отсутствует в фауне России), *P. patruelis* (Dejean 1831) (указан Павловым (1979) как *Pterostichus* sp. рг. *patruelis* Dej.; американский вид, возможно ошибочное определение *Pterostichus diligens* (Sturm 1824)), *P. eschscholtzii* (Germar 1823) (указан Немото (Nemoto, 1989) как *Pterostichus fortis* (A. Morawitz 1862) и Михайловым (1996); на Сахалине замещен близким *P. leptis* Bates 1883).

Помимо этого, 41 вид приведен с Сахалина без данных о местах сбора и изученных экземплярах. Некоторые из них так же требуют подтверждения, что еще раз указывает на недостаточную изученность фауны Carabidae этого острова.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне благодарны М.Е. Сергееву (Владивосток) и Л.А. Сундуковой (Лазо, Приморский край) за переданный на изучение материал, а также К.В. Макарову (Москва) за изготовление фотографий *Bembidion pliculatum* и *Apristus grandis*.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000151-3).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берлов Э.Я., Берлов О.Э., 1997. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) острова Сахалин // Вестник Иркутской государственной сельскохозяйственной академии. Вып. 4. С. 52–56.
- Вертянкин А.В., 2014. Предварительные данные о населении жужелиц (Coleoptera, Carabidae) некоторых лесных биотопов Южного Сахалина // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 25. С. 163–175.
- Вертянкин А.В., 2015. Население жужелиц (Coleoptera: Carabidae) долины реки Лютога, Южный Сахалин // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 26. С. 137–143.
- Вертянкин А.В., Лафер Г.Ш., 2012. Новые находки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) на островах Сахалин и Монерон // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. № 5. С. 433–436.
- Вертянкин А.В., Шабалин С.А., 2013. Предварительные данные о населении и структуре доминирования жужелиц (Coleoptera, Carabidae) некоторых луговых биотопов Южного Сахалина // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 24. С. 179–188.
- Дудко Р.Ю., 2006. Ревизия палеарктических видов подрода *Catonebria* Shilenkov, 1975 (Coleoptera, Carabidae, *Nebria*). 2. Группа видов *Nebria catenulata* // Евразийский энтомологический журнал. Т. 5. С. 17–46 + I–III.

- Крыжановский О.Л., Молодова Л.П.*, 1973. Фаунистические и экологические комплексы жужилиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Сахалина // Энтомологическое обозрение. Т. 52. № 1. С. 63–75.
- Крыжановский О.Л., Охотина М.В., Бромлей Г.Ф., Лафер Г.Ш.*, 1975. Обзор жужилиц (Coleoptera, Carabidae) Курильских островов // Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. Владивосток. Т. 28 (131). Вып. 3. С. 119–142.
- Лафер Г.Ш.*, 1989. 4. Семейство Carabidae – Жужилицы // Лер П.А.: Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Ленинград: Наука. С. 71–222.
- Лафер Г.Ш.*, 1996. 4. Сем. Carabidae – Жужилицы. Дополнения // Лер П.А.: Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 396–408.
- Лафер Г.Ш.*, 2011. К фауне жужилиц (Coleoptera: Caraboidea) Сахалина: ошибочно указанные таксоны // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 22. С. 181–189.
- Лафер Г.Ш., Кузнецов В.Н.*, 1996. Дополнительные данные по фауне жуков подотряда Aderphaga (Coleoptera) острова Сахалин // Вестник Сахалинского музея. Вып. 3. С. 313–323.
- Михайлов Ю.Е.*, 1996. Аннотированный список жесткокрылых (Coleoptera) насекомых госзаповедника «Поронайский» (Первые итоги) // Вестник Сахалинского музея. Вып. 3. С. 381–393.
- Молодова Л.П.*, 1973. Фауна почвенных беспозвоночных Южного Сахалина // Гиляров М.С.: Экология почвенных беспозвоночных. Москва: Наука. С. 60–73.
- Павлов Е.В.*, 1979. О распределении жуков на прибрежных лугах Южного Сахалина // Труды Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР. Новая серия. Т. 70. Вып. 173. С. 64–67.
- Павлова Г.Н.*, 1979. Жуки жужилицы (Coleoptera, Carabidae) Сахалинского ботанического сада // Труды Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР. Новая серия. Т. 70. Вып. 173. С. 68–71.
- Сундуков Ю.Н.*, 2008. Виды подрода *Baudia* рода *Badister* (Coleoptera, Carabidae) Южного Сихотэ-Алиня // Зоологический журнал. Т. 87. № 11. С. 1313–1318.
- Сундуков Ю.Н.*, 2022. Таксономическое разнообразие Geoderphaga (Coleoptera, Aderphaga) Дальнего Востока России // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 33. С. 24–34.
- Сундуков Ю.Н., Макаров К.В.*, 2021. Жужилицы трибы Trechini (Carabidae) Южных Курильских островов // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 6. № 4. С. 15–51+1–12.
- Федоренко Д.Н.*, 1995. Жужилицы группы *Dyschirius minutus* (Dej.) (Coleoptera, Carabidae) фауны России и сопредельных стран. II. Подгруппы *aeneus*, *cylindricus* и *macroderus* // Энтомологическое обозрение. Т. 74. № 1. С. 71–80.
- Якобсон Г.Г.*, 1906. Жуки России и Западной Европы. Руководство к определению жуков. Часть 4. Санкт-Петербург: А.Ф. Девриен. С. 241–320, 28–38 л. ил.
- Bates H.W.*, 1883. Supplement to the geodephagous Coleoptera of Japan, chiefly from the collection of Mr. George Lewis, made during his second visit, from February, 1880, to September, 1881 // The Transactions of the Entomological Society of London. Vol. [1873]. P. 205–290, pl. xiii.
- Deuve T.*, 1991. Contribution à la connaissance des Carabidae asiatiques. Descriptions de nouveaux taxons des genres *Carabus* et *Cychnus* (Coleoptera) // L'Entomologiste. Vol. 47. P. 311–325.
- Fedorenko D.N.*, 1996. Reclassification of world Dyschirini, with a revision of the Palaearctic fauna (Coleoptera, Carabidae). Pensoft Series Faunistica. Sofia–Moscow–St. Petersburg: Pensoft Publishers. 224 p.
- Hieke F.*, 2001. Das *Amara*-Subgenus *Xenocelia* subg. n. (Coleoptera: Carabidae) // Folia Heyrovskyana (Zlín). Suppl. 7. P. 1–153.
- Kataev B.M.*, 1995. Footnote 470 // Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G. A Checklist of the ground-beetles of Russia and Adjacent Lands (Coleoptera, Carabidae). Sofia–Moscow: Pensoft Publishers. Series Faunistica 3. P. 160.
- Kataev B.M.*, 1997. Ground beetles of the genus *Harpalus* (Insecta, Coleoptera, Carabidae) from East Asia // Steenstrupia. Vol. 23. P. 123–160.
- Kirschenhofer E.*, 2006. Neue Arten der Gattung *Parena* Motschulsky aus Japan, China und Indonesien (Sulawesi) (Coleoptera: Carabidae) // Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins Frankfurt a. M. Bd. 31. S. 87–103.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G.*, 1995. A Checklist of the ground-beetles of Russia and Adjacent Lands (Coleoptera, Carabidae). Sofia–Moscow: Pensoft Publ. Series Faunistica 3. 271 p.
- Kwon Y.J., Lee S.*, 1986. Check list of superfamily Caraboidea from Korea // Insecta Koreana. Vol. 6. P. 1–55.
- Lafer G.Sh.*, 1998. Supplementary accounts of the ground-beetles fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Southern Kuril Islands // Far East Entomologist. № 59. P. 19–20.
- Marggi W.A., Huber C., Müller-Motzfeld G., Hartmann M.*, 2003. Subtribe Bembidiina Stephens, 1827 // Löbl I., Smetana A.: Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Archostemata – Myxophaga – Aderphaga. Stenstrup: Apollo Books. P. 241–273.
- Marggi W., Toledano L., Neri P.*, 2017. Subtribe Bembidiina Stephens, 1827 // Löbl I., Löbl D. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Archostemata – Myxophaga – Aderphaga. Revised and Updated Edition. Vol. 1. Leiden–Boston: Brill. P. 294–342.
- Mori M.*, 2016. Mizugiva scavenger beetles in Hyogo Prefecture // Kiberi Ha Mushi. Vol. 39. № 1. P. 26–35. [In Japanese].
- Morita S.*, 1990. Broscine carabid beetles of the genus *Eobroschus* (Coleoptera, Carabidae) // Elytra. Vol. 18. № 2. P. 155–165.
- Morita S.*, 1991. Bembidiini carabid beetles from Sakhalin // Elytra. Vol. 19. № 1. P. 125–126.
- Nemoto K.*, 1989. Affinity of *Pterostichus* (“*Platysma*”) *fortis* Morawitz of East Asia (Coleoptera, Carabidae) // Entomological Review of Japan. Vol. 44. № 2. P. 69–71.
- Netolitzky F.*, 1943. Bestimmungstabellen europäischer Kafer (9. Stuck). II. Fam. Carabidae. Subfam. Bembidi-

- inae. 66. Gattung: *Bembidion* Latr. Bestimmungstabelle der *Bembidion*-Arten des palaarktischen Gebietes. (Mit Hinweisen auf holarktische, athiopische und orientalische Arten) // Koleopterologische Rundschau. Bd. 28 [1942–1943]. S. 69–124.
- Sundukov Yu.N., Kuberskaya O.V., Kataev B.M., 2021. On the carabid fauna (Coleoptera, Carabidae) of Bolshoi Shantar Island, Khabarovsk Territory, Russia // Entomological Review. Vol. 101. № 7. P. 917–937.
- Sundukov Yu.N., Makarov K.V., 2016. New or little-known ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of Kunashir Island, Kurile Islands, Russia // Russian Entomological Journal. Vol. 25. № 2. P. 121–160.
- Wrase D.W., 1995. Taxonomische und faunistische Bemerkungen über einige paläarktische Carabiden-Arten (Coleoptera, Carabidae) // Linzer Biologische Beiträge. Bd. 27. № 1. S. 337–366.
- Yokoyama K., Kano T., 1927. List of Coleoptera hitherto been found in Southern Saghalien // Zoological Magazine, Tokyo. Vol. 39. № 459. P. 1–39. [In Japanese].
- Yoshimatsu S.-I., Ito N., Nakatani Y., Yoshitake H., 2018. A list of ground beetles (Insecta: Coleoptera: Caraboidea) in Dr. Kazuo Tanaka collection preserved in the Insect Museum of Institute for Agro-Environmental Sciences, NARO // Bulletin of the NARO, Agro-Environmental Sciences. Vol. 39. P. 15–191.

## NEW OR LITTLE-KNOWN SPECIES OF GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) FROM THE SAKHALIN ISLAND

Yu. N. Sundukov\*

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

\*e-mail: yun-sundukov@mail.ru

Information concerning 20 new or little-known species of ground beetles found in the south of Sakhalin is presented. Of these, two species (*Bembidion pliculatum* Bates, 1883, *Apristus grandis* Andrewes 1937) are new to the fauna of Russia, while further five species (*Dyschirius tristis* Stephens 1827, *Bembidion pseudolucillum* Netolitzky 1938, *Trechus nigricornis arsenjevi* (Jeannel 1962), *Harpalus nigrans* A. Morawitz 1862, *Lebia bifenestrata* A. Morawitz 1862) represent the first formal records from Sakhalin Island. The earlier records of 13 species from this island are supported by additional material: *Carabus canaliculatus sichotensis* Born 1914, *Dyschirius aeneus ovicollis* Putzeys 1873, *Eobroschus lutshniki* (Roubal 1928), *Bembidion hiogoense* Bates 1873, *B. lucillum lucillum* Bates 1883, *B. varium* (Olivier 1795), *Pterostichus longinquus* Bates 1873, *Agonum consimile* (Gyllenhal 1810), *Amara erratica* (Duftschmid 1812), *A. hicksi* Lindroth, 1968, *Harpalus platynotus* Bates 1873, *Chlaenius inops inops* Chaudoir 1856, and *Parena tripunctata* (Bates 1873).

**Keywords:** fauna, distribution, new records, Russian Far East

УДК 595.763.33

## НОВЫЙ ВИД РОДА *THINODROMUS* KRAATZ 1857 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE) ИЗ МАЛАЙЗИИ

© 2023 г. М. Ю. Гильденков\*

Смоленский государственный университет, Смоленск, 214000 Россия

\*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 22.09.2022 г.

После доработки 10.10.2022 г.

Принята к публикации 12.10.2022 г.

Приведено описание нового для науки вида *Thinodromus* (s. str.) *excisius* sp. n. из Малайзии, с полуострова Малакка штата Паханг. Он относится к группе *Thinodromus lunatus*, широко распространенной в Юго-восточной Азии, а по строению непарного переднего щитка мешка эдеагуса наиболее сходен с видами: *Thinodromus* (s. str.) *cattiensis* Gildenkov 2017, *Thinodromus* (s. str.) *spotus* Gildenkov 2017, *Thinodromus* (s. str.) *batuensis* Gildenkov 2021 и *Thinodromus* (s. str.) *bruneiensis* Gildenkov 2021. Хорошо отличается от этих и других видов группы *Thinodromus lunatus* строением параметер с характерным вырезом.

**Ключевые слова:** Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae, *Thinodromus*, новый вид, группа видов *Thinodromus lunatus*, Малайский полуостров

**DOI:** 10.31857/S0044513423030078, **EDN:** BWSVMJ

Статья является дополнением к опубликованным ранее работам автора по обзору группы видов *Thinodromus lunatus* (Гильденков, 2017, 2021a) и в целом продолжает серию работ по изучению рода *Thinodromus* Восточной биогеографической области (Гильденков, 2017, 2018, 2019, 2021, 2021a; Gildenkov, 2018, 2019, 2020, 2021, 2021a).

При обработке материала использованы стандартные методы по таксономии насекомых. Препарирование, измерения и рисунки выполнены с использованием микроскопа МБС-10, снабженного окуляр-микрометром и мерной сеткой. Препарат гениталий обработан 10% КОН и зафиксирован в эупарале. Этикетки приведены в оригинальной транскрипции. В описании (для характеристики отношения длины к ширине головы, переднеспинки и надкрылий) использованы условные единицы: 7 условных единиц = 0.1 мм, соответственно 1 условная единица составляет около 0.0143 мм. Фотография изготовлена на Canon EOS 5D Mark III с объективом Canon MP-E 65 mm, использована технология extended focus. Карта распространения была создана с помощью программного обеспечения MapCreator 2.0.

Место хранения материала обозначено следующим образом: cMSch – личная коллекция Михаэля Шульке, Берлин, Германия (private collection of Michael Schülke, Berlin).

***Thinodromus* (s. str.) *excisius* Gildenkov sp. n.**

(рис. 1a–1b; 2a–2b)

**Материал.** Голотип, самец, полуостров Малакка, Малайзия, Паханг “West Malaysia Pahang Kuala Lipis surr., small stream, 12.4.1997, 60 m, Balke & Hendrich leg.” (cMSch).

**Описание.** Самец (голотип). Длина тела 3.8 мм. Темно-бурый, ноги и основание антенн бурые; задние внутренние углы надкрылий бурые только на самой вершине, пришовное светлое пятно едва различимо (рис. 1a); покровы слабо блестящие. Тело покрыто умеренно длинными светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 28 : 43. Виски развиты очень слабо, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую поверхность головы (рис. 1a). Пунктировка поверхности четкая, довольно крупная и густая, диаметр примерно равен диаметру фасетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, слабо блестящие. Антенны довольно длинные, все членики, кроме 10-го в длину заметно превосходят ширину; 10-й членик примерно равной длины и ширины (рис. 1a).

Переднеспинка довольно широкая, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 40 : 51. Пунктировка поверхности четкая, доволь-

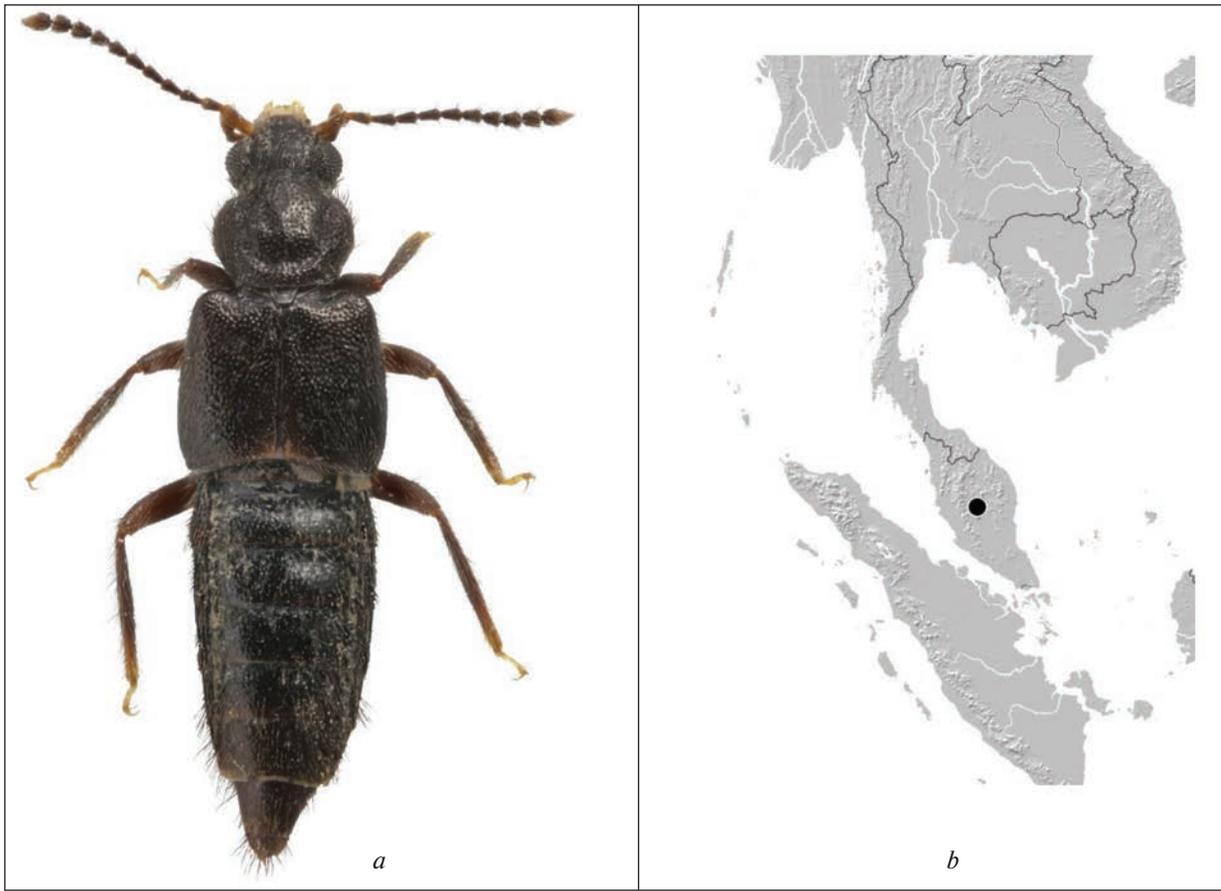


Рис. 1. *Thinodromus* (s. str.) *excisus* sp. n.: a – голотип, дорсально; b – карта распространения.

но крупная и густая, диаметр превосходит диаметр фасетки глаза почти в 1.5 раза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, слабо блестящие. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 1a); в центральной части диска имеются два симметричных продольных, овальных вдавления.

Надкрылья широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 67 : 75. Поверхность надкрылий четко, довольно крупно и густо пунктирована. Диаметр точек превосходит диаметр фасетки глаза почти в 1.5 раза. Расстояние между точками значительно меньше их диаметра, промежутки гладкие, слабо блестящие.

Брюшко довольно четко, довольно крупно и густо пунктировано, диаметр точек немного меньше, чем на переднеспинке и надкрыльях, расстояние между точками немного меньше их диаметра, промежутки гладкие, слабо блестящие.

Эдеагус имеет характерное строение (рис. 2a, 2b). Переднее склеротизованное ребро парамеры не заходит на ее лопасть, нижний край парамеры не пигментирован. Лопасть парамеры на вершине имеет характерную вырезку (рис. 2b). Передний

щиток мешка эдеагуса непарный, в виде длинной, узкой, прямой пластины (рис. 2a, 2b).

С а м к а неизвестна.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Как и все представители группы видов *Thinodromus lunatus*, новый вид имеет довольно выпуклое тело, широкую, округлую переднеспинку, четко пунктированные надкрылья с характерным светлым пришовным пятном на вершине. По строению непарного переднего щитка мешка эдеагуса (рис. 2a, 2b) новый вид наиболее сходен с *T. cattiensis* Gildenkov 2017, *T. spotus* Gildenkov 2017, *T. batuensis* Gildenkov 2021 и *T. bruneiensis* Gildenkov 2021. Очень хорошо отличается от этих и всех других видов группы строением парамер, имеющих характерный вырез (рис. 2b). Сложным строением парамер несколько сходен с *Thinodromus* (s. str.) *pustulatus* (Bernhauer 1904) из Вьетнама (Гильденков, 2017: рис. 3a, 4b), но хорошо отличается от него формой вырезки на вершинах парамер и непарным передним щитком мешка эдеагуса.

От *T. cattiensis* (Гильденков, 2017: рис. 1h, 4c, 4d) отличается заметно более крупными размерами тела, значительно более четкой и крупной пунктировкой поверхности. Хорошо отличается более

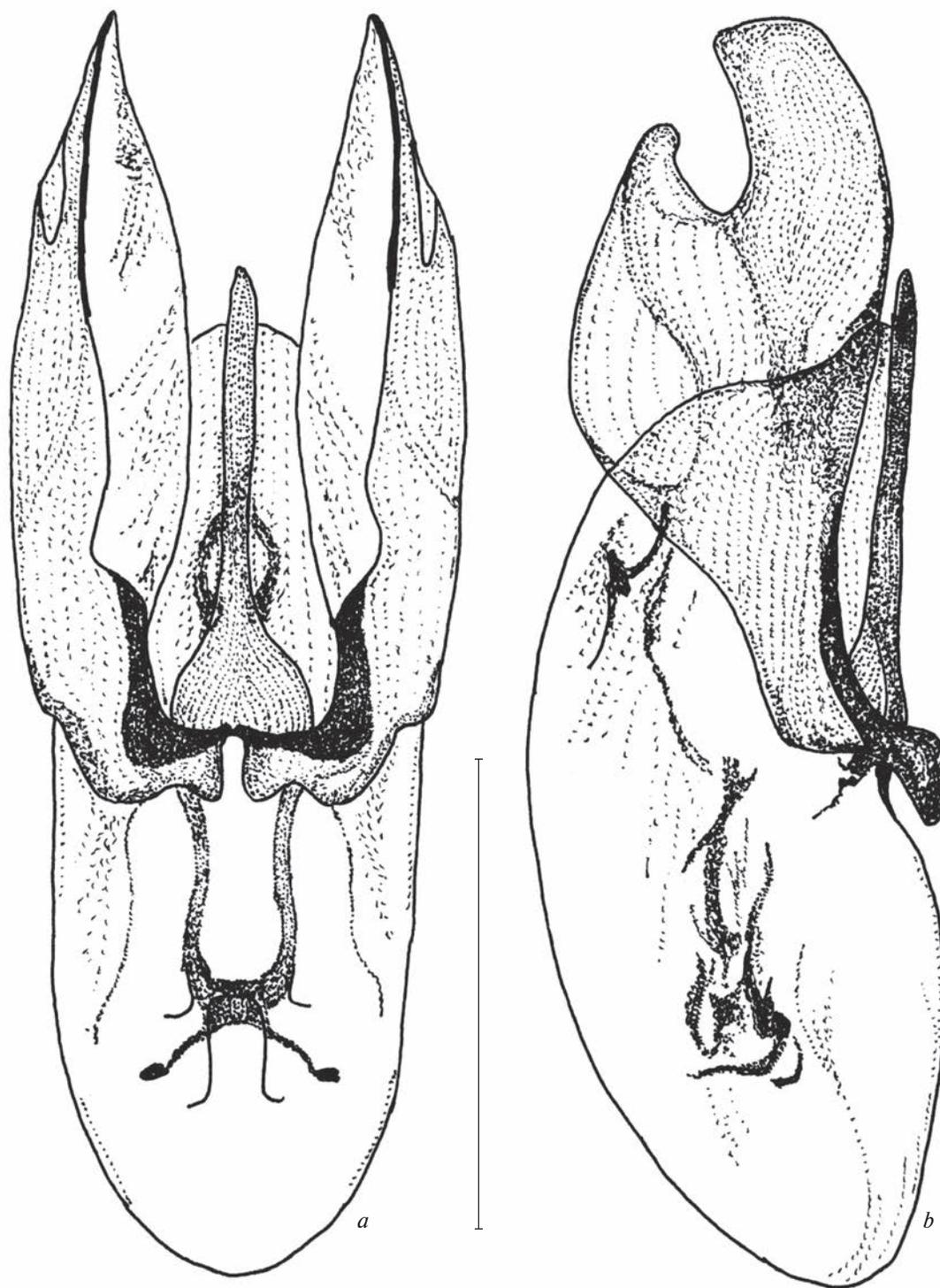


Рис. 2. *Thinodromus* (s. str.) *excisus* sp. n., голотип: *a* – эдеагус, вентрально; *b* – эдеагус, латерально. Масштаб 0.25 мм.

длинным и прямым (рис. 2*a*, 2*b*) передним щитком мешка эдеагуса.

От *T. spotus* (Гильденков, 2017: рис. 1*m*, 5*e*, 5*f*) отличается заметно более крупными размерами тела, значительно более четкой и крупной пунк-

тировкой поверхности, менее развитым пришовным светлым пятном. Хорошо отличается прямым (рис. 2*a*, 2*b*) передним щитком мешка эдеагуса.

От *T. batuensis* (Гильденков, 2021: рис. 1*a*, 2*a*, 2*b*) отличается немного более крупными размерами

тела, значительно более четкой и крупной пунктировкой поверхности головы и переднеспинки, немного более крупной пунктировкой поверхности надкрылий. Хорошо отличается прямым (рис. 2a, 2b) передним щитком мешка эдеагуса.

От *T. bruneiensis* (Гильденков, 2017: рис. 3a, 4a, 4b) отличается значительно более крупными размерами тела, заметно более крупной пунктировкой поверхности головы и переднеспинки, более четкой и крупной пунктировкой поверхности надкрылий. Хорошо отличается передним щитком мешка эдеагуса, не образующим расширения на вершине (рис. 2a, 2b).

Распространение — Малайзия, полуостров Малакка.

Этимология. От латинского “excisio” — “вырез”, название связано с наличием характерного выреза на парамерах.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность своим коллегам: Михаэлю Шульке (Берлин), предоставившему материал для изучения, и Алексею Шаврину (Даугавпилс) за создание карты. Особую благодарность автор выражает Кириллу Макарову за фотографию (Московский педагогический государственный университет, Москва).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гильденков М.Ю., 2017. Обзор группы видов *Thinodromus lunatus* (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 10. С. 1165–1180.  
 Гильденков М.Ю., 2018. Шесть новых видов рода *Thinodromus* Kraatz 1857, близких к *Thinodromus (Amisammus) ripicola* (Cameron 1941) (Coleoptera, Staphylini-

dae, Oxytelinae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 11. С. 1363–1373. [Gildenkov M. Yu., 2018. Six New Species of the Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857, Closely Related to *Thinodromus (Amisammus) ripicola* (Cameron, 1941) (Coleoptera, Staphylinidae: Oxytelinae) // Entomological Review. Vol. 98. № 8. P. 1113–1123].

Гильденков М.Ю., 2019. Три новых вида из группы видов *Thinodromus arcuatus*, род *Thinodromus* Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Восточной области // Зоологический журнал. Т. 98. № 11. С. 1205–1212.

Гильденков М.Ю., 2021. Новый подвид *Thinodromus* (s. str.) *socius taichungensis* ssp. n. из Тайваня и Японии (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Амурский зоологический журнал. Т. 13. № 1. С. 115–119.

Гильденков М.Ю., 2021a. Новые виды группы видов *Thinodromus lunatus* (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Восточной Азии // Зоологический журнал. Т. 100. № 10. С. 1100–1109.

Gildenkov M. Yu., 2018. A new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from China // Far Eastern Entomologist. № 356. P. 17–20.

Gildenkov M. Yu., 2019. New species of the Subgenus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae), from India and Nepal // Far Eastern Entomologist. № 381. P. 15–20.

Gildenkov M. Yu., 2020. Three new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 from Indonesia and the Philippines (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Russian Entomological Journal. Vol. 29. № 2. P. 148–152.

Gildenkov M. Yu., 2021. A new unusually small species of the Genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from Thailand // Far Eastern Entomologist. № 423. P. 1–4.

Gildenkov M. Yu., 2021a. Two new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 from the Islands of Borneo and Sulawesi (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Russian Entomological Journal. Vol. 30. № 1. P. 43–46.

## A NEW SPECIES OF THE GENUS *THINODROMUS* KRAATZ 1857 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE) FROM MALAYSIA

M. Yu. Gildenkov\*

Smolensk State University, Smolensk, 214000 Russia

\*e-mail: mgildenkov@mail.ru

*Thinodromus* (s. str.) *excisius* sp. n. is described from Pahang state, Malay Peninsula, Malaysia. The new species belongs to the *Thinodromus lunatus* group which is widespread in Southeast Asia. Based on the structure of the unpaired anterior scutum of the aedeagus sac, within the *lunatus* group it seems to be especially similar to the following species: *Thinodromus* (s. str.) *cattiensis* Gildenkov 2017; *Thinodromus* (s. str.) *spotus* Gildenkov 2017; *Thinodromus* (s. str.) *batuensis* Gildenkov 2021, and *Thinodromus* (s. str.) *bruneiensis* Gildenkov 2021. However, it differs well from them and other species of the *lunatus* group by the structure of the parameres which show a characteristic notch.

**Keywords:** Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae, *Thinodromus*, new species, *Thinodromus lunatus* species group, Malay Peninsula

## ДВА НОВЫХ ВИДА ВЫЕМЧАТОКРЫЛЫХ МОЛЕЙ РОДА *HELCASTOGRAMMA* ZELLER 1877 (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) ИЗ ПАНАМЫ

© 2023 г. М. М. Омелько<sup>а</sup>, \*, Н. В. Омелько<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
Владивосток, 690022 Россия

\*e-mail: mmomelko@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.2022 г.

После доработки 12.10.2022 г.

Принята к публикации 14.10.2022 г.

Из Панамы описаны два новых вида выемчатокрылых молей из рода *Helcystogramma* Zeller – *H. jeffi* sp. n. и *H. almi* sp. n. По внешнему виду бабочек и по гениталиям самцов они отнесены к группам *perelegans* и *trijunctum*, соответственно, выделенным на основе изучения региональной фауны Китая. *H. jeffi* sp. n. по гениталиям самца и раздвоенным дистально на округлые лопасти ункусом хорошо отличается от морфологически сходных видов *H. amethystias* (Meurick) из Индо-Малайской области и *H. perelegans* (N. Omelko et M. Omelko) из Восточно-Азиатской области. *H. almi* sp. n. пестрой раскраской крыльев сходна с *H. carycastis* (Meurick) – видом из Бразилии и Британской Гвианы. По гениталиям самца его можно сближать с известными из Китая видами *H. imagitrijunctum* Li et Zhen и *H. albilepidotum* Li et Zhen.

**Ключевые слова:** Gelechiidae, род *Helcystogramma*, новые виды, таксономия, окраска крыльев, гениталии самца

**DOI:** 10.31857/S0044513423020113, **EDN:** HQEEMY

Род *Helcystogramma* Zeller 1877 в Новом Свете представлен большим числом видов, но ревизия его там не проводилась. Многие виды описаны только по внешнему виду бабочек, без исследования гениталий. Тем не менее описания и рисунки внешнего вида имаго, имеющиеся изображения гениталий позволяют устанавливать родственные связи видов из Северной и Южной Америки с видами из Восточно-Азиатской и Индо-Малайской областей. Так, новые виды из рода *Helcystogramma* Zeller, описанные в этой работе по материалам из Панамы, мы включаем в группы *perelegans* и *trijunctum*, выделенные на основе ревизии этого рода фауны Китая (Li, Zhen, 2011).

Материал собран нами в 2022 г. в провинции Чирики (Chiriqui) в заповеднике Mount Totumas Cloud Forest на высоте 1900 м над ур. м. и в провинции Панама (Panama) в окрестностях деревни Buena Vista у окраины национального парка Чагрес (Chagres National Park) на высоте 720 м над ур. м. Бабочки собраны на свет специальной (LepiLED 1.5s) и галлогеновой (500 Вт) ламп. Изображения бабочек сняты камерой Nikon D300, оснащенной

50 мм макрообъективом. Рисунки гениталий изготовлены с помощью рисовального аппарата PA-7У.

Голотипы и паратипы новых видов находятся в научной коллекции Горнотаежной станции им. В.Л. Комарова – филиала Федерального научного центра Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН.

***Helcystogramma jeffi*** M. Omelko et N. Omelko sp. n.

**М а т е р и а л.** Голотип, самец: Panama, Mount Totumas Cloud Forest, 1900 м над ур. м., 01.02.2022 (М. Омелько).

**Д и а г н о з.** По внешнему виду имаго и гениталиям самца новый вид отнесен к группе *perelegans*. От всех видов группы он отличается серебряной блестящей вершинной частью передних крыльев в широком белом обрамлении. У *H. daedalea* (Walsingham 1911), близкого вида из Панамы, дистальная часть переднего крыла темно-каштановая. По гениталиям самца (ункусом, раздвоенным дистально на округлые лопасти) хорошо отличается от морфологически сходных видов *H. amethystias* (Meurick 1911) и *H. perelegans* (N. Omelko et M. Omelko).

elko et M. Omelko 1993), распространенных в Индо-Малайской и Восточно-Азиатской областях.

**О п и с а н и е.** Бабочка (рис. 1а). Длина переднего крыла 5.7 мм. Голова бурая с беловатой нижней половиной лба. Базальный членик усиков сверху бурый, снизу беловатый; на жгутике чередуются бурые и беловатые членики. Базальный членик нижнегубных щупиков короткий, темно-песочный; средний членик широкий, сероватый, блестящий, сверху с волосовидными приподнятыми чешуйками; вершинный членик сверху белый, снизу черный. Патагии, тегулы и спинка бурые. Основной фон переднего крыла коричнево-каштановый. Вдоль костального края крыла, от основания до медиальной перевязи, голубоватая блестящая линия. Базальная область крыла от кубитального ствола до заднего края темно-умбровая с вкраплением волосовидных буровато-коричневых чешуек, вдоль внешнего края с бежевым обрамлением. Медиальная перевязь V-образно изогнутая, свинцово-серая, блестящая, с беловатым обрамлением. На дистальной половине крыла, в средней части, костальное белое пятно в форме треугольника. Вершинная часть крыла серебряного цвета, блестящая, в широком белом обрамлении, с двумя продольными черными полосками. Маргинальная линия коричнево-каштановая. Чешуйки бахромки на костальном и внешнем краях крыла черновато-бурые с беловатой базальной частью, на заднем крае крыла серые с вкраплением черных. Заднее крыло черновато-бурое с белой блестящей полосой вдоль костального края на проксимальной половине, чешуйки бахромки в основном буроватые, на вершине крыла с беловатой проксимальной половиной и буроватой дистальной. Вертлуги передних ног дымчатые, бедра сероватые, блестящие, голени с белой вершиной, сверху и по бокам черновато-бурые с продольной белой полосой с внешней стороны, снизу белые, членики лапок черноватые с белой вершиной. Вертлуги и бедра средних ног беловатые, голени бурые с косыми белыми воротничками в основании, средней части и на вершине, членики лапок сверху черновато-бурые с белой вершиной, снизу белые. Вертлуги и бедра задних ног беловатые, вертлуги с бурым пятном с внешней стороны, бедра с дымчатым затемнением на дистальной части, с внешней стороны с черновато-бурыми перевязями в базальной и средней части; голени снизу белые, сверху и по бокам черные с белыми базальной частью, медиальной перевязью и вершиной, щетка из волосовидных приподнятых чешуек сверху голени слабо выражена, шпоры сероватые, блестящие; членики лапок снизу белые, сверху черные с белой верши-

ной, белая также проксимальная половина первого членика.

**Гениталии с а м ц а** (рис. 2а–2д). Ункус большой, вытянутый, на вершине раздвоен на округлые лопасти с редкими короткими щетинками. Гнатос большой, крюковидный. Кукуллусы с длинной тонкой шейкой, маленькой обратноланцетовидной дистальной лопастью и булавовидной продолговатой базальной частью. Ветви саккулусов прямые, пальцевидные, с заостренной вершиной. Винкулум сросшийся с юкстой, раздвоенной на небольшие закругленные лопасти, покрытые щетинками. Эдеагус небольшой, трубчатый, прямой, с округлым цекумом и конусовидно скошенной дистальной частью с крюковидной вершиной. Винкулум широкий, треугольной формы, его длинные узкие ветви срослись с паратегминальными склеритами в желобовидные структуры с пучком длинных андрокониальных чешуек в основании гениталий сверху.

**Р а с п р о с т р а н е н и е** — Панама.

**Э т и м о л о г и я.** Вид назван в честь Джеффа Дитриха (Jeff Dietrich), соучредителя заповедника Облачный лес горы Тотумас (Mount Totumas Cloud Forest), талант, трудолюбие и исследовательский дар которого позволяют не только сохранять и изучать растительный и животный мир этого уникального уголка природы Панамы, но и превратили его в важный просветительский центр для любителей природы.

