

СОДЕРЖАНИЕ

Том 101, номер 12, 2022

Новые виды микроскопических псаммофильных турбеллярий родов <i>Coulterella</i> , <i>Cohenella</i> и <i>Linella</i> (Plathelminthes, Kalyptrorhynchia, Rhynchokarlingiidae) из озера Байкал <i>Е. П. Зайцева, Р. С. Кривороткин, О. А. Тимошкин</i>	1323
Восточно-азиатский вселенец <i>Thermocyclops taihokuensis</i> (Harada 1931) и аборигенный <i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars 1863) (Crustacea, Сусloroida): сравнительный анализ морфологии двух родственных видов из водоемов европейской части России <i>В. И. Лазарева, С. М. Жданова</i>	1337
<i>Adactylidium dignum</i> sp. n., a new species of Acarophenacidae (Acari, Heterostigmata) associated with <i>Acanthothrips nodicornis</i> (Thysanoptera, Phlaeothripidae) from European Russia <i>А. А. Khaustov, V. V. Abramov</i>	1350
Обзор жуков-чернотелок рода <i>Microdera</i> Eschscholtz 1831 (Coleoptera, Tenebrionidae, Tentyriini) Кавказа и равнин европейской части России <i>М. В. Набоженко, М. Ю. Калашян</i>	1356
Новые сведения по таксономии азиатских видов рода <i>Cheilosia</i> meigen 1822 (Diptera, Syrphidae) с определительным ключом для группы видов с голыми глазами <i>А. В. Баркалов</i>	1372
Возраст, рост и плодовитость у лягушки Терентьева (<i>Pelophylax terentievi</i> , Amphibia, Ranidae) <i>А. А. Кидов, Р. А. Иволга, Т. Э. Кондратова, А. А. Иванов</i>	1384
Балтийская популяция белошекой казарки (<i>Branta leucopsis</i> (Bechstein 1803)) в бореальной зоне Северо-Запада России <i>С. А. Коузов, Э. М. Зайнагутдинова, А. В. Кравчук</i>	1394
Генетический мониторинг разведения и реинтродукции эндемика России стерха (<i>Leucogeranus leucogeranus</i> , Gruidae) <i>Е. А. Мудрик, Т. А. Кашенцева, К. А. Постельных, Д. В. Политов</i>	1416
Новый вид летучей мыши <i>Eptesicus rachuotus</i> (Chiroptera, Vespertilionidae) в фауне России <i>М. П. Туунов, А. А. Проскуракова, А. К. Батурина, П. Л. Перельман, А. С. Графодатский</i>	1424
The survivability of individuals within a tiger (<i>Panthera tigris</i>) subpopulation in the Lazovsky Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Russian far east <i>G. P. Salkina, N. Ya. Poddubnaya, S. A. Kolchin, V. S. Kolesnikov</i>	1429

Хроника и информация

Всероссийская конференция “Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию” 22–23 июня 2022 г. <i>В. М. Гнездилов, И. В. Доронин</i>	1439
---	------

Contents

Volume 101, No 12, 2022

- New Species of Microscopic Psammophilic Turbellarians of the Genera *Coulterella*, *Cohenella* and *Linella* (Plathelminthes, Kalyptorhynchia, Rhynchokarlingiidae) from Lake Baikal
E. P. Zaytseva, R. S. Krivorotkin, O. A. Timoshkin 1323
- The East Asian invader, *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931), Versus the Native *Thermocyclops oithonoides* (Sars 1863) (Crustacea, Cyclopoida): A Comparative Analysis of the Morphology of Two Related Species from Water Bodies of European Russia
V. I. Lazareva, S. M. Zhdanova 1337
- Adactylidium dignum* sp. n., a New Species of Acarophenacidae (Acari, Heterostigmata) Associated with *Acanthothisrips nodicornis* (Thysanoptera, Phlaeothripidae) from European Russia
A. A. Khaustov, V. V. Abramov 1350
- Review of the Darkling Beetle Genus *Microdera* Eschscholtz 1831 (Coleoptera, Tenebrionidae, Tentyriini) from the Caucasus and the Plain Parts of European Russia
M. V. Nabozhenko, M. Yu. Kalashian 1356
- New Data on the Taxonomy of Asian Species from the Genus *Cheilosia* Meigen 1822 (Diptera, Syrphidae), with a Key to the Group of Species with Bare Eyes
A. V. Barkalov 1372
- Age, Growth and Fertility in Terentiev's Frog (*Pelophylax terentievi*, Amphibia, Ranidae)
A. A. Kidov, T. E. Kondratova, R. A. Ivolga, A. A. Ivanov 1384
- The Baltic Population of the Barnacle Goose (*Branta leucopsis* (Bechstein 1803)) in the Boreal Zone of Russia's Northwest
S. A. Kouzov, E. M. Zaynagutdinova, A. V. Kravchuk 1394
- Genetic Monitoring of the Captive Breeding and Reintroduction of the Siberian Crane, Russia's Endemic Species (*Leucogeranus leucogeranus*, Gruidae)
E. A. Mudrik, T. A. Kashentseva, K. A. Postelnykh, D. V. Politov 1416
- A Species of Bat, *Eptesicus pachyomus* (Tomes 1857) (Chiroptera, Vespertilionidae), New to the Fauna of Russia
M. P. Tiunov, A. A. Proskuryakova, A. K. Baturina, P. L. Perelman, A. S. Graphodatsky 1424
- The Survivability of Individuals within a Tiger (*Panthera tigris*) Subpopulation in the Lazovsky Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Russian Far East
G. P. Salkina, N. Ya. Poddubnaya, S. A. Kolchin, V. S. Kolesnikov 1429
-
-

Chronicle and Information

- All-Russia Conference "Zoological Collections as a Source of Genetic Resources of the World Fauna – Classical and Modern Approaches to Its Study, Storage and Use" 22–23 June 2022
V. M. Gnezdilov, I. V. Doronin 1439
-
-

УДК 595.123(282.256.341)

НОВЫЕ ВИДЫ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ПСАММОФИЛЬНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ РОДОВ *COULTERELLA*, *COHENELLA* И *LINELLA* (PLATHELMINTHES, KALYPTORHYNCHIA, RHYNCHOKARLINGIIDAE) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

© 2022 г. Е. П. Зайцева^{a, b}, Р. С. Кривороткин^a, О. А. Тимошкин^{a, *}

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

^bБайкальский музей СО РАН, ул. Академическая, 1, пос. Листвянка,
Иркутская область, 664000 Россия

*e-mail: tim@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 03.04.2022 г.

После доработки 18.04.2022 г.

Принята к публикации 29.04.2022 г.

Приведены иллюстрированные описания четырех новых для науки видов микроскопических псаммофильных турбеллярий, обитателей литоральной зоны оз. Байкал из родов *Coulterella* Timoshkin 2004, *Cohenella* Timoshkin 2004 и *Linella* Timoshkin 2004 (*Kalyptorhynchia*, *Rhynchokarlingiidae*). Даны их иллюстрированные описания, дифференциальные диагнозы; приведены сведения по распространению. Все виды найдены на глубинах 1.5–3 м, в песчаном грунте, и являются частью псаммофильных сообществ озера.

Ключевые слова: Микротурбеллярии, новые виды, эндемики, прибрежная зона, Байкал

DOI: 10.31857/S0044513422120133

Фауна калипторинхий Байкала удивляет своим разнообразием: на данный момент насчитывается 105 видов и подвидов этих червей, принадлежащих к 15 родам. Неповторимой особенностью Байкала являются обнаруженные в нем представители *Schizorhynchoidea* – калипторинхий с раздвоенным хоботком (Тимошкин, 2011). Шизоринхиды – типично морские черви, обитатели интерстициальных вод морей и океанов (Евдонин, 1977). Насколько нам известно, байкальские виды – пока единственная находка шизоринхид в пресных водах. Но наиболее многочисленными и разнообразными в Байкале являются собственно калипторинхии из подотряда *Eukalyptorhynchia*, а именно – представители двух семейств – *Polycystidae* и *Rhynchokarlingiidae*. По современным сведениям, в озере обитают 42 вида и подвида рода *Opisthocystis* Sekera 1911, а также 59 видов и два подвида ринхокарлингид, относящихся к 12 родам (Sibiriakova, 1929; Nasonov, 1935; Евдонин, 1977; Тимошкин, 1986; Timoshkin, Kawakatsu, 1996; Timoshkin, 2004; Timoshkin, Grygier, 2005; Тимошкин и др., 2009, 2011, 2014; Зайцева и др., 2012; Tyler et al., 2006–2022). Представители обеих групп демонстрируют необычно богатую радиацию эндемичных видов, являя собой два альтернативных эво-

люционных сценария. К первой группе приурочено более четырех десятков близкородственных видов, относящихся к одному палеарктическому роду. Опистоцистисы не претерпели в озере существенных морфологических изменений, сохранили основные черты строения, свойственные “виду-предшественнику” *Opisthocystis goettei* Bresslau 1906. Основные межвидовые различия касаются деталей строения мужского копулятивного аппарата (формы и степени развития гранулярного пузыря), но особенно необычно разнообразие размеров и строения простатического стилета этих видов. Наоборот, представители второй группы, объединенные в эндемичное семейство *Rhynchokarlingiidae*, демонстрируют глубокие морфологические преобразования не только в строении и количестве кутикулярных крючков мужского копулятивного аппарата, но и в морфологии глотки и хоботка. В процессе дальнейшего изучения видового состава микротурбеллярий озера Байкал в псаммоне бухты Большие Коты (Южный Байкал) нами были обнаружены новые виды калипторинхий семейства *Rhynchokarlingiidae*.

Целью настоящей статьи является описание четырех новых для науки, эндемичных для Бай-

кала видов калипторинхий, обитателей песчаных грунтов.

Пробы песчаного грунта в районе стационара Лимнологического института СО РАН (бухта Большие Коты, Южный Байкал) отбирали с лодки, с помощью специального скребка (позволяющего отбирать верхний 3–5-сантиметровый слой песка), либо с помощью пробоотборника конструкции “UWITEC Coger” (Switzerland). Затем грунт взмучивали и легкую взвесь процеживали через сачок с ячеей 60–100 мкм, живых червей из проб отбирали под биноклем МБС–10, без наркотизации. Вначале проводили их прижизненное изучение с помощью микроскопов Meiji Techno № 34298 (фотографирование, зарисовка, измерения), затем изготавливали тотальные препараты с применением жидкости Фора-Берлезе (в соответствии с ранее принятой аббревиатурой, см. Тимошкин, 2010 – ниже обозначены как ТПФБ – аббревиатура от “тотальные препараты в жидкости Фора-Берлезе”), либо червей фиксировали в 96% растворе этанола для молекулярно-биологических анализов. Указанные в разделе “Материал” координаты расположения типовых особей и их крючьев на препаратах, обозначенные “х” и “у”, даны для препаратного столика микроскопа Meiji Techno № 34298, который использовался при изучении калипторинхий. Часть материала была получена при разборе количественных и качественных проб на видовом уровне. Каждая из проб (таксоценоз микротурбеллярий) могла насчитывать десятки особей разных видов. Поэтому для видовой идентификации на одно и то же стекло (ТПФБ) зачастую монтировали по 8–10 экз. микротурбеллярий. При использовании такого метода могли возникнуть определенные сложности в случае обнаружения новых видов науки таксонов. Поэтому нам пришлось ввести не только нумерацию самих ТПФБ (схема нумерации стандартна и использована в наших предыдущих публикациях, см., например, Тимошкин и др., 2011), но и особей, находящихся на каждом препарате (рис. 1). Это особенно актуально для червей, включенных в типовую серию (голотипы и паратипы). Исследования и измерения таксономически важных органов червей проведены на тотальных препаратах с помощью микроскопов Meiji Techno № 34298, Nikon Optiphot–2, Olympus CX21 FS 1; параметры крючьев измеряли по постоянным препаратам с помощью программы “Image–Pro Plus”, по схеме измерений и типологии крючьев, разработанным ранее (Timoshkin, Kawakatsu, 1996; Timoshkin, 2004). Фотографирование проведено с помощью цифровой фотонасадки TourCam 5.1 Mp, а также фотокамеры Camedia C–3040 ZOOM и фотонасадки NY2000S, универсальной для всех типов оптики.

Весь материал, включая типовые экземпляры, хранится в лаборатории биологии водных беспозвоночных

Лимнологического института СО РАН, Иркутск.

Coulterella fialkovi Timoshkin et Zaytseva sp. n.
(рис. 2, 3)

Материал. Всего собрано 15 особей, 10 включены в типовую серию. Все черви собраны в бухте Большие Коты. **Голотип № 131:** ТПФБ № 3–140708: $x = 37, y = 2$, от 14 июля 2008 г., против скалы “Два Брата”, глубина 2.8 м, крупнозернистый песок, качественная проба. Особи–паратипы: № 1, 2, 5, 9 собраны там же, где особь–голотип (№ 1, 2: ТПФБ № 7–140708: № 1: $x = 41.5, y = 4.5$ (рис. 1, 3, особь № 7), № 2: $x = 40, y = 4$ (рис. 1, 3, особь № 1); № 5, 9: ТПФБ № 31–140708: № 5: $x = 44, y = 7$ (рис. 1, 4, особь № 6); № 9: $x = 45, y = 9$ (рис. 1, 4, особь № 5); № 3, 4, 6, 7 – собраны на трансекте, проложенной напротив стационара ЛИН СО РАН; песок, качественная проба (11 июля 2008 г., на глубине 1.8 м – особь паратип № 3: ТПФБ № 10–110708: $x = 41, y = 0$ и № 7: ТПФБ № 14–110708: $x = 41.5, y = 6$; 13 июня 2008 г., с глубины 1.7 м – паратип № 4: ТПФБ № 9–130608: $x = 47, y = 4$ и № 6: ТПФБ № 8–130608: $x = 40, y = 0$); № 8: ТПФБ № 4–90807, от 9 августа 2007 г., глубина 2.5 м, песок. Черви, не вошедшие в типовую серию: 2 экз., собранных напротив скалы “Два Брата”: ТПФБ № 6–160708 от 16 июля 2008 г., глубина 2.9 м, крупнозернистый песок, количественная проба № 5 и ТПФБ от 14 июля 2008 г., глубина 2.8 м, крупнозернистый песок, качественная проба, и 3 экз., собранных на трансекте напротив стационара ЛИН СО РАН, с песчаных грунтов: ТПФБ № 4–170708 от 17 июля 2008 г., глубина 2 м, количественная проба № 9; ТПФБ № 10–130608 от 13 июня 2008 г., глубина 1.7 м, песок, качественная проба; ТПФБ № 12.1–110708 от 11 июля 2008 г., глубина 1.8 м, песок, качественная проба.