***Helcystogramma almi*** M. Omelko et N. Omelko sp. n.

**М а т е р и а л.** Голотип, самец: Panama, Chagres National Park, окрестности Buena Vista, 720 м над ур. м., 17.02.2022 (М. Омелько).

**Д и а г н о з.** По гениталиям самца новый вид отнесен к группе *trijunctum*. Ярким рисунком передних крыльев и строением гениталий самца он сходен с южноамериканским видом *H. carycastis* (Meugick). Хорошо отличается от него прямо обрешанным ункусом и склеротизацией дистальной части эдеагуса. По форме вальв, гнатоса, юксты и винкулума в гениталиях самца новый вид можно сближать с видами *H. imagitrijunctum* Li et Zhen и *H. albilepidotum* Li et Zhen из Китая (Li, Zhen, 2011).

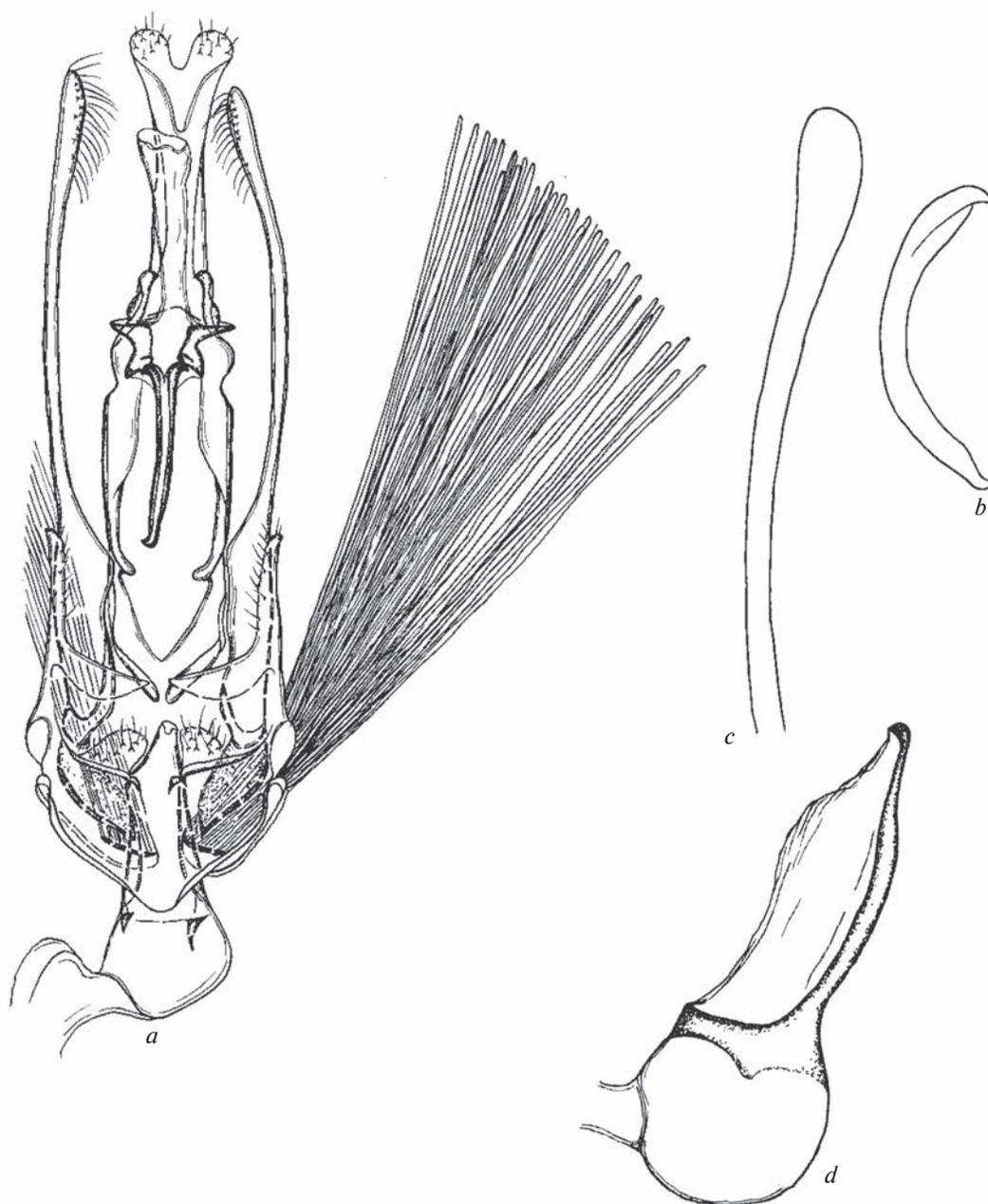
**О п и с а н и е.** Бабочка (рис. 1б–1д). Длина переднего крыла 6.8 мм. Голова и патагии бурые. Базальный членик усиков сверху бурый, снизу дымчатый. Жгутики сверху бурые, снизу чередуются членики бурого и белого цвета. Нижнегубные щупики блестящие, базальный членик маленький, серый с бурым оттенком; средний чле-



**Рис. 1.** *Helcystogramma* Zeller, внешний вид бабочки: *a* – *H. jeffi* sp. n., *b–d* – *H. almi* sp. n. (*b, c* – общий вид с левой и правой сторон; *d* – голова и нижнегубные щупики).

ник большой, широкий, сверху и по бокам серый, снизу бурый; вершинный членик тонкий, серый с бурым затемнением. Спинка бурая, тегулы темно-дымчатые с бурой полосой по краю вдоль спинки. Проксимальная часть крыла окрашена в черно-коричневый и серый цвета, фрагментированные на пятна и полосы. Дистальную и вершинную части крыла отделяют широкие блестящие перевязи темно-серого цвета с золотистым оттенком. Перевязи с двойным ободком бежевого и черного цвета. Окраска дистальной и вершинной частей крыла в виде черных, черноватых и песочно-серых мазков в бежевом обрамлении. Маргинальная линия черная. Бахромка на вершине крыла и внешнем крае темно-серая, блестящая с золотистым оттенком, на заднем крае темно-серая. Заднее крыло бурое, в проксимальной части с широким бежевым костальным краем, чешуйки

бахромки с буровато-серой проксимальной частью и сероватой дистальной. Вертлуги передних ног бежевые с буроватым затемнением, бедра темно-серые, блестящие, голени и первый членик лапок белые с тремя продольными черными линиями, второй членик лапок черноватый с беловатой дистальной частью, третий и четвертый членики черноватые, концевой членик бежевый. Вертлуги и бедра средних ног темно-серые, голени черноватые с белым воротничком в средней части и на вершине, членики лапок черноватые с беловатой вершиной. Вертлуги задних ног бежевые с серым затемнением по краям, бедра сверху и боков серые, снизу бежевые, голени сверху и боков темно-серые, снизу бежевые, щетка сверху голени темно-серая, членики лапок сверху черноватые со светло-бежевой вершиной, снизу светло-бежевые.



**Рис. 2.** *Helcystogramma jeffi* sp. n., гениталии самца: *a* – общий вид снизу, *b* – медиальный склерит гнатоса, *c* – дистальная часть кукуллуса сбоку, *d* – эдеагус.

Гениталии с а м ц а (рис. 3а–3ф). Ункус сравнительно небольшой, его прямо обрезанная вершина в виде овала с морщинистой скульптурой. Медиальный склерит гнатоса на длинных ветвях, крюковидный, широкий в проксимальной части и узкий в дистальной. Кукуллусы лопастевидные, обратноланцетовидной формы, слабо изогнутые дуговидно вверх, с внутренней стороны густо покрыты длинными щетинками. Базально кукул-

лусы с клиновидной лопастью, направленной медиально. Эти лопасти поддерживают эдеагус сверху. Ветви саккулусов маленькие, продолговатые, уплощенные. Юкста большая, сросшаяся с винкулумом, ее конусовидно суженные дистально ветви с зубцевидным уступом перед заостренной вершиной, поддерживают эдеагус снизу. Эдеагус большой, с перехватом в средней части, овальной базальной частью, лопастевидной вер-

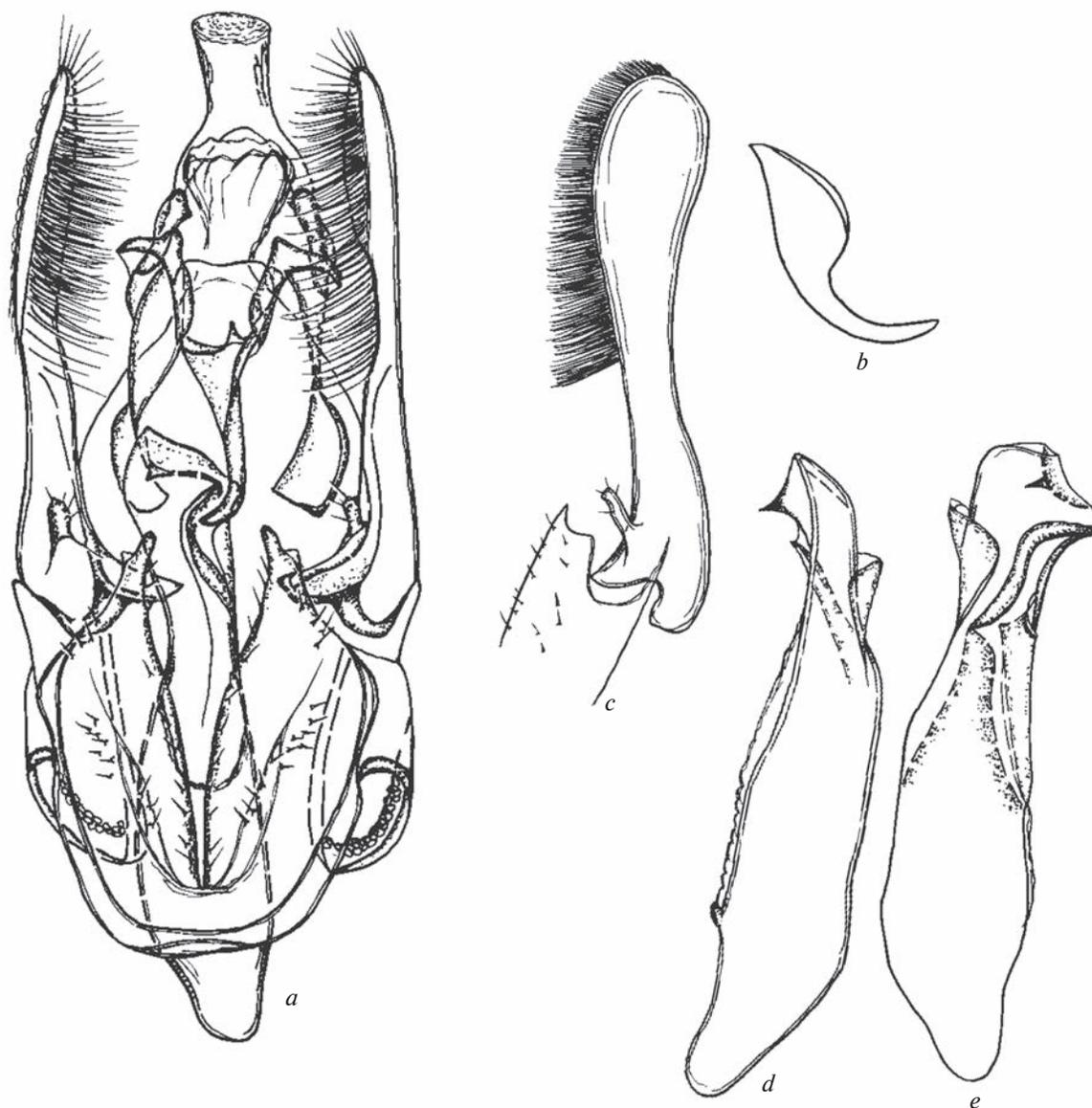


Рис. 3. *Helcystogramma almi* sp. n., гениталии самца: *a* – общий вид снизу; *b* – медиальный склерит гнатоса; *c* – вальва и дистальная часть юксты сбоку; *d, e* – эдегус.

шинной частью с шиповидным отростком. Винкулум прямо обрезан, без выраженного саккуса, его узкие ветви срослись с паратегминальными склеритами в желобовидные структуры с пучком андрокониальных чешуек.

Распространение – Панама.

Этимология. Вид назван в честь Альмы Дитрих (Alma Dietrich) – шеф-повара ресторана в Mount Totumas Cloud Forest, которая своим трудом, заботой и вниманием создает особый комфорт для всех гостей заповедника.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа М.М. Омелько и Н.В. Омелько выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000120-9).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Омелько Н.В., Омелько М.М., 1993. Новые виды выемчатокрылых молей родов *Schematastis* Меуг., *Tricyanaula* Меуг., *Trichembola* Меуг. и *Pseudotelphusa* Janse (Lepidoptera, Gelechiidae) из Приморья // Биологические исследования в естественных и

- культурных экосистемах Приморского края. Владивосток: Дальнаука. С. 216–221, 252–255.
- Clarke J.F.G., 1969. Catalogue of the Type Specimens of Microlepidoptera in the British Museum (Natural History) described by Edward Meyrick. Gelechiidae. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.). V. 7. 531 p.
- Li H., Zhen H., 2011. Review of the genus *Helcystogramma* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae: Dichomeridinae) from China // Journal of Natural History. V. 45. № 17 18. P. 1035–1087.
- Meyrick E., 1911. Description of Indian Microlepidoptera XIII // Journal of the Bombay Natural History Society. V. 20. P. 706–736.
- Walsingham L., 1911. Tineina, Pterophorina, Orneodina, and Pyralidina and Hepialina (part.) // Biologia Centrali-Americana. Lepidoptera-Heterocera. V. 4, xii+482 p., pl. 1–10.

## TWO NEW SPECIES OF GELECHIID MOTHS OF THE GENUS *HELCASTOGRAMMA* ZELLER 1877 (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) FROM PANAMA

M. M. Omelko<sup>1</sup>\*, H. V. Omelko<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

\*e-mail: mmomelko@mail.ru

Two new species of the *gelechiid* moth genus *Helcystogramma* are described from Panama: *H. jeffi* sp. n. and *H. almi* sp. n. Based on male genitalia, they are assigned to the *perelegans* and *trijunctum* groups, respectively, both identified for the regional fauna of China. *Helcystogramma effi* sp. n. is morphologically similar to *H. amethystias* (Meyrick), from the Indo-Malay Region, and *H. perelegans* (N. Omelko et M. Omelko), from East Asia, but it differs by the uncus of the male genitalia bearing rounded lobes distally. *Helcystogramma almi* sp. n. in showing a variegate coloration of the wings is similar to *H. carycastis* (Meyrick), a species from Brazil and British Guiana, but in male genitalic structure it is closer to *H. imagitrijunctum* Li et Zhen and *H. albidotum* Li et Zhen, both from China.

*Keywords:* taxonomy, wing coloration, male genitalia

УДК 598.2:595.773.4

## BIRDS AS HOSTS OF PARASITIC LOUSE FLIES (DIPTERA) IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

© 2023 г. E. P. Nartshuk<sup>a, \*</sup>, A. V. Matyukhin<sup>b, \*\*</sup>, V. P. Shokhrin<sup>c, \*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,  
Universitetskaya nab. 1., St. Petersburg, 199034 Russia

<sup>b</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>c</sup>United Administration, L.G. Kaplanov Lazovsky State Nature Reserve and “Zov tigr”,  
National Park, Tsentralnaya St., 56, Lazo, Primorskii Krai, 692980 Russia

\*e-mail: chlorops@zin.ru

\*\*e-mail: amatyukhin53@mail.ru

\*\*\*e-mail: shokhrin@mail.ru

Received June 28, 2022

Revised October 8, 2022

Accepted October 10, 2022

In 2017–2020, 3833 birds representing 103 species were captured at two localities in the Lazovsky State Nature Reserve, Primorye Territory, Russian Far East. All birds were ringed and released on site. The research team recorded the presence of louse flies in 646 birds representing 62 species (51 nestlings, 11 migrants), while 41 species from two orders, Charadriiformes and Apodiformes, were found to be uninfested. A total of 1184 specimens of louse flies from two subfamilies, Ornithomyiinae (3 genera, 6 species) and Lipopteninae (1 genus, 2 species), were revealed. Forty-seven species of birds were recorded to be infested by *Ornithoica momiyamai* Kishida 1932, most of these serving as hosts new to this louse fly. Forty-two bird species were infested by *Ornithomya avicularia* (L. 1758) s. l., 11 bird species were found hosts to *O. fringillina* (Curtis 1856). *Ornithoica unicolor* Speiser 1900 was revealed on 11 bird species, being the most abundant on the Ural owl (*Strix uralensis*). *Ornithomya comosa* (Austen 1930) and *Crataerina hirundinis* (Curtis 1856) were found on Hirundinidae birds and *Parus palustris*. *Lipoptena cervi* (Linnaeus 1758) and *L. fortisetosa* Maa 1965 were recorded as uncommon bird parasites, as both species were only found on six bird species.

**Keywords:** Hippoboscidae, Lazovsky State Nature Reserve, Primorye Territory, Russia

**DOI:** 10.31857/S0044513423020095, **EDN:** HTMGLP

Four groups of Arthropoda are known bloodsucking ectoparasites of adult birds: ticks (Ixodidae, Argasidae and Gamasoidea), fleas (Siphonaptera), some true bugs (Hemiptera), and louse flies (Diptera, Hippoboscidae). The plumage and skin of birds are occupied by mites from the families Analgesidae and Psoroptidae. Louse flies are the main group of obligate blood-sucking ectoparasites of birds, with adult louse flies of both sexes being hematophagous. Females are macrolarviparous, with larvae developing in their uterus and feeding on secretions from internal accessory glands. These larvae are later laid on the ground or in bird nests, where they pupate immediately. Adult flies are small or medium-sized (2.5–10 mm); their body is usually dorsoventrally flattened as an adaptation to their ectoparasitic mode of life. Louse flies are important parasites of many birds, except for aquatic bird orders such as Anseriformes, Podicipediformes, Laridae, Alcidae, and others. The Hippoboscidae family comprises over 213 species (Dick, 2006), dis-

tributed all over the world, most inhabiting the tropics of both Hemispheres. There are 55 species from 12 genera known in the Palearctic Region (Soós, Húrka, 1986), with 26 of those species being recorded in the Asian Palearctic (Iwasa, Choi, 2013). Most ornithophilous louse flies are polyxenous, parasitising several tens of bird species. Louse flies are vectors of several blood-borne pathogens of wild birds, which are considered some of the most significant pathogens for the conservation of wild populations of birds. Parasites known to occur in the blood of birds are haemosporidian, piroplasmid, kinetoplastid, protozoans, bacteria and viruses. Some stages of the life history of these pathogens occur in the bodies of louse flies (Bequaert, 1953; Baker, 1967; Matyukhin, Boiko, 2007, 2008; Zabashta et al., 2017, 2017a; Khametova et al., 2018). Ornithophilous louse flies can be carried long distances by migrant birds and transfer pathogenic agents between localities, as seen by the circulation of West Nile virus by the dispersal of louse flies of the genus *Icosta*

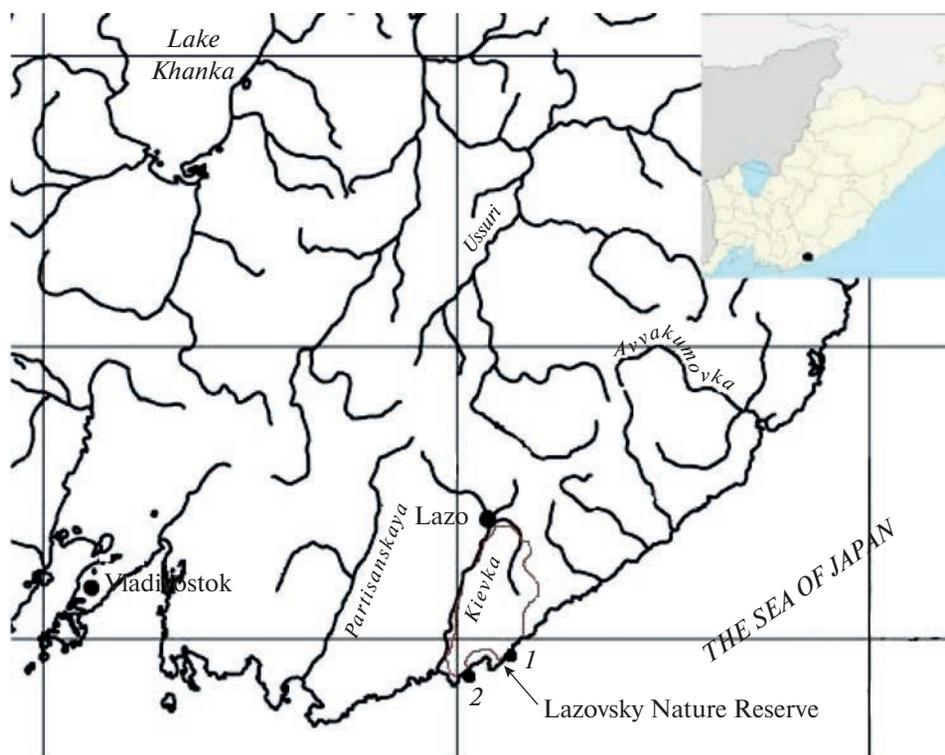


Fig. 1. South of Primorye Territory: 1, 2 – localities of collecting birds.

Speiser 1905 (Ganez et al., 2002; Farajollahi et al., 2005; Matyukhin et al., 2013). Such potential for pathogenic dispersal gives great epidemiological importance to research on bird ectoparasites (Pavlovsky, Tokarevich, 1966; L'vov, Il'ichev, 1979).

#### STUDY AREA, MATERIALS AND COLLECTION METHODS

All material was collected in the Lazovsky State Nature Reserve in 2017–2020, which is situated in the east-southern part of the Primorye Territory, between the Kievka and Chernaya Rivers, on the southern spurs of Sikhote-Alin, occupying the meridional ridge of Zapovedny at a height of 600–900 m with peaks Chernaya, Nogievskaya, and others more than 1000 m. Rivers and springs are numerous and belong to several basins. Musson climate is softer on the sea coast and colder in mountain parts of the territory. Forests occupy more than 95% of the territory with the dominance of oak forests (*Quercus mongolica*, 64%). Forests dominated by *Pinus koreana* are situated only in the continental parts of the Reserve. Upper parts of ridges and hills are covered with spruce-fir forests. Valley forests with high plant biodiversity occur along big rivers. Vegetation changes from sea meadows to mountain beach wood and mountain meadows. The research team captured birds using mist nets in two localities, which were 50 km apart from each other (Fig. 1).

Locality 1. Valley of the Proselochnaya River (43°01' N, 134°07' E).

Locality 2. Petrov Bay (133°48' N, 133°48' E).

Five mist nets (4 nets 12 m long and a net 9 m long, height 2.5 m) were used in May–August and 5–11–in September–November every year in both localities. Mist nets were used for 150 days (1237 mist/day for four years: 2017–299; 2018–407; 2019–261; 2020–270). A total of 3833 individual birds of 103 species were captured over four years. All captured birds were ringed and released into the wild. Nine nestlings of four species (*Cecropis daurica*, *Hirundo rustica*, *Passer montanus*, and *Apus pacificus*) were also sampled for collecting louse flies. Each bird taken from the mist net was transported into a special tent in a small fabric bag, where the plumage of each captured bird was thoroughly examined to search for louse flies. A total of 1184 specimens of louse flies were collected from 646 birds of 62 species. All the captured flies were preserved in 70% ethanol. To identify the louse flies species, the following literature resources were used: Theodor, Oldroyd, 1964; Maa, 1963, 1966, 1969; Grunin, 1970; Farafonova, 2001; Doszhanov, 2003; Iwasa, Choi, 2013. The Latin names of birds are given according to Koblik and Arkhipov (2014).

## RESULTS

The results for each year are presented separately as the collecting period and the number of sampled birds and their parasitic louse flies varied every year.

**2017.** Birds were captured over 35 days: 7 days in July, 11 days in September, 14 days in October, and 3 days in November. A total of 1161 birds of 55 species were captured and examined. It was found that 104 birds (8.96%) of 32 species were parasitised by louse flies of 7 species. Most specimens of infected birds were captured in July and September. Twenty-three species of examined birds were free from parasites. Twenty-seven species of birds were infected by *Ornithoica momiyamai* Kishida 1932, the most common parasite. Ten species of birds were infected by *Ornithomya avicularia* (L. 1758) s. l., the second most abundant parasite. Most species of birds were infected by one or two species of louse flies. Only four species of birds, *Parus minor*, *Sitta europaea*, *Cristemberiza elegans*, and *Ocyris spodocephalus* were infected by three species of louse flies. Most specimens of louse flies were collected from *Sitta europaea* and *Cristemberiza elegans*, representing 26 and 21 specimens of louse flies respectively. The degree of infection for different species of birds varied; for example, two individuals of *Cristemberiza elegans* were investigated and both presented louse flies, while only two out of 444 individuals of *Aegithalos caudatus* had louse flies. Only one individual of *Paradoxornis webbianus* was infected from 56 investigated specimens and only 12 out of 111 individuals of *Zosterops erythropleurus* were parasitised. *Luscinia sibilans*, *Phylloscopus tenellipes*, and *Cristemberiza elegans* were infected by two species of common mammal parasites, *Lipoptena cervi* (L. 1758) and *L. fortisetosa* (Maa, 1965).

**2018.** Birds were captured over 56 days: 6 days in May, 10 days in July, 8 days in August, 16 days in September, 14 days in October, and 2 days in November. A total of 1443 birds from 79 species were captured and examined. Thirty-three bird species were parasite-free. Only 296 specimens of 46 species of birds were infected (20.51%) by 7 species of louse flies. Louse flies were found on 10 species of birds on which they not were found in 2017. Thirty-seven species of birds were infected by *Ornithoica momiyamai*, the most numerous louse flies as in 2017. Twenty-four species of birds were infected by *Ornithomya avicularia*, the second most abundant louse fly. Only 3 species of birds were infected by *Ornithoica unicolor* Speiser 1900. Usually, a single species of louse fly was found on a specimen of bird, seldom two or three species. *Sitta europaea* was strongly infected: 85 louse flies of two species were taken from 29 examined birds. *Parus minor*, *P. palustris*, *Phylloscopus coronatus*, *Turdus hortulorum*, *Motacilla cinerea*, and *Picus canus* were infected by three species of louse flies. *Cecropis daurica* and *Delichon urbica lagopodum* were infected by monoxenous louse fly species *Ornithomya comosa* (Austen 1930)

and *Crataerina hirundinis* (Linnaeus 1758). *Parus palustris* and *Streptopelia orientalis* were infected by the common mammal parasite *Lipoptena cervi*.

**2019.** Birds were sampled over 29 days: 3 days in May, 3 days in July, 7 days in August, 12 days in September, and 4 days in October. A total of 940 birds of 67 species were captured. 173 birds of 33 species were infected (18.40%) by 5 species of louse flies. 24 species of birds were infected by the most abundant louse fly *Ornithoica momiyamai*, 9 species of birds were infected by *O. unicolor*, and 22 species of birds were infected by *Ornithomya avicularia*. Usually, a single species of louse fly was found on a single species of bird, seldom two or three species. *Sitta europaea* was infected by 4 species of louse flies; 60 louse flies were taken from 27 birds. The highest number of louse flies were found on Ural Owl (*Strix uralensis*) – 77 flies belonging to two species from 5 examined birds, 73 of these louse flies were *Ornithoica unicolor*. One specimen of the common mammal parasite *Lipoptena cervi* was found on *Phylloscopus schwarzi*.

**2020.** Birds were sampled over 30 days: 8 days in July, 10 days in August, 8 days in September, and 4 days in October. A total of 289 birds of 47 species were captured. Louse flies belonging to 7 species were found on 73 birds of 25 species (25.26%). 16 species of birds were infected by *Ornithoica momiyamai* and 17 species by *Ornithomya avicularia*. A female *Ornithomya comosa*, a monoxenous parasite of Hirundinidae was found on the accidental host *Parus palustris*. As in preceding years, usually, only one or two species of louse flies were found on a species of bird. Three species of louse flies were taken from *Cristemberiza elegans* and *Turdus hortulorum* and four species of louse flies from *Parus palustris*. The highest number of louse flies were found on *Turdus hortulorum* – 40 specimens on 7 examined birds. The common mammal parasite *Lipoptena fortisetosa* was found on *Cristemberiza elegans*.

## DISCUSSION

Birds of the following orders were investigated: Falconiformes 2 species, Galliformes 1, Charadriiformes 9, Columbiformes 1, Strigiformes 4, Apodiformes 1, Coraciiformes 1, Piciformes 7, and Passeriformes 77 species. Six hundred forty-six birds (16.9% from captured and investigated) of 62 species were infected by louse flies: Falconiformes 2 species, Galliformes 1, Columbiformes 1, Strigiformes 2, Coraciiformes 1, Piciformes 4, Passeriformes 51 (Table 1). Passeriformes were the most numerous group of infected birds (82.25%), and no louse flies were found on 41 species of examined birds. Most birds were nesting, and 11 species were migrants: *Anthus rubescens*, *Prunella montanella*, *Luscinia calliope*, *Muscicapa griseisticta*, *Ficedula albicilla*, *Phylloscopus borealis*, *Phylloscopus inornatus*, *Fringilla montifringilla*, *Ocyris rusticus*, *Ocyris personata*, and *Ocyris rutilus*. Only two po-

**Table 1.** Birds and their parasite louse flies, collected 2017–2020 in the Lazovsky Nature Reserve

Species of birds and number of specimens infected by louse flies	Species of louse flies and number of males/females collected
<i>Pernis ptilorhynchus</i> 1	<i>Ornithoica unicolor</i> 0/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Accipiter nasus</i> 1	<i>Ornithomya avicularia</i> 1/2
<i>Tetrastes bonasia</i> 1	<i>Ornithomya avicularia</i> 1/0
<i>Streptopelia orientalis</i> 1	<i>Lipoptena cervi</i> 0/1
<i>Strix uralensis</i> 5	<i>Ornithoica unicolor</i> 23/50, <i>Ornithomya avicularia</i> 1/3
<i>Otus bakkamoena</i> 1	<i>Ornithomya avicularia</i> 0/2
<i>Alcedo atthis</i> 11	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/7, <i>Ornithomya avicularia</i> 3/2
<i>Picus canus</i> 7	<i>Ornithoica unicolor</i> 1/0, <i>Ornithoica momiyamai</i> 0/1, <i>Ornithomya avicularia</i> 6/0
<i>Dendrocopos leucotos</i> 6	<i>Ornithoica unicolor</i> 0/1, <i>Ornithoica momiyamai</i> 1/6, <i>Ornithomya avicularia</i> 2/2
<i>Dendrocopos minor</i> 3	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Dendrocopos kizuki</i> 5	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/1, <i>Ornithomya avicularia</i> 2/6
<i>Delichon urbica</i> 4	<i>Crataerina hirundinis</i> 2/6
<i>Cecropis daurica</i> 3	<i>Ornithoica momiyamai</i> 9/20, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/9
<i>Anthus hodgsoni</i> 6	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/3, <i>Ornithomya avicularia</i> 1/3; <i>Ornithomya fringillina</i> 0/1
<i>Anthus rubescens</i> 2	<i>Ornithomya fringillina</i> 0/2
<i>Motacilla lugens</i> 2	<i>Ornithomya avicularia</i> 1/1
<i>Motacilla cinerea</i> 17	<i>Ornithoica momiyamai</i> 4/9, <i>Ornithomya avicularia</i> 1/8, <i>Ornithomya fringillina</i> 0/1
<i>Pericrocotus divaricatus</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/0
<i>Prunella montanella</i> 1	<i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Lanius cristatus</i> 3	<i>Ornithoica unicolor</i> 0/2, <i>Ornithoica momiyamai</i> 0/4, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Turdus hortulorum</i> 45	<i>Ornithoica unicolor</i> 7/38, <i>Ornithoica momiyamai</i> 10/45, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/21
<i>Turdus pallidus</i> 1	<i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Zoothera varia</i> 2	<i>Ornithoica unicolor</i> 0/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Phoenicurus aureoreus</i> 20	<i>Ornithoica momiyamai</i> 5/24, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/3
<i>Luscinia sibilans</i> 3	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1, <i>Lipoptena cervi</i> 0/1
<i>Luscinia cyane</i> 3	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 2/0
<i>Luscinia calliope</i> 3	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/2
<i>Muscicapa dauur</i> 26	<i>Ornithoica momiyamai</i> 9/20, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/9
<i>Muscicapa griseisticta</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/1
<i>Ficedula zanthopygia</i> 46	<i>Ornithoica momiyamai</i> 2/25, <i>Ornithomya avicularia</i> 4/16
<i>Ficedula mugimaki</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/0
<i>Ficedula albicilla</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/1
<i>Cyanoptila cyanomelana</i> 7	<i>Ornithoica momiyamai</i> 3/3, <i>Ornithomya avicularia</i> 2/2
<i>Urosphena squameiceps</i> 2	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/5, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Locustella certhiola</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/0
<i>Phylloscopus borealis</i> 2	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/3
<i>Phylloscopus tenellipes</i> 5	<i>Ornithoica momiyamai</i> 2/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Phylloscopus coronatus</i> 15	<i>Ornithoica momiyamai</i> 5/16, <i>Ornithomya avicularia</i> 1/6
<i>Phylloscopus inornatus</i> 2	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/2
<i>Phylloscopus proregulus</i> 9	<i>Ornithoica unicolor</i> 0/1, <i>Ornithoica momiyamai</i> 5/13
<i>Phylloscopus fuscatus</i> 1	<i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Phylloscopus schwarzi</i> 5	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/3 <i>Lipoptena cervi</i> 0/1
<i>Paradoxornis webbiana</i> 3	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/1, <i>Ornithomya fringillina</i> 0/1
<i>Aegithalos caudatus</i> 8	<i>Ornithoica momiyamai</i> 3/51, <i>Ornithomya fringillina</i> 0/1

Table 1. (Contd.)

Species of birds and number of specimens infected by louse flies	Species of louse flies and number of males/females collected
<i>Parus palustris</i> 29	<i>Ornithoica momiyamai</i> 7/22, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/4, <i>Ornithomya fringillina</i> 0/1, <i>Ornithomya comosa</i> 0/1, <i>Lipoptena cervi</i> 0/1
<i>Parus ater</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/1
<i>Parus minor</i> 51	<i>Ornithoica momiyamai</i> 18/47, <i>Ornithomya avicularia</i> 4/19, <i>Ornithomya fringillina</i> 0/2
<i>Sitta europaea</i> 68	<i>Ornithoica unicolor</i> 1/7, <i>Ornithoica momiyamai</i> 35/109, <i>Ornithomya avicularia</i> 3/17, <i>Ornithomya fringillina</i> 1/1
<i>Certhia familiaris</i> 3	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/3
<i>Zosterops erythropleurus</i> 35	<i>Ornithoica unicolor</i> 0/2, <i>Ornithoica momiyamai</i> 6/32, <i>Ornithomya avicularia</i> 1/5
<i>Passer montanus</i> 2	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/2
<i>Fringilla montifringilla</i> 2	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/2, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Uragus sibiricus</i> 2	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/1, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/1
<i>Eophona personata</i> 2	<i>Ornithomya avicularia</i> 1/2
<i>Emberiza cioides</i> 10	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/6, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/6
<i>Emberiza fucata</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 0/1
<i>Cristememberiza elegans</i> 68	<i>Ornithoica unicolor</i> 0/1, <i>Ornithoica momiyamai</i> 7/68, <i>Ornithomya avicularia</i> 2/11, <i>Lipoptena fortisetosa</i> 0/2
<i>Ocyris tristrami</i> 31	<i>Ornithoica momiyamai</i> 7/33, <i>Ornithomya avicularia</i> 1/8
<i>Ocyris spodocephalus</i> 39	<i>Ornithoica momiyamai</i> 9/41, <i>Ornithomya avicularia</i> 2/15
<i>Ocyris personatus</i> 1	<i>Ornithoica momiyamai</i> 9/3
<i>Ocyris rutilus</i> 7	<i>Ornithoica momiyamai</i> 1/4, <i>Ornithomya avicularia</i> 0/3, <i>Ornithomya fringillina</i> 0/1

lyxenus species of louse flies (*Ornithoica momiyamai* and *Ornithomya avicularia*) were found on migrant birds. Migrant birds can transport louse flies north to their nesting sites.

The research team found differences in the number of species of louse flies and the number of collected specimens of louse flies for each sampled year, where a total of 1184 louse flies of 8 species were collected and determined. The most numerous polyxenus louse fly was *Ornithoica momiyamai*, parasitising 47 bird species, closely followed by the polyxenus louse fly *Ornithomya avicularia*, which parasitised 42 bird species. *Ornithoica unicolor* was the third most abundant louse fly, parasitising 11 bird species of different orders but showing a preference for Strigiformes. The fourth most abundant louse fly species was *Ornithomya fringillina*, which parasitised 11 bird species. The closely related species *O. chloropus* Bergroth 1901 was not recorded, although it is well known in the Primorye Territory and Amur Province (Belousova, 2012; Meissner et al., 2020). The research team found the monoxenus louse fly *Ornithomya comosa* usually associated with Hirundinidae, on *Parus palustris* (Paridae). Records of louse flies on accidental hosts help to understand how infection of isolated populations of Hirundinidae by the monoxenus *O. comosa* happens. The species was originally recorded in India (Austen, 1930) and later in Malaysia, Ne-

pal, and Thailand (Maa, 1977), Japan, Kazakhstan, Kirgizstan (Doszhanov, 2003), Russian Far East (Nartshuk et al., 2019a), West Siberia, Eastern Europe in 2013, and finally in the Kaliningrad Region of Russia, on the ornithological station of Curonian Spit (Nartshuk et al., 2019). Now the species occurs in West Europe (Le Guillou, Chapelin-Visardi, 2022).

*Streptopelia orientalis*, *Luscinia sibilans*, *Phylloscopus schwarzi*, and *Parus palustris* were accidental avian hosts of the mammophilous louse fly species *Lipoptena cervi*, while *Phylloscopus tenellipes* and *Cristememberiza elegans* were accidental avian hosts of the mammophilous louse fly *Lipoptena fortisetosa*. The range of *L. fortisetosa*, which is assumed to have Eastern Palearctic origin, has remarkably expanded to the West. It is presumed to be associated with the introduction of the sika deer to Europe (Kurina et al., 2019). In the authors' opinion, transportation by birds must not be ruled out.

Considerably more female than male louse flies were found on birds. Infected birds were prevalent in July and September. The degree of infection significantly varied between bird species. Two individuals of *Cristememberiza elegans* were examined, and louse flies were found on each; out of the 444 *Aegithalos caudatus* individuals examined, only two birds were infected. Only one individual of *Paradoxornis webbianus* was infected out of 56 examined ones. The largest numbers

of louse fly specimens, 26 and 21 respectively, were collected from *Sitta europaea* and *Cristemberiza elegans*. Of 111 examined birds *Zosterops erythropleurus*, only 12 were infected. Four species of louse flies were found only on *Sitta europaea*. Most specimens of louse flies were found on *Strix uralensis*—77 flies of two species from 5 examined birds, 73 of them were *Ornithoica unicolor* and four *Ornithomya avicularia*. It is known that *Ornithoica unicolor* prefers to feed on Strigiformes birds. Five birds of *Strix uralensis* were infected as follows: August 17, 2019—3 males and 3 females, September 2, 2019—11 males and 24 females, September 9, 2019—8 males and 15 females, September 13, 2019—1 male and 2 females, September 29, 2019—6 females. The thick and fluffy plumage of owls is favourable for the parasitism of louse flies. Sixty louse flies of four species were taken from 27 birds of *Sitta europaea*, 37 flies belonging to three species—on 15 birds of *Turdus hortulorum*, and 26 louse flies of two species on 19 birds of *Cristemberiza elegans*. Three species of louse flies were collected on *Cristemberiza elegans* and *Turdus hortulorum*, four species of louse flies on *Parus palustris*. Most louse flies were found on *Turdus hortulorum*—40 specimens on 7 examined birds. The distribution of polyxenous louse flies *Ornithoica momiyamai* and *Ornithomya avicularia* amongst individual birds was random. Monoxenous species *O. comosa* and *Crataerina hirundinis*, parasites of Hirundinea were found on each examined bird.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The study was performed as a part of the state research project of Zoological Institute RAN 122031100272-3 (E.P. Nartshuk). The authors thank D.Ju. Eremin (the Lazovsky State Nature Reserve) for help in collecting materials, Felipe Campos-Cerda (Animal Behavior Lab. Institute of Ecology UNAM) and unknown reviewer for valuable remarks.

#### REFERENCES

- Austen E.E., 1930. A new Hippoboscidae parasite (Diptera, Pupipara) of the Indian sand-martin // *Annals and Magazine of natural History*, London. Vol. 5. P. 560–561.
- Baker J.R., 1967. A review of the role played by the Hippoboscidae (Diptera) as vectors of endoparasites // *Journal of Parasitology*. Vol. 53. P. 412–418.
- Belousova N.M., 2012. [Arthropoda of Felipe Campos-Cerda (Animal Behavior Lab. Institute of Ecology UNAM). nests of synanthropic and hemisynanthropic birds of se-lyteb rayons of Prikhankay valley. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Vladivostok. 22 p. [in Russian].
- Bequaert J.C., 1953. The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. Part 1. Structure, physiology and natural history // *Entomologica Americana*. Vol. 32. P. 1–209. Vol. 33. P. 211–442.
- Dick C.W., 2006. Check list of the world Hippoboscidae (Diptera, Hippoboscoidea). Chicago Field Museum of Natural History. 7 p.
- Doszhanov T.N., 2003. [Louse-flies (Diptera, Hippoboscidae) of the Palearctic Region]. Almaty: 277 p. [In Russian].
- Farafonova G.V., 2001. [Fam. Hippoboscidae—louse flies. P. 252–258. In: P.A. Lehr (Ed.) Key to the insects of Russian Far East. Vol. 6. Pt 2. Diptera and Syphonaptera]. Vladivostok: Dal'nauka. [In Russian].
- Farajollahi A., Crans V.J., Nickerson D., Bryant P., Wolf B., Glaser F., Andreadis T.G., 2005. Detection of West Nile virus RNA from the louse fly *Icosta americana* (Diptera: Hippoboscidae) // *Journal of the American Mosquito Control Association*. Vol. 21. № 4. P. 474–476.
- Ganez A.Y., Baker I.K., Lindsay R., Dibernardo A., McKeever K., Hunter B., 2002. West Nile virus outbreak in North American owls, Ontario // *Emerging Infections Diseases*. Vol. 10. № 12. P. 21352–142.
- Grunin K.Ya., 1970. Family Hippoboscidae—louse flies. In: A.A. Stackelberg, E.P. Nartshuk (Eds). Key to insects of the European part of the USSR. Nauka: Leningrad. Vol. 6. Pt 2. P. 596–601. [In Russian].
- Iwasa M., Choi C.-Y., 2013. Contribution to the knowledge of the Hippoboscidae (Diptera) from the Republic of Korea // *Journal of medical entomology*. Vol. 50. P. 231–236.
- Khametova A.P., Pichurina N.L., Zabashta M.V., Romanova L.V., Orekhov I.V., Borodina T.N., Adamenko V.I., Zabashta A.V., 2018. Biocenotic structure of natural focus of borreliosis in the Rostov region // *Medical Parasitology and Parasitic Diseases*. Vol. 4. P. 33–39. [In Russian].  
<https://doi.org/10.33092/0025-8326mp2018.4.33-39>
- Koblik E.A., Arkhipov V. Yu., 2014. [Fauna of birds of countries of Northern Eurasia in borders of former the USSR: lists of species] // *Zoologicheskie issledovaniya*. Vol. 14. P. 1–171 [In Russian]. [zmmu.msu.ru/nauka-v-musee/publikacii](http://zmmu.msu.ru/nauka-v-musee/publikacii)
- Kurina O., Kirik H., Ōunap H., Ōunap E., 2019. The northernmost record of a blood-sucking ectoparasite, *Lipoptena fortisetosa* Maa (Diptera: Hippoboscidae), in Estonia // *Biodiversity Data Journal*. Vol. 7. P. e47857. <https://doi.org/10.3897/BDJ.7.e47857>
- Le Guillou G., Chapelin-Visardi J.-D., 2022. Découverte d'*Ornithomya comosa* (Austen, 1930) in Belgique et en France (Diptera: Hippoboscidae) // *L'Entomologiste*. Vol. 78. № 4. P. 287–294.
- L'vov D.K., Il'ichev V.D., 1979. [Migration of birds and transfer of pathogens. Ecologo- geographic association of birds with pathogens]. Nauka: Moscow. 272 p. [In Russian].
- Maa T.C., 1963. Genera and species of Hippoboscidae (Diptera): Types, Synonymy, Habitats and Natural Grouping // *Pacific Insects Monograph*. Hawaii, Honolulu, Bishop Museum. Vol. 6. P. 1–186.
- Maa T.C., 1966. Studies in Hippoboscidae (Diptera). The genus *Ornithoica* Rondani (Diptera: Hippoboscidae) // *Pacific Insects Monograph*. Hawaii, Honolulu, Bishop Museum. Vol. 10. P. 10–124.
- Maa T.C., 1969. A synopsis of the genera *Ornithophila* and *Ornithoictona* with remarks of this habitat diversification (Diptera: Hippoboscidae) // *Pacific Insect. Monograph*. Hawaii. Honolulu. Bishop Museum. Vol. 20. P. 1–23.
- Maa T.C., 1977. Family Hippoboscidae. in: M.D. Delfinado, D.E. Hardy (Eds). A Catalog of the Diptera of the Oriental Region, 1977. Honolulu: The University press of Hawaii. Vol. 3. P. 407–418.

- Matyukhin A.V., Boiko E.A., 2007. Nidocoenoses as indicators of epizootological and epidemiological status of surroundings (on example of megapolis). In Materialy mezhdunarodnoi nauchno-practicheskoi konferentsii 14–16 Otyabrya 2007. Gomel. P. 191–194. [In Russian].
- Matyukhin A.V., Boiko E.A., 2008. Nidocoenoses as indicators of epizootological and epidemiological status of surroundings (on example of megapolis). Materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 130-letiyu academica K.I. Skryabina. Moscow. P. 217–221. [In Russian].
- Matyukhin A.V., Matrosov A.N., Porshakov A.M., 2013. Louse fly *Icosta ardeae*—distribution and possible role in the circulation of West Nile virus // Problems of very dangerous infection. Vol. 4. P. 111–112. [In Russian].
- Meissner B.P., Rodrigez-Vera F., Hawlitschek O., Hein W., Jentsch M., 2020. Incidence of louse flies on birds from the Russian Far East (Diptera: Hippoboscidae) and investigation of the status of some taxa by DNA barcoding // Russian Entomological Journal. Vol. 29. № 3. P. 327–335.
- Nartshuk E.P., Matyukhin A.V., Shapoval A.P., 1919. First record of parasitic louse fly *Ornithomya comosa* (Austin, 1930) (Diptera, Hippoboscidae) in Europe and western Russia // Zoosystematica Rossica. Vol. 28. № 2. P. 356–359.
- Nartshuk I.E.P., Matyukhin A.V., Shokhrin V.P., Markovets M.Yu., 2019a. New records of ornithophilous louse flies (Diptera: Hippoboscidae: Ornithomyinae) from the Russian Far East // Far Eastern Entomologist. № 384. P. 15–20. <https://doi.org/10.25221/fee.384.4>
- Pavlovsky E.N., Tokarevich K.N., 1966. [Birds and inflectional pathology of men] // Medicina. L. 227 p. [In Russian].
- Soós A., Húrka K., 1986. Family Hippoboscidae. In: Soós Á., Papp L. (Eds). Catalogue of Palearctic Diptera. Scatophagidae–Hypodermatidae. Budapest: Akadémiai Kiadó. Vol. 11. P. 215–226.
- Theodor O., Oldroyd H., 1964. Hippoboscidae. In: Lindner E. (Ed.) Die Fliegen der Palaearktischen Region. Bd. 12. S. 1–70. Stuttgart, Germany: Schweizerbart.
- Zabashita M.V., Pichurina L.N., Savchenko A.P., Romanova L.V., Matyukhin A.V., Zabashita A.V., 2017. Specific of circulation of pathogens *P. borellia* on the South of Russia. Materialy II vserossiyskoi Konferentsii 5–6 Aprelyya 2017. Aktualnye Problemy Bolesney obshchik dlya Cheloveka i Zhivotnykh. Stavropol. P. 145–147. [In Russian].
- Zabashita M.V., Pichurina L.N., Matyukhin A.V., Savchenko A.P., Romanova L.V., Zabashita A.V., 2017a. The epizootological importance of the numerous species of bloodsucking flies (Diptera: Hippoboscidae) of the Western Ciscaucasia. XV S'ezd Russkogo entomologicheskogo Obshchestva. Novosibirsk, 31 Iyunya–7 Avgusta 2017. Materialy S'ezda. Novosibirsk. P. 191–193. [In Russian].

## ПТИЦЫ КАК ХОЗЯЕВА-ПРОКОРМИТЕЛИ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ МУХ-КРОВСОСОК (DIPTERA) НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Э. П. Нарчук<sup>1, \*</sup>, А. В. Матюхин<sup>2, \*\*</sup>, В. П. Шохрин<sup>3, \*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, С.-Петербург, 199034 Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

<sup>3</sup>Объединенная дирекция Лазовского государственного природного заповедника имени Л.Г. Капланова и национального парка “Зов тигра”, Центральная ул. 56, Лазо, Приморский край, 692980 Россия

\*e-mail: chlorops@zin.ru

\*\*e-mail: amatyukhin53@mail.ru

\*\*\*e-mail: shokhrin@mail.ru

В течение четырех лет (2017–2020) в двух пунктах на территории Лазовского государственного природного заповедника отловлено 3833 птицы 103 видов с использованием паутинных сетей. Все птицы окольцованы и отпущены на волю. Из них 646 птиц 62 видов были заражены мухами-кровососками и птицы 41 вида были свободны от мух. С птиц сняты 1184 особи мух-кровососок двух подсемейств: Ornithomyinae (3 рода и 6 видов) и Lipopteninae (1 род и 2 вида). 47 видов птиц служили хозяевами *Ornithoica tomiyamai* Kishida 1932, большинство из них впервые указаны как хозяева этого вида кровососок. 42 вида птиц оказались хозяевами *Ornithomya avicularia* (L. 1758) s. l. 11 видов птиц отмечены как хозяева *O. fringilina* (Curtis 1856). *Ornithoica unicolor* Speiser 1900 снята с 12 видов птиц, наибольшее число экземпляров — с длиннохвостой неясыти (*Strix uralensis*). Прокормителями *Ornithomya comosa* (Austen 1930) и *Crateirina hirundinis* (Curtis 1856) служат птицы семейства Hirundinidae, но 1 экз. *O. comosa* снят со случайного хозяина *Parus palustris* (семейство Paridae). Птицы обычно не являются прокормителями *Lipoptena cervi* (L. 1758) и *L. fortisetosa* (Maа 1965), но эти мухи были сняты с шести видов птиц.

**Ключевые слова:** птицы, Hippoboscidae, Лазовский государственный природный заповедник, Приморский край, Россия

УДК 639.128.12;591.538

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СПЕКТРА ПИТАНИЯ ПАРЫ ОРЛОВ-МОГИЛЬНИКОВ (*AQUILA HELIACA*, ACCIPITRIDAE, ACCIPITRIFORMES) В ЛЕВОБЕРЕЖЬЕ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2023 г. М. В. Корепов<sup>a, b, \*</sup>, Л. А. Арбузова<sup>a, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова, Ульяновск, 432071 Россия

<sup>b</sup>Национальный парк “Сенгилеевские горы”, Ульяновск, 432071 Россия

\*e-mail: korepov@list.ru

\*\*e-mail: lada-arbuzova@bk.ru

Поступила в редакцию 23.11.2022 г.

После доработки 10.01.2023 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

Изучены сезонная и межгодовая динамика спектра питания пары орлов-могильников (*Aquila heliaca*) на гнездовом участке в Заволжье Ульяновской области. Исследования вели на протяжении трех сезонов (2019–2021) с использованием автономной системы видеонаблюдения. За исследуемый период идентифицировано 555 объектов добычи, принесенных орлами на гнездо. Выявлено 30 таксонов диких позвоночных животных и 4 вида домашних животных, относящихся к четырем классам позвоночных животных. Максимальное потребление пищи наблюдается в июне и июле. Объектами питания являются преимущественно большой суслик (35%), сизый голубь (22%) и обыкновенный хомяк (14%). Грызуны преобладают в питании в период строительства гнезда (апрель), насиживания кладки (май) и на начальных стадиях выкармливания птенцов (июнь–июль). Доля голубей и врановых птиц в питании значительно увеличивается в период выкармливания подросших птенцов и слетков (август–сентябрь). Выращивание двух птенцов, по сравнению с выращиванием одного птенца, обусловливает увеличение потребления пищи в среднем в 1.5 раза, преимущественно за счёт грызунов.

**Ключевые слова:** орел-могильник, *Aquila heliaca*, гнездовая биология, спектр питания, поволжская популяция

**DOI:** 10.31857/S0044513423030108, **EDN:** BWXBSK

Кормовая база является ключевым фактором, определяющим состояние популяций крупных пернатых хищников. В частности, для орла-могильника (*Aquila heliaca* Savigny 1809) в Поволжье было показано, что распространение вида лимитируется, в первую очередь, распространением и численностью основных объектов питания – крупных степных грызунов (сусликов и сурков) (Мосейкин, 1999; Корепов, Корепова, 2018). При этом в научной литературе также неоднократно обсуждался вопрос широких адаптационных возможностей орла-могильника к освоению кормовых ресурсов в зависимости от местности (Королевский орел..., 1999; Пернатые хищники..., 2010; Корепов, 2012; Хорват и др., 2018). Поскольку рассматриваемый вид продолжает оставаться уязвимым (Красная книга России – 2 категория; Красный список МСОП – категория UV), детальное изучение одного из лимитирующих факторов его распространения и численности является актуальной задачей на сегодняшний день.

Региональные обзоры по питанию поволжской популяции орлов-могильников основаны преимущественно на сборах пищевых остатков и погадок на гнездовых участках орлов (Бекмансуров и др., 2010; Карякин, Паженков, 2010; Корепов, Бородин, 2013; Андрейчев и др., 2016). Данный способ позволяет достаточно полно выявить видовой состав жертв и в некоторых случаях их количественное соотношение, однако сезонные аспекты и межгодовая динамика спектров питания остаются малоизученными. Немаловажную роль играет и высокая степень утилизации покровов млекопитающих мелкого и среднего размера, по сравнению со степенью утилизации, например, перьев птиц и колючек ежей, чьи остатки сохраняются и обнаруживаются гораздо лучше и дольше под гнездами. Это приводит к искажению реального соотношения численности различных видов жертв в рационе орлов при использовании традиционных методов исследования (Корепов и др., 2022; Бекмансуров, 2022). Современные методы автономного видеонаблюдения, используемые в данной работе, поз-



Рис. 1. Ракурс с камеры наблюдения на гнезде орлов-могильников.

волили без беспокойства для птиц провести наблюдения за спектром питания пары орлов-могильников на протяжении трех сезонов подряд в режиме онлайн.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводили на гнезде орлов-могильников, расположенном в Чердаклинском р-не Ульяновской обл. (Заволжье), в течение трех гнездовых сезонов (2019–2021 гг.) с марта по сентябрь.

Для этого использовали камеру наружного наблюдения, установленную около гнезда (рис. 1). Автономное электропитание осуществлялось при помощи солнечной батареи. Трансляцию осуществляли по средствам мобильной сети Интернет на скорости 4G. Все записи с камеры поступали в облачное хранилище сервиса Ivideon, после чего их просматривали и анализировали, необходимые эпизоды сохраняли на персональный компьютер для дальнейшей обработки.

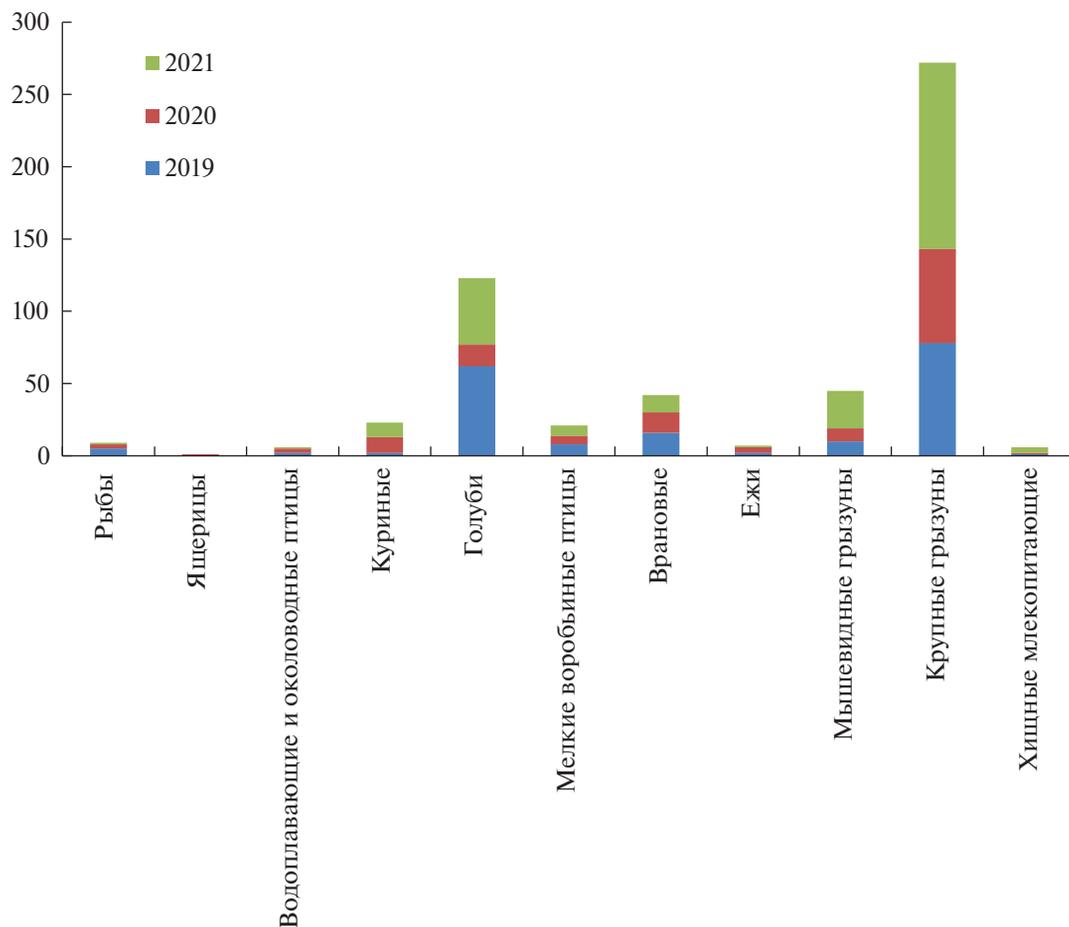
За весь период наблюдений зафиксировано 555 кормовых объектов, принесенных взрослыми особями орлов-могильников на гнездо, в том числе 186 – в 2019 г., 132 – в 2020 г. и 237 – в 2021 г. Из них 543 объекта удалось определить до ранга вида или рода. Определение таксономической принадлежности принесенной на гнездо добычи проводили по фрагментам видеозаписей и сохраненным с видеозаписей кадрам. Для идентификации живот-

ных объектов использовался комплекс внешних признаков, доступных при дистанционном наблюдении: относительные размеры, форма и окраска.

В каждый из трех исследуемых сезонов пара орлов-могильников откладывала по два яйца, однако в первые два сезона (2019 и 2020 гг.) младший птенец погибал на ранних стадиях (в возрасте 2 и 11 дней, соответственно), и только в 2021 г. орлы вырасти двух птенцов. Также следует отметить, что в 2021 г. на исследуемом гнезде сменилась самка, в то время как самец остался прежним.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе наблюдений в течение трех гнездовых сезонов (2019–2021 гг.) в спектре питания пары орлов-могильников выявлено 30 таксонов диких позвоночных животных, определённых до вида (26 таксонов) либо до рода (4 таксона) и относящихся к четырем классам: лучеперые рыбы, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Помимо этого, выявлено 4 вида домашних животных, относящихся к двум классам: птицы и млекопитающие. По видовому разнообразию в спектре питания преобладают птицы – 19 видов, включая три вида домашних птиц, далее идут млекопитающие – 9 видов, включая один вид домашних млекопитающих, и рыбы – 5 видов. Пресмыкающихся, представленных всего одной особью прыткой ящерицы, следует отнести к случайной добыче (табл. 1). Присут-



**Рис. 2.** Соотношение численности (шт.) представителей разных экологических групп животных в спектре питания пары орлов-могильников в гнездовой период (2019–2021 гг.).

ствие рыб в рационе изучаемой пары орлов-могильников связано с близостью гнездового участка к побережью Куйбышевского водохранилища р. Волга (2.5 км), однако способ добычи столь нехарактерного для рассматриваемого хищника объекта питания остался не выясненным, вероятнее всего, это результат клептопаразитизма и собирательства.

Ключевыми кормовыми объектами на рассматриваемом участке орлов-могильников являются большой суслик (35%), сизый голубь (22%) и обыкновенный хомяк (14%). Если анализировать распределение объектов питания по основным экологическим группам животных, то преобладающими группами являются крупные грызуны (49%) и голуби (22%) (рис. 2).

Интенсивность добычи кормовых объектов орлами-могильниками в гнездовой период имеет определенную временную динамику, связанную с потребностями птиц в пище. В апреле и мае, в период брачного поведения, гнездостроительства и насиживания кладки, количество принесённых на гнездо кормовых объектов относительно невелико. В июне интенсивность добычи корма достигает

максимальных значений, что связано с вылуплением к началу лета птенцов и необходимостью их регулярного кормления в первые недели жизни. В дальнейшем количество принесённых кормовых объектов остается относительно высоким, но постепенно убывает от июня к сентябрю (рис. 3).

Количество кормовых объектов, принесенных в течение гнездового сезона на гнездо, существенно варьирует по годам и зависит от количества птенцов, срока их вылета из гнезда и частоты возвращения слетков на гнездо до окончательного отлёта к районам зимовок. Так, в 2019 г. единственный выращенный птенец продолжал кормиться на гнезде вплоть до конца сентября, в то время как в 2020 г. также единственный птенец покинул гнездо в середине августа и больше на него не возвращался, питаясь на присаде. В 2021 г. оба выращенных птенца перестали кормиться на гнезде в начале сентября. При этом количество принесённых за весь сезон кормовых объектов в 2021 г. было в 1.8 раз больше, чем в 2020 г., когда кормление птенца на гнезде закончилось на три недели раньше, и в 1.3 раза больше, чем в 2019 г., когда кормле-

Таблица 1. Рацион пары орлов-могильников в Заволжье Ульяновской обл.

Вид	Количество кормовых объектов			
	2019	2020	2021	итого
Рыбы (Pisces)				
Лещ ( <i>Abramis brama</i> )	1	—	—	1
Обыкновенная плотва ( <i>Rutilus rutilus</i> )	—	1	—	1
Серебряный карась ( <i>Carassius gibelio</i> )	1	—	—	1
Судак ( <i>Sander</i> sp.)	2	1	1	4
Речной окунь ( <i>Perca fluviatilis</i> )	—	1	—	1
Рыбы неопределённого вида ( <i>Pisces</i> sp.)	1	—	—	1
Пресмыкающиеся (Reptilia)				
Прыткая ящерица ( <i>Lacerta agilis</i> )	—	1	—	1
Птицы (Aves)				
Свистуха ( <i>Anas penelope</i> )	1	—	—	1
Кряква ( <i>Anas platyrhynchos</i> )	—	1	—	1
Гусь домашний ( <i>Anser anser</i> var. <i>domesticus</i> )	—	1	—	1
Серая куропатка ( <i>Perdix perdix</i> )	2	7	1	10
Перепел ( <i>Coturnix coturnix</i> )	—	2	8	10
Курица домашняя ( <i>Gallus gallus</i> var. <i>domesticus</i> )	—	2	1	3
Сизый голубь ( <i>Columba livia</i> )	61	15	46	122
Голубь домашний ( <i>Columba livia</i> var. <i>domestica</i> )	1	—	—	1
Озёрная чайка ( <i>Larus ridibundus</i> )	—	1	—	1
Чёрный стриж ( <i>Apus apus</i> )	—	1	—	1
Пёстрый дятел ( <i>Dendrocopos major</i> )	1	—	1	2
Белая трясогузка ( <i>Motacilla alba</i> )	—	1	1	2
Серая ворона ( <i>Corvus cornix</i> )	3	2	4	9
Грач ( <i>Corvus frugilegus</i> )	2	2	—	4
Галка ( <i>Corvus monedula</i> )	10	9	6	25
Сорока ( <i>Pica pica</i> )	1	1	2	4
Обыкновенный скворец ( <i>Sturnus vulgaris</i> )	1	2	1	4
Чёрный дрозд ( <i>Turdus merula</i> )	—	—	1	1
Деряба ( <i>Turdus viscivorus</i> )	1	1	—	2
Птицы неопределённого вида ( <i>Aves</i> sp.)	6	1	4	11
Млекопитающие (Mammalia)				
Белогрудый еж ( <i>Erinaceus roumanicus</i> )	2	4	1	7
Мыши неопределённого вида ( <i>Apodemus</i> sp.)	4	3	1	8
Серые полёвки неопределённого вида ( <i>Microtus</i> sp.)	6	6	25	37
Обыкновенный хомяк ( <i>Cricetus cricetus</i> )	18	23	35	76
Большой суслик ( <i>Spermophilus major</i> )	59	42	94	195
Заяц-русак ( <i>Lepus europaeus</i> )	1	—	—	1
Куницы неопределённого вида ( <i>Martes</i> sp.)	1	—	—	1
Ласка ( <i>Mustela nivalis</i> )	—	—	1	1
Кошка домашняя ( <i>Felis catus</i> )	—	1	3	4
Итого	186	132	237	555

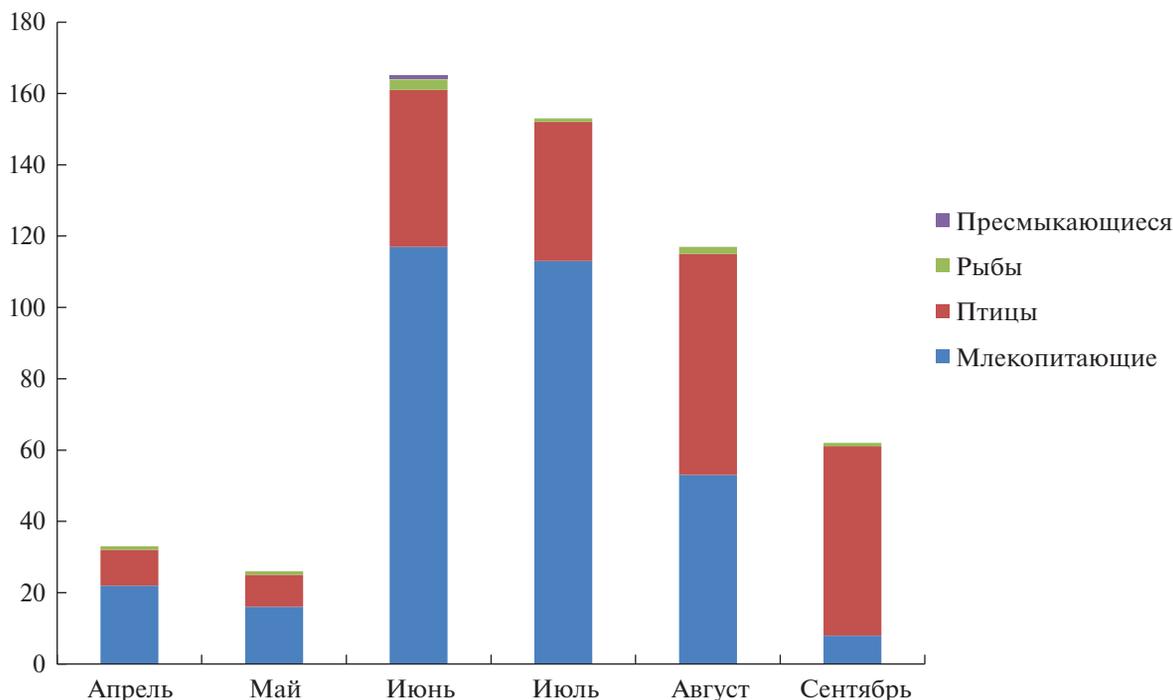


Рис. 3. Сезонная динамика добычи кормовых объектов (шт.) парой орлов-могильников в гнездовой период (2019–2021 гг.).

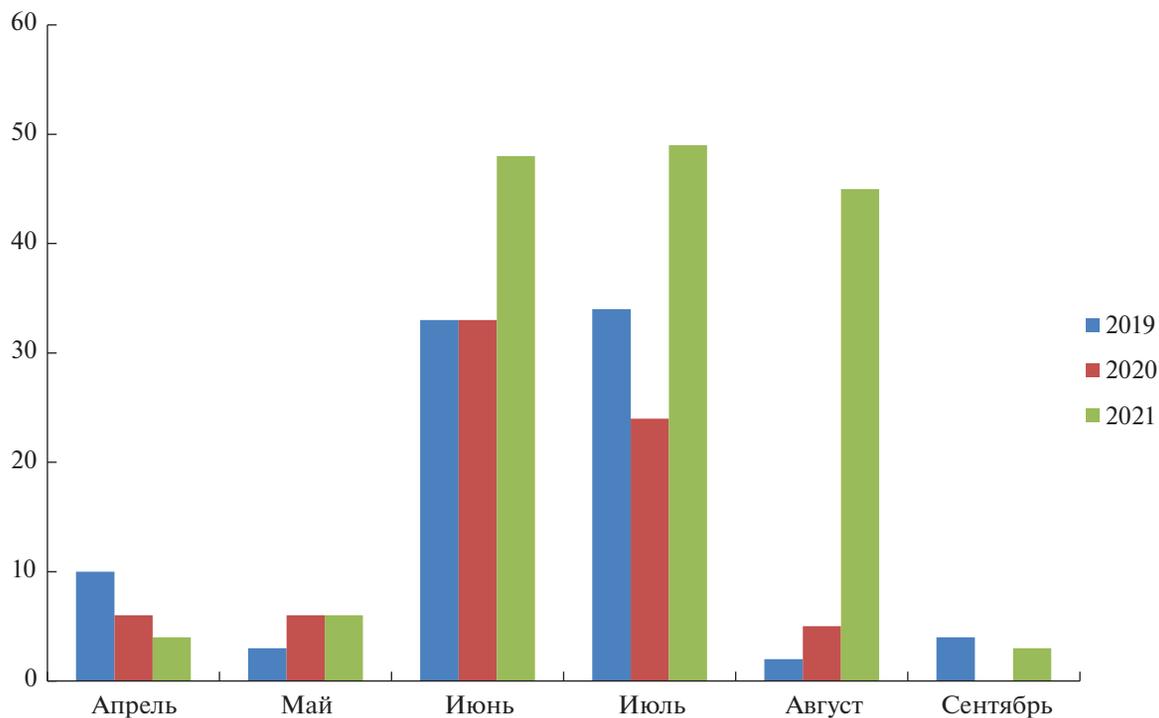
ние птенца на гнезде закончилось на три недели позже. Таким образом, выращивание двух птенцов, по сравнению с выращиванием одного птенца, привело к увеличению количества добываемых объектов питания в среднем в 1.5 раза. Несоответствие между количеством добываемых объектов питания (увеличение в 1.5 раза) и количеством выращенных птенцов (увеличение в 2 раза) объясняется тем, что часть принесенной на гнездо пищи съедают сами взрослые орлы, — эта часть не поддается точному учёту, как и распределение пищи между старшим и младшим птенцами.

Примечательно, что увеличение числа кормовых объектов при выкармливании двух птенцов произошло преимущественно за счет грызунов: большого суслика, обыкновенного хомяка и серых полевков (табл. 1). При этом их потребление возросло не только в июне и июле, когда грызуны преобладают в рационе орлов, но и в августе, когда в годы с одним птенцом в спектре питания начинают преобладать голуби и врановые птицы (рис. 4 и 5). Но если в июне и июле среди крупных грызунов (сусликов и хомяков) в питании абсолютно доминировали большие суслики — 96% ( $n = 48$ ) и 94% ( $n = 33$ ), соответственно, то в августе преобладали обыкновенные хомяки — 80% ( $n = 35$ ). Данный факт объясняется тем, что у больших сусликов массовое залегание в спячку начинается уже в августе, в то время как у обыкновенных хомяков — только с октября (Шляхтин и др., 2009).

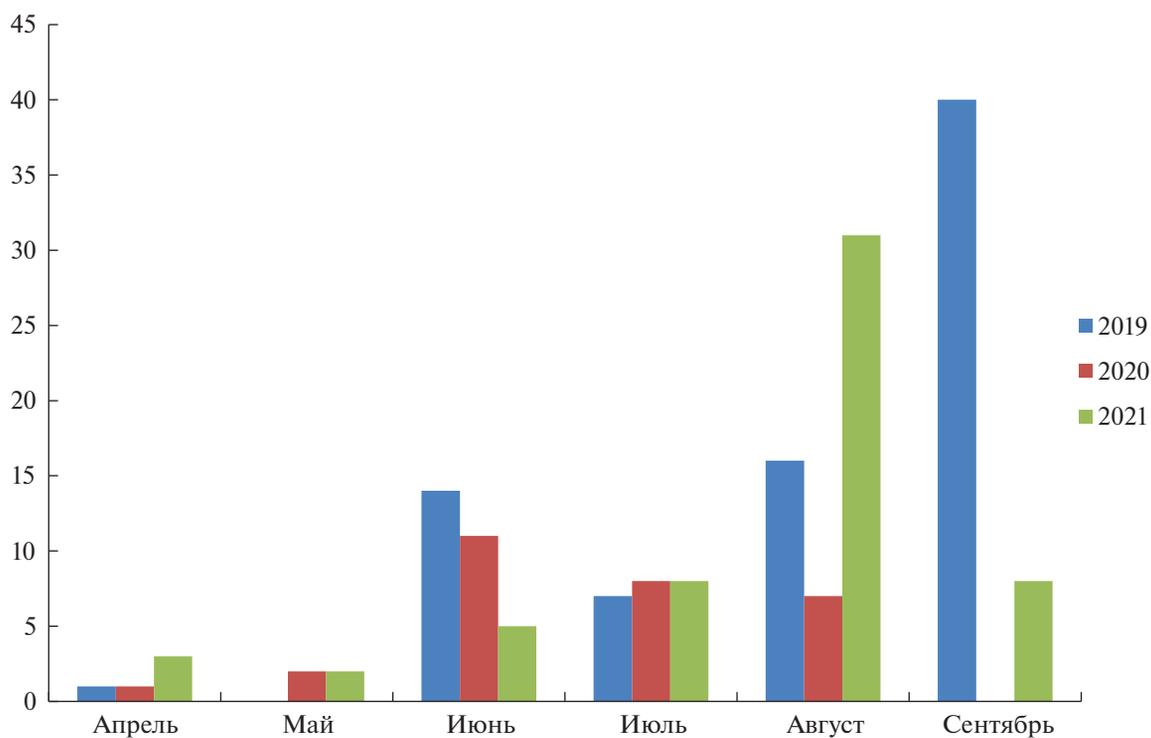
При этом крупные грызуны остаются энергетически более выгодным объектом питания для орлов-могильников, особенно при выкармливании сразу двух птенцов.