Типовое местонахождение – песчаное мелководье бухты Большие Коты (Южный Байкал).

Описание. Полупрозрачные непигментированные черви, длина тела половозрелых особей составляет 0.6–2.2 мм, ширина – 0.4–1 мм. Глаза имеются. Хоботок удлинненно-яйцевидный, у придавленной особи (не из типовой серии) 270 мкм в длину (рис. 2, 2), и 170 мкм в ширину. Туника в форме колпачка, не гомогенная (рис. 2, 3, 4), хорошо развита. Базальная часть туники с мелкими шипиками. Диаметр ее основания у придавленной особи (не из типовой серии) 150, высота 95 мкм (у других особей диаметр варьирует в пределах 130–156, высота – 70–90 мкм). Зачастую туника на препаратах сильно деформируется и становится кольцеобразными (рис. 2, 4). Согласно типологии туник хоботков ринхокарлингиид, рассмотренной в первоописании семейства, тунику

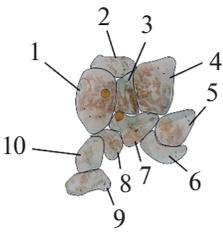
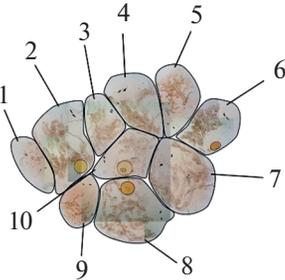
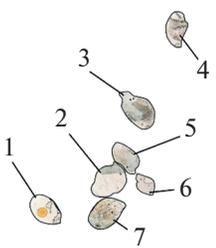
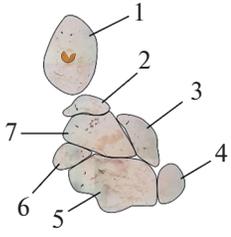
<p>1</p>		<p>11.07.08 оз. Байкал, Б. Коты: Трансекта, гл. 1.8 м, песок. Rhynchokarlingiidae 8 экз. №2-110708</p>
<p>2</p>		<p>14.07.08 оз. Байкал, Б. Коты: Два Брата, гл. 2.8 м, Крупн. песок. Качеств, проба, Kalyptrorhynchia 10 экз. №4-140708</p>
<p>3</p>		<p>14.07.08 оз. Байкал, Б. Коты: Два Брата, гл. 2.8 м, Крупн. песок. Качеств, проба, Kalyptrorhynchia 10 экз. №7-140708</p>
<p>4</p>		<p>14.07.08 оз. Байкал, Б. Коты: Два Брата, гл. 2.8 м, Крупн. песок. Качеств, проба, Kalyptrorhynchia 10 экз. №31-140708</p>

Рис. 1. Схема расположения червей на препаратах ТПФБ. 1 – особь № 1 – *C. sagalevichi* sp. n., голотип; особь № 3 – *C. sagalevichi* sp. n., паратип № 2; особь № 4 – *C. kostockii* sp. n., паратип № 1; особь № 5 – *C. kostockii* sp. n., голотип; особь № 7 – *C. sagalevichi* sp. n., паратип № 5; особи № 2, 6, 8–10 – *Turbellaria* spp. 2 – особь № 2: *L. hamolaminae* sp. n., паратип № 3; особь № 3: *L. hamolaminae* sp. n., паратип № 2; особь № 4: *L. hamolaminae* sp. n., паратип № 1; особь № 8: *L. hamolaminae* sp. n., паратип № 4; особи № 1, 5–7, 9–10 – *Turbellaria* spp. 3 – особь № 1: *C. fialkovi* sp. n., паратип № 2; особь № 7: *C. fialkovi* sp. n., паратип № 1; особи № 2–6 – *Turbellaria* spp. 4 – особь № 2: *C. fialkovi* sp. n., паратип № 9; особь № 5: *L. hamolaminae* sp. n., голотип; особь № 6: *C. fialkovi* sp. n., паратип № 5; особи № 1, 3–4, 7 – *Turbellaria* spp.

C. fialkovi sp. следует относить к типу, изображенному на рис. 2.6, 2.7 (Timoshkin, 2004: стр. 1346–1347). Глотка сбоку овальная, диаметром 150–

165 мкм. Семенные пузыри слабо изогнутые, коротко-цилиндрические (в боковой проекции – в виде удлинненных овалов), и у особи, изобра-



Рис. 2. *Coulterella fialkovi* Timoshkin et Zaytseva sp. n.: 1, 2 – внешний вид слегка придавленного живого червя; 3, 4 – туника хоботка; 5 – кокон. 1 – паратип № 8; 2 – особь, собранная 14 июля 2008 г. в бухте Большие Коты, напротив скалы “Два Брата”, с глубины 2.8 м, крупнозернистый песок; 3 – паратип № 5; 4 – особь-голотип; 5 – паратип № 2. Масштаб, мкм: 1, 2 – 500; 3–5 – 100.

женной на рис. 2, 1, 2, имеют примерно одинаковые размеры: 148–151 в длину (от проксимального сужения семенного пузыря до объединения в общий проток на границе бульбуса) и 40–42 мкм в диаметре. По классификации семенных пузырей, их следует относить к типу, представленному на рис. 2.12 (Timoshkin, 2004). Длина семяпроводов может достигать трети общей длины семенного пузыря. Бульбус копулятивного органа овальный, без заметных мышечных утолщений стенки. У особи, изображенной на рис. 2, 2 (не из типовой серии), его поперечный диаметр (126 мкм) больше продольного (81 мкм). Длина папиллы может достигать половины меньшего диаметра бульбуса. Крючья относительно небольшие, в расправленном состоянии дисковидные; имеют вид нежных, тонкостенных, сильно уплощенных округлых мешков, с очень маленькими заостренными отростками на дистальных концах и выраженной толстой продольной складкой, идущей от базального кольца. Дополнительно имеются несколько тонких, едва заметных продольных складок (рис. 3, 1–9). Длина крючьев в паре практически одинакова и варьирует от 45 до 64 (среднее 49, $n = 10$),

при ширине 45–50 мкм. Базальные кольца хорошо выражены, представляют собой вытянутые овалы неправильной формы. Диаметры базальных колец также одинаковы, максимальный диаметр 35–37, минимальный – 14–16 мкм. Кокон почти округлый, диаметром 246 × 260 мкм, светло-желтый с коричневатым оттенком и гладкой, не структурированной поверхностью. Ножка кокона длиной 29 мкм с небольшим округлым основанием (рис. 2, 5).

Дифференциальный диагноз. По строению крючьев новый вид наиболее близок к *Coulterella vainolai* Timoshkin 2004, но у нового вида они почти в 2 раза мельче по всем параметрам измерений: длина крючьев *C. vainolai* 100–110, *C. fialkovi* sp. n. 45–64 мкм. Базальные кольца *C. vainolai* мощные, толстые, имеют форму почти правильной или слегка вытянутой окружности, тогда как у *C. fialkovi* sp. n. базальные кольца тоньше, удлинненно-яйцевидные. Кокон этого вида существенно различается по микроструктуре наружной поверхности; наружная поверхность кокона нового вида, в отличие от *C. vainolai*, совершенно гладкая, даже в области ножки. В отличие

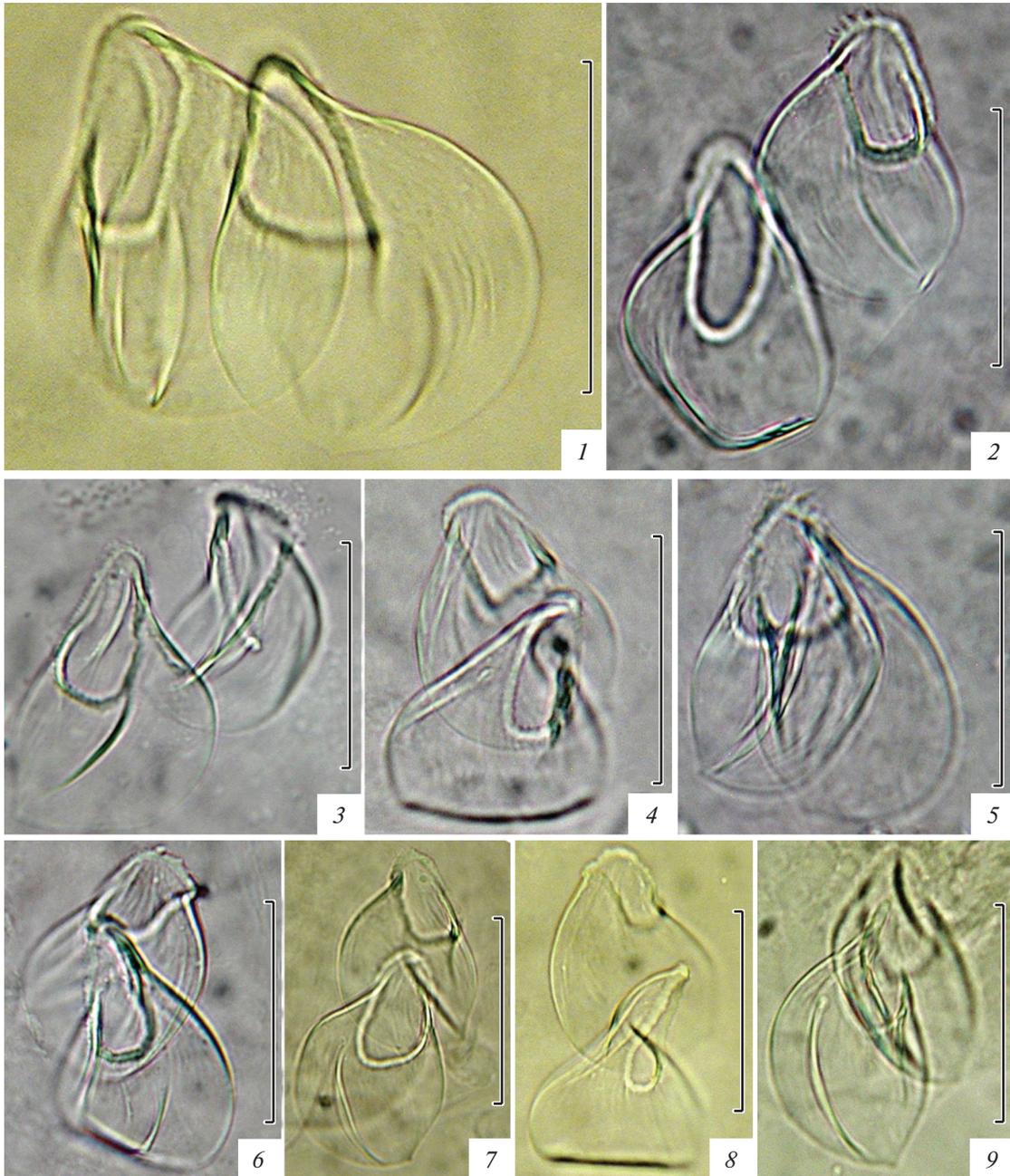


Рис. 3. Крючья *Coulterella fialkovi* Timoshkin et Zaytseva sp. n.: 1 – особь-голотип, 2 – паратип № 1, 3 – паратип № 2, 4 – паратип № 3, 5 – паратип № 4, 6 – паратип № 5, 7 – паратип № 6, 8 – паратип № 7, 9 – паратип № 8. Масштаб 50 мкм.

от малиново-красных *C. vainolai*, особи нового вида бесцветны.

Примечания. В кишечнике обнаружены диатомовые водоросли и щетинки олигохет.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, встречается в бухте Большие Коты на глубине 1–3 м, обитатель псаммона.

Этимология. Вид назван в честь Фиалкова Владимира Абрамовича, директора Байкальского музея СО РАН (пос. Листвянка), одного из луч-

ших лимнологических музеев страны, настоящего энтузиаста своего дела, одного из первых аквалангистов, работавших на оз. Байкал.

Cohenella sagalevichi Timoshkin et Zaytseva sp. n. (рис. 4–7)

Материал. Найдено 13 особей, 7 из них включены в типовую серию. Все черви собраны в бухте Большие Коты. **Голотип № 132:** ТПФБ № 2 – 110708: $x = 46, y = 4$ (рис. 1, 1, особь № 1), от

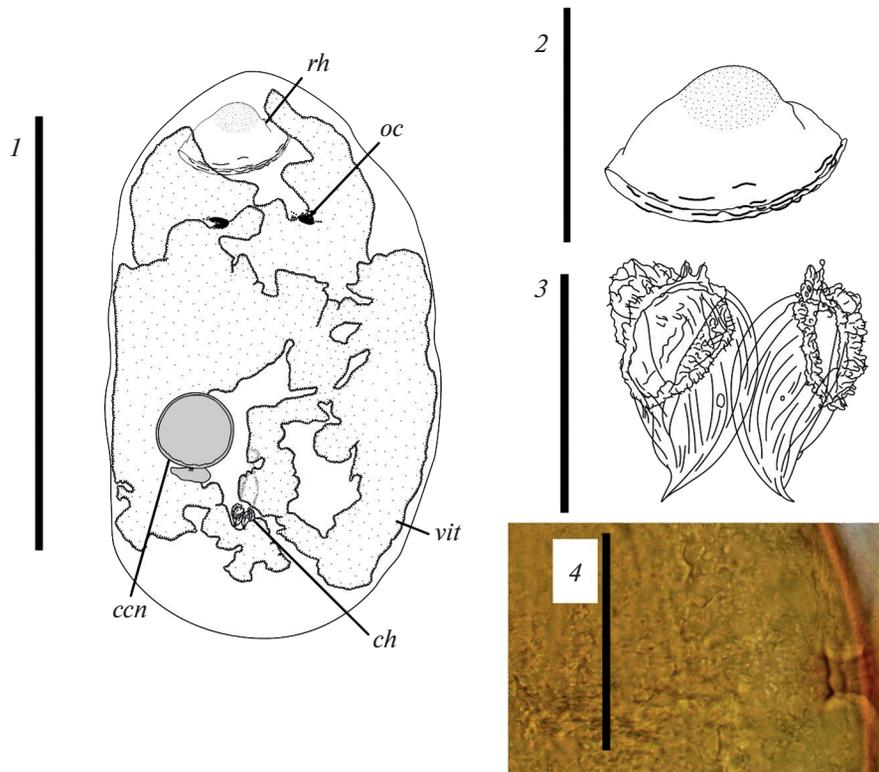


Рис. 4. *Cohenella sagalevichi* Timoshkin et Zaytseva sp. n.: 1 – внешний вид фиксированной особи-голотипа, 2 – туника хоботка, 3 – крючья, 4 – фрагмент микроструктуры наружной стенки кокона. Масштаб: 1 – 2 мм; 2 – 400 мкм; 3, 4 – 100 мкм.