Отдельно проанализирована разница в количестве и массе кормовых объектов в годы с одним и двумя птенцами в гнезде в период наиболее интенсивного роста птенцов (1 июня–31 июля). В год с двумя птенцами количество принесенных на гнездо кормовых объектов было на 16–20% больше по сравнению с годами с одним птенцом. Суммарная масса кормовых объектов растет в год с двумя птенцами на 25–29%, что обусловлено, в первую очередь, увеличением количества больших сусликов в рационе орлов в июне и июле 2021 г. на 39–60%. В то же время количество кормовых объектов из других экологических групп жертв изменилось несущественно (хищные млекопитающие, голуби, куриные, водоплавающие и околводные птицы, мелкие воробьиные, рыбы и пресмыкающиеся) либо даже уменьшилось (обыкновенный хомяк, ежи, врановые). Наблюдаемое увеличение в рационе орлов количества мышевидных грызунов в год с двумя птенцами на 44–56% существенную роль в увеличении суммарной массы кормовых объектов не сыграло (рис. 6).

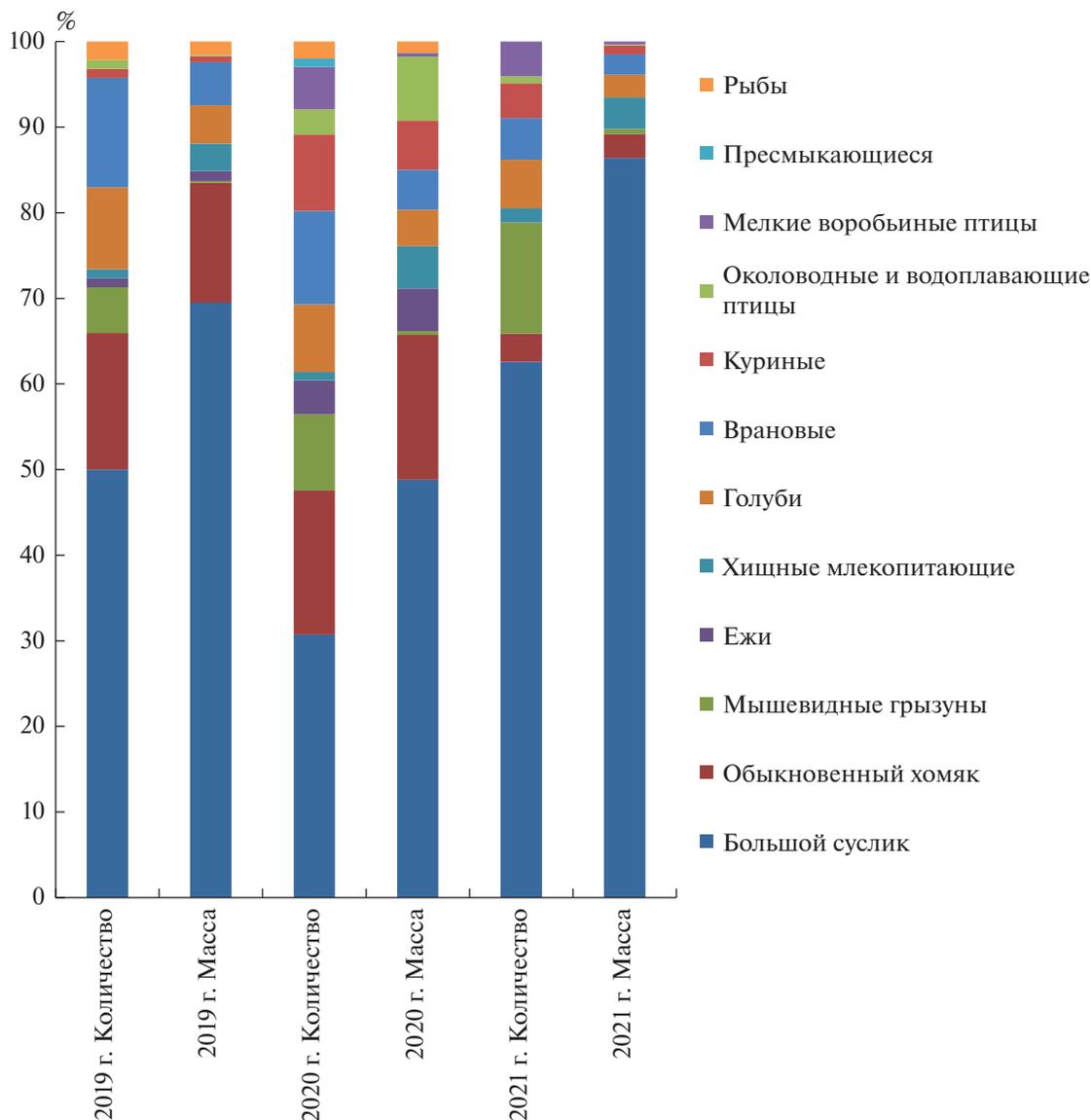
Спектр ключевых кормовых объектов орлов-могильников существенно изменяется по сезонам. Грызуны (большой суслик, обыкновенный хомяк, полевки и мыши) преобладают в гнездострои-



**Рис. 4.** Сезонная динамика численности (шт.) грызунов (большой суслик, обыкновенный хомяк, мыши и полевки) в спектре питания пары орлов-могильников в гнездовой период (2019–2021 гг.).



**Рис. 5.** Сезонная динамика численности (шт.) голубей (сизый и домашний голуби) и врановых (серая ворона, галка, грач, сорока) в спектре питания пары орлов-могильников в гнездовой период (2019–2021 гг.).



**Рис. 6.** Соотношение количества и массы (%) кормовых объектов различных экологических групп жертв пары орлов-могильников в годы с одним (2019 и 2020) и двумя (2021) птенцами.

тельный период (апрель), во время насиживания кладки (май) и в период роста птенцов (июнь и июль). В то время как в конце сезона размножения, в период кормления полностью оперившихся птенцов и слетков (август и сентябрь), в спектре питания значительно увеличивается доля голубей и врановых птиц (рис. 4 и 5). Это имеет важное значение в понимании распространения и численности орла-могильника в пределах гнездового ареала поволжской популяции вида. Несмотря на широкую пластичность вида в выборе объектов питания (только в Ульяновской обл. в рационе орлов-могильников выявлено 65 различных видов и пород позвоночных животных (Корепов и др., 2022)), крупные грызуны открытых пространств остаются одними из ключевых кор-

мовых объектов, доминирующих в количественном отношении в целом и играющих особенно важную роль в период выкармливания птенцов на стадии их роста и оперения. Очевидно, именно данная экологическая группа кормовых объектов выступает в качестве основного фактора, определяющего локализацию гнездовых участков орлов-могильников и продуктивность отдельных пар.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность членам Симбирского отделения Союза охраны птиц России, оказавшим содействие в работах по установке и настройке оборудования для организации онлайн наблюдения на гнезде орлов-могильников, в частности С.Г. Адамову, С.А. Стрюкову,

М.М. Ерохиной, В.В. Абдуллиной, И.П. Арюлиной, О.А. Строкиной, Д.А. Николаевой, П.О. Павловой.

Исследования проведены в рамках многолетней программы “Изучение и сохранение поволжской популяции солнечных орлов (*Aquila heliaca*) в Ульяновской области”, реализуемой Симбирским отделением Союза охраны птиц России, Негосударственным природоохранным центром “НАБУ-Кавказ” и Союзом охраны природы и биоразнообразия (NABU, Германия) при поддержке Фонда NABU International и Фонда VGP (Бельгия).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрейчев А.В., Лапшин А.С., Кузнецов В.А., 2016. Рацион питания орла-могильника (*Aquila heliaca*, Falconiformes, Accipitridae) в республике Мордовия // Зоологический журнал. Т. 95. № 3. С. 348–352.
- Бекмансуров Р.Х., 2022. Изучение питания орла-могильника по перьевым останкам его жертв в Татарстане // Про перо. Сборник научных трудов Первой всероссийской научно-практической конференции по изучению перьевого покрова птиц. Ульяновск: Издательство “Корпорация технологий продвижения”. С. 21–30.
- Бекмансуров Р.Х., Карякин И.В., Паженков А.С., Николенько Э.Г., 2010. Могильник в Республике Татарстан, Россия // Пернатые хищники и их охрана. № 20. С. 119–127.
- Карякин И.В., Паженков А.С., 2010. Могильник в Самарской области, Россия // Пернатые хищники и их охрана. № 20. С. 97–118.
- Корепов М.В., 2012. Распространение и численность могильника (*Aquila heliaca*, Falconiformes, Accipitridae) в центральной части Приволжской возвышенности // Зоологический журнал. Т. 91. № 2. С. 190–201.
- Корепов М.В., Бородин О.В., 2013. Солнечный орел (*Aquila heliaca*) - природный символ Ульяновской области. Ульяновск: НИЦ “Поволжье”. С. 120.
- Корепов М.В., Корепова Д.А., 2018. О пределах использования космоснимков для экстраполяции численности птиц // Первый Всероссийский орнитологический конгресс. Тезисы докладов. Тверь. С. 159–160.
- Корепов М.В., Стрюков С.А., Арбузова Л.А., 2022. Питание солнечных орлов в Ульяновской области // Про перо. Сборник научных трудов Первой всероссийской научно-практической конференции по изучению перьевого покрова птиц. Ульяновск: Издательство “Корпорация технологий продвижения”. С. 71–78.
- Королевский орел: распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-могильника (*Aquila heliaca*) в России. Сборник научных трудов. Серия: Редкие виды птиц. 1999. Вып. 1. М.: Союз охраны птиц России. 166 с.
- Мосейкин В.Н., 1999. Орел-могильник в Нижнем Поволжье // Королевский орел: распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-могильника (*Aquila heliaca*) в России. Сборник научных трудов. Серия: Редкие виды птиц. Вып. 1. М.: Союз охраны птиц России. С. 25–29.
- Пернатые хищники и их охрана, 2010. № 10. 219 с.
- Хорват М., Фатер И., Юхаи Т., Диик Г., Паптори-Ковач С., 2018. Динамика численности и изменения в питании орлов-могильников в Венгрии // Пернатые хищники и их охрана. Спецвыпуск 1. С. 106–107.
- Шляхтин Г.В., Ильин В.Ю., Опарин М.Л. и др., 2009. Млекопитающие севера Нижнего Поволжья: В 3 кн. Кн. 1. Состав териофауны. Под ред. Е.В. Завьялова. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. 248 с.

## SEASONAL DYNAMICS OF THE DIET OF IMPERIAL EAGLES (*AQUILA HELIACA*, ACCIPITRIDAE, ACCIPITRIFORMES) IN THE LEFT-BANK MIDDLE VOLGA REGION

M. V. Korepov<sup>1, 2, \*</sup>, L. A. Arbuzova<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>I.N. Ulyanov Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, 432071 Russia

<sup>2</sup>Sengileevskie Gory National Park, Ulyanovsk, 432071 Russia

\*e-mail: korepov@list.ru

\*\*e-mail: lada-arbuzova@bk.ru

The seasonal and between-year dynamics in the diet of a pair of Imperial eagles (*Aquila heliaca*) were observed at a nesting site on the left bank of Volga River in the Ulyanovsk Region, European Russia. The research covered three seasons (2019–2021) using an autonomous video surveillance system. During the research period, 555 prey objects brought by eagles to the nest were identified, these representing 30 taxa of wild vertebrates and four species of domestic animals, all from four vertebrate classes. The predominant prey objects were the Russet ground squirrel (*Spermophilus major*) (35%), the Rock pigeon (*Columba livia*) (22%), and the Common hamster (*Cricetus cricetus*) (14%). Rodents prevailed in nutrition during nest construction (April), hatching (May), and at the initial stages of feeding the chick(s) (June–July). The proportion of pigeons and corvines increased significantly in nutrition during the feeding period of grown-up chicks and fledglings (August–September). Raising two chicks compared to one chick led to an average of 1.5 times increase in food intake, mainly due to rodents.

**Keywords:** breeding biology, prey, European Russia

УДК 574.3

## СТРУКТУРА И НЕОДНОРОДНОСТЬ МЕСТООБИТАНИЙ ОПРЕДЕЛЯЮТ ВЕРОЯТНОСТЬ УСПЕШНОГО ГНЕЗДОВАНИЯ УШАСТОЙ СОВЫ (*ASIO OTUS*, STRIGIDAE, STRIGIFORMES)

© 2023 г. А. В. Шариков<sup>а, \*</sup>, Т. С. Массальская<sup>б, \*\*</sup>,  
С. В. Волков<sup>б, \*\*\*</sup>, Т. С. Ковинька<sup>а, \*\*\*\*</sup>

<sup>а</sup>Кафедра зоологии и экологии, Московский педагогический государственный университет,  
Москва, 129164 Россия

<sup>б</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071 Россия

\*e-mail: avsharikov@ya.ru

\*\*e-mail: tmassalskaya@bk.ru

\*\*\*e-mail: owl\_bird@mail.ru

\*\*\*\*e-mail: tatyana.kovinka@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.09.2022 г.

После доработки 30.11.2022 г.

Принята к публикации 01.12.2022 г.

На территории сети заказников “Журавлиная родина” (Россия, Московская область) на модельной площади 48 км<sup>2</sup> за период 2001–2020 гг. для каждого гнезда ушастой совы стандартными полевыми методами определяли следующие параметры микроместообитания: принадлежность гнезда построенному его виду, наличие крыши у гнезда, вид гнездового дерева и высота гнезда над землей. В большинстве случаев для гнездования ушастая сова занимала гнезда сороки (*Pica pica*) (77%), и половина гнезд обнаружена на ивах (семейство Salicaceae) (50%). Высота гнезда над землей варьировала от 1.5 до 22 м. Растительность на гнездовой территории радиусом 500 м определялась автоматическим классификатором растительности “Semi-Automatic Classification Plugin” программы “QGIS”. Таким методом (исключив ошибки космоснимка) были выделены четыре типа местообитаний: леса, кустарники, луга и пашни. Отдельно были выделены площади населенных пунктов как пятый тип местообитаний. В среднем за 20 лет наибольшая доля типов местообитаний на гнездовых участках приходилась на луга (51.1%) и кустарники (16%). С 2001 по 2020 годы произошло изменение соотношения местообитаний на гнездовом участке: площадь леса и кустарников уменьшилась, а площадь лугов, деревень и пашен – увеличилась. Анализ влияния типов местообитаний на успех гнездования с помощью алгоритма “Boosted Tree classifier” был оценен модулями “gbm” и “dismo” в программе “R”. На вероятность успешного гнездования совы сильнее всего влияет наличие на гнездовом участке таких типов местообитаний как: деревни (24.2%), кустарники (19.3%), луга (11.8%); а также гетерогенность местообитаний (11.6%). Тенденция использования ушастой совы антропогенных и сельскохозяйственных территорий связана с разнообразием и легкостью добычи корма, а также более эффективной защитой от хищников в период размножения.

**Ключевые слова:** ушастая сова, репродуктивный успех, оптимальные местообитания, классификация растительности

**DOI:** 10.31857/S0044513423020150, **EDN:** HRAAHU

Изучение закономерностей распределения особей в пространстве – это один из вопросов фундаментальной экологии (Pianka, 1973; Шилов, 1998). Предполагается, что птицы неслучайно выбирают место для гнездования (Smith et al., 1999; Hengrioux, 2002; Forstmeier, Weiss, 2004; Blakey et al., 2019). Выбор подходящего гнездового местообитания является ключевым фактором будущего успешного гнездования птицы. Важную роль на ландшафтном уровне играют тип растительности

и гетерогенность местообитаний. Гнездо и его ближайшее окружение обеспечивают скрытость и защиту гнезда от хищников (Lack, Newton, 1981; Frommhold et al., 2019).

Неравномерное распределение условий на территории обитания вида определяет агрегированное, равномерное или случайное распределение особей локальной популяции (Pianka, 1973). По значимости и силе влияния факторы разделяют на основные и уточняющие. Основные факто-

ры определяют вероятность выживания особей (защита от хищников и непогоды, наличие корма), а уточняющие влияют на выбор гнездового участка (например, ландшафт, рельеф, структура биотопов). Различия в соотношении характеристик местообитаний определяют их качество для птиц и, соответственно, порядок занятия гнездовых участков особями. Предполагается, что сначала особи занимают оптимальные местообитания с подходящими факторами среды, потом — второстепенные местообитания. Этот процесс описан как поэтапное заселение мест обитания (Brown, 1969; Tome, 2003). Структура местообитаний при выборе места гнездования будет положительно влиять на параметры размножения (Green, Anthony, 1989; Rodríguez et al., 2006; Sumasgutner et al., 2019).

Изучение влияния качества местообитаний на выбор гнездовых участков хищных птиц, прежде всего, связано с описанием структуры растительности на гнездовом участке. Эти параметры часто описывают качественно, но это затрудняет обособленное выделение наиболее значимых факторов, влияющих на заселение, а также редко оценивается изменение структуры местообитаний во времени (Lack, Newton, 1981; LaHaye et al., 1997; Penteriani et al., 2001). Современный метод анализа для описания местообитаний использует геоинформационные системы и дистанционное зондирование (Skov, 2000; Foody, 2008). Такой метод предоставляет разнообразную пространственную информацию для анализа растительности и ее изменения с течением времени, поэтому дает широкие возможности для оценки динамики пространственного размещения гнездящихся особей, структуры гнездовых местообитаний и ее долговременной динамики (Murali et al., 1998; Efe et al., 2012).

Долговременные исследования дают возможность изучать динамику местообитаний и ее влияние на репродуктивные параметры, биотопическое и пространственное распределение птиц, однако до сих пор эта область сравнительно малоизучена. Большинство работ по близким темам посвящены, как правило, исследованию влияния структуры местообитаний на биоразнообразие в целом или оценке зависимости репродуктивного успеха отдельных видов от структуры местообитаний на коротком промежутке наблюдений — до 5 лет (Henrioux, 2002; Benton et al., 2003; Moreno-Mateos et al., 2011).

Ушастая сова (*Asio otus* (Linnaeus 1758)) — обычный вид, широко распространенный в Евразии и Северной Америке. В южных частях ареала птица оседлая, а на большей части области распространения является мигрантом или кочует (Cramp, 1983; Приклонский, 1993). В центральных районах России, в том числе на изучаемой

площадке, ушастые совы возвращаются с зимовок на места размножения в конце марта—начале апреля и занимают гнездовые участки не случайно, а ориентируясь на определенные параметры местообитаний (Marks, 1986; Henrioux, 2000). Оптимальность местообитаний влияет на успех размножения и гнездования сов (Green, Anthony, 1989; Rodríguez et al., 2006). Низкий успех гнездования кроличьего сыча (*Athene cunicularia*) автор связывает с выбором неподходящего местообитания, из-за чего птицы селились близко друг к другу и конкурировали за корм (Green, Anthony, 1989). А наличие плотного кустарника положительно коррелировало с количеством слетков ушастой совы в Испании, предположительно из-за уменьшения риска хищничества (Rodríguez et al., 2006).

Цель данной работы — выявление оптимальных местообитаний (структура, изменения во времени) для успешного гнездования ушастой совы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование было проведено в сети заказников “Журавлиная родина” на севере Московской обл. (56.7553 N, 37.7974 E) в 2001–2020 гг. Площадь модельной территории 48 км<sup>2</sup>. Она представляет собой используемые и заброшенные сельскохозяйственные угодья, с закустаренными в различной степени местообитаниями, окруженными лесами и включает несколько деревень с садово-огородными участками, в которых люди проживают в летний период. За время исследования на модельной территории произошли существенные изменения структуры растительного покрова из-за прекращения сельскохозяйственной деятельности на обширных территориях и зарастания их кустарником и лесом (Свиридова и др., 2006, 2016; Volkov, Sviridova, 2013).

Картирование территориальных пар ушастой совы, поиск гнезд и выводков проводили с марта по июль. Для найденных гнезд были определены различные параметры: тип гнезда (вид птицы, чье гнездо занято совой), наличие крыши (для сорочьих гнезд), вид дерева и высота расположения гнезда над землей. За 20 лет было найдено 145 гнезд. За гнездовой участок принималась окружность радиусом 500 м с гнездом в центре. Успешными считали гнезда, которые покинул хотя бы один слеток.

Описание структуры гнездового местообитания анализировали по многоканальным спутниковым снимкам Landsat 4–5, 7 и 8. Снимки получены с доступного сайта Геологической службы США “USGS” (USGS: U.S. Geological Survey, 2019). Для каждого года был выбран один снимок, относящийся к началу гнездового периода уша-

стой совы (апрель) – времени прилета и окончательного формирования территориальной структуры на исследовательской площадке. Все пространственные данные обрабатывали в программе “QGIS” v. 3.14 (QGIS: Свободная географическая информационная система с открытым кодом, 2020) в модуле “Semi-Automatic Classification Plugin” v. 7 (Congedo, 2014).

Для каждого типа спутника, в зависимости от его характеристик, выбирали определенный набор каналов и длину волны для распознавания программой правильных спектральных характеристик. Каналы снимка обрабатывали функцией “Atmospheric correction DOS1” для преобразования исходных значений яркости (DN) в значения коэффициента отражения. Затем использовали функцию повышения качества снимка “Pan-sharpening” для Landsat 7 и 8. Каналы космоснимка обрезали по площади исследовательской площадки и соединяли в одно растровое изображение. В качестве цветного композита изображения выбран RGB = 432 (зеленый, красный и ближний инфракрасный каналы) (Congedo, 2014).

Каждый тип местообитания определяли как отдельный макрокласс в модуле. Для них создавали тренировочный полигон – набор обучающих пикселей или ROI – как наиболее типичную площадь растительности с использованием вегетационного индекса NDVI. Всего на территории было выделено пять типов местообитаний, наиболее точно описывающих соответственно пять типов местообитаний на территории гнездового участка. К первому типу относятся сплошные лесные массивы, колки и небольшие по площади участки леса на заброшенных сельскохозяйственных полях (далее – лес); ко второму – зарастающие кустами поля, лесополосы вдоль канав и ивняки (далее – кустарники); к третьему – сенокосные, залежные луга, а также непахотные луга (далее – луга); к четвертому типу – пашни. Отдельно вручную были обрисованы населенные пункты с постоянным населением до 50 человек, которые составили пятый тип местообитания (далее – деревни). Кроме того, классификацией были выделены “ошибки космоснимка”, к которым относились непосредственно ошибки съемки земной поверхности, облака и их тени. Этот параметр в анализе не использовался.

Для классификации растительности на основании тренировочных полигонов был использован алгоритм классификации “Land Cover Signature Classification”. Для неклассифицированных данных использовали дополнительный алгоритм классификации “Spectral Angle Mapping” с пороговым значением 0.0. На выходе получали один растровый слой, содержащий все 5 типов местообитаний. Точность классификации оценивали функцией “Assuagacy” с вариациями от 83 до 100%.

Классификацию считали точной при значении от 80% (Congedo, 2014).

Для того чтобы генерализовать несущественно малые площади и ошибки классификации, полученный растровый файл преобразовывали, с использованием алгоритма “Classification sieve” с объединением пикселей по 4 и пороговым значением 12. Далее результат конвертировали в векторный формат и преобразовывали инструментом программы QGIS “Исправление геометрии” для возможности получения пространственных данных.

Для каждого гнездового участка определяли суммарную площадь всех типов местообитаний, а с помощью коэффициента ландшафтной неоднородности (формула 1, по: Виноградов, 1998) оценивали разнообразие структуры местообитаний.

$$K = \frac{m}{m-1} \left[ 1 - \sum_{i=1}^n \left( \frac{S_i}{S} \right)^2 \right], \quad (1)$$

где  $S$  – общая площадь участка,  $S_i$  – площадь контуров  $i$ -типа растительности,  $m$  – количество типов растительности.

Также было качественно оценено наличие открытой воды на гнездовом участке (есть или нет) и пересечение его территории с асфальтированным шоссе или грунтовыми дорогами для сельскохозяйственной техники.

Анализ влияния типов местообитания был проведен в программе R версия 3.6.3 (The R Project, 2020), с использованием модулей “gbm” версия 2.1.8 и “dismo” версия 1.3-3 с применением алгоритма машинного обучения дерева решений (“Boosted Tree Classifier”) (Ridgeway, 2020). Подход, который мы использовали, предполагает, что отношения между зависимой переменной и предикторами являются сложными, и определяет относительную важность различных предикторов, включая нелинейные и интерактивные связи (Elith et al., 2008). В качестве зависимой переменной использовали качественное значение успеха гнездования (хотя бы один слеток). В качестве независимых переменных выступали: процент площади пяти типов местообитаний на гнездовом участке, коэффициент ландшафтной неоднородности, наличие открытой воды и тип дорог на гнездовом участке, высота гнезда над землей и наличие или отсутствие крыши. Тренд многолетних изменений структуры местообитания на гнездовом участке оценивали по пятилетним периодам с помощью коэффициента корреляции Кендалла ( $T_k$ ). В каждый период входил один пиковый год, когда на территории наблюдали наибольшее число гнезд ушастой совы. Тип пространственного распределения гнезд определяли методом “ближайшего соседа” (R), так как дан-

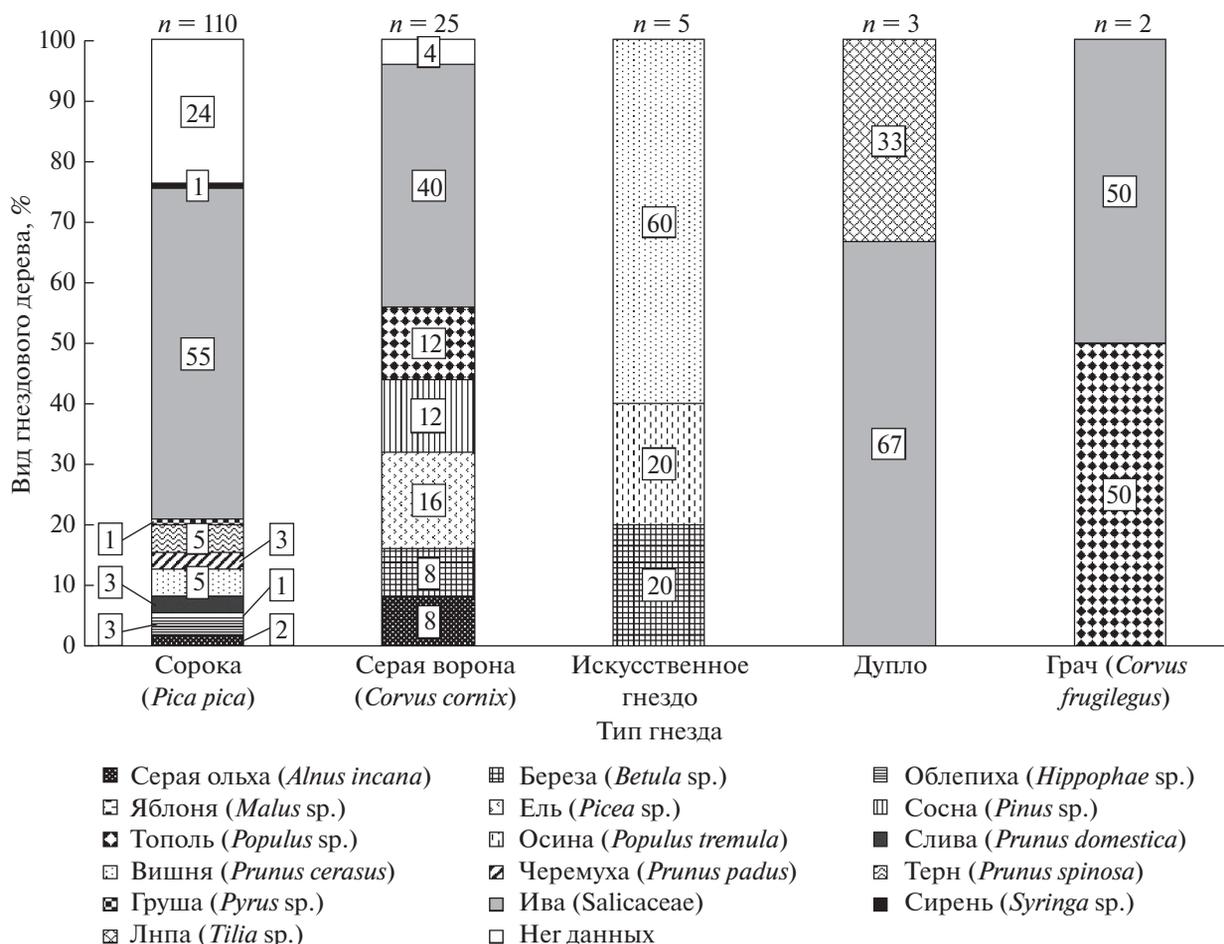


Рис. 1. Соотношение (%) видов гнездового дерева (цифровые значения в квадратах) и типов гнезд (ось X), занятых ушастой совой для гнездования за весь период исследования.  $n$  – общее количество гнезд каждого типа гнезда.

ный метод намного точнее стандартных (Clark, Evans, 1954; Downey, 2006).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Описание гнездового участка.** На территории исследовательской площадки ушастая сова гнездится ежегодно, численность пар колеблется от 1 до 41 пары, в среднем 4 (медиана) и только в 2005 г. сова не гнездилась (Volkov et al., 2009; Sharikov et al., 2010). За период 2001–2020 гг. описано 145 случаев гнездования ушастой совы, 64.1% (93 гнезда) из которых были успешны. Птицы были обнаружены в пяти различных типах гнезд и на 16 видах деревьев. В большинстве случаев гнездование было отмечено в гнезде сороки – 77%, и гнезда в основном располагались на иве (50%) (рис. 1). Из 110 сорочьих гнезд количество целых с крышей составило 35, а гнезд со сломанной крышей 75. Высота гнезда над землей варьировала от 1.5 до 22 м, в среднем 4 м (медиана), в диапазоне 3–5 м ( $\pm 25\%$  квантиль). Из 23 гнезд,

расположенных ниже 3 м, чуть больше половины гнезд – 12 (52%) – были неудачные.

Пространственное распределение гнезд ушастой совы по методу “ближайшего соседа” оказалось агрегированным ( $R = 0.4$ ,  $p < 0.005$ ), при этом 59% гнезд были в радиусе 500 м от центра деревни и все гнездовые участки, за исключением одного, пересекались в большей или меньшей степени с дорогами, в основном с грунтовыми. Тот факт, что гнезда здесь располагаются группами и, соответственно, чаще используются, вероятно, указывает на высокую значимость этих местообитаний для ушастой совы.

Основная территория гнездовых участков ( $n = 145$ ) за весь период исследования в среднем была занята лугами – 51%. Вторым по представленности на территории местообитанием стали кустарники – 16%. Остальные местообитания были представлены в меньшей степени: пашни (3.7%), деревни (3.5%), лес (3.1%), другое ( $< 0.1\%$ ). На территории 114 гнездовых участков (78.6%) находились водоемы; грунтовые дороги пересекали

109 гнездовых участков (75%), а асфальтированные дороги – 35 (24%).

**Изменение структуры гнездовых местообитаний с течением времени.** За период исследования на гнездовых участках ушастой совы произошло статистически достоверное изменение соотношений местообитаний, а именно: уменьшилась площадь леса и кустарников и увеличилась площадь лугов, деревень и пашен (рис. 2). При этом на всей территории исследовательской площадки наблюдается тенденция к увеличению площади лугов и кустарников, а также уменьшению площади лесов и пашен. Наиболее значимо на гнездовых участках уменьшилась площадь леса и увеличилась площадь деревень.

**Успех гнездования в зависимости от структуры местообитаний на гнездовом участке.** В целом за период исследования устойчивый тренд изменения успеха гнездования ушастой совы не выявлен ( $T_k = 0.06$ ,  $p > 0.05$ ). На успех гнездования ушастой совы наибольшее влияние оказывают такие местообитания внутри гнездового участка, как: площадь деревень (24.2%), кустарников (19.3%), лугов (11.8%), гетерогенность местообитаний (11.6%). При этом каждый из параметров местообитаний влиял на успех гнездования ушастой совы в определенном диапазоне значений (рис. 3). Площадь деревень оказывает влияние при представленности на гнездовой территории в диапазоне 7.5–12.5%. При этом максимальная вероятность успешного гнездования наблюдается при значении 8%. Кустарниковые ассоциации обуславливают успешное гнездование при представленности их на территории от 4 до 20%, с максимумом 5–8%; при 20–47% вероятность успешного гнездования снижается. Индекс ландшафтной гетерогенности ( $K$ ) от 0.55 до 0.72 на гнездовом участке определяет низкую вероятность успеха гнездования, но при значениях выше 0.72 – высокую, с максимумом при значении 0.79. Площадь леса в диапазоне 1–25% обуславливает высокий успех гнездования, с максимумом при 4%. Площадь пашен обуславливает высокий успех гнездования при 28–34% представленности их на территории. Наличие лугов в диапазоне 33–35% (с большей вероятностью) и 65–66% (с меньшей вероятностью) положительно влияет на успех гнездования, а при промежуточных значениях вероятность успешного гнездования сильно снижается. Высота расположения гнезда над землей в диапазоне 3–5 м положительно влияет на вероятность высокого успеха гнездования. Наличие крыши у гнезда, наличие дорог или воды на гнездовом участке определяет успех гнездования очень слабо (2%, 0.1 и 0.1% соответственно).

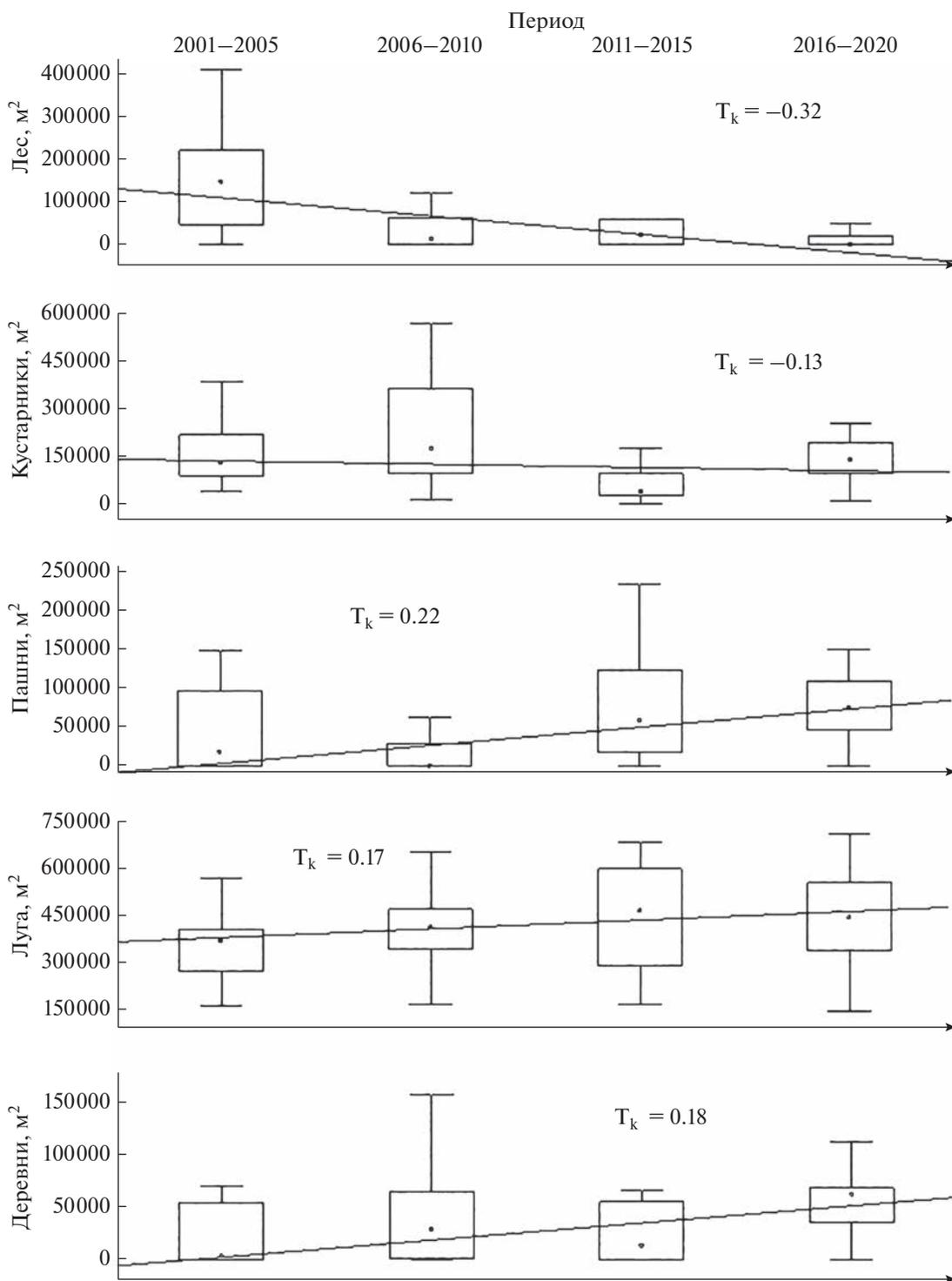
## ОБСУЖДЕНИЕ

Репродуктивный успех у птиц большей частью зависит от выживаемости гнезда, поэтому гнездящиеся птицы должны выбирать местообитание, которое обеспечивает их безопасность и достаточное количество кормовых ресурсов для выведения потомства (Frommhold et al., 2019). Таким образом, выбор ушастой совы места для гнездования – это, как правило, компромисс между защищенностью гнезда от потенциальных хищников и обилием кормовых ресурсов на гнездовом участке (Lack, Newton, 1981; Green, Anthony, 1989; Rodríguez et al., 2006; Frommhold et al., 2019).