13 июня 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 1.7 м, песок; качественная проба. Паратипы: № 1: ТПФБ № 2–130608: $x = 41.2$, $y = 3$, от 11 июля 2008 г, напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 1.8 м, песок. № 2, 5 – тот же препарат, что и голотип: № 2: $x = 47$, $y = 5$ (рис. 1, 1, особь № 7), № 5: $x = 47$, $y = 4$ (рис. 1, 1, особь № 3). № 3: ТПФБ № 4–160608: $x = 43.5$, $y = 7$, от 16 июня 2008 г., напротив пади Черная, с глубины 2.5 м, мелкий песок с примесью ила. № 4: ТПФБ № 9–110608: $x = 45$, $y = 2$, от 11 июня 2008 г., против устья р. Бол. Котинка, с глубины 1.5–2 м, песок. № 6: ТПФБ № 3–160608: $x = 40$, $y = 5$, от 16 июня 2008 г., напротив пади Черная, с глубины 2.5 м, мелкий песок с примесью ила. Две особи, не вошедшие в типовую серию, отобраны 21 августа 2008 г. в мелководье напротив пади Варначка с глубины 2 м: ТПФБ № 2 – 210808. Кроме того, найдены еще 4 особи (рис. 6), предварительно отнесенные к этому виду: особь № 1: ТПФБ № 4–170708: $x = 41.5$, $y = 2$, от 17 июля 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 2 м, песок, количественная проба № U–9. Особь № 2 – особь, отобранная 16 июня 2008 г., напротив пади Черная, с глубины 2.5 м. Особь № 3: ТПФБ № 2 – 110708: $x = 49$, $y = 6$, от 11 июля 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 1.8 м, песок.

Особь № 4: ТПФБ № 8–110608: $x = 43.5$, $y = 5$, от 11 июля 2008 г., напротив устья р. Бол. Котинка, с глубины 1.5–2 м, песок, качественная проба.

Дополнительный материал по ювенильным особям.

Кроме перечисленного материала, были найдены неполовозрелые особи нового вида с не вполне сформированными крючьями. Всего собрано 3 экз. (рис. 7) из бухты Большие Коты. Особь № 1: ТПФБ № 2–110708: $x = 46$, $y = 6$, от 11 июля 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 1.8 м, качественная проба. Особь № 2: ТПФБ № 4–170708: $x = 39$, $y = 2$, от 17 июля 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 2 м, количественная проба № U–9. Особь № 3: ТПФБ № 12–110608: $x = 43$, $y = 0$, от 11 июня 2008 г., против устья р. Бол. Котинка, с глубины 1.5–2 м, качественная проба.

Типовое местонахождение – песчаное мелководье бухты Большие Коты (Южный Байкал).

О п и с а н и е. Длина тела живых особей около 1.6, ширина – 0.9 мм (у особей, заключенных в жидкость Фора-Берлезе, средняя длина тела 1.9, ширина около 1 мм, $n = 7$) (рис. 4, 1). Глаза имеются. Кутикулярная туника хоботка тонкая, не

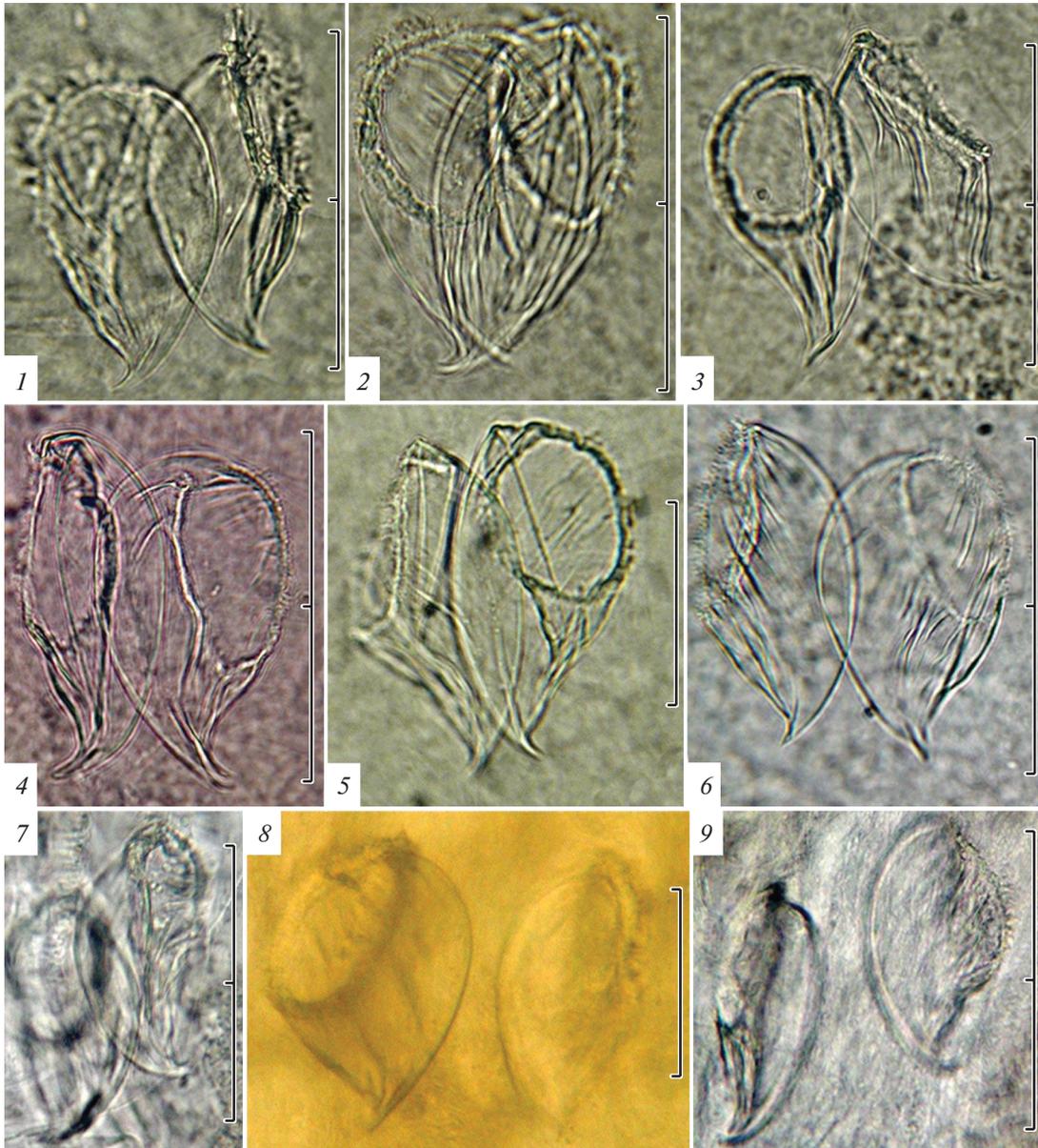


Рис. 5. Крючья *Cohenella sagalevichi* Timoshkin et Zaytseva sp. n. 1 – особь–голотип; 2 – паратип № 1; 3 – паратип № 2; 4 – паратип № 3; 5 – паратип № 4; 6 – паратип № 5; 7 – паратип № 6; 8, 9 – особи, собранные 21 августа 2008 г., на против пади Варначка, с глубины 2 м. Масштаб, мкм: 1–4, 6, 7, 9 – 100; 5, 8 – 50.

гомогенная, состоит из трех примерно равных по высоте отделов (рис. 4, 2). Верхушка (колпачок) туники тонкозернистая, ее центральная часть гладкая; основание туники покрыто мелкими продольными складками. Бульбус пениса овальный, длиной 410 и шириной около 200 мкм, семенные пузырьки небольшие, округлые, диаметром 75 мкм, с короткими промежуточными протоками. Крючья в виде скошенных набок мешков с базальным овалом, диаметр которого примерно равен максимальной ширине крючка, и острыми, загнутыми клювовидными отростками на дистальном конце. Они тонкостенные, широкие,

“раздутые”, с тонкими нежными складками по всей поверхности (рис. 4, 3; 5, 1–9). Длина крючьев в паре одинакова и варьирует в пределах 53–85 мкм (среднее 74, $n = 7$). Ширина крючьев 50–66 мкм (среднее 58, $n = 7$). Базальные кольца хорошо выражены, тонкие, округлые; по периметру снабжены короткими отростками, которые в совокупности придают наружной стороне кольца вид бахромы. Диаметр базальных колец 40–50 мкм (среднее 46, $n = 7$). Кокон круглый, диаметром 270 мкм, снабжен короткой ножкой (21 мкм в длину) с широким основанием (100 мкм). Он желтовато-коричневого цвета, наружная поверх-

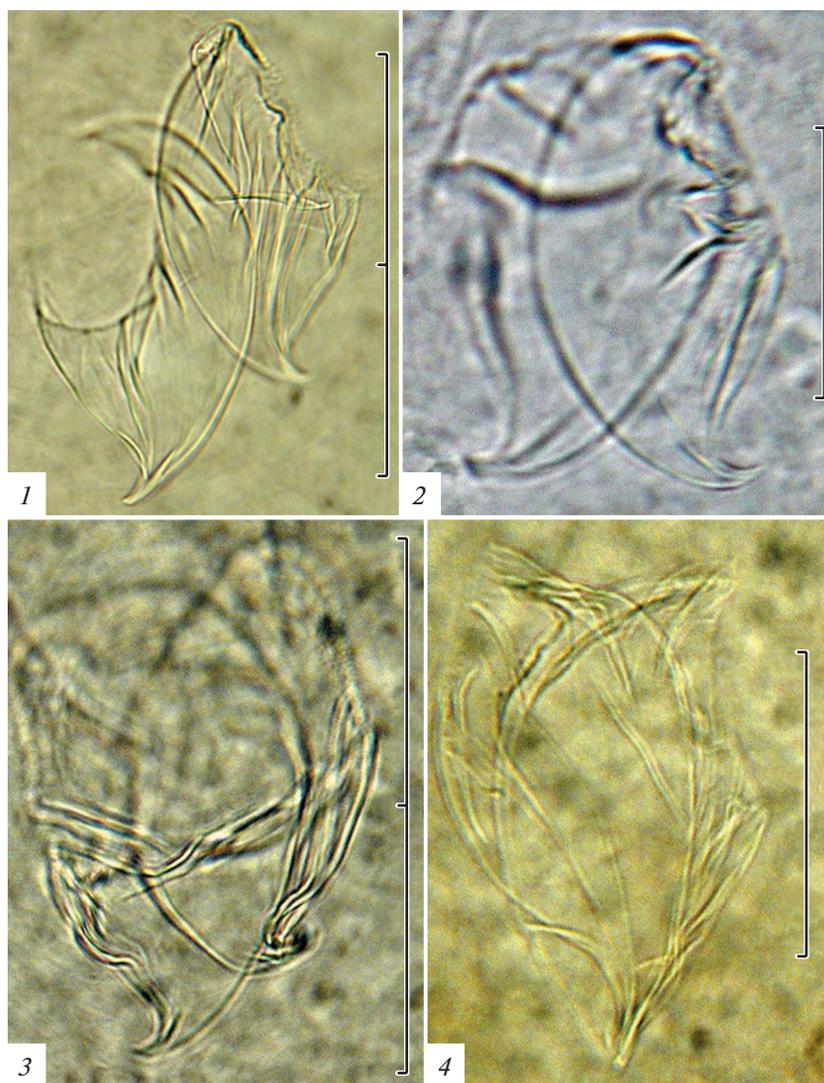


Рис. 6. Крючья червей, предварительно отнесенных к *Cohenella sagalevichi* Timoshkin et Zaytseva sp. n.: 1 – ТПФБ № 4–170708 от 17 июля 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 2 м, песок, количественная проба № U–9; 2 – особь, отобранная 16 июня 2008 г., мелководье напротив пади Черная, с глубины 2.5 м; 3 – ТПФБ № 2–110708 от 11 июля 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 1.8 м, песок; 4 – ТПФБ № 8–110608 от 11 июля 2008 г., напротив устья р. Бол. Котинка, с глубины 1.5–2 м, песок, качественная проба. Масштаб, мкм: 1, 3 – 100; 2, 4 – 50.

ность не гомогенная, зернистая; в основании, возле ножки, имеет овальные ямки, которые уменьшаются в размерах и исчезают по мере удаления от ножки (рис. 4, 4).

Дифференциальный диагноз. По строению крючьев представители нового вида наиболее близки к *Cohenella semernoyi* Timoshkin 2004, имеющему пару когтевидных крючьев, примерно таких же размеров, как и у *C. sagalevichi* sp. n. Однако строение крючьев нового вида значительно отличается: их базальные кольца у половозрелых особей довольно толстые, практически правильной округлой формы, снабжены перпендикулярными выростами, тогда как базальные кольца крючьев *C. semernoyi* практически не вы-

ражены, их основания тонкие, неправильной формы, без бахромы. Строение туники, состоящей из трех отделов, уникально для данного вида, хотя бороздки и мелкозернистые включения встречаются и у *C. microstylus* Timoshkin 1986. Семенные пузыри *C. sagalevichi* sp. n. шарообразные с короткими протоками, у *C. semernoyi* – грушеобразные.

Примечания. Четыре особи, предварительно отнесенные к *C. sagalevichi* sp. n., имеют сходное с особями нового вида строение тела и кутикулярные крючья (такого же размера и формы). Отличает этих особей только строение основания крючьев – оно несет тонкие складчатые, зазубренные края, слегка завернутые внутрь (рис. 6, 1–4).

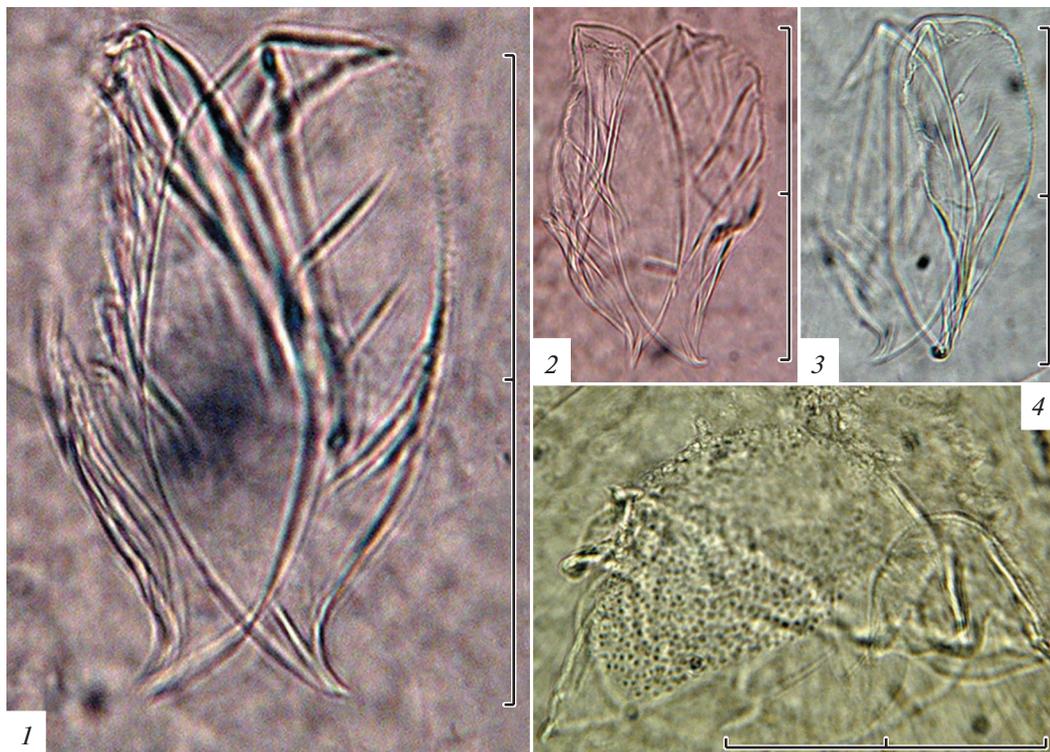


Рис. 7. Ювенильные особи, предварительно отнесенные к *Cohenella sagalevichi* Timoshkin et Zaytseva sp. n., детали строения: 1–3 – крючья (1 – особь № 1, 2 – особь № 2, 3 – особь № 3); 4 – туника хоботка особи № 1 (после просветления в жидкости Фора-Берлезе). Масштаб 100 мкм.

Поэтому мы определяем их как молодых особей *C. sagalevichi* sp. n. с не вполне сформированными крючьями.

Кроме этих особей, были обнаружены еще 3 экз. с не полностью сформированными крючьями. Туника хоботка у этих особей развита, не гомогенная (рис. 7, 4). Длина крючьев 78–83 (среднее 80.9, $n = 3$), ширина 46–59 мкм (среднее 49, $n = 3$). Базальные кольца не выражены или выражены слабо, диаметром 48–67 мкм (среднее 57, $n = 3$), имеют форму неправильных овалов с тонкими зазубренными краями, слегка завернутыми вовнутрь (рис. 7, 1–3).

В кишечнике регулярно встречаются диатомеи и щетинки олигохет.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, встречается на мелком песке с примесью ила на глубинах 1.5–2.5 м в бухте Большие Коты и мелководье напротив пади Черная.

Этимология. Вид назван в честь проф. Сагалевича Анатолия Михайловича – Героя Российской Федерации, заведующего лабораторией научной эксплуатации глубоководных обитаемых аппаратов Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва. В 2008–2010 гг. А.М. Сагалевич был одним из руководите-

лей научной программы погружений ГОА “Мир” на Байкале.

***Cohenella kostockii* Timoshkin sp. n.**
(рис. 8, 9)

Материал. Всего собрано 3 особи в бухте Большие Коты; все включены в типовую серию. **Голотип № 133:** ТПФБ № 2–110708: № 1: $x = 49$, $y = 5$ (рис. 1, 1, особь № 5), от 11 июля 2008 г., напротив стационара ЛИИ СО РАН, с глубины 1.8 м, песок. Паратипы: № 1 – тот же препарат, что и голотип: $x = 40$, $y = 3$ (рис. 1, 1, особь № 4), № 2: ТПФБ № 6–110708: № 2: $x = 48.5$, $y = 3.5$, от 11 июля 2008 г., собраны там же, где и голотип.

Типовое местонахождение – песчаное мелководье бухты Большие Коты (Южный Байкал).

Описание. Черви полупрозрачные, непигментированные. Длина тела особи-голотипа около 2 мм, ширина – около 1 мм (рис. 8, 1). Глаза имеются. Туника хоботка тонкая, не гомогенная: верхушка-колпачок покрыт мелкими зернистыми включениями, базальная часть гладкая. Глотка овальная, диаметры овала 76×67 мкм. Крючья толстостенные, грубые; в виде конусов, с мощными, слегка загнутыми, когтеобразными дистальными концами и складчатыми стенками (рис. 8, 2).

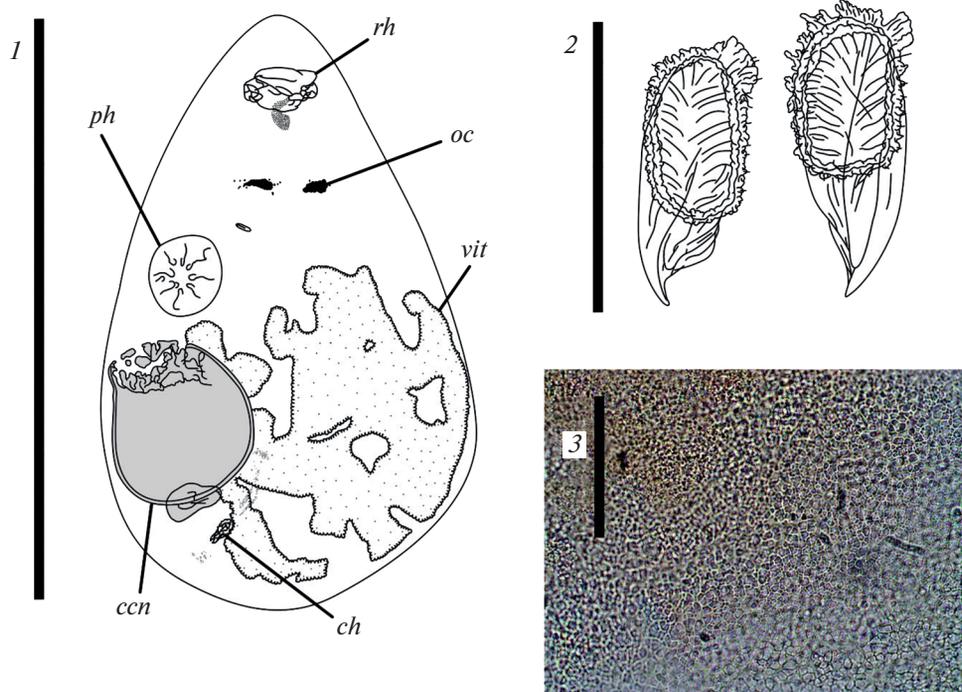


Рис. 8. *Cohenella kostockii* Timoshkin sp. n.: 1 – внешний вид особи-голотипа, 2 – крючья, 3 – фрагмент микроструктуры наружной стенки кокона. Масштаб: 1 – 2 мм; 2, 3 – 100 мкм.

Базальные кольца также толстые, мощные: округлые или слегка овальные, снабжены отростками, собранные в лепестковидные образования (рис. 9, 1–5). Длина крючьев 64–78 (среднее 72, $n = 3$), ширина 25–55 мкм (среднее 36, $n = 3$), максимальный диаметр базального кольца 34–45 мкм (среднее 40, $n = 3$).

Кокон округлый, желтовато-коричневый, диаметром 290–300 мкм. Ножка кокона длиной 19 мкм, ширина основания – 32 мкм. Поверхность кокона с мелкоячеистой структурой (рис. 8, 3).

Дифференциальный диагноз. По строению крючьев новый вид наиболее близок к *C. sagalevichi* sp. n., однако крючья *C. kostockii* sp. n. несколько короче крючьев *C. sagalevichi* sp. n., их кутикула более толстая и мощная; сами крючья прямые, без вздутостей. Кроме того, базальные кольца крючьев *C. kostockii* sp. n. толще, и имеют больший диаметр, чем сами крючья, тогда как базальные кольца *C. sagalevichi* sp. n. узкие, максимальная ширина крючка зачастую превышает диаметр колец, а крючья выглядят раздутыми. Продольная ось крючьев *C. sagalevichi* sp. n. в виде плавной дуги, с перекосом вбок примерно с ее дистальной трети; тогда как продольная ось крючьев *C. kostockii* sp. n. практически прямая, вбок скошены лишь самые дистальные “коготки” крючьев. Существенно отличается строение хоботковых туник этих видов: у *C. kostockii* sp. n. мелкими зер-

нистыми включениями покрыта только верхушка туники, остальная поверхность базальной части гладкая. Туника *C. sagalevichi* sp. n. состоит из трех отделов: мелкозернистой верхушки, гладкой центральной части и основания с мелкими складками.

Примечания. В кишечнике обнаружены щетинки олигохет и диатомовые водоросли.

Распространение. Эндемик озера Байкал, встречается в бухте Большие Коты на глубине около 2 м, на песчаном грунте.

Этимология. Вид назван в честь проф. Гоце Костоцкого – директора гидробиологической станции на оз. Охрид (Северная Македония).

***Linella hamolaminae* Timoshkin et Krivorotkin sp. n.**
(рис. 10–11)

Материал. Всего собрано 12 особей, в бухте Большие Коты; все включены в типовую серию. **Голотип № 134:** ТПФБ № 32–140708: $x = 40$, $y = 5$ (рис. 1, 4, особь № 5), от 14 июля 2008 г., напротив скалы “Два Брата”, с глубины 2.8 м, крупнозернистый песок, качественная проба. Паратипы: № 1–6, 10 из той же пробы, что и особь–голотип (№ 1–4 – ТПФБ № 4–140708: № 1: $x = 47$, $y = 5$ (рис. 1, 2, особь № 4), № 2: $x = 46$, $y = 6$ (рис. 1, 2, особь № 3), № 3: $x = 45$, $y = 7$ (рис. 1, 2, особь № 2), № 4: $x = 47$, $y = 7$ (рис. 1, 2, особь № 8); № 5: ТПФБ № 31–140708: $x = 46$, $y = 6$; № 6: ТПФБ

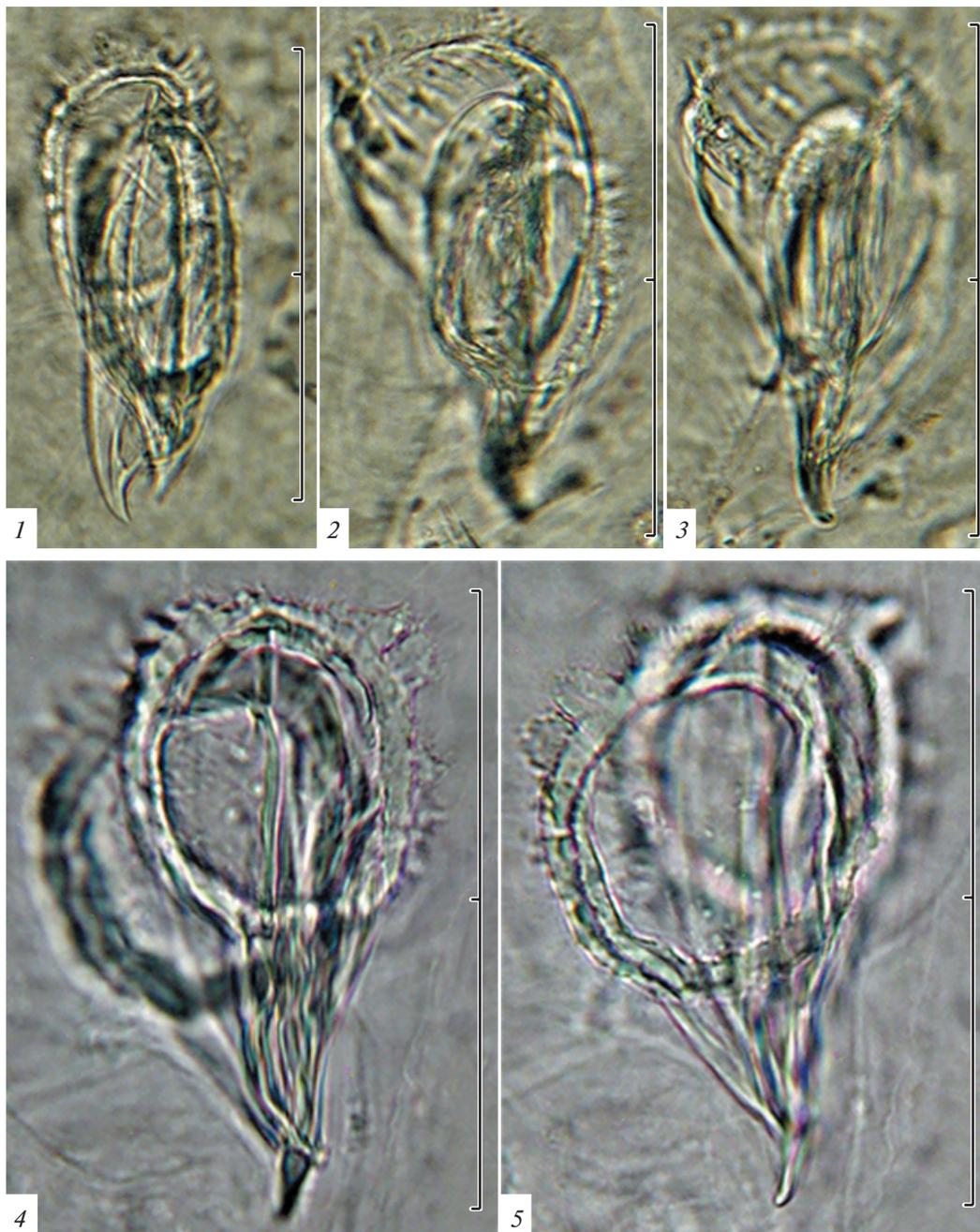


Рис. 9. Крючья *Cohenella kostockii* Timoshkin sp. n.: 1 – особь-голотип; 2, 3 – паратип № 1; 4, 5 – паратип № 2. Масштаб 100 мкм.