Наше исследование показало, что в среднем за 20 лет наблюдений наибольшая площадь на гнездовом участке ушастой совы была занята лугами и кустарниками. Также за этот период имеется статистически достоверный тренд к изменению предпочтения местообитаний ушастой совой при выборе гнездового участка: от лесных к более открытым территориям, вплоть до участков с высокой антропогенной нагрузкой. Эту тенденцию отмечают и в других исследованиях, проведенных ранее на изучаемой территории и в Европе (Sharikov et al., 2010; Lövy, Riegert, 2013).

В нашей работе наличие населенного пункта на гнездовой территории ушастой совы в наибольшей степени влияло на вероятность успешного гнездования птицы, при этом площадь населенного пункта составляла 7.5–12.5% от всей площади гнездового участка. Вероятно, причиной является синантропизация сороки. Так как в Европе наблюдается выраженная тенденция к заселению сорокой более населенных людьми территорий, на нашей исследовательской площадке также возможно проявление таких же тенденций у этой птицы. На нашем стационаре в большинстве случаев ушастая сова предпочитала занимать гнезда сороки, что соотносится с данными других авторов (Craig, Trost, 1979; Marks, Yensen, 1980). Предполагается, что ушастая сова стала активно осваивать территории населенных пунктов вслед за сорокой, однако, имея на территории много потенциально пригодных сорочьих гнезд, ушастая сова занимает только определенную долю этих гнезд, то есть потенциальных мест для гнездования всегда избыточное количество (Craig, Trost, 1979; Rodríguez et al., 2006; Sharikov et al., 2010; Lövy, Riegert, 2013). Согласно полученным нами результатам, увеличение вероятности успешного гнездования ушастой совы связано с наличием на гнездовом участке населенного пункта, поэтому можно предположить, что ушастая сова выбирает гнездовой участок, ориентируясь именно на этот фактор.

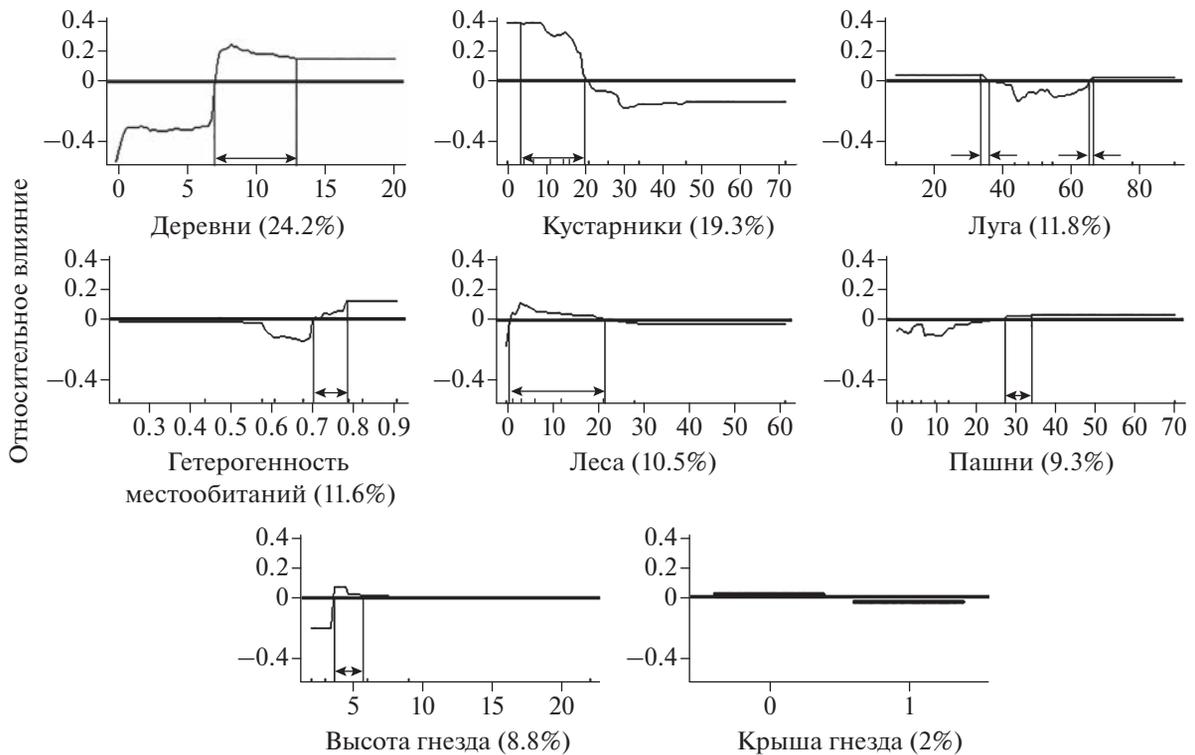
Более частый выбор ушастой совой для гнездования населенных пунктов можно объяснить повышенной численностью и разнообразием



**Рис. 2.** Тренды изменения площади местообитаний на гнездовых участках за период исследования (для всех значений критерия  $T_k$  уровень достоверности  $p < 0.05$ ).

мелких мышевидных грызунов, которых сова использует в пищу, в антропогенных ландшафтах. Так как в сильно фрагментированном антропогенном ландшафте присутствует опушечный эффект (и он вероятно намного выше природного),

это может влиять на большую доступность и разнообразие добычи в период размножения и, соответственно, повышать успех гнездования (Holt, 1997; Henrioux, 2002; Lövy, Riegert, 2013). В то же время в естественных природных сообществах



**Рис. 3.** Влияние выбранных независимых переменных на успешность гнездования ушастой совы. В скобках — относительный вклад каждой переменной в конечную модель “Boosted regression tree”. Оси  $Y$  находятся на логит-шкале, а жирные горизонтальные линии указывают на эффект нуля (над линиями — успешное гнездование, под линиями — неуспешное). Прямая горизонтальная линия на каждом графике указывает на отсутствие данных.

сильно фрагментированный ландшафт вместе с краевым эффектом способствуют увеличению доли разоренных гнезд (Donovan et al., 1997). При этом риск разорения гнезда в населенных пунктах, вероятно, ниже, так как наземные хищники меньше заходят на территорию деревень, о чем свидетельствуют результаты нашего предыдущего исследования на этой же модельной площадке (Sharikov et al., 2010). Гетерогенность антропогенного ландшафта, с одной стороны, в некоторой степени уменьшает угрозу хищничества в деревнях и, с другой стороны, может увеличивать доступность корма за счет опушечного эффекта населенных пунктов, что предположительно привело к увеличению вероятности успешного гнездования ушастой совы в деревнях на нашей исследовательской площадке. И наоборот, снижение успеха гнездования при увеличении лесистости и закустаренности на гнездовых участках обусловлено, вероятно, усилением факторов хищничества и исчезновения охотничьих угодий.

Результат нашей работы показал, что для успешного гнездования ушастой сове необходимы разнообразные местообитания: кустарники и луга — обширные открытые пространства для охоты. По нашим данным, если коэффициент ландшафтной неоднородности высок, то высока

и вероятность успешного гнездования, что подтверждается выбором птицей более неоднородного ландшафта. Большие открытые пространства, такие как пашни и луга, несомненно, обеспечивают сову достаточным количеством корма в период размножения, но сова избегает обширных однородных открытых территорий и территорий, на которых отсутствуют кустарники. Как показано зарубежными исследователями (Henrioux, 2000; Benton et al., 2003; Moreno-Mateos et al., 2011; Emin et al., 2018), такие открытые пространства отрицательно влияют на гнездование и не обеспечивают ушастую сову необходимыми для этого условиями, поэтому птицы выбирают более закрытые участки, заросшие кустарником и лесом. Видимо поэтому в нашей работе ушастая сова предпочитала при выборе участки, занятые кустарниками (4–20%).

Кустарники, помимо того, что являются удобным местом для гнездования, вероятно также обеспечивают защиту от хищничества из-за плотной и разветвленной кроны (Glue, 1977; Marks, 1986; Bull et al., 1989; Henrioux, 2002). Выбор такого более защищенного гнездового участка подтверждается также данными зарубежных исследователей о воробьеобразных, где авторы указали, что именно защита от хищничества может

быть главным критерием выбора более ветвистого кустарника, чем деревьев (Forstmeier, Weiss, 2004). В ландшафтах, где преобладают хвойные породы, плотность кроны обеспечивает хорошие защитные условия, и тогда ушастая сова предпочитает занимать хвойные деревья (Glue, 1977; Bull et al., 1989; Tome, 2003; Rodríguez et al., 2006). На территории нашего исследования мало хвойных лесов, зато много зарастающих ивой сельскохозяйственных угодий, поэтому функцию более плотного покрова, которое скрывает гнездо, выполняют ивы, то есть кустарниковые местообитания. Вероятно, выбор ивы, как гнездового дерева, связан и с выбором гнезда сороки, так как большинство сорочьих гнезд, занятых совой, располагалось на иве. Возможно, сочетание плотной кроны кустарника и сорочьего гнезда, которое, как известно имеет крышу, помогает избегать разорения гнезда хищниками. Однако данное предположение нашими исследованиями не подтвердилось, так как из всех сорочьих гнезд количество построек со сломанной крышей составило 68%, а также не обнаружилось достоверного различия в вероятности успеха гнездования между гнездами с крышей и без. Это соответствует результатам исследования в США, в которой ушастая сова занимала 67% сорочьих гнезд со сломанной крышей (Marks, 1986).

Высота расположения гнезда над поверхностью земли в нашем случае оказалась значимым параметром для успеха гнездования. На высоте 3–5 м вероятность успешного гнездования была самой большой, поэтому гнезда, расположенные выше или ниже, вероятно, чаще разоряют хищники (Rodríguez et al., 2006). Сходные результаты были получены ранее в США, при высоте ниже 3 м все попытки гнездования ушастой совы были неудачными (Marks, 1986), однако на нашей исследовательской площадке всего лишь половина гнезд, расположенных ниже 3 м, были неудачные. В целом, влияние на вероятность успеха гнездования таких параметров, как высота гнезда и наличие крыши, было самым незначительным, в отличие от влияния наличия на гнездовом участке определенных типов местообитаний (населенные пункты, кустарники и луга). Согласно данным, полученным за 20-летний период, для ушастой совы характерно групповое расположение гнезд и преимущественно на территории деревень, что также может подчеркивать важность антропогенных местообитаний за счет того, что они чаще используются и свидетельствовать о неслучайном их выборе птицами для гнездования.

Наличие водоемов оказалось не значимым фактором для успешного гнездования ушастой совы, хотя некоторые авторы отмечают положительное влияние водоемов на этот вид в засушливых ландшафтах (Moreno-Mateos et al., 2011). Однако в умеренном поясе на исследовательской

территории наличие воды (при густой сети водоемов) стало незначительным параметром. Наличие дорог также не оказалось значимым фактором в нашей работе, как и различия между наличием на гнездовом участке асфальтированных дорог с достаточным интенсивным движением или грунтовых дорог с практически нулевой интенсивностью движения. Это также не соответствует исследованию из Испании, в котором ушастая сова реже занимала участки с асфальтированными дорогами на них (Martínez, Zuberogitia, 2004).

На территории нашей модельной площадки за 20-летний период прослеживается тенденция к зарастанию сельскохозяйственных полей из-за упадка сельского хозяйства. Вероятно, это приводит к снижению площади охотничьих участков, увеличению гетерогенности территории и, возможно, к возрастанию пресса хищничества. За тот же период ушастая сова проявила отчетливую тенденцию к перемещению из лесистых участков в более мозаичные антропогенные. Населенные пункты обладают высоким краевым эффектом, что приводит к увеличению разнообразия добычи, а близость человеческого жилья, вероятно, приводит к уменьшению пресса хищничества со стороны диких животных. В совокупности эти факторы обуславливают выбор ушастой совы определенного оптимального местообитания с гетерогенным, преимущественно антропогенным ландшафтом, который обеспечивает ее повышенной вероятностью успешного размножения. Вероятно, именно структура гнездового местообитания, а не параметры микроместообитания (тип гнезда, вид гнездового дерева, высота гнезда над землей), в первую очередь определяет успех гнездования птицы на изучаемой территории.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность: О.С. Гринченко за помощь в проведении исследования на территории заказника; Т.В. Свиридовой, Н.М. Роговой и Д.Б. Кольцову за помощь в классификации растительности; студентам и аспирантам МПГУ, а также нашим коллегам в сети заказников “Журавлиная родина” за помощь в полевых исследованиях.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов Б.В., 1998. Основы ландшафтной экологии. Москва: ГЕОР. 418 с.
- Приклонский С.Г., 1993. Ушастая сова — *Asio otus* // Птицы России и сопредельных регионов Рябкообразные, Кукушкообразные, Собообразные. С. 302–313.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Зубакин В.А., Конторщиков В.В. и др., 2006. Влияние интенсивности сельскохозяйственной деятельности на птиц агроландшафтов северного Подмосковья // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии.

- зии. Труды XII междунар. орнитол. конф. Ставрополь. С. 371–398.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Кольцов Д.Б., 2016. Мониторинг птиц и их местообитаний в сельскохозяйственных ландшафтах северного Подмосковья: итоги 20-летних наблюдений // Птицы и сельское хозяйство современное состояние, проблемы и перспективы изучения. С. 268–277.
- Шилов И.А., 1998. Экология. Москва: Высшая школа. 512 с.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? // Trends Ecol. Evol. V. 18. № 4. P. 182–188.
- Blakey R.V., Siegel R.B., Webb E.B., Dillingham C.P., Bauer R.L. et al., 2019. Space use, forays, and habitat selection by California Spotted Owls (*Strix occidentalis occidentalis*) during the breeding season: New insights from high resolution GPS tracking // For. Ecol. Manage. V. 432. P. 912–922.
- Brown J.L., 1969. Territorial Behavior and Population Regulation in Birds: A Review and Re-Evaluation // Wilson Bull. V. 81. № 3. P. 293–329.
- Bull E.L., Wright A.L., Henjum M.G., 1989. Nesting and Diet of Long-Eared Owls in Conifer Forests, Oregon // Condor. V. 91. № 4. P. 908.
- Clark P.J., Evans F.C., 1954. Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations // Ecology. V. 35. № 4. P. 445–453.
- Congedo L., 2014. Land Cover Classification of Cropland: A Tutorial Using the Semi-Automatic Classification Plugin for QGIS [Электронный ресурс] [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.directionsmag.com/article/1428>. Дата обращения: 12.03.2020.
- Craig T.H., Trost C.H., 1979. The Biology and Nesting Density of Breeding American Kestrels and Long-Eared Owls on the Big Lost River, Southeastern Idaho // Wilson Bull. V. 91. № 1. P. 50–61.
- Cramp S., 1983. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa; the Birds of the Western Palearctic. New York: Oxford University Press. 695 p.
- Donovan T.M., Jones P.W., Annand E.M., Thompson F.R., 1997. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context // Ecology. V. 78. P. 2064–2075.
- Downey L., 2006. Using Geographic Information Systems to Reconceptualize Spatial Relationships and Ecological Context // Am. J. Sociol. V. 112. № 2. P. 567–612.
- Efe R., Soykan A., Curebal I., Sonmez S., 2012. Land use and land cover change detection in Karınca river catchment (NW Turkey) using GIS and RS techniques // J. Environ. Biol. V. 33. № 2. P. 439–447.
- Elith J., Leathwick J.R., Hastie T., 2008. A working guide to boosted regression trees // J. Anim. Ecol. V. 77. № 4. P. 802–813.
- Emin D., Toxopeus A.G., Groen I.T.A., Kontogeorgos I., Georgopoulou E., Xirouchakis S., 2018. Home Range and Habitat Selection of Long-Eared Owls (*Asio otus*) in Mediterranean Agricultural Landscapes (Crete, Greece) // Avian Biol. Res. V. 11. № 3. P. 204–218.
- Foody G.M., 2008. GIS: biodiversity applications // Prog. Phys. Geogr. Earth Environ. V. 32. № 2. P. 223–235.
- Forstmeier W., Weiss I., 2004. Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk // Oikos. V. 104. № 3. P. 487–499.
- Frommhold M., Heim A., Barabanov M., Maier F., Mühle R. et al., 2019. Breeding habitat and nest site selection by an obligatory “nest cleptoparasite”, the Amur Falcon *Falco amurensis* // Ecol. Evol. V. 9. № 24. P. 14430–14441.
- Glue D.E., 1977. Breeding biology of Long-eared Owls // Br. Birds. V. 70. P. 318–331.
- Green G.A., Anthony R.G., 1989. Nesting Success and Habitat Relationships of Burrowing Owls in the Columbia Basin, Oregon // Condor. V. 91. № 2. P. 347.
- Henrioux F., 2000. Home range and habitat use by the long-eared owl in northwestern Switzerland // J. Raptor Res. V. 34. № 2. P. 93–101.
- Henrioux F., 2002. Nest-site selection of the Long-eared Owl *Asio otus* in northwestern Switzerland // Bird Study. V. 49. № 3. P. 250–257.
- Holt D.W., 1997. The long-eared owl (*Asio otus*) and forest management: a review of the literature // J. Raptor Res. V. 31. № 2. P. 175–186.
- Lack P.C., Newton I., 1981. Population Ecology of Raptors // J. Anim. Ecol. V. 50. № 2. P. 637.
- LaHaye W.S., Gutiérrez R.J., Call D.R., 1997. Nest-Site Selection and Reproductive Success of California Spotted Owls // Wilson Bull. V. 109. № 1. P. 42–51.
- Lövy M., Riegert J., 2013. Home Range and Land Use of Urban Long-eared Owls // Condor. V. 115. № 3. P. 551–557.
- Marks J.P., 1986. Nest-Site Characteristics and Reproductive Success of Long-Eared Owls in Southwestern Idaho // Wilson Bull. V. 98. № 4. P. 547–560.
- Marks J.S., Yensen E., 1980. Nest Sites and Food Habits of Long-Eared Owls in Southwestern Idaho // The Murrelet. V. 61. № 3. P. 86.
- Martínez J.A., Zuberogitia I., 2004. Habitat preferences for Long-eared Owls *Asio otus* and Little Owls *Athene noctua* in semi-arid environments at three spatial scales // Bird Study. V. 51. № 2. P. 163–169.
- Moreno-Mateos D., Benayas J.M.R., Pérez-Camacho L., Montaña E. de la, Rebollo S., Cayuela L., 2011. Effects of Land use on Nocturnal Birds in a Mediterranean Agricultural Landscape // Acta Ornithol. V. 46. № 2. P. 173–182.
- Murali K.S., Setty R.S., Ganeshiah K.N., Shaanker R.U., 1998. Does forest type classification reflect spatial dynamics of vegetation? An analysis using GIS techniques // Curr. Sci. V. 75. № 3. P. 220–227.
- Penteriani V., Gallardo M., Roche P., Cazassus H., 2001. Effects of landscape spatial structure and composition on the settlement of the Eagle Owl *Bubo bubo* in a Mediterranean habitat // Ardea. V. 89. № 2. P. 331–340.
- Pianka E.R., 1973. Evolutionary ecology. New York: Harper & Row. 376 p.
- QGIS: Свободная географическая информационная система с открытым кодом [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://qgis.org/ru/site>. 2020. Дата обращения: 05.04.2020.
- Ridgeway G., 2020. Generalized Boosted Models: A Guide to the gbm Package [Электронный ресурс]. Режим

- доступа: <https://cran.r-project.org/web/packages/gbm/vignettes/gbm.pdf> Дата обращения: 17.06.2020.
- Rodríguez A., García A.M., Cervera F., Palacios V., 2006. Landscape and anti-predation determinants of nest-site selection, nest distribution and productivity in a Mediterranean population of Long-eared Owls *Asio otus* // Ibis (Lond. 1859). V. 148. № 1. P. 133–145.
- Sharikov A.V., Volkov S.V., Ivanov M.N., Basova V.B., 2010. Formation of aggregated settlements as an expression of synanthropization of the long-eared owl (*Asio otus* L.) // Russ. J. Ecol. V. 41. № 1. P. 44–50.
- Skov F., 2000. Potential plant distribution mapping based on climatic similarity // Taxon. V. 49. № 3. P. 503–515.
- Smith D.G., Bosakowski V., Devine A., 1999. Nest Site Selection by Urban and Rural Great Horned Owls in the Northeast (Selección del Lugar de Anidamiento por Parte de *Bubo Virginianus* en Zonas Urbanas y Rurales del Nordeste de los Estados Unidos) // J. F. Ornithol. V. 70. № 4. P. 535–542.
- Sumasgutner P., Terraube J., Coulon A., Villers A., Chakarov N. et al., 2019. Landscape homogenization due to agricultural intensification disrupts the relationship between reproductive success and main prey abundance in an avian predator // Front. Zool. V. 16. № 1. P. 31.
- The R Project for Statistical Computing [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://www.r-project.org>. 2020. Дата обращения: 27.05.2020.
- Tome D., 2003. Nest site selection and predation driven despotism distribution of breeding long-eared owls *Asio otus* // J. Avian Biol. V. 34. № 2. P. 150–154.
- USGS: U.S. Geological Survey [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://usgs.gov>. 2019. Дата обращения: 15.11.2019.
- Volkov S.V., Sharikov A.V., Basova V.B., Grinchenko O.S., 2009. Influence of small mammals abundance on the number and selection of habitats by Longeared (*Asio otus*) and Short-eared (*Asio flammeus*) Owls // Zoologicheskii Zhurnal. V. 88. № 10. P. 1248–1257.
- Volkov S.V., Sviridova T.V., 2013. Habitat selection by the Short-eared owl (*Asio flammeus*) in agricultural landscape of Moscow region // Berkut. V. 22. № 1. P. 13–18.

## HABITAT STRUCTURE AND HETEROGENEITY DETERMINE A SUCCESSFUL BREEDING PROBABILITY OF THE LONG-EARED OWL (*ASIO OTUS*, STRIGIDAE, STRIGIFORMES)

A. V. Sharikov<sup>1</sup>, \*, T. S. Massalskaia<sup>2</sup>, \*\*, S. V. Volkov<sup>2</sup>, \*\*\*, T. S. Kovinka<sup>1</sup>, \*\*\*\*

<sup>1</sup>Zoology and Ecology Department, Moscow State Pedagogical University, Moscow, 129164 Russia

<sup>2</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

\*e-mail: [avsharikov@ya.ru](mailto:avsharikov@ya.ru)

\*\*e-mail: [tmassalskaya@bk.ru](mailto:tmassalskaya@bk.ru)

\*\*\*e-mail: [owl\\_bird@mail.ru](mailto:owl_bird@mail.ru)

\*\*\*\*e-mail: [tatyana.kovinka@yandex.ru](mailto:tatyana.kovinka@yandex.ru)

In 2001 to 2020, for each Long-eared owl nest in the Crane Homeland Nature Reserve territory with an area of 48 km<sup>2</sup>, the following microhabitat parameters were determined using standard field methods: the nest type built by different bird species, the presence of a nest roof, the nesting tree species, and the nest height above the ground. In most cases, for nesting the Long-eared owl reused magpie nests (*Pica pica*) (77%), and half of the nests were found on willow trees (family Salicaceae) (50%). The nest height above the ground varied from 1.5 to 22 m. Vegetation on the nesting area with a radius of 500 m was determined using the “Semi-Automatic Classification Plugin” automatic vegetation classifier of QGIS software. Five habitat types were so classified: forests, shrubs, meadows, arable land, and satellite image mistakes. Village areas were allocated separately. The average shares of the largest habitat types for over 20 years on the nesting sites included meadows (51.1%) and shrubs (16%). From 2001 to 2020, a habitat change in the breeding area was observed: forest and shrub areas decreased, while the meadow, village and arable land areas increased. An analysis of the effect of habitat types on the nesting success was evaluated by means of the “gbm” and “dismo” modules in the R program using the Boosted Tree classifier algorithm. The presence of such habitat types in the nesting area as villages (24.2%), shrubs (19.3%), meadows (11.8%), and habitat heterogeneity (11.6%) most strongly affected the probability of owl successful nesting. That owls tend to use anthropogenic and agricultural territories is associated with the diversity, easy foraging and more effective protection from predators during the breeding season.

**Keywords:** reproductive success, optimum habitats, land cover classification

УДК 599.745.31:591.111.1

## МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЭРИТРОЦИТОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2023 г. Т. В. Селиверстова\*

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия

\*e-mail: minzyuk@mail.ru

Поступила в редакцию 03.08.2022 г.

После доработки 06.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

Исследовали морфологические и морфометрические параметры эритроцитов (размер, форма и цвет) у пяти видов морских млекопитающих. Дана относительная оценка кислородных запасов в крови у щенков гренландских (*Pagophilus groenlandicus* (Erxleben 1777)) и серых (*Halichoerus grypus* (Fabricius 1791)) тюленей в период освоения ими водной среды. Установлено, что морфометрические параметры красных кровяных клеток изменяются в зависимости от возраста, условий обитания и связаны с филогенетическим положением животных.

*Ключевые слова:* тюлени, дельфины, кровь, размер и форма эритроцитов

**DOI:** 10.31857/S0044513423030133, **EDN:** VXEWBM

В процессе длительной эволюции к водной и полуводной среде у морских млекопитающих сформировались свои особенности строения и функционирования кроветворной системы (Cavagnolo, 1979; Сыкало, 1989; Соколова, Денисенко, 2006). Одним из основных механизмов, определяющих продолжительность ныряния животных, является наличие запасов кислорода в теле (в крови и мышцах). Эритроциты – главные переносчики гемоглобина – под воздействием ряда физиологических факторов (изменение химического состава, ионного баланса, осмотического давления плазмы крови) способны быстро менять форму, размер и структуру, тем самым оказывая влияние на дыхательную функцию крови.

Размер эритроцитов у млекопитающих меняется в разных физиологических состояниях (Калабухова, 2005), зависит от массы тела (Kostecka-Murtha, 2002; Kizhina et al., 2020), типа диеты (Unruh, 2018). Установлено, что у грызунов размер эритроцитов зависит от филогенетического положения, условий окружающей среды и веса животных (Kizhina et al., 2020).

Выявлены видовые различия по величине эритроцитов. Например, у рыб, по сравнению с наземными млекопитающими, больше относительная площадь поверхности эритроцитов, а при этом у обыкновенного тюленя, некоторых видов дельфинов средний объем эритроцита меньше, чем у рыб (Коржув, Глазова, 1968). Объем эритроцитов дельфинов (*Delphinidae*) существенно не отличается от данного показателя у человека и собак. Средний

диаметр эритроцитов у *Delphinidae* и *Phocidae* составляет 6–8 мкм (Gregory, 2005).

Описание морфологии эритроцитов крови морских млекопитающих представлено в небольшом числе исследований (Ronald et al., 1969; DeMonte, Pilleri, 1979; Кавцевич, Ерохина, 1996; Мисюра, Богданова, 1997; Clark et al., 2002; Володина, Федорова, 2015). Настоящая работа посвящена сравнительному анализу морфометрических параметров эритроцитов в периферической крови пяти видов морских млекопитающих (гренландский и серый тюлени, морской заяц, кольчатая нерпа и афалина) в зависимости от условий обитания и возраста животных.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Серый тюлень представлен следующими возрастными группами: 1 – новорожденные ( $n = 14$ ), 2 – питающиеся молоком (2–3 недели,  $n = 16$ ), 3 – завершившие молочное вскармливание (1–1.5 месяцев,  $n = 18$ ), 4 – самостоятельно питающиеся рыбой щенки (3–4 месяца,  $n = 6$ ), 5 – взрослые животные (3.5 года,  $n = 2$ ). Гренландский тюлень: 1 – 1-недельные бельки ( $n = 38$ ), 2 – 1–1.5-месячные серки (2а “нормальные” – хорошо упитанные детеныши весом 30–35 кг ( $n = 27$ ) и 2б “заморыши” – весом 10–15 кг) ( $n = 36$ ), 3 – 3–4-месячные серки ( $n = 6$ ) и 4 – взрослые животные ( $n = 10$ ). Исследованы материалы от взрослых особей: морского зайца (*Erignatus barbatus barbatus* (Erxleben 1777)) ( $n = 6$ ), кольчатой нерпы (*Phoca hispida* (Schreber 1775)) ( $n = 1$ )

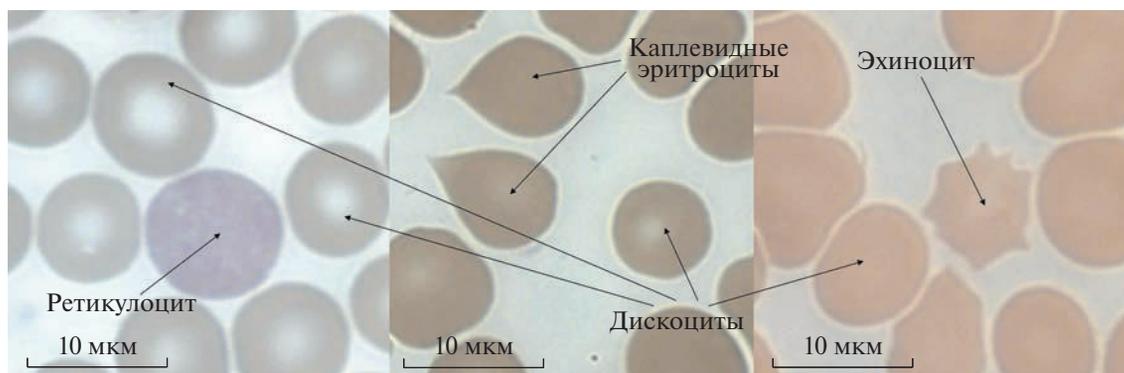


Рис. 1. Эритроциты гренландских тюленей (масляная иммерсия, объектив  $\times 100$ , окуляр  $\times 10$ ).

(получены во время береговых экспедиций в Онежский залив Белого моря) и черноморской афалины (*Tursiops truncatus ponticus* (Varabash 1940)) ( $n = 11$ ) в первые дни после отлова (на морской биологической станции ИПЭЭ РАН (пос. Малый Утриш)). Материал для исследования от серых тюленей получен на шенных залежках (о-в Большой Айнов, Баренцево море), от гренландских тюленей – на зверобойном промысле (пос. Койда, Архангельская обл., и пос. Чапома, Мурманская обл.).

Возраст щенков тюленей определяли по характеру окраски и степени линьки, возраст взрослых китообразных – по размерным характеристикам тела, возраст ластоногих – по состоянию когтей на передних лапах (Чапский, 1952; Светочев, Светочева, 1998; Кондаков, 1999).

Кровь у тюленей брали из внутривенной вены (Geraci, Smith, 1975), на промысле – из правого желудочка сердца в шприц с гепарином; у дельфинов – по методике, описанной Риджвеем и соавторами (Ridgway et al., 1970). Мазки крови изготавливали общепринятым способом (Предтеченский, 1960), окрашивали смесью Романовского-Гимза. Морфологию клеток крови изучали с помощью микроскопа Axio Imager M1, оснащенного программным обеспечением AxioVision (фирмы Zeiss). Все окрашенные препараты изучали, используя масляную иммерсию (объектив  $\times 100$ , окуляр  $\times 10$ ). В каждой мазке измеряли не менее 500 эритроцитов, свободно расположенных в видимом поле без наложений клеток друг на друга и без деформации от близлежащих клеток, чтобы исключить сжатие эритроцитов в зависимости от плотности мазка.

Определяли следующие морфометрические показатели эритроцитов: площадь и диаметр (величины, характеризующие размер клетки), неровность контура и форму-фактор (для оценки формы клетки), оптическую плотность (интенсивность окраски). Данные размерные характеристики выделенных объектов автоматически измеряются в программе AxioVision. Форму-фактор рассчитывали по формуле  $4\pi \times (\text{площадь выделенной области}/(\text{пе-$

риметр выделенной области)<sup>2</sup>). Показатель формы идеально круглых объектов равен 1. Все объекты со значениями меньше 1 обладают неправильной формой.

Определяли наличие незрелых и патологических форм эритроцитов. Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам (Урбах, 1963), достоверность разности средних значений оценивали по критерию Стьюдента, различия при  $p < 0.05$  рассматривались как статистически значимые.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У всех исследуемых животных, вне зависимости от возраста и условий обитания, преобладают нормальные (по форме) эритроциты – круглые двояковогнутые дискоциты, равномерно окрашенные в розовый цвет и имеющие небольшое просветление в центре (рис. 1).

Также присутствуют в крови в небольшом количестве обратимые (эхиноциты, стоматоциты) и необратимые (кодоциты, шизоциты, сфероциты), незрелые и молодые формы эритроцитов (рис. 1). В медицине используют данные об отклонении от нормы формы и размеров эритроцитов для диагностики ряда заболеваний человека. Эритроциты определенных (нормальных) размеров и правильной формы необходимы живым организмам для прохождения через капилляры и осуществления газообмена в тканях.

По форме и размеру эритроциты морских млекопитающих схожи с таковыми у человека. Средний диаметр эритроцитов у человека 7.1–7.9 мкм. У исследуемых нами животных данный показатель изменяется в пределах 7.4–9.0 мкм и зависит от видовой принадлежности, возраста и условий обитания объектов (табл. 1).

Морфологический и морфометрический анализ эритроцитов крови позволил выявить ряд особенностей у щенков серых и гренландских тюленей в разные возрастные периоды. В первые недели жиз-

**Таблица 1.** Морфометрические параметры эритроцитов гренландских и серых тюленей

Возрастная группа	Площадь, мкм <sup>2</sup>	Диаметр, мкм	Оптическая плотность, у. е.	Форма-фактор, у. е.	Неровность контура, у. е.
Гренландский тюлень					
1	53.92 ± 1.25	8.30 ± 0.17	0.212 ± 0.030	0.938 ± 0.001	1.92 ± 0.04
2а	51.54 ± 1.61	7.85 ± 0.10	0.154 ± 0.026	0.870 ± 0.002	1.74 ± 0.02
2б	55.56 ± 2.31	8.39 ± 0.17	0.137 ± 0.008	0.892 ± 0.023	1.88 ± 0.06
3	47.65 ± 0.49	7.85 ± 0.04	0.153 ± 0.009	0.897 ± 0.001	1.77 ± 0.01
4	51.40 ± 0.92	8.07 ± 0.19	0.189 ± 0.011	0.913 ± 0.004	1.83 ± 0.05
Серый тюлень					
1	51.70 ± 1.83	8.03 ± 0.20	0.150 ± 0.002	0.855 ± 0.010	1.79 ± 0.04
2	48.60 ± 1.25	7.82 ± 0.10	0.195 ± 0.015	0.861 ± 0.011	1.74 ± 0.02
3	45.56 ± 0.80	7.59 ± 0.07	0.156 ± 0.006	0.865 ± 0.003	1.68 ± 0.02
4	47.16 ± 0.99	7.73 ± 0.08	0.086 ± 0.009	0.817 ± 0.008	1.66 ± 0.02
5	44.53 ± 0.18	7.51 ± 0.01	0.155 ± 0.038	0.855 ± 0.003	1.65 ± 0.01

**Таблица 2.** Морфометрические параметры эритроцитов взрослых морских млекопитающих

Вид	Площадь, мкм <sup>2</sup>	Диаметр, мкм	Оптическая плотность, у. е.	Масса тела, кг **	Глубина погружения, м**
Гренландский тюлень	51.40 ± 0.92*	8.07 ± 0.19	0.189 ± 0.011	130–150	До 200
Серый тюлень	44.53 ± 0.18	7.51 ± 0.01	0.155 ± 0.038	150–300	До 700
Морской заяц	64.44 ± 0.98*	9.03 ± 0.23*	0.167 ± 0.042	220–280	До 220
Кольчатая нерпа	55.08 ± 0.12*	8.35 ± 0.08*	0.108 ± 0.009	40–80	До 500
Афалина	51.12 ± 0.53*	8.02 ± 0.08	0.279 ± 0.023	150–300	До 300

Примечания.

\* Статистически достоверные различия по сравнению с показателями серых тюленей;

\*\* Литературные источники (Атлас ..., 1980; Бурдин и др., 2009; Володина, Федорова, 2015; Гренландский тюлень ..., 2001).

ни у щенков наблюдается повышение в крови числа крупных эритроцитов (с диаметром более 8 мкм, макроцитоз до 75%), сфероцитов (до 4%) и стоматоцитов (до 1%), встречаются единичные ядерные эритроциты, ретикулоциты и необратимые формы эритроцитов. Известно, что количество эритроцитов и концентрация гемоглобина у новорожденных морских млекопитающих также высокие. На следующих возрастных этапах, когда животные набирают вес и начинают регулярно погружаться под воду для добывания корма, число эритроцитов снижается. При этом с возрастом увеличиваются среднее содержание гемоглобина в эритроците и средний объем эритроцита, что обеспечивает необходимые кислородные запасы (Коорман et al., 1995; Shirai, Sakai, 1997; Burns et al., 2007; Yochem et al., 2008). Данные изменения являются физиологической нормой и связаны с формированием костномозгового кроветворения и возникновением адаптационных реакций к среде обитания.