№ 6–140708; № 10: ТПФБ № 31–140708: $x = 45.5$, $y = 8.5$). № 7, 9 из пробы от 11 июля 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 1.8 м, песок (№ 7: ТПФБ № 12–110708: $x = 42.5$, $y = 3$; № 9: ТПФБ № 6–110708: $x = 44$, $y = 1$). № 8: ТПФБ № 8–110608: $x = 45$, $y = 5$, от 11 июня 2008 г., против устья р. Бол. Котинка, с глубины 1.5–2 м, песок, качественная проба. № 11: ТПФБ № 3–130608: $x = 42.5$, $y = 10$, от 13 июня 2008 г., напротив стационара ЛИН СО РАН, с глубины 1.8 м, песок, качественная проба.

Типовое местонахождение – песчаное мелководье бухты Большие Коты (Южный Байкал).

Описание. Длина тела 1–2.5, ширина – 0.6–1.2 мм (рис. 10, 1). Глаза имеются. Туника хоботка тонкая, не гомогенная, наружная стенка базальной части покрыта очень мелкими “зернышками” (рис. 10, 2). Вооружение копулятивного аппарата представлено двумя тонкостенными крючьями в виде загнутых пластинок, которые различаются между собой по морфологии и неко-

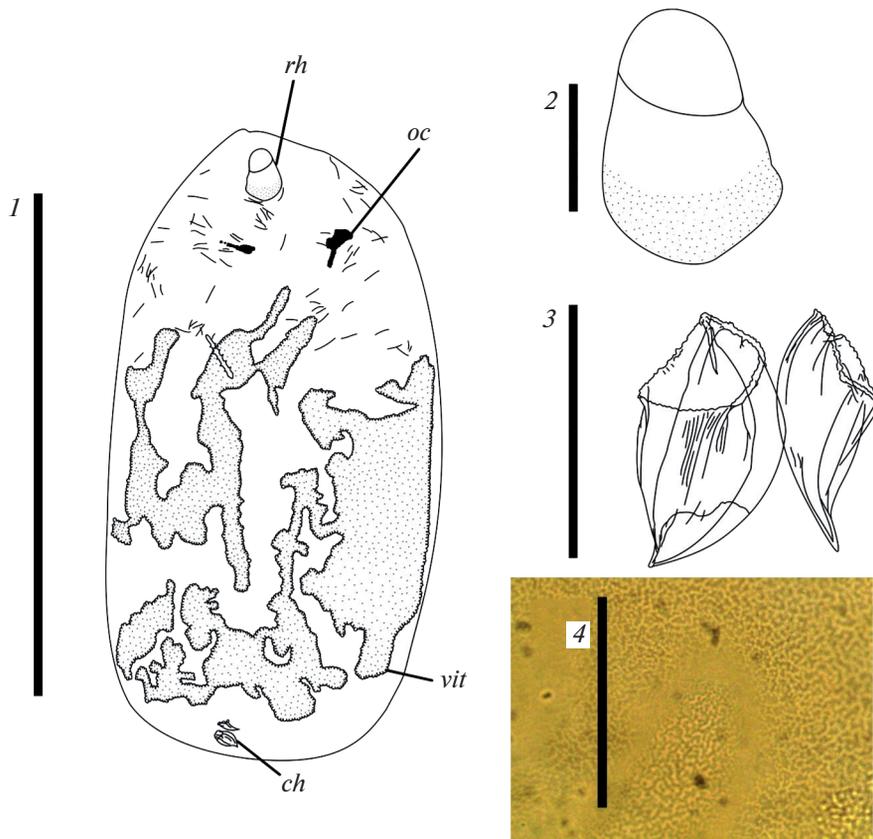


Рис. 10. *Linella hamolaminae* Timoshkin et Krivorotkin sp. n.: 1 – внешний вид особи-голотипа, 2 – туника хоботка, 3 – крючья, 4 – фрагмент микроструктуры наружной стенки кокона. Масштаб: 1 – 2 мм; 2, 3, 4 – 100 мкм.

торым размерным характеристикам. Длина обоих крючьев в паре примерно одинакова (рис. 10, 3; 11, 1–12). Один из крючьев очень широкий, мешковатый, с многочисленными, нежными продольными складками. Второй крючок гораздо уже, с единичными продольными складками. Он имеет форму плавно изогнутого конуса, его стенки мощнее стенок первого крючка. Многочисленные тонкие складки мешковидного крючка лучше различимы по мере приближения к базальному кольцу (например, см. рис. 11, 7) и могут быть слегка загнуты вблизи кольца. Длина обоих крючьев 69–98 мкм (среднее 82.8, $n = 12$); ширина узкого крючка 35–53 мкм (среднее 43.5, $n = 12$), широкого – 46–69 мкм (среднее 82.8, $n = 12$). Базальные кольца очень слабо развиты, имеют незамкнутые основания, а их отверстия неправильной формы. Кокон желтый, округлый, диаметром 282×346 мкм, с короткой ножкой. Поверхность кокона состоит из мелких бороздок (рис. 10, 4).

Дифференциальный диагноз. Широкий мешковатый крючок копулятивного аппарата нового вида по форме похож на крючья *Linella macrorhynchus* Timoshkin 1986, однако парный ему узкий крючок имеет иное строение.

Кроме того, крючья *L. macrorhynchus* представляют собой конусообразные мешки, а крючья нового вида – изогнутые пластинки. *Linella hamolaminae* sp. n. – единственный представитель рода, у которого кутикулярные крючья в каждой паре довольно сильно различаются по форме и некоторым размерам. Строение туники хоботка нового вида с точечной структурой базальной части сходно со строением туники *L. leontyevae* (Timoshkin, 2004), которая имеет точечную микроструктуру наружной поверхности.

Примечания. В кишечнике обнаружены щетинки олигохет, диатомовые водоросли и спикулы губок.

Распространение. Эндемик оз. Байкал, встречается в бухте Большие Коты, на песке, в диапазоне глубин 1.5–3 м.

Этимология. Название нового вида является производным от двух латинских слов: “hamo” – крюк, крючок и “lamina” – пластинка. Оно подчеркивает особенность строения крючьев, состоящих из “свернутых в кулек” пластинок.

Буквенные обозначения на рисунках: *ccn* – кокон, *ch* – крючья, *oc* – глаза, *ph* – глотка, *rh* – хоботок, *vit* – желточники, *vs* – семенной пузырек.

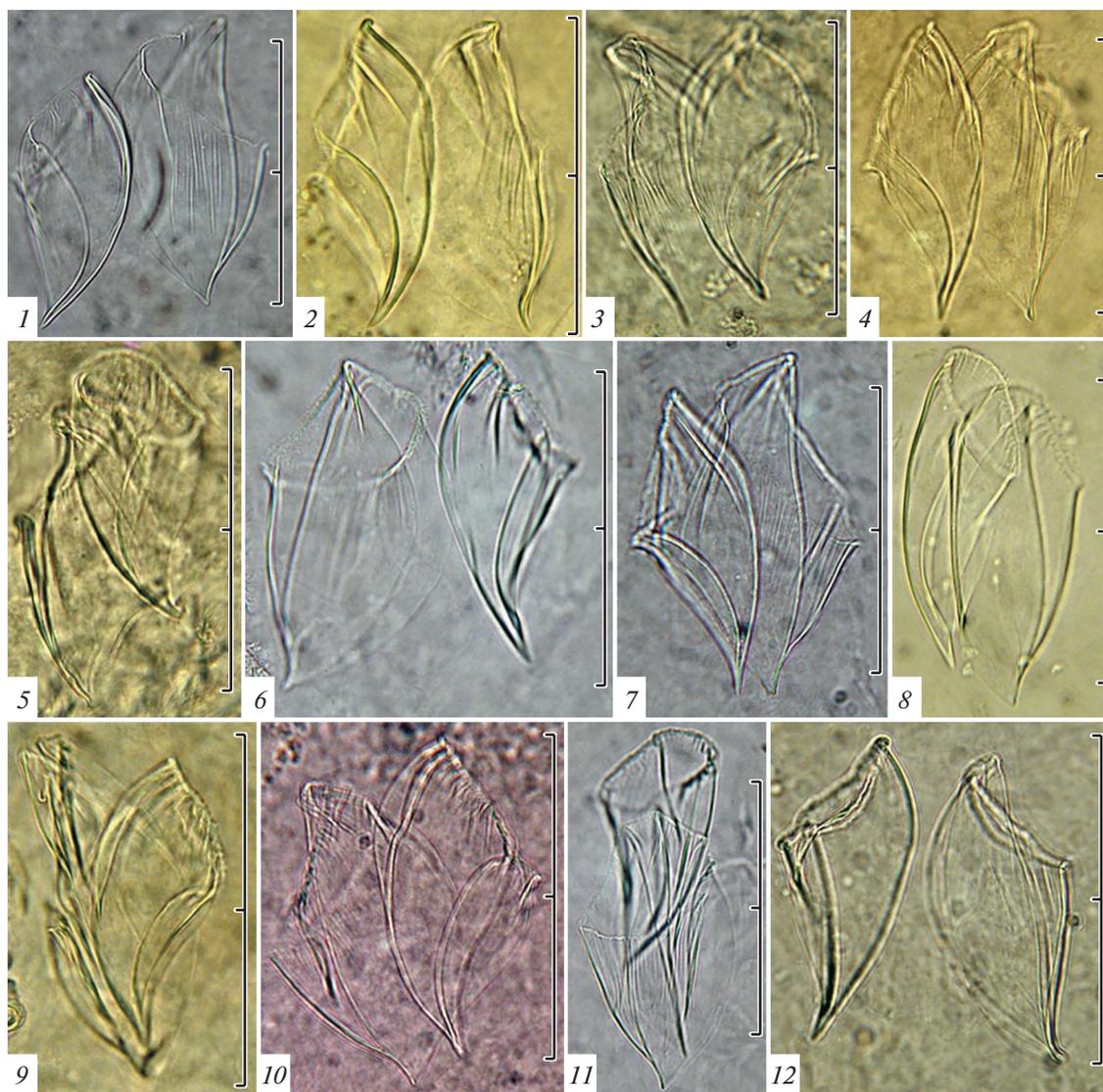


Рис. 11. Крючья *Linella hamolaminae* Timoshkin et Krivorotkin sp. n.: 1 – особь-голотип, 2 – паратип № 1, 3 – паратип № 2, 4 – паратип № 3, 5 – паратип № 4, 6 – паратип № 5, 7 – паратип № 6, 8 – паратип № 7, 9 – паратип № 8, 10 – паратип № 9, 11 – паратип № 10, 12 – паратип № 11. Масштаб 100 мкм.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны директору стационара ЛИН СО РАН в пос. Большие Коты, А.Л. Новицкому, за всестороннюю помощь при проведении полевых работ; Е.М. Вологиной (Институт земной коры СО РАН, Иркутск), лаборантам Лаборатории биологии водных беспозвоночных Т.А. Подкорытовой, С.П. Леонтьевой и аспиранту О.В. Поповой-Медвежонковой (Лимнологический институт СО РАН, Иркутск) за помощь при сборе и обработке проб.

Отбор проб осуществлен в рамках госбюджетного проекта № VII–62–1–4 “Междисциплинарные исследования заплесковой зоны как важной составляющей литорали озера Байкал” (2010–2012 гг.). Оформление коллекции типов, 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.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Евдонин Л.А., 1977. Хоботковые ресничные черви *Kalyptorhynchia* фауны СССР и сопредельных стран // Фауна СССР. Турбеллярии. Л.: Наука. Т. 1. № 1. 700 с.

Зайцева Е.П., Тимошкин О.А., Гуцол М.В., Лухнев А.Г., 2012. Новые, редкие и малоизученные виды родов *Opisthocystis* и *Gyatrix* (Plathelminthes, Turbellaria, *Kalyptorhynchia*) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 648–656.

- Тимошкин О.А., 1986. Хоботковые ресничные черви (Turbellaria, Kalyptorhynchia) из оз. Байкал. Новые виды рода *Diplosiphon* и его систематическое положение // Зоологический журнал. Т. 65. № 5. С. 700–713.
- Тимошкин О.А., 2010. Каталог типовой коллекции видов турбеллярий (Plathelminthes, Turbellaria), хранящихся в Лимнологическом институте СО РАН (г. Иркутск) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 2. С. 1077–1082.
- Тимошкин О.А., 2011. Сложившиеся тенденции и современный уровень решения проблемы; наиболее интересные открытия в области биоразнообразия Байкала за последние годы // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 2. С. 1423–1428.
- Тимошкин О.А., Зайцева Е.П., Гуцол М.В., 2009. Новые виды микроскопических псаммофильных турбеллярий рода *Opisthocystis* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) из озера Байкал // Зоологический журнал. Т. 88. № 4. С. 398–413.
- Тимошкин О.А., Попова О.В., Лухнев А.Г., Зайцева Е.П., 2014. Фауна и особенности распределения микротурбеллярий заплесковой зоны озера Байкал с описанием новых видов рода *Opisthocystis* (Plathelminthes, Turbellaria, Kalyptorhynchia) // Зоологический журнал. Т. 93. № 3. С. 412–425.
- Тимошкин О.А., Рожкова Н.А., Зайцева Е.П., 2011. Разнообразие и экология свободноживущих ресничных червей (Plathelminthes, Turbellaria) реки Ангары и ее водосборного бассейна с описанием новых видов и новых мест находок видов Kalyptorhynchia (сем. Polycystididae и Rhynchokarlingiidae) байкальского происхождения // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Кн. 2. С. 1025–1039.
- Nasonov N.V., 1935. Ueber den Heliotropismus der Turbellaria rhabdocoelida des Baikalsees // Труды лаборатории экспериментальной зоологии и морфологии животных АН СССР. Т. 4. С. 195–204.
- Sibriakova O.A., 1929. La faune des Turbellaria Rhabdocoelida du fleuve Angara. [Turbellaria Rhabdocoelida of the Angara River, Siberia] // Russ. Hydrobiolog. Zeitschr. V. 8. № 8/9. P. 237–350.
- Timoshkin O.A., 2004. Rhynchokarlingiidae – a new enigmatic group of Turbellaria Kalyptorhynchia (Plathelminthes, Neorhabdocoela) from Lake Baikal (East Siberia) with emendation of nine species, description of twelve new genera and fifty new species: example of “non-Darwinian evolution”? // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. Т. I. Кн. 2. С. 1344–1491.
- Timoshkin O.A., Grygier M.J., 2005. Replacement name for *Reuterella* Timoshkin, 2004 (Plathelminthes: Neorhabdocoela) // Zoosystematica Rossica. V. 13. № 2. P. 241.
- Timoshkin O.A., Kawakatsu M., 1996. Taxonomic revision of the genus *Diplosiphon* Evdonin, 1977 (Plathelminthes, Neorhabdocoela, Kalyptorhynchia), endemic to Lake Baikal, with the description of two new species, a new diagnosis of the genus *Diplosiphon* and establishment of *D. baicalensis* neotype // Bull. of Fuji Women's College. V. 34. № 2. P. 63–85.
- Tyler S., Schilling S., Hooge M., Bush L. (comp.). 2006–2022. Turbellarian taxonomic database. Version 2.0 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://turbellaria.umaine.edu/>. Дата обновления: 14.02.2022.