Для щенков тюленей в возрасте 3–4 месяцев характерна низкая степень насыщенности эритро-

цитов гемоглобином (наблюдается снижение показателей оптической плотности). Вероятно, в период голодания после ювенильной линьки процессы синтеза гемоглобина и других белков замедлены, и при переходе тюленей к подводному плаванию (в поисках пищи) запасы гемоглобина недостаточны для длительной задержки дыхания во время ныряния. Это согласуется с литературными данными. Так, количество кислорода в крови и мышцах взрослых животных (у гренландского тюленя и тюленя-хохлача) достоверно выше, чем у щенков (Burns et al., 2007).

Афалины в сравнении с другими рассмотренными ластоногими отличаются только тем, что их эритроциты имеют интенсивную окраску, а их абсолютные размеры близки к таковым у гренландского тюленя (табл. 2). Самые крупные эритроциты характерны для взрослых особей морского зайца, клетки наименьшего диаметра и площади отмечены у серого тюленя. Также у серого тюленя выявлены самые низкие морфометрические показатели, характеризующие форму клеток: форма-

фактор и неровность контура (табл. 1). Как правило, изменение формы дискоцитов идет параллельно с изменением размеров, так, микроцитоз у данных животных сопровождается увеличением в кровяном русле неправильных форм эритроцитов (в частности, появлением каплевидных и осколочных форм, а также деформированных соседними расположенными на мазке эритроцитами), что говорит о непрочном цитоскелете клеток.

Показано, что у кольчатой нерпы, которая среди исследуемых животных имеет самый маленький вес и для которой характерно погружение на достаточно большую глубину (табл. 2), эритроциты средние по размеру. У серого тюленя, способного покорять еще большие глубины, отмечены самые мелкие эритроциты. Известно, что среди тихоокеанских ластоногих по процентному содержанию эритроцитов нет достоверных различий между крупными животными (морж (вес 900–1100 кг), сивуч (вес 600–700 кг)) и более мелкими (лахтак, крылатка, ларга, акиба) (Соколов, 1966).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в крови тюленей всех возрастных групп преобладают нормальные (по форме и размеру) эритроциты. У новорожденных особей наблюдаются повышенное содержание числа эхиноцитов и сфероцитов и, как следствие, числа макроцитов, а также повышенная оптическая плотность эритроцитов. С рождения и до 3–4-месячного возраста у щенков серого и гренландского тюленей изменяются размеры и форма эритроцитов, что говорит об их физиологических и индивидуальных особенностях. В целом, морфометрические параметры эритроцитов крови гренландского и серого тюленей сходны и имеются лишь незначительные возрастные и межвидовые различия.

Не выявлены межвидовые различия по диаметру эритроцитов при сравнении взрослых ластоногих и китообразных. Не установлена зависимость между диаметром красных кровяных клеток и массой тела и глубиной погружения для пяти рассмотренных нами видов. Известно, что способность морских млекопитающих к длительному пребыванию под водой обеспечивается большим объемом и высокой кислородной емкостью крови (McPhee et al., 2003; Qvist et al., 1986).

Изучение гематологических показателей у китообразных и ластоногих, особенно в ранние периоды постнатального онтогенеза, необходимо для оценки перспектив развития популяций этих видов и выявления причин естественной смертности в стаде. Эти данные также могут быть использованы в ветеринарной практике, в оценке хода реабилитации и при длительном содержании животных в условиях неволи.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас морских млекопитающих СССР, 1980. М.: Пищевая промышленность. 184 с.
- Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э., 2009. Морские млекопитающие России: справочник определитель. Киров: ОАО “Кировская областная типография”. 208 с.
- Володина В.В., Федорова Н.Н., 2015. Клеточный состав периферической крови каспийского тюленя (*Phoca caspica*, Gmelin, 1788) // Международный вестник ветеринарии. № 1. С. 57–60.
- Гренландский тюлень: современный статус вида и его роль в функционировании экосистем Белого и Баренцева морей, 2001. Мурманск: ООО “МИП-999”. 220 с.
- Кавцевич Н.Н., Ерохина И.А., 1996. Биохимические и цитологические исследования морских млекопитающих в Арктике. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 169 с.
- Калабухова Т.Н., 2005. Оценка размеров эритроцитов зимоспящего суслика *Citellus undulatus* Pallas // Биофизика. Т. 50. № 2. С. 376–377.
- Кондаков А.А., 1999. Серый тюлень Мурманского побережья // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 270–315.
- Коржуев П.А., Глазова Т.Н., 1968. Сравнительно-физиологическая характеристика крови и кроветворных органов рыб и водных млекопитающих // Биология моря. № 15. С. 131–146.
- Мисюра А.Г., Богданова Л.Н., 1997. Система крови черноморской афалины // Черноморская афалина *Tursiops truncatus ponticus*: морфология, физиология, акустика, гидродинамика. М.: Наука. С. 186–213.
- Предтеченский В.Е., 1960. Руководство по клиническим лабораторным исследованиям. Под ред. Л.Г. Смирновой и Е.А. Кост. М.: Медгиз. С. 964.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н., 1998. Морфологические параметры нерпы Белого и Баренцева морей // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы VII Междунар. конференции, Санкт-Петербург, 1998. С. 195–197.
- Соколов А.С., 1966. Эколого-функциональные и возрастные особенности красной крови у северо-тихоокеанских ластоногих // ДАН СССР. Т. 169. № 3. С. 683–684.
- Соколова О.В., Денисенко Т.Е., 2006. Иммуно-микробиологические исследования в экологическом аспекте у некоторых видов морских млекопитающих // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов по материалам 4 Междунар. конференции, Санкт-Петербург, 10–14 сент., 2006. СПб. С. 487–492.
- Сыкало А.И., 1989. Информационные аспекты эволюции гидробионтов и антропогенный пресс // Физиология морских животных. Тез. докл. Всерос. конференции, г. Мурманск, 1989 г. Апатиты. С. 113.
- Урбах В.Ю., 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. Москва: Изд-во Акад. наук СССР. 323 с.

- Чанский К.К., 1952. К методике определения возраста млекопитающих // Известия Естеств.-науч. ин-та им. П.Ф. Лесгафта. Т. 52.
- Burns J.M., Lestyk K.C., Folkow L.P., Hammill M.O., Blix A.S., 2007. Size and distribution of oxygen stores in harp and hooded seals from birth to maturity // J. Comp. Physiol. B. Vol. 177. № 6. P. 687–700.
- Cavagnolo R.Z., 1979. The immunology of marine mammals // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 3. № 2. P. 245–257.
- Clark P., Boardman W.S., Duignan P.J., 2002. Cytology of haematological cells of otariid seals indigenous to Australasian waters // Australian Veterinary Journal. Vol. 80. № 3. P. 161–164.
- DeMonte T., Pilleri G., 1979. Cetacean hematology. II. The blood cells // Invest. Cetacea. Vol. 10. P. 289–306.
- Geraci J.R., Smith T.G., 1975. Functional hematology of ringed seals (*Phoca hispida*) in the Canadian arctic // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol. 32. P. 2559–2564.
- Gregory T.R., 2005. Cell size database. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.genome-size.com/cellsizemammals.htm>. Дата обновления: 03.02.2004.
- Kizhina A.G., Kalinina S.N., Uzenbaeva L.B., Panchenko D.V., Lapinski St. et al., 2020. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in rodentia species // Russian Journal of Theriology. Русский териологический журнал. Т. 19. № 2. С. 161–171.
- Kostelevka-Myrcha A., 2002. The ratio of amount of haemoglobin to total surface area of erythrocytes in mammals // Acta Theriologica. Vol. 47. P. 209–220.
- Koopman H.N., Westgate A.J., Read A.J., Gaskin D.E., 1995. Blood chemistry of wild harbor porpoises *Phocoena phocoena* (L.) // Marine Mammal Science. Vol. 11. № 2. P. 123–135.
- McPhee J.M., Rosen D.A.S., Andrews R.D., Trites A.W., 2003. Predicting metabolic rate from heart rate in juvenile Steller sea lions *Eumetopias jubatus* // J. Experimental Biol. Vol. 206. P. 1941–1951.
- Ovist J., Hill R.D., Schneider R.C., Falke K.J., Liggins G.C., Guppy M. et al., 1986. Hemoglobin concentrations and blood gas tensions of free-diving Weddell seals // Appl. Physiol. Vol. 61. P. 1560–1569.
- Ridgway S.H., Simpson J.G., Patton G.S., Gilmartin W.G., 1970. Hematologic findings in certain small cetaceans // J. Am. Vet. Med. Assoc. Vol. 157. № 5. P. 566–575.
- Ronald K., Foster M.E., Johnson E., 1969. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). II. Physical blood properties // Canadian Journal of Zoology. № 3. P. 461–468.
- Shirai K., Sakai T., 1997. Haematological findings in captive dolphins and whales // Australian Veterinary Journal. Vol. 75. № 7. P. 512–514.
- Unruh K.D., 2018. Evaluating how behavioral, environmental and physiological factors have influenced the evolution of mammalian erythrocyte size. PhD Dissertation. Long Beach: California State University. 81 p.
- Yochem P.K., Stewart B.S., Mazet J.A.K., Boyce W.M., 2008. Hematologic and serum biochemical profile of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*): Variation with age, sex, and season // Journal of Wildlife Diseases. Vol. 44. № 4. P. 911–921.

## MARINE MAMMALS: MORPHOMETRIC PARAMETERS OF ERYTHROCYTES

T. V. Seliverstova\*

Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Centre,  
Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia

\*e-mail: [minzyuk@mail.ru](mailto:minzyuk@mail.ru)

Morphological and morphometric parameters of erythrocytes (size, shape and color) were studied in five species of marine mammals. A comparative assessment of oxygen reserves in the blood of the Harp (*Pagophilus groenlandicus* (Erxleben 1777)) and in Grey seal (*Halichoerus grypus* (Fabricius 1791)) puppies during adaptations to the aquatic environment, as well as of Bottlenose dolphins during the period of adaptation to captivity conditions is given. Morphometric parameters of red blood cells has been established to vary depending on the age, habitat conditions and phylogenetic position of the animals.

**Keywords:** seals, dolphins, blood cells, size, shape

УДК 591.147:599.742

## ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ МНОЖЕСТВЕННОГО ОТЦОВСТВА НА ИММУННЫЙ СТАТУС ДЕТЕНЬШЕЙ СИРИЙСКОГО ХОМЯКА (*MESOCRICETUS AURATUS*, CRICETIDAE, RODENTIA)

© 2023 г. Е. В. Поташникова<sup>а, \*</sup>, Е. В. Кузнецова<sup>а, \*\*</sup>, Н. Ю. Феоктистова<sup>а, \*\*\*</sup>,  
Н. А. Васильева<sup>а, \*\*\*\*</sup>, С. И. Мещерский<sup>а, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: potashnikova.k@gmail.com

\*\*e-mail: kuznetsovaekvl@gmail.com

\*\*\*e-mail: feoktistovanyu@gmail.com

\*\*\*\*e-mail: ninavasilieva@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: nervaner6892236@gmail.com

Поступила в редакцию 27.08.2022 г.

После доработки 10.10.2022 г.

Принята к публикации 14.10.2022 г.

Оценивали влияние феномена множественного отцовства на приобретенный иммунитет у детенышей сирийского хомяка. Сравнивали контрольную группу (одиночное отцовство) и опытную (множественное отцовство). Тип отцовства определяли по 10 микросателлитным локусам. В возрасте 33 дней детенышей иммунизировали Т-зависимым антигеном (гемоцианин фиссуреллы, KLH) и измеряли уровень специфических антител (анти-KLH IgG) с интервалом в 5 дней. Не было выявлено достоверных различий в концентрации анти-KLH IgG в сыворотке крови детенышей из выводков с множественным отцовством и выводков, полученных от одного самца. Таким образом, наши результаты не подтверждают гипотезу о том, что множественное отцовство усиливает иммунитет детенышей сирийского хомяка.

**Ключевые слова:** гуморальный иммунный ответ, KLH, множественное отцовство, сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*)

**DOI:** 10.31857/S0044513423020137, **EDN:** HQWSRG

Промискуитет – основной тип брачной стратегии для многих млекопитающих, в том числе для большинства грызунов (Громов, Осадчук, 2015; Громов, 2017). Считается, что самка, имея возможность спариваться с несколькими партнерами, повышает свой репродуктивный успех (Keil, Sachser, 1998; Birkhead, 2000; Jennions, Petrie, 2000; Stockley, 2003; Parker, Tang-Martinez, 2005; Firman, Simmons, 2008). Успешность оплодотворения увеличивается за счет снижения генетической несовместимости между партнерами (Zeh, Zeh, 2001, 2006; Tregenza, Wedell, 2002). Например, на луговых собачках Ганнисона (*Synomys gunnisoni*) показано, что вероятность беременности и родов напрямую зависит от количества половых партнеров матери (Hoogland, 1998). Так, вероятность родов составляла 100% для самок, спарившихся с тремя или более самцами, а для самок, спарившихся только с одним или двумя партнерами, – только 92%. Спаривание с несколькими самцами, таким образом, повышает

вероятность наступления беременности и успешных родов. Кроме того, размер выводка также зависит от количества половых партнеров самки-матери (Hoogland, 1998; Parker, Tang-Martinez, 2005). У бурых сумчатых мышей (*Antechinus stuartii*) также было показано, что доля самок с детенышами была достоверно выше среди самок, спаривающихся с несколькими самцами (Fisher et al., 2006). Проведено несколько исследований, в которых непосредственно проверяли влияние множественного спаривания самок на потомство. При этом были получены данные, свидетельствующие о том, что спаривание с несколькими самцами способствовало улучшению качества потомства: у желтых навозных мух (*Scathophaga stercoraria*) была отмечена лучшая выживаемость потомства (Tregenza et al., 2003); у луковых клещей (*Rhizoglyphus robini*) повышалась плодовитость дочерей (Kozielska et al., 2004).

Часто следствием спаривания самок с несколькими самцами является множественное от-

цовство – присутствие в одном выводке детенышей от разных самцов. Преимущества множественного отцовства еще не до конца изучены. Однако предполагается, что, благодаря ему, снижаются уровень инбридинга в популяциях (Stockley et al., 1993; Yasui, 2001; Foerster et al., 2003; Waser, De Woody, 2006; Dugdale et al., 2007; Bergeron et al., 2011; Batova et al., 2021) и частота инфантицида (Wolff, Macdonald, 2004; Klemme, Ylönen, 2010; Huchard et al., 2012).

Кроме того, есть данные, что множественное отцовство влияет и на качество потомства. Так, например, у сверчков *Gryllus firmus* множественное отцовство приводило к более быстрому росту эмбрионов (Weigensberg et al., 1998). У бурых сумчатых мышей показано, что количество детенышей, доживших до перехода на самостоятельное питание, было в три раза выше в выводках, полученных от нескольких отцов (Fisher et al., 2006).

Исходя из вышесказанного, можно предположить, что множественное отцовство может положительно влиять, например, на иммунный статус детенышей.

Цель работы – оценить влияние феномена множественного отцовства на приобретенный иммунитет у детенышей сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*).

Выбор данного объекта в качестве модельного обусловлен тем, что для него характерна промискуитетная система спаривания (Murphy, 1977), разными генетическими методами доказан факт возможности множественного отцовства в выводках (Huck et al., 1985; Krajnak et al., 1994; Fritzsche et al., 2006), а также подобраны праймеры для микросателлитных последовательностей (Neumann et al., 2005). Кроме того, у сирийского хомяка очень короткая беременность (16 дней) (Clemens, Witcher, 1985; Lisk, 1985), что удобно для быстрого получения выводков и дальнейшего их анализа. Также нужно отметить, что основная мировая лабораторная популяция получена всего от одного выводка, привезенного в лабораторию в 1930 году (Murphy, 1985).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### Экспериментальные животные

Для проведения эксперимента было взято 64 детеныша сирийского хомяка возрастом 33 дня, полученных от 16 самок и 8 самцов (лабораторная колония ИПЭЭ РАН). Животных содержали на Научно-экспериментальной базе “Черноголовка” ИПЭЭ РАН (Россия, Московская обл., Ногинский р-н, г. Черноголовка) в индивидуальных клетках размером 42 × 26 × 14 см при естественном световом и температурном режиме. Животные получали корм и воду без ограничений. Рацион включал: зерносмесь из семян подсолнеч-

ника и овса, комбикорм, яблоки, морковь, свеклу, творог, вареное куриное яйцо (1 раз в неделю).

### Схема ссаживания

Для получения экспериментальных детенышей спаривание 24 взрослых особей проводили в весенне-летний период (май–август 2020 г.) – период наиболее интенсивного размножения этого вида (Lisk, 1985). С этой целью были сформированы две группы: опытная группа для получения потомства с потенциальным множественным отцовством и контрольная группа для получения потомства от одного отца.

Для получения потомства с потенциальным множественным отцовством в нейтральную клетку высаживали сначала самку, а затем к ней по очереди подсаживали трех самцов. На спаривание с каждым самцом отводилось 10 мин. Успешным считалось спаривание, которое заканчивалось коитусом и включало не менее 5 садок.

В качестве контроля использовали выводки, полученные от одного самца. Для этого в нейтральную клетку высаживали самку и одного самца на 10–15 мин чтобы зафиксировать по меньшей мере 5 садок.

После завершения спариваний животных рассаживали по своим клеткам. Если в течение 16 дней (срок беременности) (Clemens, Witcher, 1985; Lisk, 1985) родов не происходило, самку вновь спаривали.

За время работы было получено 8 выводков ( $N = 64$ ), из них 43 детеныша из пяти выводков были получены при множественном спаривании.

Материалом для проведения молекулярно-генетического анализа послужили образцы крови, которую брали у экспериментальных животных из подязычной вены (Heimann et al., 2009). Полученные образцы были заморожены в микроцентрифужных пробирках (Eppendorf; кат. № 0030 120.086) и хранились при  $-18^{\circ}\text{C}$  до момента проведения анализов.

### Проведение молекулярно-генетического анализа

Тотальную ДНК выделяли с использованием набора реагентов Diatom™ DNA Prep 200 (ООО “Лаборатория Изоген”, Москва, Россия) по инструкции производителя. Полученные растворы ДНК хранили при температуре  $-20^{\circ}\text{C}$  до проведения анализа. Последующую постановку ПЦР осуществляли на основе смеси Mag Mix 2025 (ЗАО “Диалат”, Москва, Россия). Праймеры были синтезированы в НПК “Синтол” (Москва).

Определение аллельного состава 10 микросателлитных локусов (Mau2/4, Mau12/13, Mau14/15, Mau3/4, Mau6/4) (Neumann et al., 2005) было проведено для всех взрослых животных ( $n = 24$ ) и для

**Таблица 1.** Тип отцовства и размеры полученных выводков сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*)

Выводок	Дата рождения выводка	Размер выводка	Количество отцов	Множественное отцовство
A3-1	09.04.2020	11	1	Нет
A3-2	08.06.2020	7	1	Нет
B1	13.06.2020	4	1	Нет
F1	15.06.2020	7	3	Было подтверждено генетически
J3	16.06.2020	8	3	Было подтверждено генетически
F3	21.06.2020	12	3	Было подтверждено генетически
A3-3	10.08.2020	7	3	Было подтверждено генетически
J1	14.08.2020	9	3	Не было подтверждено генетически

детенышей, полученных от спаривания с несколькими самцами ( $n = 43$ ).

Состав полученных ПЦР-продуктов определяли методом капиллярного электрофореза на 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, US) и “НАНОФОР – 05” в присутствии размерного стандарта GeneScan 500 LIZ Size Standard (Applied Biosystems). Для расшифровки сигнала использовали программу GeneMapper v. 4 (Applied Biosystems). Аллельный состав устанавливали путем соотношения полученных значений длин фрагментов с размерными классами, соответствующими ожидаемому мотиву локуса (два нуклеотида во всех случаях).

Аллельный состав ДНК каждого из детенышей сравнивали с генотипом самки-матери с определением аллелей, которые могли быть получены от нее и одного (не более двух дополнительных аллелей на locus в выводке) или нескольких потенциальных отцов.

По итогам молекулярно-генетического анализа было выявлено 4 выводка с подтвержденным множественным отцовством (табл. 1). Для одного выводка с девятью детенышами множественное отцовство не подтвердилось, хотя самка была спарена с тремя самцами по описанной выше схеме.

#### Иммунизация экспериментальных животных и оценка гуморального иммунитета

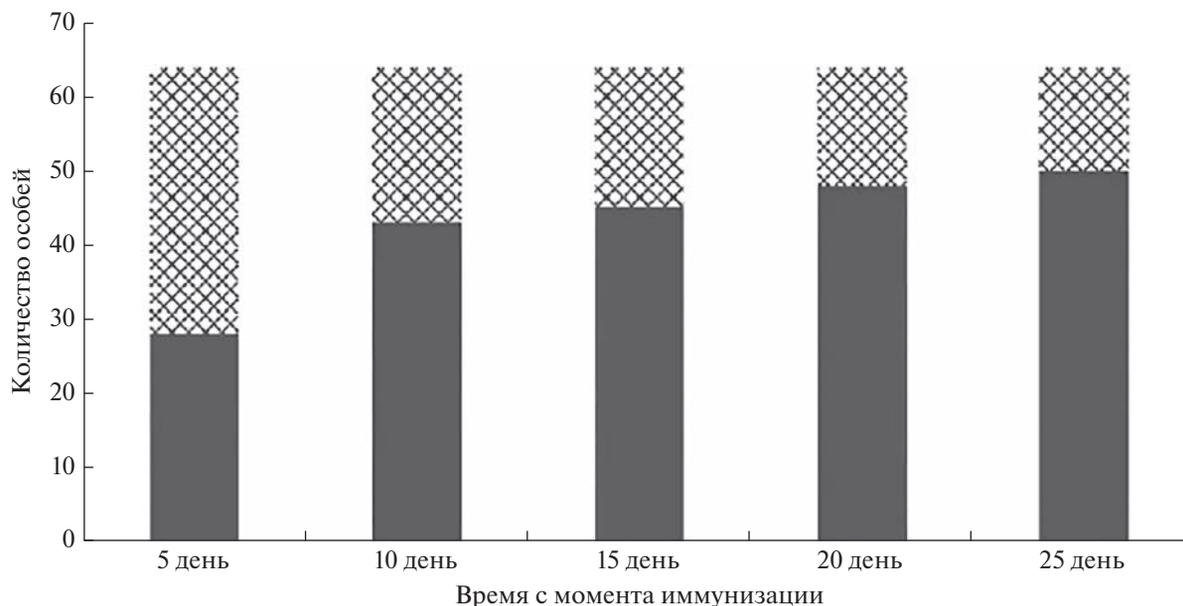
Для оценки гуморального иммунного ответа детенышей в возрасте 28 дней отсаживали от матери и на 33-й день жизни иммунизировали Т-зависимым антигеном – гемоцианином фиссуреллы (KLH, Sigma, США, кат. номер H7017). KLH является сильным иммуногеном и широко используется в иммунотоксикологических исследованиях для оценки гуморального иммунитета (Yellon et al., 1999; Drazen et al., 2000, 2001; Demas, 2002; Tian et al., 2018). Антиген вводили экспериментальным животным подкожно (в область холки) в дозе 150 мкг KLH, разведенного в 0.1 мл стерильного физраствора (0.9%-й водный раствор NaCl). Всего для определения уровня специфиче-

ских антител (анти-KLH IgG) было проанализировано 384 образца сыворотки крови от 64 детенышей. Взятие крови у экспериментальных животных для данного анализа производили из ретро-орбитального синуса (Silverman, 2012) на 5-, 10-, 15-, 20- и 25-й день после иммунизации. Отрицательным контролем служили образцы крови детенышей, взятые перед иммунизацией (30-й день жизни). Объем взятой крови не превышал 0.15 мл. Уровень анти-KLH IgG определяли с помощью разработанной нами тест-системы на основе твердофазного иммуноферментного анализа (непрямой неконкурентный метод), которая ранее была успешно апробирована для представителей п/сем Cricetinae (Кузнецова, 2019). В качестве положительного контроля использовали пулированную сыворотку крови от группы сирийских хомяков ( $n = 6$ ), подвергшихся длительной (в течение месяца) иммунизации KLH в сочетании с адьювантами. Эту сыворотку предварительно протестировали с помощью той же тест-системы на наличие высоких уровней специфических антител (Кузнецова, 2019). Уровень иммунного ответа каждого образца вычисляли как процентное соотношение оптической плотности данного образца к оптической плотности положительного контроля.

#### Статистическая обработка данных

Некоторые особи ( $n = 14$  из 64) не развивали иммунный ответ к 25-му дню после иммунизации; таких животных считали не отвечающими на иммунизацию; тех особей, которые развили иммунный ответ к 25-му дню и ранее, считали отвечающими на иммунизацию. С помощью теста Кохрана для повторных измерений мы сравнили динамику соотношения особей, отвечающих и не отвечающих на иммунизацию, в зависимости от дня после иммунизации.

Затем была проанализирована вероятность развития иммунного ответа (отвечали/не отвечали) у всех детенышей ( $n = 64$ ) в зависимости от типа отцовства (множественное/единичное), по-



**Рис. 1.** Соотношение количества особей, развивших иммунный ответ (темные столбики), и особей, не имеющих специфических антител (столбики со штриховкой), в зависимости от времени, прошедшего со дня иммунизации.

ла детенышей и размера выводка с помощью метода обобщенных линейных моделей для биномиального распределения со связующей логит-функцией (Generalized linear models, GLZ) – модель 1. Значимость эффектов оценивалась на основе статистики Вальда.

Далее с помощью дисперсионного анализа для повторных измерений проанализировали влияние таких факторов, как пол, тип отцовства и размер выводка, на развитие иммунного ответа от пятого к 25-му дню (модель силы иммунного ответа). В этот анализ были включены только те особи (отващавшие на иммунизацию), которые выработали специфические антитела по крайней мере к 25-му дню после иммунизации ( $n = 50$ ). Для последующего попарного сравнения разных дней с момента иммунизации мы использовали тест Тьюки (Tukey's test).

Результаты тестов во всех случаях считали достоверными, если уровень значимости был строго меньше 0.05. Статистический анализ данных проводили в программе Statistica 12.0 (StatsSoft, Inc.).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ концентраций специфических антител (анти-KLN IgG) в ответ на стимуляцию Т-зависимым антигеном (KLN) у детенышей из выводков с разным типом отцовства показал, что 24% детенышей ( $N = 8$ , пять самок и три самца) из выводков с множественным отцовством и 25% ( $N = 6$ , три самки и три самца) из выводков с единственным отцовством были неспособны развить иммунный

ответ вплоть до 25-го дня после иммунизации (или практически к двухмесячному возрасту). При этом не было выводков, состоящих только из не отвечающих на иммунизацию особей.

Доля особей, имеющих анти-KLN IgG, увеличилась с течением времени ( $Q = 61.8, p < 0.0001$ ), при этом наиболее быстрый рост доли таких особей был до 10-го дня с момента введения антигена; затем их доля росла незначительно (рис. 1).

Вероятность развития иммунного ответа (табл. 2, модель 1 и 2) у детенышей не зависела от типа отцовства, пола детенышей и размера выводка.

Ни один из факторов (пол, тип отцовства, размер выводка) также не оказал достоверного влияния на силу иммунного ответа; взаимодействие эффектов факторов “пол” и “отцовство” также было недостоверным (табл. 2, модель 2).

У всех детенышей, отвечающих на иммунизацию, уровень анти-KLN IgG достоверно увеличивался в зависимости от времени, прошедшего с момента иммунизации (табл. 2, модель 2). Концентрация специфических антител в первые дни после иммунизации была минимальной, затем к 15-му дню наблюдалось резкое увеличение: медианный уровень антител возрос в 62 раза (тест Тьюки,  $p < 0.0001$ ) (рис. 2). После 15-го дня рост концентрации антител замедлялся. Между последовательными измерениями на 15-й и 20-й дни, а также на 20-й и 25-й дни различия были ниже порога достоверности (тест Тьюки,  $p = 0.3$ ), а между 15-м и 25-м днями различия оказались достоверными (тест Тьюки,  $p < 0.001$ ) (рис. 2).

**Таблица 2.** Влияние пола, размера выводка и типа отцовства на иммунный ответ у детенышей сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus*)

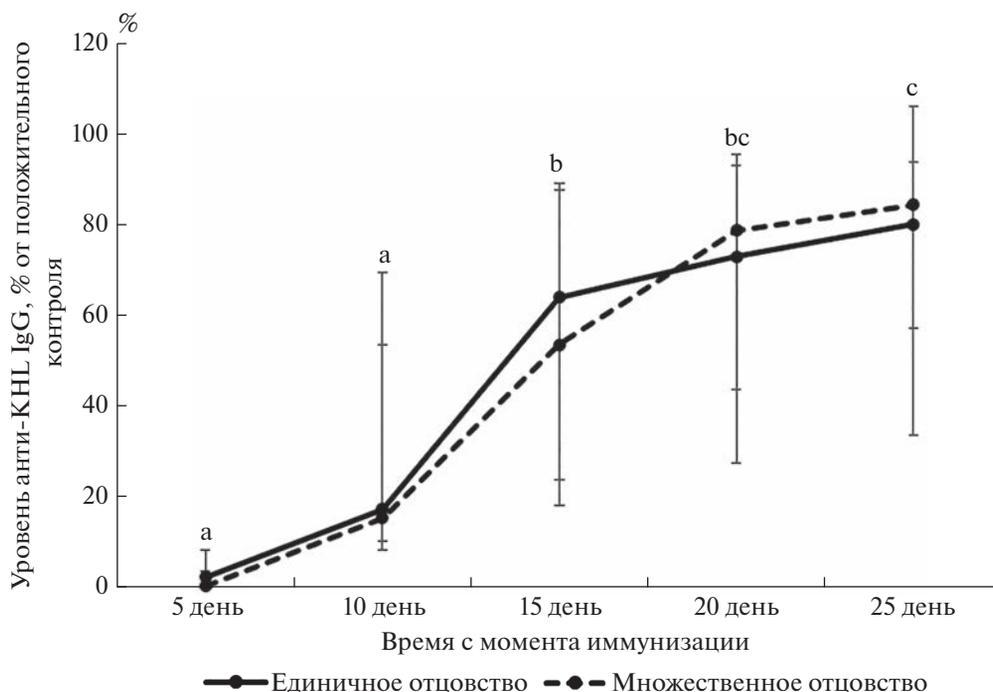
Фактор	1. Модель вероятности иммунного ответа ( $N = 64$ )	2. Модель силы иммунного ответа ( $N = 50$ )
Intercept	$\chi^2 = 4.4$ , $B = -2.92 \pm 1.39$ , $p = 0.04$	$F = 15.8$ , $p = 0.0003$
Пол	$\chi^2 = 0.74$ , $B = -0.27 \pm 0.32$ , $p = 0.4$	$F = 0.2$ , $p = 0.7$
Тип отцовства	$\chi^2 = 0.007$ , $B = 0.027 \pm 0.32$ , $p = 0.9$	$F = 0.005$ , $p = 0.9$
Пол $\times$ отцовство	$\chi^2 = 0.12$ , $B = -0.11 \pm 0.32$ , $p = 0.8$	$F = 0.2$ , $p = 0.6$
Размер выводка	$\chi^2 = 1.6$ , $B = 0.19 \pm 0.15$ , $p = 0.2$	$F = 1.6$ , $p = 0.2$
День после иммунизации	Фактор не анализируется в данной модели	$F = 7.8$ , $p = 0.00001$

## ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований не было выявлено достоверных различий в концентрации анти-KLN IgG в сыворотке крови детенышей из выводков с множественным отцовством и одиночным отцовством. Другими словами, в нашей работе мы не получили подтверждения выдвинутой гипотезе о влиянии множественного отцовства на иммунный статус детенышей.

Положительное влияние множественного отцовства на качество потомства отмечено многими авторами у представителей самых разных групп от членистоногих (Simmons, 2005) до позвоночных (Madsen et al., 1992; Olsson et al., 1994;

Hoogland, 1998; Garant et al., 2005; Fisher et al., 2006). Однако до сих пор не до конца понятны механизмы этого явления. Полевые исследования на позвоночных предполагают, а лабораторные эксперименты на беспозвоночных подтверждают, что даже при отсутствии отцовской заботы полиандрия и множественное отцовство, как ее итог, могут повысить выживаемость детенышей (Tregenza, Wedell, 1998; Madsen et al., 1992). Было отмечено, что потомство, полученное при множественном отцовстве, часто имеет более низкую ювенильную смертность (Madsen et al., 1992). Позже это было подтверждено в лабораторных условиях – выживаемость молодняка напрямую



**Рис. 2.** Изменение уровня специфических антител у детенышей из выводков с разным типом отцовства в зависимости от времени, прошедшего со дня иммунизации. Данные представлены в виде медианы и интерквартильного размаха. Разными буквами обозначены достоверные различия между днями ( $p < 0.01$ ).

связана с полиандрией (Trogenza, Wedell, 1998; Simmons, 2005).

Благодаря множественному отцовству и, как следствие, генетическому разнообразию потомства (Batova et al., 2021), выводки получаются разнокачественными (Williams, 1975; Hamilton, Zuk, 1982; Seger, Hamilton, 1988; Clayton, 1991). Это способствует, в частности, большей устойчивости потомства к заболеваниям и паразитам.

Кроме того, установлено, что при спаривании самок с несколькими партнерами качество потомства повышается за счет внутриматочной конкуренции сперматозоидов (Parker, 1984; Madsen et al., 1992; Birkhead et al., 1993; Keller, Reeve, 1995). Также показано, что при множественном спаривании материнский вклад самки в потомство увеличивается (Simmons, 2005). И эти эффекты могут объяснить более высокую выживаемость детенышей.

Однако по-прежнему было неясно, влияет ли множественное отцовство на иммунный статус детенышей и если да, то как.

Например, у птенцов древесной американской ласточки (*Tachycineta bicolor*) не было обнаружено влияния количества производителей на иммунный ответ или рост птенцов. В выводках с множественным отцовством иммунный ответ птенцов достоверно не отличался от иммунного ответа их полусибсов, полученных от одного отца. Однако авторы говорят о тенденции положительного влияния множественного отцовства на иммунный ответ птенцов (Dunn et al., 2009). В то же время в экспериментах на лабораторных мышах аналогичной тенденции выявить не удалось. Не было показано достоверных различий в устойчивости к сальмонеллезной инфекции между выводками с множественным и единичным типом отцовства (Thonhauser et al., 2016). Последняя ситуация несколько напоминает полученные нами данные об отсутствии различий в иммунном ответе у детенышей сирийского хомяка в аналогичной ситуации.

Кроме того, на наши результаты, вероятно, может влиять инбредность популяции сирийского хомяка. Так, в эксперименте мы не получили достоверных различий между группой с одиночным и множественным отцовством, кроме того, четверть животных в каждой группе не смогла развить иммунный ответ к двухмесячному возрасту. В литературе встречаются данные о влиянии инбридинга на различные характеристики (продолжительность жизни особи, репродуктивный успех и т.п.) (Стрельцов и др., 2022) и в т.ч. на иммунный ответ. Например, было отмечено, что иммунный ответ лабораторных мышей линии C57BL/6 (развивающей сильные иммунные реакции) был все равно ниже иммунного ответа мышей (*Mus musculus*), отловленных в природе. В частно-

сти, у диких мышей были более высокие концентрации и более активные ответы антиген-специфических IgG, а также более высокие концентрации общего количества IgG и IgE по сравнению с мышами, выведенными в лаборатории (Abolins et al., 2011).

В течение жизни иммунная система животных подвергается сложным морфологическим и функциональным изменениям. Для лабораторных грызунов (мыши, крысы) было показано, что к моменту отъема детенышей от матери (21-й день жизни) они становятся способными развертывать Т-зависимый иммунный ответ на введение антигена (эритроциты барана), несмотря на сохраняющуюся незрелость своей иммунной системы в течение первого месяца жизни. Однако уровень специфических антител в этом возрасте все еще низок по сравнению со взрослыми особями (Holsapple et al., 2003; Dietert, Holsapple, 2007; Burns-Naas et al., 2008). Было отмечено также, что у лабораторных грызунов максимальные уровни специфических антител в ответ на стимуляцию Т-зависимым антигеном достигаются только к 42–49-му дням жизни (т.е. к половому созреванию) (Holsapple et al., 2003; Dietert, Holsapple, 2007; Burns-Naas et al., 2008; Kuper et al., 2016). Для крыс линии Вистар было показано, что и у самок, и у самок абсолютное количество Т- и В-лимфоцитов, Т-хелперов, цитотоксических Т-лимфоцитов (т.е. основных звеньев, участвующих в развертывании гуморального иммунного ответа) повышалось с возрастом (Симонова и др., 2014). Однако в отличие от лабораторных крыс и мышей у самок сирийского хомяка срок беременности более короткий, а детеныши достигают половой зрелости уже в возрасте одного месяца (Lisk, 1985). Более раннее достижение половой зрелости у сирийского хомяка по сравнению с другими лабораторными грызунами свидетельствует и о более быстром их развитии, что также может оказывать влияние на темпы созревания иммунной системы. Однако, несмотря на это, отдельные детеныши в нашем исследовании так и не смогли выработать специфических антител к КЛН. Неспособность развить полноценный иммунный ответ на такой сильный иммуноген как КЛН может указывать на незрелость иммунной системы этих детенышей, которая, в свою очередь, может быть связана с более медленными темпами роста и развития по сравнению с сибсами. Для подтверждения этого предположения требуются дальнейшие исследования, включающие оценку темпов роста и развития детенышей в выводках, а также определение других иммунных параметров (в т.ч. иммунофенотипирование лимфоцитов) и повторную иммунизацию. Кроме того, снижение иммунного ответа может наблюдаться из-за инбридинга. Как указано выше, лабораторные сирийские хомяки инбредны (Murphy, 1985).

Косвенное подтверждение положительного влияния множественного отцовства на иммунный статус детенышей было получено в работе Соболевой с соавторами (Soboleva et al., 2021) на домашней кошке (*Felis catus*). Показано, что у котят из выводков с множественным отцовством в первые дни после рождения количество лейкоцитов и доля нейтрофилов были выше, чем в выводках, где отцом был только один кот. Таким образом, можно предположить, что и в нашем случае влияние множественного отцовства на иммунный статус детенышей имеет положительный эффект либо на очень ранних стадиях развития, при их непосредственной связи с матерью, либо на более поздних этапах развития.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 582 с.
- Громов В.С., Осадчук Л.В., 2015. Забота о потомстве и секреция тестостерона у самцов лесных грызунов: сенситизация и андрогенная стимуляция родительского поведения // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. № 4. С. 423–430.
- Громов В.С., 2017. Эволюция социальности у млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 364 с.
- Кузнецова Е.В., 2019. Эколого-физиологические адаптации представителей подсемейства Cricetinae к осенне-зимним условиям Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 24 с.
- Симонова Е.Ю., Косырева А.М., Макарова О.В., Дуатроптов М.Е., 2014. Возрастные изменения морфофункционального состояния иммунной системы у крыс Вистар // Клиническая и экспериментальная морфология. № 1. № 9. С. 35–41.
- Стрельцов В.В., Ильченко О.Г., Котенкова Е.В., 2022. Влияние инбридинга на репродуктивные показатели желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*, Rodentia, Cricetidae) в лабораторной колонии // Зоологический журнал. Т. 101. № 9. С. 1039–1047.
- Abolins S.R., Pocock M.J., Hafalla J.C., Riley E.M., Viney M.E., 2011. Measures of immune function of wild mice, *Mus musculus* // Molecular Ecology. V. 20. № 5. P. 881–892.
- Batova O.N., Vasilieva N.A., Titov S.V., Savinetskaya L.E., Tchabovsky A.V., 2021. Female polyandry dilutes inbreeding in a solitary fast-living hibernator // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 75. № 10. P. 1–13.
- Bergeron P., Reale D., Humphries M.M., Garant D., 2011. Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks // Journal of evolutionary biology. V. 24. № 8. P. 1685–1694.
- Birkhead T.R., Moller A.P., Sutherland W.J., 1993. Why do females make it so difficult for males to fertilize their eggs? // Journal of Theoretical Biology. V. 161. № 1. P. 51–60.
- Birkhead T., 2000. Promiscuity: an evolutionary history of sperm competition and sexual conflict. Harvard University Press. 272 p.
- Burns-Naas L.A., Hastings K.L., Ladics G.S., Makris S.L., Parker G.A., Holsapple M.P., 2008. What's so special about the developing immune system? // International journal of toxicology. V. 27. № 2. P. 223–254.
- Clayton D.H., 1991. The influence of parasites on host sexual selection // Parasitology today. V. 7. P. 329–334.
- Clemens L., Witcher J., 1985. Sexual Differentiation and Development // The Hamster: Reproduction and Behavior. NY: Plenum Press. P. 155–171.
- Demas G.E., 2002. Splenic Denervation Blocks Leptin-Induced Enhancement of Humoral Immunity in Siberian Hamsters (*Phodopus sungorus*) // Neuroendocrinology. V. 76. № 3. P. 178–184.
- Dietert R.R., Holsapple M.P., 2007. Methodologies for developmental immunotoxicity (DIT) testing // Methods. V. 41. № 1. P. 123–131.
- Drazen D.L., Kriegsfeld L.J., Schneider J.E., Nelson R.J., 2000. Leptin, but not immune function, is linked to reproductive responsiveness to photoperiod // American Journal of Physiology. V. 278. № 6. P. R1401–R1407.
- Drazen D.L., Demas G.E., Nelson R.J., 2001. Leptin Effects on Immune Function and Energy Balance Are Photoperiod Dependent in Siberian Hamsters (*Phodopus sungorus*) // Endocrinology. V. 142. № 7. P. 2768–2775.
- Dugdale H.L., Macdonald D.W., Pope L.C., Burke T., 2007. Polygynandry, extra-group paternity and multiple-paternity litters in European badger (*Meles meles*) social groups // Molecular Ecology. V. 16. № 24. P. 5294–5306.
- Dunn P.O., Liffeld J.T., Whittingham L.A., 2009. Multiple paternity and offspring quality in tree swallows // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 63. № 6. P. 911–922.
- Firman R.C., Simmons L.W., 2008. Polyandry, sperm competition, and reproductive success in mice // Behavioral Ecology. V. 19. P. 695–702.
- Fisher D.O., Double M.C., Blomberg S.P., Jennions M.D., Cockburn A., 2006. Post-mating sexual selection increases lifetime fitness of polyandrous females in the wild // Nature. V. 444. № 7115. P. 89–92.
- Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Liffeld J.T., Kempenaers B., 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings // Nature. V. 425. № 6959. P. 714–717.
- Fritzsche P., Neumann K., Nasdal K., Gattermann R., 2006. Differences in reproductive success between laboratory and wild-derived golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) as a consequence of inbreeding // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 60. № 2. P. 220–226.
- Garant D., Dodson J.J., Bernatchez L., 2005. Offspring genetic diversity increases fitness of female Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 57. № 3. P. 240–244.
- Hamilton W. D., Zuk M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites // Science. V. 218. P. 384–387.
- Heimann M., Käsermann H.P., Pfister R., Roth D.R., Bürki K., 2009. Blood collection from the sublingual vein in mice and hamsters: a suitable alternative to retrobulbar tech-

- nique that provides large volumes and minimizes tissue damage // *Laboratory animals*. V. 43. № 3. P. 255–260.
- Holsapple M.P., West L.J., Landreth K.S., 2003. Species comparison of anatomical and functional immune system development // *Birth Defects Research Part B: Developmental and Reproductive Toxicology*. V. 68. № 4. P. 321–334.
- Hoogland J.L., 1998. Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male? // *Animal behaviour*. V. 55. № 2. P. 351–359.
- Huchard E., Canale C.I., Le Gros C., Perret M., Henry P.Y., Kappeler P.M., 2012. Convenience polyandry or convenience polygyny? Costly sex under female control in a promiscuous primate // *Proceedings. Biological Sciences // The Royal Society*. V. 279. № 1732. P. 1371–1379.
- Huck U.W., Quinn R.P., Lisk R.D., 1985. Determinants of mating success in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) IV. Sperm competition // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 17. № 3. P. 239–252.
- Jennions M.D., Petrie M., 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits // *Biological Reviews. Cambridge Philosophical Society*. V. 75. № 1. P. 21–64.
- Keil A., Sachser N., 1998. Reproductive benefits from female promiscuous mating in a small mammal // *Ethology*. V. 104. P. 897–903.
- Keller L., Reeve H.K., 1995. Why do females mate with multiple males? The sexually selected sperm hypothesis // *Advances in the Study of Behavior*. V. 24. P. 291–315.
- Klemme I., Ylönen H., 2010. Polyandry enhances offspring survival in an infanticidal species // *Biology Letters*. V. 6. № 1. P. 24–26.
- Kozielska M., Krzemińska A., Radwan J., 2004. Good genes and the maternal effects of polyandry on offspring reproductive success in the bulb mite // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. V. 271. № 1535. P. 165–170.
- Krajnak K., Manzanares J., Lookingland K.J., Nunez A.A., 1994. Gender differences in tuberoinfundibular dopaminergic neuronal activity in a photoperiodic rodent (*Mesocricetus auratus*) // *Brain Res*. V. 634. P. 159–162.
- Kuper C.F., van Bilsen J., Cnossen H., Houben G., Garthoff J., Wolterbeek A., 2016. Development of immune organs and functioning in humans and test animals: Implications for immune intervention studies // *Reproductive Toxicology*. V. 64. P. 180–190.
- Lisk R.D., 1985. The estrous cycle // *The hamster*. Springer, Boston, MA. P. 23–51.
- Madsen T., Shine R., Loman J., Hakansson T., 1992. Why do female adders copulate so frequently? // *Nature*. V. 355. № 6359. P. 440–441.
- Murphy M.R., 1977. Intraspecific sexual preferences of female hamsters // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. V. 91. № 6. P. 1337–1346.
- Murphy M.R., 1985. History of the capture and domestication of the Syrian golden hamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse). *The hamster*. Springer, Boston, MA. P. 3–20.
- Neumann K., Maak S., Fritzsche P., Gattermann R., 2005. Microsatellites for diversity studies in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) // *Molecular Ecology Notes*. V. 5. № 4. P. 876–878.
- Olsson M., Gullberg A., Tegelström H., Madsen T., Shine R., 1994. Can female adders multiply? // *Nature*. V. 369. № 6481. P. 528–528.
- Parker G.A., 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. Academic Press. INC. Orlando. Florida. P. 1–60.
- Parker P.G., Tang-Martinez Z., 2005. Bateman gradients in field and laboratory studies: a cautionary tale // *Integrative and Comparative Biology*. V. 45. № 5. P. 895–902.
- Seeger J., Hamilton W.D., 1988. Parasites and sex // *The evolution of sex*. V. 176. P. 193.
- Silverman J., 2012. Biomedical research techniques // *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents*. Academic Press. P. 786–787.
- Simmons L.W., 2005. The evolution of polyandry: sperm competition, sperm selection, and offspring viability // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 36. P. 125–146.
- Soboleva A.S., Alekseeva G.S., Erofeeva M.N., Klyuchnikova P.S., Sorokin P.A., Naidenko S.V., 2021. Leukocytes count and profile during early postnatal ontogenesis in domestic cats: Effect of litter size and multiple paternity // *Journal of Experimental Zoology. Part A: Ecological and Integrative Physiology*. V. 335. № 8. P. 637–648.
- Stockley P., Searle J.B., Macdonald D.W., Jones C.S., 1993. Female multiple mating behaviour in the common shrew as a strategy to reduce inbreeding // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. V. 254. № 1341. P. 173–179.
- Stockley P., 2003. Female multiple mating behaviour, early reproductive failure and litter size variation in mammals // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. V. 270. № 1512. P. 271–278.
- Thonhauser K.E., Raveh S., Thoss M., Penn D.J., 2016. Does multiple paternity influence offspring disease resistance? // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 9. № 6. P. 1142–1150.
- Tian Y., Zhao H., Xu D., Zhao M., Zhang Q., Zhao Q., Zhang Y., Zhang Q., Hu X., Li Z.-Y., 2018. Wang Effect of Gradually Decreasing Photoperiod on Immune Function in Siberian Hamsters // *Trends Journal of Sciences Research*. V. 3. № 1. P. 1–9.
- Tregenza T., Wedell N., 1998. Benefits of multiple mates in the cricket *Gryllus bimaculatus* // *Evolution*. V. 52. № 6. P. 1726–1730.
- Tregenza T., Wedell N., 2002. Polyandrous females avoid costs of inbreeding // *Nature*. V. 415. № 686. P. 71–73.
- Tregenza T., Wedell N., Hosken D.J., Ward P.I., 2003. Maternal effects on offspring depend on female mating pattern and offspring environment in yellow dung flies // *Evolution*. V. 57. № 2. P. 297–304.
- Waser P.M., De Woody J.A., 2006. Multiple paternity in a philopatric rodent: the interaction of competition and choice // *Behavioral Ecology*. V. 17. № 6. P. 971–978.
- Weigensberg I., Carrie're Y., Roff D.A., 1998. Effects of male genetic contribution and paternal investment to egg and hatchling size in the cricket *Gryllus firmus* // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 11. № 2. P. 135–146.

- Williams G.C.*, 1975. Sex and Evolution. New Jersey: Princeton University Press. 202 p.
- Wolff J.O., Macdonald D.W.*, 2004. Promiscuous females protect their offspring // Trends in Ecology & Evolution. V. 19. № 3. P. 127–134.
- Yasui Y.*, 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable // Ecological Research. V. 16. № 4. P. 605–616.
- Yellon S.M., Fagoaga O.R., Nehlsen-Cannarella S.L.*, 1999. Influence of photoperiod on immune cell functions in the male Siberian hamster // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 276. № 1. P. R97–R102.
- Zeh D.W., Zeh J.A.*, 2001. Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry // Animal Behaviour. V. 61. № 6. P. 1051–1063.
- Zeh J.A., Zeh D.W.*, 2006. Outbred embryos rescue inbred half-siblings in mixed-paternity broods of live-bearing females // Nature. V. 439. № 7073. P. 201–203.

## EVALUATION OF THE INFLUENCE OF MULTIPLE PATERNITY ON THE IMMUNE STATUS OF SYRIAN HAMSTER (*MESOCRICETUS AURATUS*, CRICETIDAE, RODENTIA) YOUNG

**E. V. Potashnikova<sup>1, \*</sup>, E. V. Kuznetsova<sup>1, \*\*</sup>, N. Yu. Feoktistova<sup>1, \*\*\*</sup>,  
N. A. Vasilieva<sup>1, \*\*\*\*</sup>, S. I. Meshcherskii<sup>1, \*\*\*\*\*</sup>**

<sup>1</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
Leninsky Prospect, 33, Moscow, 119071 Russia*

\*e-mail: potashnikova.k@gmail.com

\*\*e-mail: kuznetsovaekvl@gmail.com

\*\*\*e-mail: feoktistovanyu@gmail.com

\*\*\*\*e-mail: ninavasilieva@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: nervaner6892236@gmail.com

The effect of multiple paternity on the development of the humoral immune response in Syrian hamster pups was studied. The paternity type was found to be determined by 10 microsatellite markers. Pups were immunized with T-dependent antigens (fissurella hemocyanin, KLH) at 33 days of age, with the level of specific antibodies (anti-KLH IgG) measured in blood samples at 5, 10, 20 and 25 days after immunization. As much as 24% pups from multiple paternity litters and 25% from single paternity litters were revealed to develop no immune response. At the same time, in all pups that responded to immunization, the level of anti-KLH IgG significantly increased over time, starting with the 5th day after immunization. However, there were significant differences in the concentration of anti-KLH IgG in the blood serum of pups derived neither from litters with multiple paternity nor litters obtained from one male. Therefore, our results fail to support the hypothesis that multiple paternity enhances the immunity of Syrian hamster pups.

*Keywords:* humoral immune response, acquired immunity, KLH, multiple paternity, *Mesocricetus auratus*

УДК 599.322.2;591.431.4;591,543,42

## ПРИМЕНЕНИЕ BOOTSTRAP МЕТОДА В АНАЛИЗЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ДАННЫХ И МЕТОД ВИЗУАЛИЗАЦИИ ДАННЫХ ВЫБОРА ИЗ ТРЕХ ОБЪЕКТОВ

© 2023 г. А. В. Дудорова<sup>а</sup>, \*, Д. А. Подгрудков<sup>б, в</sup>, \*\*, Е. П. Крученкова<sup>а</sup>, \*\*\*

<sup>а</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
биологический факультет, Москва, 119991 Россия

<sup>б</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
физический факультет, Москва, 119991 Россия

<sup>в</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
Научно-исследовательский институт ядерной физики имени Д.В. Скобельцына,  
Москва, 119991 Россия

\*e-mail: dudorova.anastasia.2012@post.bio.msu.ru

\*\*e-mail: d.a.podgrudkov@physics.msu.ru

\*\*\*e-mail: ekruster@gmail.com

Поступила в редакцию 17.06.2022 г.

После доработки 11.08.2022 г.

Принята к публикации 12.08.2022 г.

Предложены применение метода bootstrap-анализа для изучения поведенческих данных и способ представления данных в поведенческих тестах на предпочтение и/или выбор из нескольких вариантов. В качестве примера использования приведены данные по изучению предпочтений у детенышей нильских крыланов (*Rousettus aegyptiacus*). Применение бутстрэп метода позволяет оценить достоверность полученного результата при относительно малой выборке, а предлагаемый новый метод визуализации позволяет наглядно представить данные при не абсолютном выборе.

*Ключевые слова:* нильский крылан, детеныши, представление данных, поведение

DOI: 10.31857/S0044513423020046, EDN: HPGOQP

В современных публикациях преобладают статьи и исследования с хорошо подтвержденными статистически значимыми выводами (Csada et al., 1996). Несомненно, статистика невероятно важный инструмент любого ученого, и биологи не исключение. Однако часто из-за желания представить только хорошо поддерживаемые результаты многие исследования с ограниченной выборкой оказываются неопубликованными (Csada et al., 1996). Сильнее всего из всех биологических дисциплин от этого страдает исследование поведения. Изучать поведение, особенно высших позвоночных, довольно сложно (Мантейфель, 1980; Bart et al., 1998). С одной стороны, даже один тип поведения внутри себя может состоять из многих вариаций, с другой стороны, набрать большое число исследуемых особей среди некоторых видов животных оказывается затруднительно (Попов, 2008). Между тем сила статистической поддержки коррелирует с размером выборки (Jennions, Møller, 2003). В итоге часто возникает ситуация, когда исследователи получают слабую поддержку и не могут однозначно трактовать результаты. Кроме того, всегда есть необходимость

оценки достоверности полученного результата. Это возникает во многих разделах наук (а также в экономике, в анализе поведения рынков). Сама оценка достоверности решается строго в рамках математической статистики, однако решения, зачастую, трудоемки. Для этого (оценки достоверности результатов анализа с достаточной точностью на ограниченной выборке) в 1979 г. Брэдли Эфроном был разработан метод бутстрэп анализа (Efron, 1979). Этот метод был обобщен для применения во многих других разделах наук, также его можно применить для анализа поведенческих данных. Но обработать данные – лишь часть дела. Необходимо найти удачное визуальное решение для представления результатов работ перед коллегами, будь то доклад, постер или иллюстрация в публикации. Наглядность крайне важна при обучении и донесении новой информации (Жук и др., 2008). Мы предлагаем рассмотреть один из вариантов применения бутстрэп метода в зоологических исследованиях, посвященных поведению животных. Вместе с ним предлагается визуальный метод представления данных.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

## Описание бутстрэп метода

Метод бутстрэп анализа позволяет оценить параметры экспериментальной выборки (дисперсию, среднее и пр.) путем искусственного увеличения размера выборки. Исследователи используют результаты вычислений по синтетическим выборкам, собранным из исходных реальных данных, и предполагают, что синтетические выборки являются выборками с такой же функцией распределения, как и исходная выборка (Efron, 1979). При этом анализируется большое число “искусственных” выборок, называемых бутстрэп-выборками. Обычно случайным образом генерируется несколько тысяч выборок. Для создания искусственной выборки  $(y_1, y_2, \dots, y_n)$  из исходной  $(x_1, x_2, \dots, x_m)$  выберем на первом шаге случайным образом один из элементов исходной выборки (пусть  $x_i$ ) и запишем его первым элементом искусственной выборки ( $y_1$ ). Затем вернем этот элемент ( $x_i$ ) обратно в исходную выборку. Далее выберем второй элемент для искусственной выборки ( $y_2$ ) снова из полной исходной выборки  $(x_1, x_2, \dots, x_m)$ . Пусть это элемент ( $x_j$ ), при этом  $j$  может быть равно  $i$ , т.е. любой элемент исходной выборки может повториться несколько раз в искусственной выборке. Повторим описанную процедуру случайного выбора  $n$  раз (до желаемой длины выборки).

Таким образом, бутстрэп предполагает случайный выбор с возвращением, т.е. выбранные элементы исходных данных возвращается в выборку и далее могут быть снова выбраны. На каждом шаге мы выбираем элемент исходной выборки с вероятностью  $1/m$ . В итоге имеем новую выборку из  $n$  элементов, набранную из  $m$  элементов исходной выборки. При этом  $n$  может быть как больше, так и меньше  $m$ , элементы исходной выборки могут повторяться в новой неоднократно либо могут вообще в нее не попасть. Таких выборок генерируется необходимое количество по желанию исследователя, в данном случае мы остановились на 100000, что легко достижимо для современных компьютеров.

На основе собранных бутстрэпом выборок можно проводить различный анализ данных: считать среднее, вычислять ошибку и прочее, все то, что можно и планировалось сделать на оригинальных данных. Стоит заметить, что бутстрэп метод реализован во многих пакетах анализа данных (MATLAB, Statistica, R, PopTools для Microsoft Excel), однако нами метод был реализован самостоятельно в собственной программе, чтобы избежать скрытых настроек и неконтролируемых параметров в этих программах. Математическая реализация осуществлялась строго по оригинальной статье Эфрона.

## Описание метода визуализации (“треугольные графики”)

Данный метод визуализации был применен нами в ситуации, когда исследуемое животное совершало выбор из трех вариантов. Выбор не был абсолютным (т.е. животное не выбирало постоянно и однозначно один вариант, а имело набор сочетаний всех трех вариантов, предоставленных для выбора). При этом необходимо было наиболее наглядно представить данные и проверить гипотезу о том, что у животного в исследовании есть предпочтение какого-либо из предоставляемых вариантов.

Нами был выбран равносторонний треугольник, где каждая из вершин была возможным вариантом выбора. Внутри треугольника отмечали точки, соответствующие пропорции выбора вариантов. Чем чаще животное совершало определенный выбор, тем ближе точка оказывалась к одной из вершин. Если животное совершало всегда один и тот же выбор, то точка оказывалась в соответствующей вершине треугольника. Данный метод является обобщением общепринятого представления выбора из двух вариантов для выбора из трех (стоит заметить, что метод можно обобщить и на большое число выборов, хотя это отразится на наглядности). Традиционная оценка для выбора из двух вариантов это  $N_1/(N_1 + N_2)$ , где  $N_1, N_2$  количество выборов первого и второго варианта соответственно. При появлении третьего варианта выбора картина становится сложнее. Можно рассматривать пары выборов и сравнивать их между собой, но это неудобно. Однако при рассмотрении только двух выборов, они оказываются равноудалены один от другого. Точка безразличия оказывается посередине. При добавлении третьего выбора он также должен оказаться равноудален от двух других выборов. Визуально это ложится в равносторонний треугольник, где вершины – три варианта выбора. Точка безразличия оказывается в центре треугольника. Положение (координаты в треугольнике со стороной 1) точки выбора вычисляется следующим образом:

$$x = \frac{\sqrt{3}}{2} \frac{N_1}{N_1 + N_2 + N_3},$$

$$y = \frac{1}{2} \frac{N_2 - N_3}{N_2 + N_3} \left(1 - \frac{2x}{\sqrt{3}}\right),$$

где  $N_{1-3}$  – абсолютное значение выбора каждого варианта. Точка безразличия оказывается в координатах  $(1/2; \sqrt{3}/6)$ .

Положение точек в пространстве можно анализировать: расположение, плотность группировки и пр. В результате такой график позволяет проверять различные гипотезы.

**Описание животных и эксперимента**

Описанная комбинация методов обработки данных была применена нами для анализа поведения при взаимодействиях взрослых самцов и детенышей нильских крыланов (*Rousettus aegyptiacus*). Работа проводилась на базе Московского зоопарка, в искусственной колонии, созданной более 20 лет назад. В нашем эксперименте участвовали три детеныша (с индивидуальными номерами 116, 141, 142) и три взрослых самца нильского крылана (№ 86, 91, 53). Нами было отмечено, что детеныши (в отсутствие матери, которая улетает кормиться) часто собираются возле взрослых самцов. При этом каждый детеныш имел свои предпочтения по выбору самца. Наблюдения проводились визуально 14 дней. Ежедневная длительность наблюдений составляла 3 ч. Суммарный объем наблюдений составил 42 ч. Методом мгновенной выборки один раз в течение 5 мин оценивалось положение каждого детеныша относительно каждого из взрослых самцов. Если расстояние между самцом и детенышем было меньше половины длины туловища детеныша, то детеныш отмечался “в контакте с самцом”, если расстояние было больше — “вне контакта”. Таким образом, для каждого дня наблюдений получено 36 положений для каждого детеныша и самца. Для каждого дня наблюдений для каждого самца и детеныша были вычислены количество мгновенных выборок положения “в контакте” и доля этого состояния в отношении к общему числу мгновенных выборок. Время, проведенное детенышем около самца, вычислялось не из общего времени наблюдений, а из времени, когда детеныш не висел на матери.

**Построение “треугольных графиков”**

Используя собранные данные, мы применили наш метод визуализации — треугольный график. На основе абсолютных значений, полученных по каждому дню, строился треугольный график, где вершинами были обозначены все три самца группы. Чем больше детеныш проводит времени возле конкретного самца, тем ближе к одной из вершин оказывается точка. Для каждой точки были определены координаты в формате (x, y) при использовании абсолютного значения времени, проведенного детенышем с каждым из самцов за день наблюдений (см. описание вверху). Расстояние между самцами (длина стороны треугольника) было принято за 100. Для каждого детеныша было определено среднее значение предпочтения (x<sub>s</sub>, y<sub>s</sub>) в течение 14 дней наблюдений, причем выбор строился на количестве времени, проведенного с каждым самцом за весь период наблюдения.

При наличии большого объема данных можно провести все вычисления на них и не применять дополнительно бутстрэп метод. В нашем же случае оригинальных данных было маловато и, для того чтобы понять, что данных по каждому дете-

нышу достаточно для однозначных выводов, был применен бутстрэп анализ.

**Применение бутстрэп анализа**

Из экспериментальных данных были сгенерированы (см. выше) по 100000 выборок для каждого из детенышей. В исходную выборку включены элементы “вне контакта”, т.е. исходная выборка по каждому детенышу: 14 дней по 36 наблюдений (наблюдения ведись по 3 ч), итого 504 элемента. В каждой из 100000 сгенерированных выборок также было по 504 элемента.

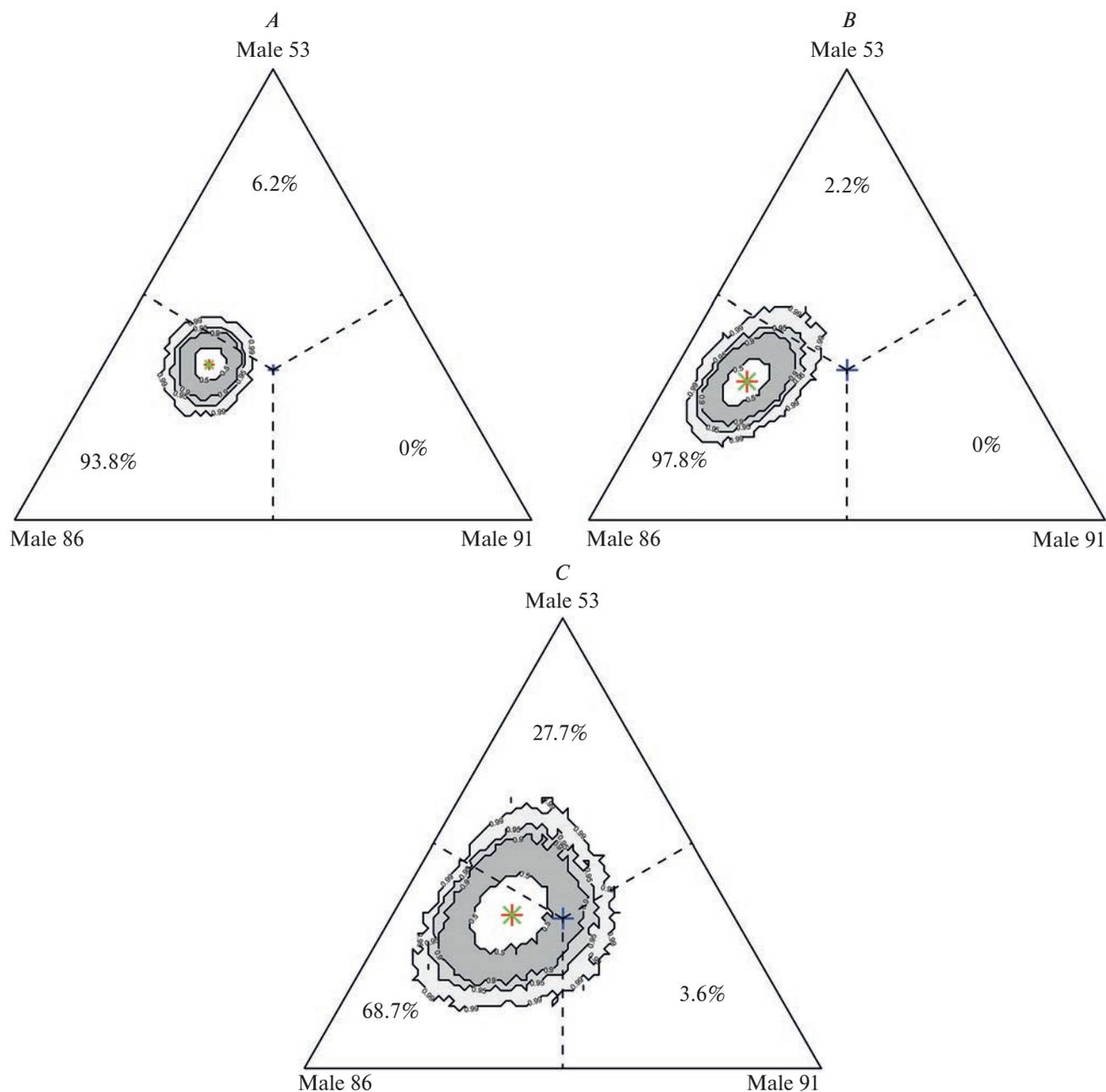
**Проверка гипотезы о наличии предпочтения**

По 100000 сгенерированным выборкам было определено среднее количество посадок детеныша к каждому из самцов. Рассчитанные по бутстрэпу средние отличались от средних по исходной выборке менее чем на 0.1%. Также для каждой из этих сгенерированных выборок были посчитаны x<sub>s</sub>, y<sub>s</sub> (всего 100000 точек) и нанесены на треугольный график, таким образом было получено распределение возможных результатов. Плотность этого распределения имела ярко выраженный максимум. Вокруг этого максимума были оценены размеры областей, в которые укладываются 50, 90, 95 и 99% всех сгенерированных выборок.

В данном случае эти области были построены следующим методом. Набор теоретических координат x<sub>s</sub>, y<sub>s</sub> был переведен в карту плотностей n<sub>i,j</sub>. Карта плотностей состояла из ячеек 1 на 1 — биннов. Таким образом, n<sub>i,j</sub> — количество точек, где координаты (x<sub>s</sub>, y<sub>s</sub>) удовлетворяют условиям: x<sub>i</sub> < x<sub>s</sub> ≤ x<sub>i+1</sub> и y<sub>j</sub> < y<sub>s</sub> ≤ y<sub>j+1</sub>, при этом x<sub>i+1</sub> = x<sub>i</sub> + Δx и y<sub>j+1</sub> = y<sub>j</sub> + Δy. Δx, Δy — шаг по сетке, когда мы строили карту плотностей (у нас по 1), x<sub>1</sub>, y<sub>1</sub> = 0.

Вычисление размера областей, куда укладывается какая-то часть из выборки, можно делать разными методами. Мы считали таким образом: находили бин (т.е. ячейку), где n<sub>i,j</sub> наибольшее. Далее проверялись все прилегающие бины, находился бин с наибольшим значением. Этот бин прибавлялся к максимальному бину, формируя область максимума, и исключался из общего набора. Снова определялся в общем наборе бин с максимальным n<sub>ij</sub> из числа прилегающих к полученному пятну, прибавлялся к пятну и исключался из общего набора и т.д. На каждом шаге в этой области вычислялась доля событий, лежащих в этой области относительно всех событий (посадок). Процедура повторялась до тех пор, пока не были определены области, в которые укладывались 50, 90, 95 и 99% от всех посадок.

Полученные этим методом результаты приведены на рис. 1. На том же графике: крест, выделенный синим цветом, обозначает точку безразличия (точка, в которой нет предпочтения ни од-



**Рис. 1.** Индивидуальные предпочтения детенышей в выборе самцов: *A* – детеныш 116, *B* – детеныш 141, *C* – детеныш 142. Бутстрэп анализ. Приведены области, в которые укладываются 50, 90, 95 и 99% всех сгенерированных выборок. Синий крест на графике обозначает точку безразличия (точка, в которой нет предпочтения ни одного из самцов); зеленым крестом обозначена точка с координатами  $(x_s, y_s)$ , полученная на основе реальных значений; красным – средняя точка предпочтения по бутстрэп методу. Пунктирными линиями обозначены границы областей, принадлежащих каждому из самцов.

ного из самцов и которая равноудалена от вершин); зеленым цветом – точку с координатами  $(x_s, y_s)$ , вычисленную на основе реальных значений, (как описано выше); красным цветом – точку предпочтения, причем средние значения получены бутстрэп методом (см. выше). Пунктирными линиями обозначены границы областей, принадлежащих каждому из самцов.

Для того чтобы узнать, есть ли достоверное предпочтение какого-либо самца, было проведено следующее. Для каждой из трех областей, ограниченных вершиной треугольника и двумя пунктирными перпендикулярами, было посчитано количество точек, которое здесь оказывается (из 100000). Далее численные значения были переведены в проценты. По этим данным можно судить

о предпочтении или, наоборот, об избегании ка-кого-либо из самцов.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Бутстрэп анализ позволяет оценить достоверность полученного результата при относительно малой выборке. Согласно полученным нами дан-ным, детеныши нильских крыланов достоверно имеют предпочтение, избегают одного самца и чаще выбирают других. Детеныши №№ 116 и 141 избегали самца № 91 (0% подсадов) и тяготели к контакту с № 86 самцом (93.8% для детеныша № 116 и 97.8% для детеныша № 141 соответствен-но). Детеныш № 142 показывал тенденцию к вы-бору самца № 86 (68.7%), но оказывался самым непривередливым, проводя время в контакте и с самцом № 91, и с самцом № 53. Причины такого предпочтения, вероятно, связаны с индивидуаль-ными чертами самца № 86, поскольку все детены-ши, независимо друг от друга, показали схожее предпочтение. Т.е. они способны различать не только свою мать, но и других членов группы. Бутстрэп анализ в сочетании с предложенным ви-зуальным представлением позволяет легко рабо-тать дальше с данными, делать выводы и оформ-лять их для публикации в различных изданиях. В качестве ремарки хочется отметить, что данные “треугольные графики” визуально сходны с фазо-выми треугольными диаграммами (Dhoot et al., 2018), однако метод их построения и область при-менения совершенно различны. Также, при же-лании, метод можно применить и на большее (чем три) число вершин (вариантов), но если че-тыре варианта можно представить пирамидой, то пять вариантов потребуют уже четырехмерного представления. При этом нарушится наша кон-цепция о том, что данный метод применяется для наглядности. Таким образом, для малого набора

данных можно провести анализ и проверить до-стоверность полученного результата. Подробно все ограничения бутстрэп метода приведены в оригинальной статье (Efron, 1979), отдельно хочет-ся подчеркнуть, что выборка должна быть одно-родна и не должна содержать заведомо сильно от-личающихся случаев нехарактерного поведения. Также не должно быть заведомо известного иссле-дователю изменения модели поведения в ходе сбо-ра данных для одного пула, из которого потом бу-дет формироваться искусственная выборка.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жук Ю.А., Куликов Л.В., Пономарев Д.А., 2008. Экспе-риментальное исследование применения мультимедийной наглядности при обучении студентов хи-мии // Вестник Санкт-Петербургского универси-тета. Социология. № 3. С. 374–379.
- Мантейфель Б.П., 1980. Экология поведения живот-ных. Пер. с англ. М.: Мир. 220 с.
- Попов Р.С., 2008. Руководство по научным исследова-ниям в зоопарках. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в зоопарках. М.: Московский зоопарк. 165 с.
- Bart J., Notz W.J., Fligner M.A., Notz W.I., 1998. Sampling and statistical methods for behavioral ecologists. Cam-bridge University Press. 330 p.
- Csada R.D., James P.C., Espie R.H., 1996. The “file drawer problem” of non-significant results: does it apply to bi-ological research? // Oikos. V. 76. P. 591–593.
- Dhoot A.S., Naha A., Priya J., Xalxo N., 2018. Phase Dia-grams for Three Component Mixtures in Pharmaceu-ticals and its Applications // Journal of Young Pharma-cists. V. 10. P. 132–137.
- Efron B., 1979. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife // Ann. Statist. V. 7. P. 1–26.
- Jennions M.D., Møller A.P., 2003. A survey of the statistical power of research in behavioral ecology and animal be-havior // Behavioral Ecology. V. 14. P. 438–445.

## BOOTSTRAP METHOD APPLICATION IN BEHAVIORAL DATA ANALYSIS AND THE DATA VISUALIZATION METHOD OF CHOICE FROM THREE OBJECTS

A. V. Dudorova<sup>1, \*</sup>, D. A. Podgrudkov<sup>2, 3, \*\*</sup>, E. P. Kruchenkova<sup>1, \*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, 119991 Russia

<sup>2</sup>Lomonosov Moscow State University, Faculty of Physics, Moscow, 119991 Russia

<sup>3</sup>Lomonosov Moscow State University, Scobeltsyn Nuclear Physics Research Institute, Moscow, 119991 Russia

\*e-mail: dudorova.anastasia.2012@post.bio.msu.ru

\*\*e-mail: d.a.podgrudkov@physics.msu.ru

\*\*\*e-mail: ekruster@gmail.com

Both bootstrap analysis method and data presentation in behavioral tests are suggested to transcribe preference choice and/or multiple choices, the study of the Egyptian fruit bat pup (*Rousettus aegyptiacus*) preferences serving as an example. The use of the bootstrap method allows for the reliability of a given result from poor data to be eval-uated. The new method of visualization proposed allows to clearly present data at a complex choice.