NEW SPECIES OF MICROSCOPIC PSAMMOPHILIC TURBELLARIANS OF THE GENERA *COULTERELLA*, *COHENELLA* AND *LINELLA* (PLATHELMINTHES, KALYPTORHYNCHIA, RHYNCHOKARLINGIIDAE) FROM LAKE BAIKAL

E. P. Zaytseva^{1, 2}, R. S. Krivorotkin¹, O. A. Timoshkin^{1, *}

¹Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Batorskaya str., 3, Irkutsk, 664033 Russia

²Baikal Museum, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Akademicheskaya str., 1, Listvyanka, Irkutsk Region, 664000 Russia

*e-mail: tim@lin.irk.ru

Illustrated descriptions of 4 new species of psammophilic microturbellarians from the genera *Coulterella* Timoshkin 2004, *Cohenella* Timoshkin 2004 and *Linella* Timoshkin 2004 that inhabit the coastal zone of Lake Baikal, as well as their comparisons with closely related species are given. Short notes on their ecology and distributions are presented. All species were found in sand, at 1.5–3 m depths, being part of the psammophilic communities of the lake.

Keywords: Microturbellarians, new species, endemics, coastal zone, Baikal

УДК 574.5(285.2)

ВОСТОЧНО-АЗИАТСКИЙ ВСЕЛЕНЕЦ *THERMOCYCLOPS TAIHOKUENSIS* (HARADA 1931) И АБОРИГЕННЫЙ *THERMOCYCLOPS OITHONOIDES* (SARS 1863) (CRUSTACEA, CYCLOPOIDA): СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИИ ДВУХ РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ИЗ ВОДОЕМОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2022 г. В. И. Лазарева^а, *, С. М. Жданова^а, **^аИнститут биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, 152742 Россия

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

**e-mail: zhdanova83@gmail.com

Поступила в редакцию 30.04.2022 г.

После доработки 13.05.2022 г.

Принята к публикации 02.06.2022 г.

Детали строения тела половозрелых копепод (самки и самцы) двух морфологически близких видов рода *Thermocyclops* — вселенец *T. taihokuensis* из Шатского водохранилища (Тулская обл.) и нативного *T. oithonoides* из оз. Плещеево (Ярославская обл.) — исследованы с целью уточнения известных морфологических признаков и выявления новых, позволяющих надежно различить эти виды при совместном обитании. Строение копепод анализировали с использованием программ визуализации и измерения наблюдаемых в микроскопе объектов AxioVision Rel. 4.8 и ScopePhoto 3.0. Рисунки тонких структур выполнены с фотографий. Показано, что различие данных двух видов основывается преимущественно на качественных характеристиках (форма элемента, его расположение и т.п.). Не выявлено таксономически значимой разницы в измеряемых параметрах элементов четвертой, пятой и шестой (у самцов) пар ног, каудальных ветвей и их щетинок, обычно используемых для идентификации видов рода. Установлено, что для идентификации самок этих видов наиболее важны форма семяприемника, апикальных щетинок каудальных ветвей, апикальных шипов эндоподита четвертой пары ног (P4) и положение боковой щетинки на каудальных ветвях. Выявлены межвидовые различия в вооружении выростов интеркоксальной пластинки, орнаментации коксоподита и интеркоксальной пластинки P4, а также вооружении 14-го членика антеннул самок. Предложено использовать эти характеристики как дополнительные для идентификации видов. Показано, что самцы *T. taihokuensis* существенно крупнее таковых *T. oithonoides*, они различаются по положению боковой щетинки каудальных ветвей, вооружению P4 и длине средних апикальных щетинок. Предложен ключ для определения шести распространенных в европейской части России видов рода *Thermocyclops*.

Ключевые слова: озера, водохранилища, *Thermocyclops taihokuensis*, *T. oithonoides*, морфология, отличительные признаки, распространение, особенности биологии

DOI: 10.31857/S0044513422120078

Основной ареал *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931) (syn. *T. asiaticus* (Kiefer 1932) охватывает Восточную и Центральную Азию (Рылов, 1948; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 1997, 2003; Guo, 1999; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016). Вид обитает также в водоемах Казахстана и Узбекистана (Степаньянц и др., 2015; Калымбетова, 2017; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008). В 2000-х годах он обнаружен в Северо-Восточном и Среднем Каспии (Шарапова, 2014; Степаньянц и др., 2015; Monchenko, 2008). До 2010 г. его не на-

ходили севернее Арала (47° с.ш.) и западнее устья р. Урал (52° в.д.) (Mirabdullayev et al., 1997; Степаньянц и др., 2015; Monchenko, 2008).

В начале 2010-х годов *T. taihokuensis* проник в бассейны рек Волги и Дона. Его регистрировали в Волго-Ахтубинской пойме (Нечаев, 2016), а с 2012 г. — в Цимлянском водохранилище (р. Дон) (Вехов и др., 2014). Во второй половине 2010-х годов (2016–2019 гг.) этот вид заселил уже четыре района бассейна р. Волги, удаленных друг от друга на расстояние 270–1000 км (Жихарев и др., 2019; Lazareva et al., 2022). Вселенец обитает на

незарегулированном участке Нижней Волги от с. Черный Яр до г. Астрахань (Нижняя Волга), в озеровидной части Чебоксарского водохранилища, на Волжском и Волго-Камском плесах Куйбышевского водохранилища (Средняя Волга) и в верховье бассейна р. Ока (Шатское водохранилище). В 2018–2019 гг. впервые выявлено местообитание копеподы *T. taihokuensis* в р. Дон выше и ниже Цимлянского водохранилища, а также в водоемах Волго-Донского канала (Лазарева, Сабитова, 2021; Лазарева, 2022). На сегодня северная (56° с.ш., 46° в.д.) граница распространения *T. taihokuensis* расположена в устье р. Сура (Средняя Волга), западная (54° с.ш., 38° в.д.) – в Шатском водохранилище.

В европейской части России ареал *T. taihokuensis* перекрывается с таковым обычного для таежной зоны вида этого рода *T. oithonoides* (Sars 1863). Еще Рылов (1948) отмечал, что эти два вида чрезвычайно сходны по строению ног и вооружению каудальных ветвей. Заметим, что в ряде определителей фауны европейской части России отсутствует описание *T. taihokuensis* (Монченко, 1974; Определитель ..., 2010). А основные признаки *T. oithonoides* в определительном ключе видов рода *Thermocyclops* фактически повсеместно сведены как раз к особенностям оснащения фуркальных ветвей (Монченко, 1974; Определитель ..., 2010). Лишь в определителе рыб и беспозвоночных Каспийского моря (Степаньянц и др., 2015) идентификационный ключ для *T. taihokuensis* включает описание семяприемника и особенности вооружения дистального членика антеннулы самки.

Целью работы было выявление признаков, позволяющих надежно отличить вселенца *T. taihokuensis* от морфологически близкого аборигенного вида *T. oithonoides* при их совместном обитании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа строения тела использовали половозрелых копепод (самки и самцы). Особи *T. taihokuensis* (12 самок и 8 самцов) отловлены в 2019 г. в Любовском пруду-охладителе Новомосковской ГРЭС на Шатском водохранилище (Тульская обл.), *T. oithonoides* (14 самок и 10 самцов) – в 2014 г. в оз. Плещеево (Ярославская обл.). Рачков в полевых условиях отлавливали сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с ячейей 74 мкм, а также мерным ведром с последующей концентрацией через сито с ячейей 74 мкм, фильтровали 100–200 л воды.

Сборы фиксировали 4% формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Таксономическую идентификацию копепод

рода *Thermocyclops* проводили с использованием определительных ключей и описаний видов, приведенных в работах (Рылов, 1948; Монченко, 1974; Степаньянц и др., 2015; Guo, 1999; Mirabdulayev et al., 2003; Monchenko, 2008).

Фотографии выполнены камерой AxioCam MRc5 (микроскоп StereoDiscovery V.12) при увеличении $60\times$, NikonDS-Fi1 (микроскоп Nikon Eclipse 80i) при увеличении $20\text{--}100\times$ и цифровым видеоокуляром Heyeer HY-500B (микроскоп Микромед 3 U3) при увеличении $40\text{--}100\times$. Длину тела рачков измеряли с помощью окулярного микрометра 50/10 мм Stemi при увеличении $25\text{--}50\times$. Детали строения копепод анализировали с использованием программ визуализации и измерения наблюдаемых в микроскопе объектов AxioVision Rel. 4.8 и ScopePhoto 3.0. Рисунки тонких структур выполнены методом копирования их фотографий с уточнением деталей по снимкам с различным увеличением (до $100\times$).

В работе проанализированы 13 относительных меристических признаков (табл. 1). Абсолютные значения показателей не обсуждали, поскольку они сильно варьируют в зависимости от размера особей. Всего измерено 20 взрослых особей *T. taihokuensis* и 24 особи *T. oithonoides*. Анализировали также ряд качественных морфологических характеристик, в частности, форму боковых ветвей семяприемника, внутреннего шипа дистального членика четвертой пары ног (P4) и апикальных щетинок каудальных ветвей; положение боковой щетинки на каудальных ветвях, орнаментацию коксоподита и интеркоксальной пластинки P4, вооружение выступов интеркоксальной пластинки P4, вооружение базиподита первой пары ног (P1) и дистальных члеников (14 и 17) антеннулы самки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вселенец *T. taihokuensis* в изученном водоеме характеризовался сравнительно крупными размерами тела, длина тела самки 0.95 ± 0.01 , самца 0.86 ± 0.03 мм. От других видов рода самки вселенца даже при небольшом увеличении ($20\text{--}25\times$) хорошо отличались широким веером волнистых апикальных щетинок каудальных ветвей и сдвинутой на спинную сторону их боковой щетинкой (рис. 1a). Аборигенный *T. oithonoides* значительно мельче – самка 0.75 ± 0.08 , самец 0.62 ± 0.03 мм (т.е. почти в 1.5 раза мельче). Вооружение каудальных ветвей *T. oithonoides* типично для рода и представлено прямыми щетинками (рис. 1b).

Промеры таксономически значимых элементов четвертой, пятой и шестой (у самцов) пар ног, фуркальных ветвей и их щетинок показали, что большинство параметров вселенца и аборигенного вида различаются не значительно. Заметные

Таблица 1. Меристические параметры, использованные при идентификации видов рода *Thermocyclops*

№	Описание параметра	Аббревиатура параметра
1	Отношение длины дистального членика эндоподита P4 к его ширине	Long. end. P4/lat. end. P4
2	Соотношение длины внешнего и внутреннего дистальных шипов эндоподита P4	Long. sp. ext. end. P4/long. sp. int. end. P4, %
3	Соотношение длины шипа и дистальной щетинки P5	Long. sp. P5/long. set. maj. P5
4	Отношение длины щетинки проксимального членика P5 к длине щетинки дистального членика P5	Long. set. min. P5/long. set. maj. P5, %
5	Отношение длины шипа P6 самца к длине средней щетинки P6	Long. sp. P6/long. set. med. P6
6	Отношение длины шипа P6 самца к длине крайней щетинки P6	Long. sp. P6/long. set. ext. P6
7	Отношение длины фуркальных ветвей к их ширине (фуркальный индекс)	Long. furc./lat. furc.
8	Отношение длины дорзальной щетинки к длине внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. dors./long. set. apic. ext.
9	Отношение длины дорзальной щетинки к длине внутренней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. dors./long. set. apic. int.
10	Отношение длины внутренней апикальной щетинки к длине внешней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. apic. int./long. set. apic. ext.
11	Отношение длины внутренней из средних апикальных щетинок к длине фуркальных ветвей	Long. set. apic. med. int./long. furc.
12	Отношение длины внешней средней апикальной щетинки к длине внутренней апикальной щетинки фуркальных ветвей	Long. set. apic. med. ext./long. set. apic. int.
13	Отношение расстояния от нижнего края фуркальных ветвей до боковой щетинки фурки к длине фуркальных ветвей	Sp. furc. II/long. furc.

различия выявлены по признакам № 3 и 5 у самцов, № 13 у самок и № 4 у обоих полов (табл. 2). Однако в большинстве случаев это можно выявить только при сравнении средних значений, измеренных не менее чем у 10 особей.

Так, у самцов *T. taihokuensis* шип и щетинка дистального членика пятой пары ног (P5) почти равны, тогда как у *T. oithonoides* шип длиннее щетинки в среднем в 1.5 раза. У обоих полов *T. taihokuensis* щетинка проксимального членика P5 относительно короткая, она составляет ~60% длины дистальной щетинки у самок и почти 85% у самцов. У *T. oithonoides* щетинка проксимального членика P5 длинная, она достигает у самок ~85% дистальной, а у самцов ее длина даже превышает (113%) таковую щетинки дистального членика P5. Длина шипа рудиментарной шестой пары ног (P6) вселенца почти вдвое превышает таковую средней щетинки и достигает ~50% крайней щетинки. Тогда как у нативного вида шип P6 только на ~30% длиннее средней щетинки и составляет ~40% крайней. Различия между

видами по этим признакам невелики и не позволяют четко отличить вселенца от нативного вида.

Расстояние от нижнего края каудальных ветвей до боковой щетинки фурки самок и самцов *T. taihokuensis* составляет ~40% длины каудальных ветвей, также у самцов *T. oithonoides*. Однако у самок нативного вида боковая щетинка расположена близко к середине каудальных ветвей и почти перпендикулярно их поверхности (рис. 2d). Заметим, что у вселенца боковая щетинка сильно смещена на спинную сторону ветвей, в дорсо-вентральном положении абдомена она не заметна на фотографиях (рис. 1a, 2e).

Важными для различения вселенца и нативного вида являются также ряд качественных морфологических признаков. В первую очередь это форма семяприемника и апикальных щетинок каудальных ветвей самки. Боковые ветви семяприемника у *T. taihokuensis* длинные, их края сильно загнуты вниз и назад (рис. 2a). У *T. oithonoides* боковые выросты семяприемника слабо изогнуты или прямые, они расположены перпендикулярно продольной оси генитального сегмен-

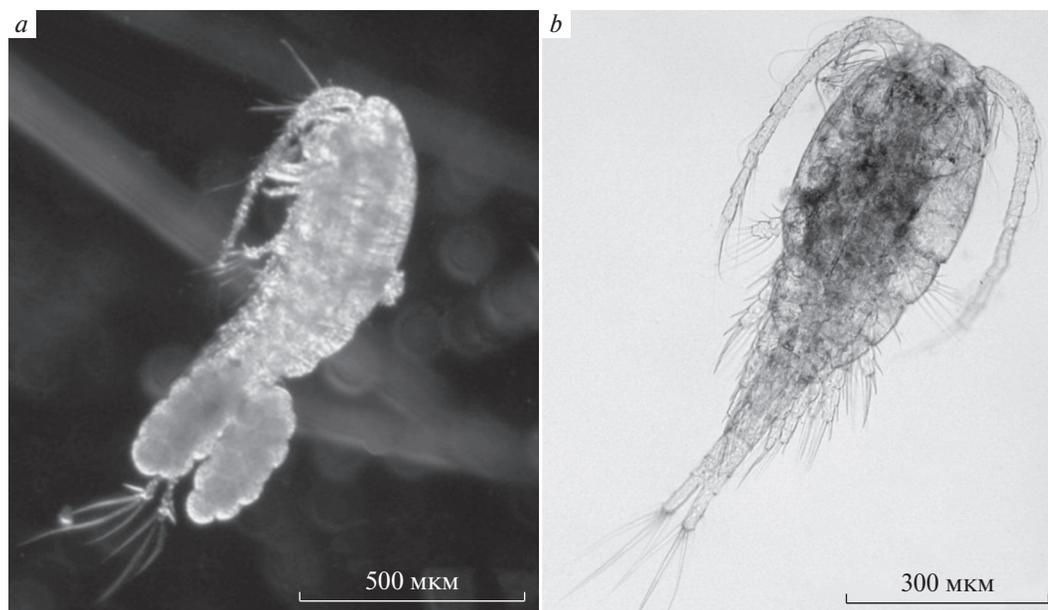


Рис. 1. Общий вид самок *Thermocyclops taihokuensis* (a) и *T. oithonoides* (b).

та (рис. 2b). Внутренняя средняя апикальная щетинка каудальных ветвей самок вселенца S-образно изогнута (рис. 2c), у самок нативного вида все апикальные щетинки прямые (рис. 2d). Дополнительный отличительный признак самцов *T. taihokuensis* – очень длинные и тонкие средние апикальные щетинки каудальных ветвей, которые на концах сильно согнуты на брюшную сторону.

У представленных двух видов хорошо различается строение P4. Внутренний шип дистального

членика эндоподита P4 вселенца прямой и толстый, он вооружен крепкими зубцами, редко и симметрично расположенными на обоих его краях (рис. 3a). У нативного вида этот шип грациозно изогнут в основании и сильно отклонен вовнутрь от продольной оси членика (рис. 3b). Выросты интеркоксальной пластинки P4 *T. taihokuensis* несут 5–6 широких в основании треугольных шипов, неровно расположенных по всей нижней поверхности выростов (рис. 3c, 4a). У *T. oithonoides* на этих выростах находятся 6–7 тонких, сравнительно длинных и когтеобразно изогнутых шипов

Таблица 2. Морфометрические параметры *Thermocyclops taihokuensis* и *T. oithonoides*

№	Параметр	<i>T. taihokuensis</i>		<i>T. oithonoides</i>	
		самка	самец	самка	самец
1	Long. end. P4/lat. end. P4	3.3 ± 0.1	3.6 ± 0.2	3.0 ± 0.1	3.0 ± 0.1
2	Long. sp. ext. end. P4/long. sp. int. end. P4, %	31 ± 1	36 ± 1	28 ± 1	32 ± 1
3	Long. sp. P5/long. set. maj. P5	1.07 ± 0.05	1.09 ± 0.04	1.08 ± 0.05	1.47 ± 0.05
4	Long. set. min. P5/long. set. maj. P5, %	62 ± 3	84 ± 19	84 ± 4	113 ± 6
5	Long. sp. P6/long. set. med. P6	–	1.8 ± 0.12	–	1.3 ± 0.04
6	Long. sp. P6/long. set. ext. P6, %	–	48 ± 2	–	41 ± 1
7	Long. furc./lat. furc.	3.0 ± 0.1	2.8 ± 0.1	3.1 ± 0.1	3.0 ± 0.1
8	Long. set. dors./long. set. apic. ext.	2.0 ± 0.1	2.8 ± 0.2	2.6 ± 0.1	2.8 ± 0.2
9	Long. set. dors./long. set. apic. int., %	62 ± 2	65 ± 2	70 ± 2	71 ± 3
10	Long. set. apic. int./long. set. apic. ext.	3.2 ± 0.1	4.4 ± 0.2	3.8 ± 0.2	4.0 ± 0.2
11	Long. set. apic. med. int./long. furc.	3.7 ± 0.1	4.2 ± 0.2	3.5 ± 0.1	3.4 ± 0.1
12	Long. set. apic. med. ext./long. set. apic. int.	1.16 ± 0.02	1.11 ± 0.02	1.08 ± 0.04	1.08 ± 0.02
13	Sp. furc. II/long. furc., %	37 ± 0.3	43 ± 0.3	48 ± 1	39 ± 7

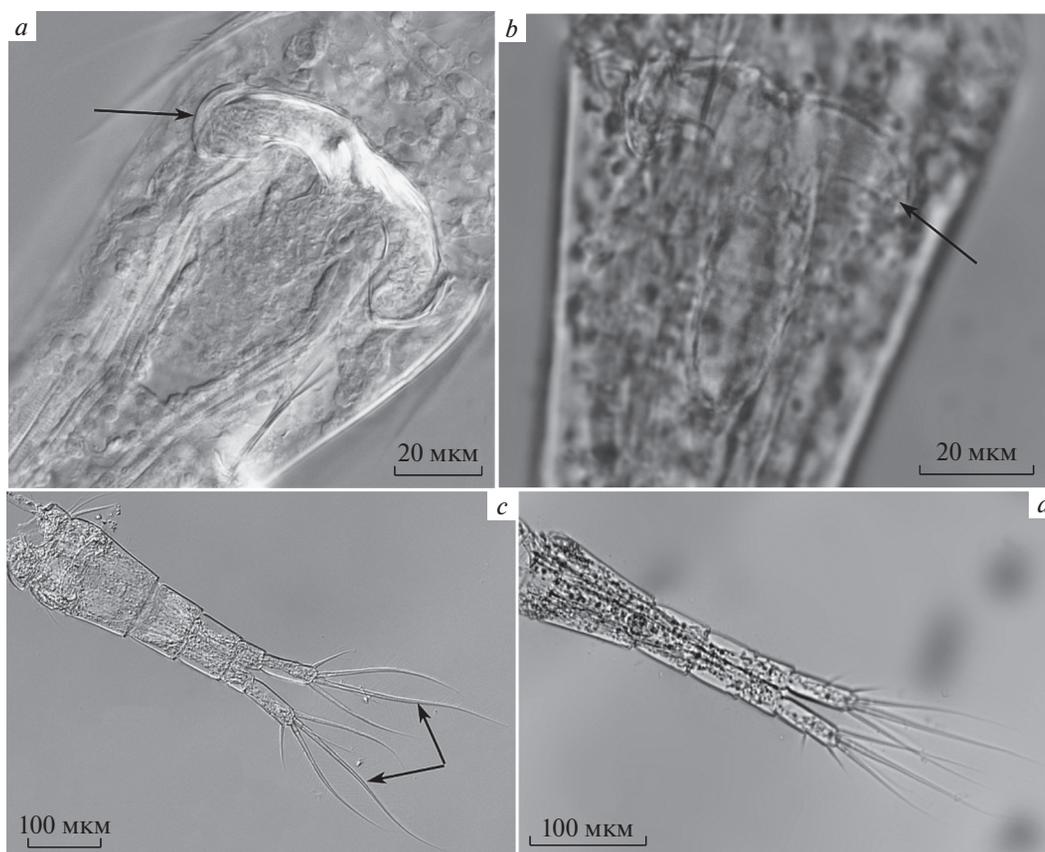


Рис. 2. Важные для идентификации качественные признаки самок *Thermocyclops taihokuensis* (a, c) и *T. oithonoides* (b, d): a, b – семяприемник; c, d – форма апикальных щетинок и положение боковой щетинки фуркальных ветвей.

(рис. 3d, 4b), хорошо различимых только при большом ($100\times$) увеличении.

Интеркоксальная пластинка обоих видов покрыта двумя рядами густо расположенных волосков. У вселенца они заметно короче и толще (рис. 3e), чем у нативного вида (рис. 3f). Кроме того, у *T. oithonoides* в нижнем ряду волоски более длинные, они достигают нижнего края выступов пластинки. Орнаментация коксоподита P4 представлена тремя группами шипиков, по аналогии с обозначениями таких групп у видов рода *Cyclops* (Einsle, 1993) их можно обозначить как *B*, *C* и *E* (рис. 4). Количество шипиков в группах *B* и *C* у обоих видов одинаково и составляет 12–14 и 9–11 соответственно. Но в группе *B* нативного вида шипики удлиненные они частично выходят за край коксоподита (рис. 4b). В группе *E* на коксоподите P4 *T. taihokuensis* насчитывается 10–12 шипиков, постепенно уменьшающихся в направлении внешнего края ног (рис. 4a). У *T. oithonoides* шипики в группе *E* сильно различаются по размеру, а их количество (6–7) почти вдвое меньше, чем у вселенца (рис. 4b).

Обнаружены различия в вооружении дистальных члеников антеннул самок вселенца и абори-

генного вида. Так, у *T. taihokuensis* на апикальном крае дистального членика антеннулы, две из 5 щетинок очень длинные, они как минимум на 30–50% длиннее остальных (рис. 5a). На 14-м членике антеннулы присутствует еще более длинная щетинка, достигающая конца дистального членика или немного выходящая за него. У *T. oithonoides* на конце дистального членика антеннулы также расположены две удлиненные щетинки, однако они короче, чем у вселенца. Наиболее длинная из пяти щетинок не более чем на 30% длиннее трех коротких (рис. 5b). Напротив, щетинка на 14-м членике антеннулы заметно длиннее по сравнению с таковой вселенца, она выходит далеко за внешний край дистального членика и часто даже перекрывает короткие щетинки на его конце.

Базиподит первой пары ног (P1) обоих видов с внутренней стороны покрыт тонкими волосками. Выявлены различия в длине щетинки, расположенной на внутренней лопасти базиподита P1 (рис. 5). В частности, у *T. taihokuensis* внутренний край базиподита P1 несет щетинку, достигающую основания дистального членика эндоподита (enp3) P1 (рис. 5c). Тогда как у аборигенного *T. oi-*

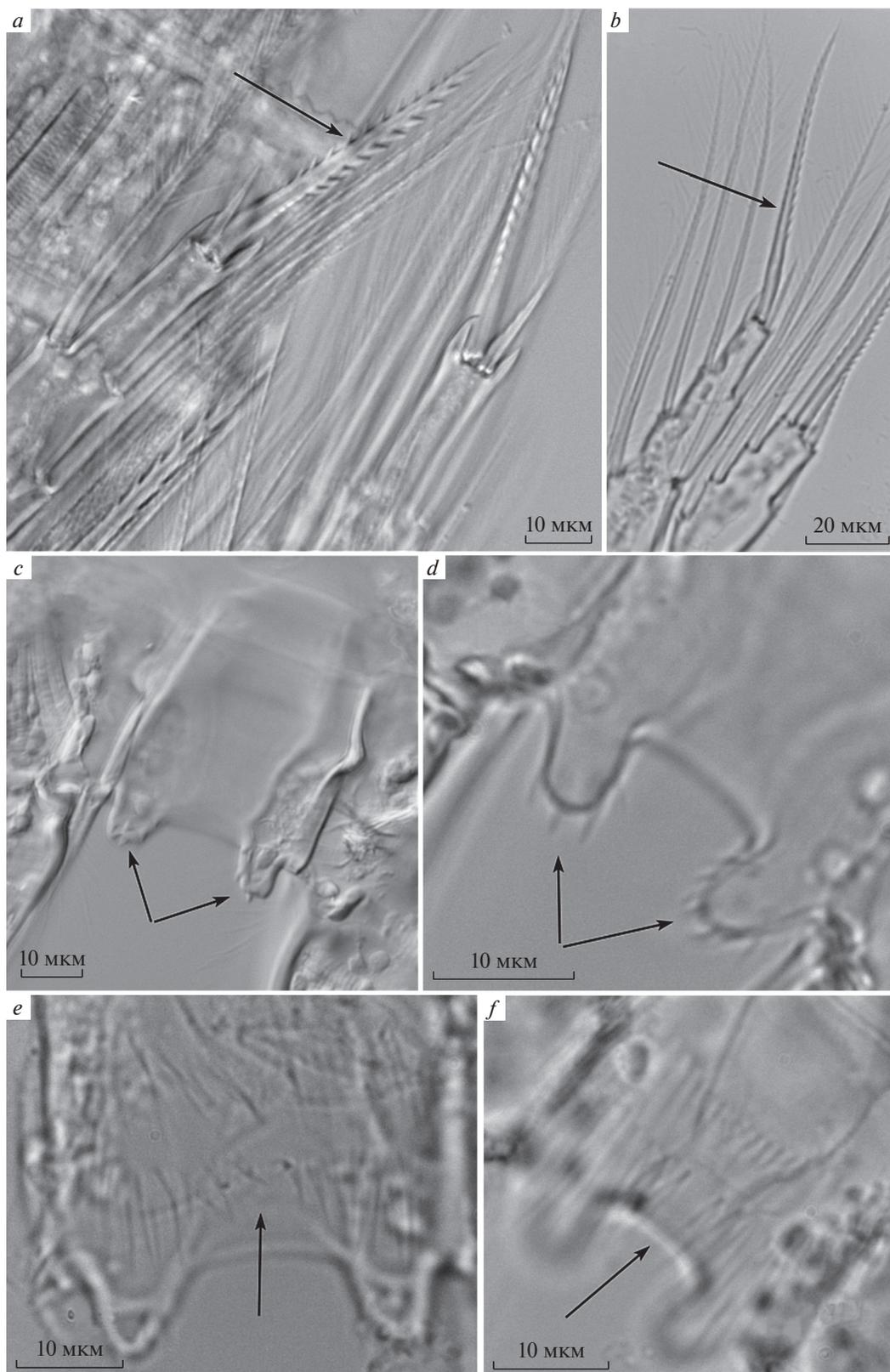


Рис. 3. Вооружение ног четвертой пары *Thermocyclops taihokuensis* (a, c, e) и *T. oithonoides* (b, d, f): a, b – форма внутреннего шипа дистального членика P4; c, d – вооружение выступов интеркоксальной пластинки P4; e, f – орнаментация щетинками поверхности интеркоксальной пластинки P4.

thonoides эта щетинка очень длинная, она достигает середины дистального членика эндоподита (enp3) (рис. 5d).