*Keywords:* Egyptian fruit bat, pup, data presentation, behavior

## ДМИТРИЙ ЛЮМБЕРГОВИЧ ИВАНОВ (14.09.1955–4.10.2022)

© 2023 г. К. Г. Михайлов<sup>а</sup>, \*, Е. М. Крылова<sup>б</sup>, \*\*

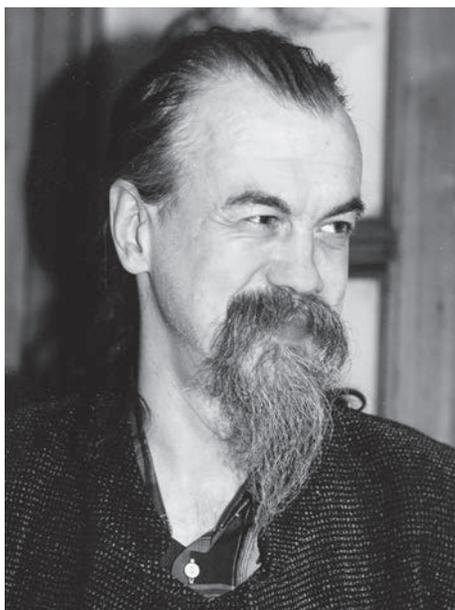
<sup>а</sup>Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Большая Никитская 2, Москва, 119234 Россия

<sup>б</sup>Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Нахимовский проспект, 36, Москва, 117997 Россия

\*e-mail: mikhailov2000@gmail.com

\*\*e-mail: elenamkr@mail.ru

DOI: 10.31857/S004451342303011X, EDN: BWXTOY



4 октября 2022 г. ушел из жизни наш друг, коллега, зоолог, малаколог Дмитрий Люмбергович Иванов. Он был одним из крупнейших и хорошо известных специалистов как в стране, так и за рубежом, автор более 70 научных публикаций, в том числе трех монографий.

Детские и школьные годы Д.Л. прошли в северном городе Мончегорске, поскольку его родители работали на комбинате “Североникель”. Перед поступлением в университет Д.Л. год проработал на этом комбинате в качестве ученика электрослесаря.

В 1973–1978 гг. Дима учился на Биологическом факультете Московского университета им. М.В. Ломоносова на Кафедре зоологии беспозвоночных, затем на этой же кафедре два года проработал лаборантом. С 1980 г. жизнь Д.Л. связана с Зоологическим музеем МГУ, где он прошел долгий путь от экскурсовода и методиста до ученого секретаря музея (1991–2000 гг.) и заведующего сектором беспозвоночных животных (2000–2013 гг.).

Основная научная работа Д.Л. была связана с изучением морфологии, систематики, филогении и зоогеографии морских моллюсков Aplacophora. Еще будучи студентом, в 1976 г. Д.Л. принял участие в 59-м рейсе научно-исследовательского судна “Витязь” Института океанологии АН СССР им. П.П. Ширшова в Японское море и в западную часть Тихоокеанского океана к востоку от о-ва Хонсю. В этой экспедиции Д.Л. подружился с московскими океанологами. Курсовую и дипломную работы он делал в Москве, в Институте океанологии под руководством Л.И. Москалева в Лаборатории донной фауны океана.

В 1986 г. уже в Ленинграде, под руководством Я.И. Старобогатова Д.Л. защитил кандидатскую диссертацию по теме “Система и филогения подкласса Caudofoveata (Mollusca, Aplacophora)”. В работе был проведен подробный сравнительно-морфологический анализ организации каудофовет на уровне родов, рассмотрены основные направления их эволюции и установлены филогенетические связи в типе Mollusca. Выводы, к которым Д.Л. пришел в своей диссертации, актуальны до сих пор и подтверждаются молекулярными методами. В частности, Д.Л. убедительно показал, что обе группы червеобразных моллюсков, лишенных раковины, Caudofoveata и Solenogastres, филогенетически близки друг другу и образуют монофилетический класс Aplacophora. Кроме того, Д.Л. привел дополнительные аргументы в пользу единства боконервных моллюсков, включающих Caudofoveata, Solenogastres и хитонов. Эти взгляды противоречили мнению самого авторитетного эксперта по каудофоветам того времени, австрийского зоолога Сальвини-Плавена (Salvini-Plaven, 1980), который предлагал рассматривать Caudofoveata как отдельный подтип, противопоставляя этот тип прочим моллюскам. В 1985 г. в “Зоологическом журнале” вышла дискуссионная статья Л. Сальвини-Плавена, посвященная обсуждению работы Д.Л., опубликованной там же ранее. Весьма заслуженный к тому времени зоолог не поленился написать в СССР статью, которую приняли в наш оте-

чественный журнал и перевели на русский язык. Такое нечасто случалось в 1980-х годах... В настоящее время невозможно представить, чтобы серьезная работа по филогении аплакофор могла бы обойтись без ссылок на исследования Д.Л.

В частности, современный молекулярный анализ (Kocot et al., 2019) поддерживает вывод, сделанный ранее Д.Л. о родстве Caudofoveata, Solepogastres и хитонов. Современная таксономическая система каудофовеат в значительной мере является результатом исследований, проведенных Д.Л. Сейчас каудофовеатам присвоен ранг класса. Класс насчитывает около 140 видов, из которых в базе данных Worms database принято 40 видов (28% видов всей группы), описанных или Д.Л., или с его участием; из 14 родов три предложены Д.Л.

Круг научных интересов и исследований Д.Л. не исчерпывался филогенией и систематикой аплакофор и включал и историю зоологии, и теоретические основы систематики животных, и практическое использование моллюсков. Д.Л., вероятно, один из немногих малакологов мира, у которого есть научные публикации по всем классам типа моллюсков. Например, вместе с Л.И. Москалевым он описал новый вид *Neopilina starobogatchovi* D.L. Ivanov et Moskalev 2007 из класса моноплакофор, в котором насчитывается всего около 30 видов. Моноплакофоры считались вымершими в девоне около 370 млн лет назад, и только нахождение этих моллюсков во время датской глубоководной экспедиции на научно-исследовательском судне “Галатея” в 1950–1952 гг. доказало, что группа сохранилась до наших дней. Есть у Д.Л. и работы по такой довольно экзотичной группе, как лопатоногие – он изучал происхождение каналов в их раковинах, а также сделал обобщение по материалу, собранному отечественными экспедициями, об их распространении в северной Атлантике и Арктике.

Д.Л. принимал участие в ревизии исторической коллекции П.Г. Демидова, одной из немногих музейных коллекций, уцелевших после пожара Москвы в 1812 г. Один из авторов этого текста (К.М.) прекрасно помнит восторг при обнаружении живых трихоплаксов (тип Placozoa) в морском аквариуме кафедры зоологии беспозвоночных в конце 1970-х гг. Эти существа были описаны в 1883 г., после 1914 г. забыты (например, их нет в большинстве изданий классического учебника В.А. Догеля “Зоология беспозвоночных”) и перерисованы лишь в 1960-е гг. Д.Л. исследовал морфологию этих, тогда еще совершенно загадочных существ, и совместно с коллегами, В.В. Малаховым и А.Б. Цетлиным, опубликовал несколько предварительных работ в “Зоологическом журнале”. Д.Л. принимал участие в 14-м рейсе на НИС “Академик Петровский” в Индийский океан в 1983–1984 гг., организованном Биологическим факультетом МГУ, был ученым секретарем экспеди-

ции. Участник этого рейса А.В. Гебрук (ИОРАН) вспоминает, что в коллективе экспедиции Д.Л. был одним из самых опытных биологов, прошедших школу глубоководного траления в рейсе “Витязя”. Он понимал, как избежать неудач в тралениях на сложных ракушечных грунтах, и строго следил за тем, чтобы моллюски (“ракушки”), представляющие коммерческий интерес, попадали не к частным коллекционерам, а в научные сборы. Представительная коллекция, собранная в этой экспедиции в очень интересных районах Индийского океана, поступила в научные фонды Зоологического музея.

Международные контакты Д.Л. были весьма обширны. Больше всего он работал в Институте океанографии в Вудсхолле (США), совместно с американским исследователем беспанцирных моллюсков Амалией Шелтема (А.Н. Scheltema). Работал также в университете Бергена (Норвегия). Регулярно выступал с докладами на международных съездах и конференциях. С туристическими и научными целями Д.Л. посетил многие страны средиземноморского региона, от Франции и Испании до Черногории, Греции и Египта.

В Зоологическом музее Д.Л. занимался не только научной работой. В его обязанности входило хранение значительной части коллекции моллюсков, а также кураторство самых важных – типовых коллекций по многим группам беспозвоночных животных: это и ракообразные, и все группы червей, и менее известные группы животного царства – мшанки, форониды, кампатоци... Очень важен подготовленный совместно с А.В. Сыроевым двуязычный каталог типов моллюсков Зоомузея МГУ (2000). В процессе реконструкции нижнего зала музея в 1980-е годы Д.Л. принимал активное участие в разработке научной концепции и структуры экспозиции беспозвоночных и подготовке иллюстративного материала. Тогда им были выполнены общая схема филогении животного царства и схема экологической эволюции паукообразных (последняя изменена, из: Ланге, 1969).

В научном багаже Д.Л. есть и работы по музееведению. Таланты Д.Л. высоко ценили в Государственном Дарвиновском музее, где он состоял почетным сотрудником и членом Ученого Совета. Ему неоднократно предлагали перейти в этот музей на более высокооплачиваемую работу, но Д.Л. всякий раз отказывался, предпочитая более свободный зоомузейский график работы.

Не забывал Д.Л. и преподавательскую работу на биологическом факультете МГУ. Если в бытность свою лаборантом кафедры зоологии беспозвоночных он проводил занятия малого практикума по зоологии беспозвоночных и студенческую практику в Беломорской биостанции МГУ, то с 2001 по 2018 год (с перерывами) ему довелось вести часть занятий по морфологии моллюсков на большом практикуме той же кафедры. Д.Л. эпи-

зодически читал лекции на кафедре теории эволюции и на факультете почвоведения МГУ. Одному из авторов (Е.К.) посчастливилось быть ученицей Д.Л. еще в школьные годы. Его попросили вести зоологию беспозвоночных в биологической школе, когда он сам был студентом. Нас восхищала манера Д.Л. рисовать сложные морфо-анатомические структуры на доске, практически не глядя на нее и не отрывая кусочка мела. После его уроков долго не поднималась рука стирать эти шедевры.

Одним из хобби Д.Л. была кулинария. В его домашней библиотеке представлены кулинарные книги из многих стран. Вершиной его творчества в этой области стали большая книга “Моллюски в мировой кулинарии” (совместно с А.В. Сысоевым, 2009) и набор открыток на эту тему, выпущенный в том же году Государственным Дарвиновским музеем. В области кулинарии он был не только теоретиком, но и баловал своих друзей блюдами высокой кухни из морепродуктов.

Д.Л. обладал талантом в области изобразительного искусства. Почти все художественные вопросы в музее решались при его помощи. Это и оформление выставок, и разработка дизайна обложек сборников трудов музея и почетных грамот, и создание рекламной продукции. В области зоологической иллюстрации Д.Л. был учеником известного зоолога-анималиста Н.Н. Кондакова. Картины Д.Л. составляли в библиотеке биологического факультета МГУ. Д.Л. проявил себя и как дизайнер — ювелирных украшений, японских мечей, нэцкэ. Глядя на эти произведения искусства, невозможно представить, что они созданы не профессионалом. Во многом дизайнерские работы Д.Л. были данью его увлечению восточной культурой, особенно культурой Японии — страны, в которой ему так и не довелось побывать. Д.Л. писал хокку, традиционно емкие по настроению и полные лиризма. Проявлением интереса к востоку была и его коллекция палочек для еды (хаси), включающая изящные и разнообразные по материалам экспонаты. Д.Л. проявил себя и в искусстве изготовления рукописных книг. В этих штучных шедеврах все было продумано и составляло единое гармоничное целое — фактура и цвет бумаги, материал обложки, шрифт...

Характерной чертой Д.Л. была его глубокая порядочность. Он никогда не сообщал “наверх” о конфликтных ситуациях с коллегами и подчиненными — решал эти вопросы самостоятельно. В отличие от многих из нас, Д.Л. совершенно не переносил ненормативную лексику...

Личность Д.Л. была такой яркости и самобытности, что с его уходом место, которое он занимал в нашем сообществе, в наших душах, опустело навсегда.

Это было настоящее явление, и нам повезло дружить с ним, обсуждать самые разные вопросы и просто быть современниками.

Светлая память...

Мы благодарны сотруднику Зоологического музея МГУ Р.В. Егорову за составление списка таксонов, описанных Д.Л. Ивановым, и списка таксонов, названных в честь Д.Л. Иванова.

#### Список таксонов, описанных Д.Л. Ивановым

- Класс Aplacophora  
 Подкласс Caudofoveata  
 Отряд Limifossorimorpha Ivanov 1981  
 Limifossorida Ivanov 1981  
 Отряд Prochaetodermatida Ivanov 1981  
 Семейство Scutopodidae Ivanov 1981  
 Семейство Prochaetodermatidae Salvini-Plawen 1972:  
*Chevroderma cuspidatum* Ivanov et Scheltema 2008  
*Chevroderma hadalis* Ivanov 1996  
*Chevroderma javanicum* Ivanov et Scheltema 2002  
*Chevroderma lusae* Ivanov et Scheltema 2002  
*Chevroderma paradoxum* Ivanov et Scheltema 2001  
*Chevroderma vityazi* Ivanov et Scheltema 2002  
*Claviderma amplum* Ivanov et Scheltema 2008  
*Claviderma brevicaudatum* Scheltema et Ivanov 2000  
*Claviderma compactum* Ivanov et Scheltema 2008  
*Claviderma crassum* Ivanov et Scheltema 2008  
*Claviderma gagei* Ivanov et Scheltema 2001  
*Claviderma laticarinatum* Ivanov et Scheltema 2001  
*Claviderma mexicanum* Ivanov et Scheltema 2008  
*Claviderma tricosum* Scheltema et Ivanov 2000 [ныне *Prochaetoderma iberogallicum* Salvini-Plawen 1999]  
*Dacryomica* Ivanov et Scheltema 2004  
*Dacryomica plana* Ivanov et Scheltema 2004  
*Niteomica* Ivanov 1996 [= *Scleroderma* Ivanov 1995: 73 non Westwood 1839 (in Hymenoptera)]  
*Niteomica captainkiddae* Ivanov et Scheltema 2008  
*Niteomica hystrix* Scheltema et Ivanov 2000  
*Niteomica liliae* Ivanov et Scheltema 2001  
*Prochaetoderma arabicum* Ivanov et Scheltema 2002  
*Prochaetoderma atlanticum* Scheltema et Ivanov 2000  
*Prochaetoderma boucheti* Scheltema et Ivanov 2000  
*Prochaetoderma gilrowei* Ivanov et Scheltema 2008  
*Scleroderma latispiculata* Ivanov 1995 [ныне *Niteomica latispiculata* (Ivanov 1995)]  
*Spathoderma alleni* Scheltema et Ivanov 2000  
*Spathoderma bulbosum* Ivanov et Scheltema 2008  
*Spathoderma grossum* Scheltema et Ivanov 2000  
*Spathoderma quadratum* Ivanov et Scheltema 2008  
*Spathoderma subulatum* Ivanov et Scheltema 2001  
 Надотряд Chaetodermatimorpha Ivanov 1981

Отряд Chaetodermatida Ivanov 1981  
 Chaetodermatidae Theel 1875  
*Caudofoveatus* Ivanov 1981  
*Caudofoveatus callosus* Ivanov 1984 [ныне *Crystalllophrisson callosus* (Ivanov 1984)]  
*Caudofoveatus tetradens* Ivanov 1981 [ныне *Crystalllophrisson tetradens* (Ivanov 1981)]  
*Chaetoderma afanasjevi* Ivanov 1986 [ныне *Crystalllophrisson afanasjevi* (Ivanov 1986)]  
*Chaetoderma felderi* Ivanov et Scheltema 2007  
*Chaetoderma moskalevi* Ivanov 1986 [ныне *Falcidens moskalevi* (Ivanov 1986)]  
*Chaetoderma pellucida* Ivanov in Scarlato 1987 [ныне *Falcidens pellucida* (Ivanov 1987)]  
*Chaetoderma salviniplaweni* Ivanov 1984 [ныне *Crystalllophrisson salviniplaweni* (Ivanov 1984)]  
*Crystalllophrisson chistikovi* Ivanov 1986 [ныне *Chaetoderma chistikovi* (D. L. Ivanov 1986)]  
*Crystalllophrisson glacialis* Ivanov 1986 [ныне *Chaetoderma glacialis* (Ivanov 1986)]  
*Crystalllophrisson kafanovi* Ivanov 1984 [ныне *Chaetoderma kafanovi* (Ivanov 1984)]  
*Crystalllophrisson luitfriedi* Ivanov in Scarlato 1987 [ныне *Chaetoderma luitfriedi* (Ivanov 1987)]  
*Crystalllophrisson marinae* Ivanov in Scarlato 1987 [ныне *Chaetoderma marinae* (Ivanov 1987)]  
*Crystalllophrisson nitens* Ivanov 1981 non Möbius 1875 [ныне *Chaetoderma luitfriedi* (Ivanov 1987)]  
*Crystalllophrisson scheltemae* Ivanov 1984  
*Falcidens halanichi* Schander Scheltema et Ivanov 2006  
 Класс Gastropoda  
 Семейство Turridae s. l.  
*Benthomangelia brevis* Sysoev et Ivanov 1985 [ныне Mangeliidae]  
*Daphnella ichthyandri* Sysoev et Ivanov 1985 [ныне Raphitomidae]  
*Naskia* Sysoev et Ivanov 1985 [ныне Horaiclavidae]  
*Naskia axiplicata* Sysoev et Ivanov 1985 [ныне Horaiclavidae]  
*Pleurotomella minuta* Sysoev et Ivanov 1985 [ныне Raphitomidae]  
*Pyrgocythara nodulosa* Sysoev et Ivanov 1985 [ныне Mangeliidae]  
*Xanthodaphne tropica* Sysoev et Ivanov 1985 [ныне Raphitomidae]  
**Виды, описанные в честь Д.Л. Иванова**  
*Abyssotrophon ivanovi* Egorov 1993 [Gastropoda, Muricidae]  
*Sepia ivanovi* Khromov 1982 [Cephalopoda, Sepiidae]  
*Epirhabdoides ivanovi* Steiner 1999 [Scaphopoda, Anulidentaliidae]

*Lussivolutopsius ivanovi* Kantor 1983 [Gastropoda, Buccinidae]

### СПИСОК ТРУДОВ Д.Л. ИВАНОВА

*Иванов Д.Л.*, 1979. К положению *Caudofoveata* в системе типа Mollusca // Моллюски, результаты и перспективы исследования. Л.: Наука. Т. 6. С.7–8.  
*Иванов Д.Л.*, 1979. К системе *Caudofoveata* // Моллюски, результаты и перспективы исследования. Л.: Наука. Т. 6. С. 8–9.  
*Иванов Д.Л.*, 1979. Структура и функциональная морфология радулярного аппарата *Chaetoderma* (Mollusca, *Caudofoveata*) // Зоологический журнал. Т. 58. Вып. 8. С. 1302–1306.  
*Иванов Д.Л.*, *Малахов В.В.*, *Цетлин А.Б.*, 1980. Новая находка примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. // Зоологический журнал. Т. 59. Вып. 11. С. 1735–1738.  
*Иванов Д.Л.*, *Малахов В.В.*, *Цетлин А.Б.*, 1980. Тонкая морфология примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. 1. Морфология взрослых особей и бродяжек по данным растровой электронной микроскопии // Зоологический журнал. Т. 59. Вып. 12. С. 1765–1767.  
*Иванов Д.Л.*, 1981. *Caudofoveatus tetradens* gen. et sp. nov. и диагностика таксонов в подклассе *Caudofoveata* (Mollusca, Aplousophora) // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 1. С. 18–28.  
*Иванов Д.Л.*, *Цетлин А.Б.*, 1981. Возникновение и эволюция кутикулярного глоточного вооружения у трохофорных животных с вентральной глоткой // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 10. С. 1445–1454.  
*Иванов Д.Л.*, *Малахов В.В.*, *Прилепский Г.В.*, *Цетлин А.Б.*, 1982. Тонкая морфология и ультраструктура примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. Ультраструктура взрослых особей // Зоологический журнал. Т. 61. Вып. 5. С. 645–652.  
*Иванов Д.Л.*, 1983. К единству Amphineura // Моллюски, результаты и перспективы их изучения. Л.: Наука. Т. 7. С. 3–4.  
*Иванов Д.Л.*, 1984. *Caudofoveata* залива Петра Великого // Гидро-биологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 28–41.  
*Сысоев А.В.*, *Иванов Д.Л.*, 1985. Новые таксоны туррид (Gastropoda, Trochoglossa) подводного хребта Наска (Юго-восточная часть Тихого океана // Зоологический журнал. Т. 64. Вып. 2. С. 194–205.  
*Иванов Д.Л.*, 1986. Новые виды каудофовеат из Чукотского моря // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М. Т. 24. С. 83–95.  
*Иванов Д.Л.*, 1986. Филогения подкласса *Caudofoveata* // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 148. С. 12–32.  
*Иванов Д.Л.*, 1987. Aplousophora // Моллюски Белого моря. С. 28–35.  
*Иванов Д.Л.*, 1987. Морфо-функциональные перестройки радулярного аппарата в эволюции *Caudofoveata* (Mollusca, Aplousophora) // Моллюски, результаты и перспективы их изучения. Л.: Наука. Т. 8. С. 18–21.

- Иванов Д.Л., 1987. Морфолого-систематический обзор организации Caudofoveata // Фауна и распространение моллюсков: Северная часть Тихого океана и полярный регион. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 4–21.
- Иванов Д.Л., Иксанова И.В., 1989. Опыт построения графической концептуальной модели вузовского (академического) естественно-научного музея // Музееведение. На пути к музею XXI века. С. 102–110.
- Иванов Д.Л., Мэмми М.П., 1989. Происхождение каналов в раковинах Scaphopoda (Mollusca) // Доклады Академии наук. Т. 306. Вып. 1. С. 247–249.
- Иванов Д.Л., 1990. Происхождение и ранние стадии эволюционных преобразований в радулярном аппарате // Д.Л. Иванов (ред.). Эволюционная морфология моллюсков. Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М. Т. 28. С. 5–36.
- Иванов Д.Л., 1990. Радула в классе Aplacophora // Д.Л. Иванов (ред.). Эволюционная морфология моллюсков. Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М. Т. 28. С. 159–197.
- Иванов Д.Л., Старобогатов Я.И., 1990. К вопросу о происхождении и эволюции челюсти у моллюсков // Д.Л. Иванов (ред.). Эволюционная морфология моллюсков. Сб. трудов Зоологического музея МГУ. М. Т. 28. С. 198–204.
- Иванов Д.Л., Старобогатов Я.И., 1990. Радула в классе Scaphopoda // Д.Л. Иванов (ред.). Эволюционная морфология моллюсков. Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М. Т. 28. С. 142–149.
- Иванов Д.Л., Сиренко Б.И., 1990. Радула в классе Polyplacophora // Д.Л. Иванов (ред.). Эволюционная морфология моллюсков. Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М. Т. 28. С. 149–158.
- Иванов Д.Л., Чистиков С.Д., 1990. Радула в классе Scaphopoda // Д.Л. Иванов (ред.). Эволюционная морфология моллюсков. Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М. Т. 28. С. 134–141.
- Иванов Д.Л., Павлинов И.Я., 1991. Анализ морфологических признаков каудофовеат (Mollusca: Aplacophora) кладистическими средствами // Журнал общей биологии. Т. 52. Вып. 1. С. 27–35.
- Гептнер М.В., Иванов Д.Л., Кудряшова Н.И., Межов Б.В., Михайлов К.Г., Сокольская Н.Л., 1991. Коллекции беспозвоночных животных // Россолимо О.Л. (ред.). Два века в коллекциях Зоологического музея МГУ. М.: изд-во МГУ. С. 36–68.
- Иванов Д.Л., Кантор Ю.И., 1991. Малакологическая коллекция Павла Григорьевича Демидова в Зоологическом музее Московского университета. М.: Изд-во МГУ. 95 с.
- Ivanov D.L., Kantor Yu I., Sysoev A.V., Egorov R.V., 1993. Type specimens of molluscs described by G. Fisher von Waldheim in 1807 // Apex. Vol. 8. № 3. P. 71–94.
- Ivanov D.L., 1995. *Scleroderma latispiculata*, a new genus and species of Prochaetodermatidae (Caudofoveata, Aplacophora) // Ruthenica. Vol. 5. № 1. P. 73–75.
- Ivanov D.L., 1995. Apomorphies and plesiomorphies in Solenogastres (Mollusca, Aplacophora) // Twelfth International Malacological Congress. Vigo. P. 416–417.
- Ivanov D.L., 1996. *Chevroderma hadalis*, a new species of Prochaetodermatidae (Caudofoveata, Aplacophora) from the North-west Pacific // Ruthenica. Vol. 6. № 1. P. 83–84.
- Ivanov D.L., 1996. *Niteomica* Ivanov, nom. nov. pro *Scleroderma* Ivanov, 1995 (Caudofoveata, Aplacophora) // Ruthenica. Vol. 5. № 2. P. 166.
- Ivanov D.L., 1996. On the distribution of the giant solenogaster *Neomenia yamamotoi* Baba, 1975 (Aplacophora: Solenogastres) // Ruthenica. Vol. 6. № 2. P. 171–172.
- Ivanov D.L., 1996. Origin of Aculifera and problems of monophyly of higher taxa in molluscs // Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca. London: Oxford Univ. Press. P. 59–66.
- Saphonov M.V., Ivanov D.L., Tzetlin A.B., 1996. The first finding of interstitial Solenogastres (Mollusca Aplacophora) in the White Sea // Ruthenica. Vol. 6. № 1. P. 22.
- Иванов Д.Л., 1996. Типология как метод описания таксономического разнообразия (Декларация типологии) // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. М. Т. 34. С. 155–164.
- Rosolimo O.L., Ivanov D.L., 1996. The creation of the computerized taxonomic cadastre and collection database on the fauna of Russia and adjacent countries // Universities as centres of fundamental research. P. 4.
- Старобогатов Я.И., Иванов Д.Л., 1996. О проблематичных ископаемых остатках, относимых к моллюскам // Всероссийский симпозиум “Загадочные организмы в эволюции и филогении”. С. 85–87.
- Egorov R.V., Ivanov D.L., 1997. Bradybaenidae // Treasure of Russian Shells. Vol. 1. P. 1–72.
- Ivanov D.L., 1997. Preliminary data on the distribution of the family Prochaetodermatidae (Mollusca, Caudofoveata) // American Malacological Union, June 21–27, 1997, Santa Barbara, CA. P. 27.
- Scheltema A.H., Ivanov D.L., 1998. New evidence for segmentation in Aplacophora // World Congress of Malacology, June 26–30, 1998, Washington DC. P. 294.
- Ivanov D.L., 1998. Symmetry of losses of primary characters in the phylogenesis of mollusks and the value of apomorphies by losses // World Congress of Malacology, June 26–30, 1998, Washington DC. P. 166.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H., 2000. On the nomenclatural status of the “type series” of *Chaetoderma nitidulum* Loven, 1844 // Ruthenica. Vol. 10. № 1. P. 1–4.
- Scheltema A.H., Ivanov D.L., 2000. Prochaetodermatidae of the Eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea (Mollusca, Aplacophora) // Journal of Molluscan Studies. Vol. 66. No. 3. P. 313–362.
- Kuznetsov A.G., Ivanov D.L., Sysoev A.V., 2000. Type specimens in C. Semper’s collection of the Philippine land snails stored in the Zoological Museum of Moscow University // Ruthenica. Vol. 10. № 1. P. 15–22.
- Иванов Д.Л., Сысоев А.В., 2000. Типы моллюсков в Зоологическом музее МГУ // Сб. тр. Зоологического музея МГУ. Т. 40. С. 1–187.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H., 2001. Distribution of known caudofoveate species (Mollusca, Aplacophora) around Iceland // Ruthenica. Vol. 11. № 1. P. 1–6.
- Scheltema A.H., Ivanov D.L., 2001. Eastern Atlantic Prochaetoderma revisited: the nonsynonymy of *Prochaetoderma boucheti* Scheltema & Ivanov (Aplacophora) // Journal of Molluscan Studies. Vol. 67. P. 396–398.

- Ivanov D.L., Scheltema A.H.*, 2001. Prochaetodermatidae of the Western Indian Ocean and Arabian Sea (Mollusca: Aplacophora) // Tropical Deep-Sea Benthos. Vol. 22. Memoires du Museum national d'Histoire naturelle. Vol. 185. P. 9–38.
- Scheltema A.H., Ivanov D.L.*, 2002. An aplacophoran postlarva with iterated dorsal groups of spicules and skeletal similarities to Paleozoic fossils // Invertebrate Biology. Vol. 121. № 1. P. 1–10.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H.*, 2002. Prochaetodermatidae of the Indian Ocean collected during Soviet VITYAZ cruises 1959–1964 (Mollusca: Aplacophora) // Molluscan Research. Vol. 22. P. 183–202.
- Иванов Д.Л.*, 2003. Вкусные улитки. М. 222 с. (тираж 5 экз-ров!)
- Иванов Д.Л.*, 2004. Класс Aplacophora // Б.И. Сиренко (ред.). Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. Ч. II. С. 145.
- Иванов Д.Л.*, 2004. Класс Scaphopoda // Б.И. Сиренко (ред.). Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. Ч. II. С. 150.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H.*, 2004. *Dacryomica plana*, gen. et sp. Nov., a Prochaetodermatid Aplacophora from a Pacific Seamount // The Veliger. Vol. 47. № 1. P. 1–5.
- Ivanov D.L., Zarubina E.M.*, 2004. Distribution of scaphopod molluscs (Mollusca, Scaphopoda) in the North Atlantic and Arctic oceans, based on materials of Russian and Soviet expeditions // Ruthenica. Vol. 14. № 1. P. 89–104.
- Scheltema A.H., Ivanov D.L.*, 2004. Use of birefringence to characterize Aplacophora sclerites // The Veliger. Vol. 47. № 2. P. 153–160.
- Иванов Д.Л.*, 2005. Вкусные улитки. М. 24 с. (буклет для рекламной кампании Miled 7, 250 экз.)
- Иванов Д.Л.*, 2005. Aplacophora // Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 16–18.
- Несис К.Н., Иванов Д.Л.*, 2005. Cephalopoda // Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 401–409.
- Сиренко Б.И., Иванов Д.Л.*, 2005. Polyplacophora // Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 18–24.
- Иванов Д.Л.*, 2005. Scaphopoda // Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 400–401.
- Павлинов И.Я., Иванов Д.Л.*, 2005. Зоологический музей МГУ: коллекции и люди. М.: Товарищество научных изданий КМК. 56 с.
- Schander C., Scheltema A.H., Ivanov D.L.*, 2006. *Falcidens halanychi*, a new species of Chaetodermomorpha (Caudofoveata) (Mollusca) from the northwest Atlantic // Marine Biology Research. Vol. 2. P. 303–315.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H.*, 2006. Genus and species identification in the Chaetodermatidae (Mollusca Aplacophora) // II International Workshop of Mollusca Aplacophora (Caudofoveata & Solenogastres). Ferrol, Spain. P. 21.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H.*, 2007. *Chaetoderma felderi* — a new giant caudofoveate from the Gulf of Mexico (Mollusca: Aplacophora) // Ruthenica. Vol. 17. № 12. P. 7–12.
- Ivanov D.L., Moskalev L.I.*, 2007. *Neopilina starobogatovi* — new monoplacophoran from the Bering sea and taxonomical notes for the family (Mollusca, Monoplacophora) // Ruthenica. Vol. 17. № 12. P. 1–6.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H.*, 2008. Western Atlantic Prochaetodermatidae from 35°N south to the Argentine Basin including the Gulf of Mexico (Mollusca: Aplacophora) // Zootaxa. Vol. 1885. P. 1–60.
- Иванов Д.Л., Ворцепнева Е.В., Цетлин А.Б.*, 2008. Конструктивные особенности организации циркуляторной системы Caudofoveata (Mollusca: Aplacophora) // Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ. М. С. 162–163.
- Scheltema A.H., Ivanov D.L.*, 2009. A natural history of the deep-sea aplacophoran *Prochaetoderma yongei* and its relationship to confamilials (Mollusca, Prochaetodermatidae) // Deep-Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography. Vol. 55. № 19–20. P. 1856–1864.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H.*, 2009. Aplacophora (Mollusca) of the Gulf of Mexico // D.L. Felder, D.K. Camp (eds). Gulf of Mexico origin, waters, and biota. Vol. 1. P. 565–568.
- Ivanov D.L., Mikkelsen N.T., Schander C.*, 2009. *Falcidens sagittiferus* Salvini-Plawen, 1968: additional data on morphology and distribution (Mollusca, Aplacophora, Caudofoveata) // Fauna Norvegica. Vol. 29. P. 3–9.
- Иванов Д.Л., Сысоев А.В.*, 2009. Моллюски в мировой кулинарии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 368 с.
- Иванов Д.Л.*, 2011. Зоомузей Серебряного века // Природа. Вып. 10. С. 72–73.
- Иванов Д.Л.*, 2011. Размышления хранителя // Природа. Вып. 10. С. 46–48.
- Крылова Е.М., Иванов Д.Л.*, 2012. Роль северных регионов Тихого и Атлантического океанов в формировании современной фауны двустворчатых моллюсков Северного Ледовитого океана. Биогеография: методология, региональный и методологический аспекты // Биогеография: методология, региональный и исторический аспекты. Материалы конференции, приуроченной к 80-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (1932–1997) (Москва, 30 января – 3 февраля 2012 г.). С. 111–115.
- Ivanov D.L.*, 2013. Class Aplacophora // B.I. Sirenko (ed.). Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas. Explorations of the Fauna of the Seas. St. Petersburg. Vol. 75. P. 149–150.
- Ivanov D.L.*, 2013. Class Monoplacophora // B.I. Sirenko (ed.). Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas. Explorations of the Fauna of the Seas. St. Petersburg. Vol. 75. P. 175.
- Vortsepneva E., Ivanov D., Purschke G., Tzetlin A.*, 2013. Morphology of the jaw apparatus in 8 species of Patellogastropoda (Mollusca, Gastropoda) with special reference to *Testudinalia tesulata* (Lottiidae) // Zoomorphology. Vol. 132. P. 359–377.

- Krylova E.M., Ivanov D.L., Mironov A.N.*, 2013. The ratio of species of Atlantic and Pacific origin in modern Arctic fauna of bivalve molluscs // *Invertebrate Zoology*. Vol. 10. № 1. P. 89–126.
- Ivanov D.L., Scheltema A.H.* 2014., Deep-sea fauna of European seas: An annotated species check-list of benthic invertebrates living deeper than 2000 m in the seas bordering Europe. Aplacophora // *Invertebrate Zoology*. Vol. 11. № 1. P. 8–12.
- Vortsepneva E., Ivanov D., Purschke G., Tzetlin A.*, 2014. Fine morphology of the jaw apparatus of *Puncturella noachina* (Fissurelidae, Vetigastropoda) // *Journal of Morphology*. Vol. 275. № 7. P. 775–787.
- Иванов Д.Л.*, 2014. Лютфрид фон Сальвини-Плавен (1 июня 1939 – 20 октября 2014) // *Зоология беспозвоночных*. Т. 11. Вып. 2. С. 373–374.
- Krylova E.M., Ivanov D.L., Mironov A.N., Dilman A.B.*, 2015. Arctic abyssal fauna of bivalve molluscs // 14th Deep Sea Biology Symposium. P. 240–241.
- Stöger I., Kocot K.M., Poustka A.J., Wilson N.G., Ivanov D., Halanych K.M., Schrödl M.*, 2016. Monoplacophoran mitochondrial genomes: convergent gene arrangements and little phylogenetic signal // *BMC Evolutionary Biology*. Vol. 16. № 1. P. 274–292.
- Павлинов И.Я., Иванов Д.Л., Волцит О.В., Калякин М.В.*, 2016. Зоологический музей МГУ: история и современность. М.: Товарищество научных изданий КМК. 80 с.
- Михайлов К.Г., Иванов Д.Л.*, 2018. Типовые коллекции беспозвоночных животных Зоологического музея Московского государственного университета // *Биологические коллекции сегодня и завтра. Материалы Российской конференции с международным участием “Передовые практики и перспективы использования зоологических коллекций”*. Зоологические исследования. № 20. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 190–191 (рус., англ.).

## DMITRY LYUMBERGOVICH IVANOV (14.09.1955–4.10.2022)

**К. Г. Mikhailov<sup>1</sup>, \*, Е. М. Krylova<sup>2</sup>, \*\***

<sup>1</sup>*Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia*

<sup>2</sup>*P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia*

\**e-mail: mikhailov2000@gmail.com*

\*\**e-mail: elenamkr@mail.ru*