Итак, по нашим наблюдениям, для идентификации самок *T. taihokuensis* и их отличия от *T. oithonoides* наиболее важны форма семяприемника, апикальных щетинок фурки, апикальных шипов эндоподита P4, а также положение боковой щетинки фуркальных ветвей и вооружение выростов интеркоксальной пластинки P4. Дополнительными признаками могут быть орнаментация коксоподита и интеркоксальной пластинки P4, а также вооружение дистальных члеников антеннул самок. Самцы вселенца крупные и грациозные, длина их тела обычно больше, чем даже у самок *T. oithonoides*. От нативного вида самцов вселенца отличал общий габитус тела, положение боковой щетинки фуркальных ветвей и очень длинные, согнутые на брюшную сторону средние апикальные щетинки фурки.

Определительная таблица видов, обитающих в европейской части России

1(4) Семяприемник самки молотообразный, его боковые выросты слабо изогнуты или прямые, расположены перпендикулярно продольной оси генитального сегмента

2(3) Внутренний апикальный шип дистального членика эндоподита P4 отогнут вовнутрь, его длина превышает таковую внешнего в 3–3.5 раза. Боковая щетинка каудальных ветвей самки расположена строго латерально и близко к середине их наружного края *T. oithonoides* (Sars 1863)

3(2) Внутренний апикальный шип дистального членика эндоподита P4 сравнительно короткий, его длина превышает таковую внешнего в 2–3 раза. Боковая щетинка смещена к задней трети каудальных ветвей *T. crassus* (Fischer 1853)

4(1) Боковые ветви семяприемника длинные, их края сильно изогнуты вниз и назад. Внутренний шип дистального членика эндоподита P4 прямой и толстый, вооружен крепкими зубцами, редко и симметрично расположенными на обоих его краях. Боковая щетинка сильно сдвинута на спинную сторону каудальных ветвей. Внутренняя средняя апикальная щетинка каудальных ветвей самки S-образно изогнута *T. taihokuensis* (Harada 1931)

5(4) Внутренний шип дистального членика эндоподита P4 слегка изогнут и асимметрично вооружен шипиками на внешней поверхности и тонкими сегулами на внутренней. Внутренняя средняя апикальная щетинка каудальных ветвей самки прямая *T. vermifer* Lindberg 1935

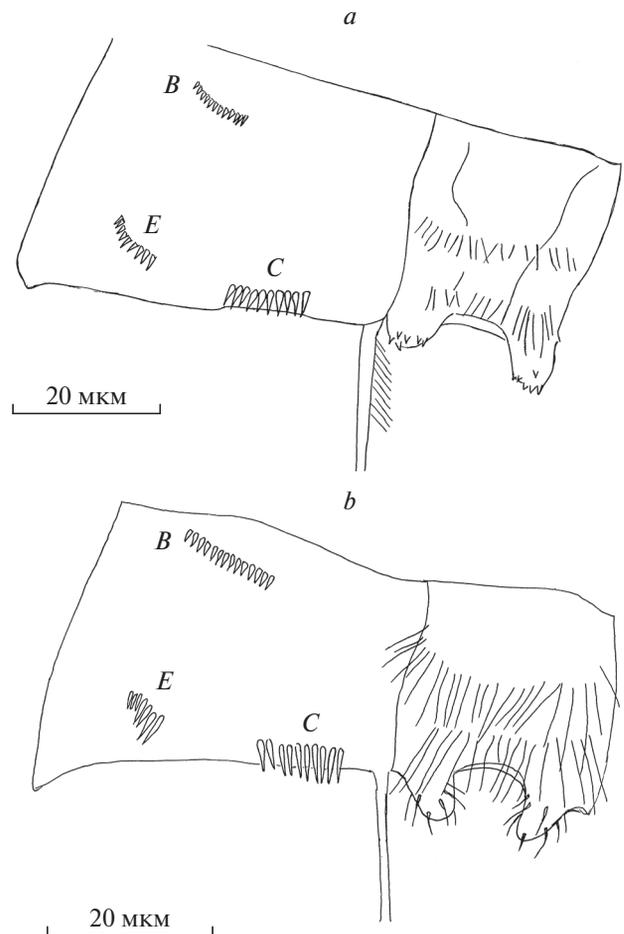


Рис. 4. Орнаментация коксоподита и интеркоксальной пластинки P4 *Thermocyclops taihokuensis* (a) и *T. oithonoides* (b).

6(4) Боковые ветви семяприемника удлиненные, их края немного опущены вниз и загнуты назад

7(8) Внутренний апикальный шип дистального членика эндоподита P4 сравнительно короткий, приблизительно вдвое длиннее внешнего, слегка изогнут и с обеих сторон вооружен крепкими зубчиками. Боковая щетинка каудальных ветвей смещена к их дистальному концу. Дорсальная щетинка каудальных ветвей короткая, вдвое короче внутренней крайней апикальной щетинки *T. rylovi* (Smirnov 1928)

8(7) Внутренний апикальный шип дистального членика эндоподита P4 прямой и очень короткий, на 10–20% короче внешнего. Выросты интеркоксальной пластинки P4 слабо выраженные, почти не выходят за край пластинки. Боковая щетинка расположена в задней трети каудальных ветвей *T. dybowski* (Lande 1890)

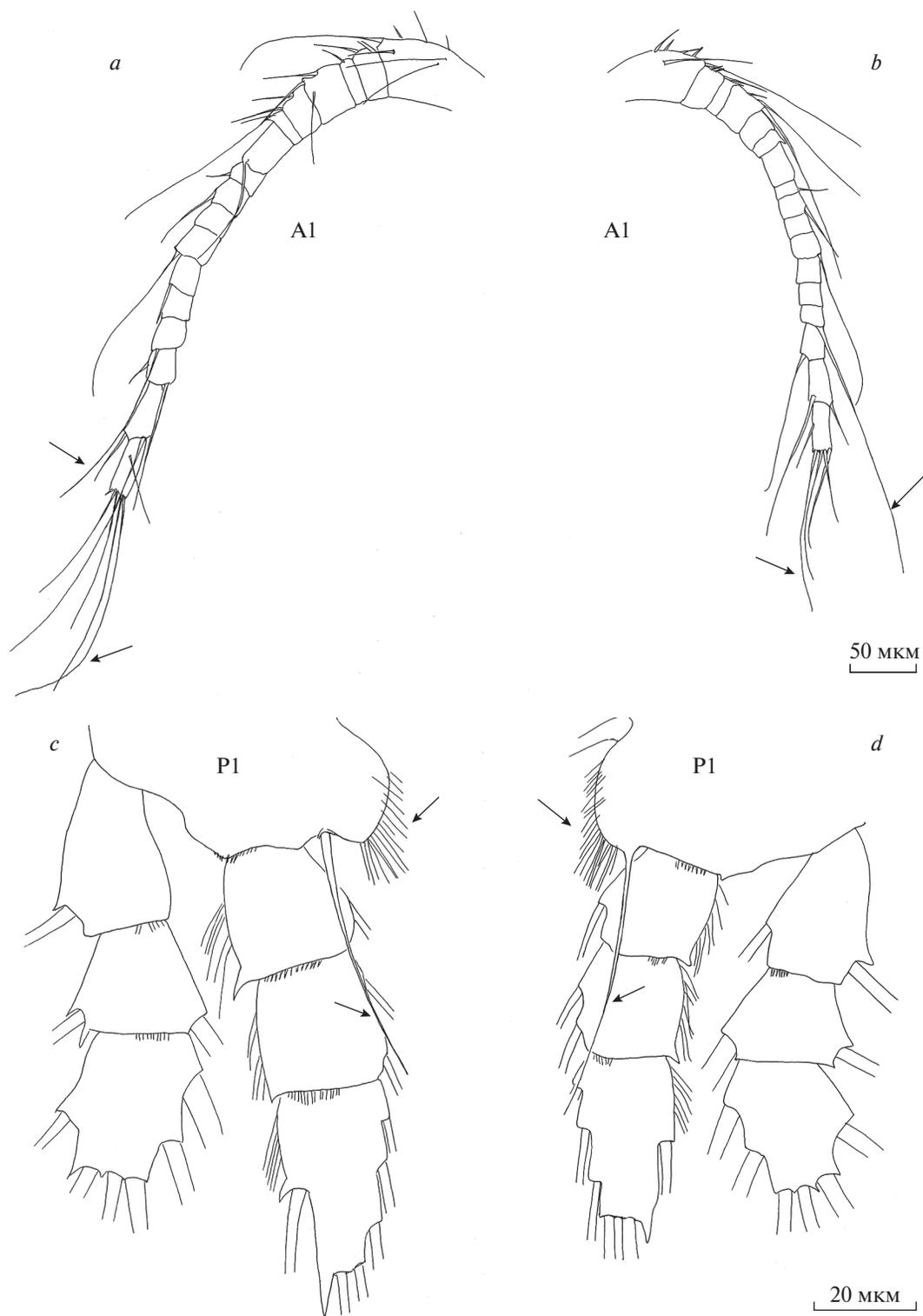


Рис. 5. Вооружение дистальных члеников антеннулы самки и базиподита P1 *Thermocyclops taihokuensis* (a, c) и *T. oithonoides* (b, d). A1 – стрелками помечены длинные щетинки на дистальном и 14-м члениках антеннулы самок, P1 – стрелками помечены волоски и щетинка на внутреннем крае базиподита P1.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для водоемов России указывают шесть видов рода *Thermocyclops*: *T. oithonoides*, *T. crassus*, *T. dybowskii* (Lande 1890), *T. vermifer* Lindberg 1935, *T. rylovi* (Smirnov 1928) и *T. taihokuensis* (Рылов, 1948; Степаньянц и др., 2015). В европейской части России широко распространены первые два вида. Данные последних лет о распространении *T. taihokuensis* указывают на тот факт, что в Средней и Нижней Волге, а также на р. Дон от Цимлянского водохранилища до дельты этого недавнего вселенца также можно отнести к обычным и локально даже многочисленным видам (Лазарева, Сабитова, 2021; Lazareva et al., 2022).

Последнее переописание *T. taihokuensis* сделано Монченко (Monchenko, 2008) из солоноватых водоемов восточного побережья Среднего Каспия (Туркменистан), в которых этот вид представлен очень мелкими особями (в среднем <0.7 мм). Длина тела половозрелых самок *T. taihokuensis* в Шатском водохранилище и водохранилищах р. Волги существенно больше (в среднем 1.0 ± 0.02 мм) (Lazareva et al., 2022). Это близко к размерам рачков из Казахстана (0.99 мм), Монголии (0.96 мм), Узбекистана и Китая (0.94 мм), пойменных водоемов р. Амур (0.92 мм) (Рылов, 1948; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 1997; Guo, 1999). В типовом местообитании на Тайване длина самок варьирует в пределах 0.80–0.88 мм (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997). Особи из бассейна р. Волги несколько крупнее тайваньских и значительно (в 1.5 раза) крупнее рачков из Туркмении. Наиболее крупные особи вселенца (в среднем >1 мм) обнаружены в Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах – самых северных его местообитаниях (Lazareva et al., 2022). Однако такие же крупные (до 1.1 мм) представители *T. taihokuensis* отмечены в водоемах Филиппин (Dela Paz et al., 2016).

Описание и рисунки обоих видов, в том числе форма семяприемника самок, даны в сводках (Рылов, 1948; Степаньянц и др., 2015; Mirabdullayev et al., 2003). Подробное описание с рисунками *T. taihokuensis* приведены также в статьях (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 1997; Guo, 1999; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016). Сопоставление литературных характеристик *T. oithonoides* и *T. taihokuensis* показывает, что ряд признаков, особенно мелкие детали вооружения ног и каудальных ветвей, авторы характеризуют по-разному. Часто таксономические признаки, указанные для одного вида, отсутствуют в описании другого. Детали строения, различимые только на большом увеличении (60–100×), оказались не точны в сравнительно старых описаниях видов (Рылов, 1948; Монченко, 1974; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 1997; Guo, 1999).

Это связано, вероятно, с еще недавним отсутствием оптики высокого разрешения.

Соотношение длины щетинок каудальных ветвей, которое часто используют для идентификации видов рода *Thermocyclops*, у обоих исследованных видов близки или заметно перекрываются (Монченко, 1974; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008; Степаньянц и др., 2015). То же выявлено в настоящей работе (табл. 2). К тому же у каждого из видов отмечены региональные вариации этих характеристик, что еще более усложняет их сопоставление. Наши индексы каудальных щетинок аборигенного *T. oithonoides* из оз. Плещеево (табл. 2) почти идентичны указанным в работе Монченко (1974) для особей из бассейна р. Днепр. Напротив, у *T. taihokuensis* из Шатского водохранилища они заметно отличаются в большую или меньшую сторону от указанных для популяций Дальнего Востока (Рылов, 1948) и Центральной Азии (Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008). Вероятно, миграция вселенца к северо-западу от исходных местообитаний сопровождается изменением строения его тела.

В качестве важного признака *T. taihokuensis* в некоторых работах рассматривают длинную щетинку на конце дистального членика антеннул самки, которая вдвое длиннее прочих (Степаньянц и др., 2015; Mirabdullayev et al., 2003). Мы выяснили, что этот признак не пригоден для различения вселенца и аборигенного вида. Дистальный членик антеннулы обоих видов несет не одну, а две длинные щетинки. У *T. taihokuensis* одна из них длиннее трех более коротких на 30–50%. У *T. oithonoides* самая длинная из них тоже на ~30% длиннее трех коротких щетинок. Более существенные различия наблюдаются по параметрам мощной и длинной щетинки 14-го членика антеннулы (рис. 5а–5б). У *T. taihokuensis* эта щетинка достигает конца антеннулы или немного выходит за него, а у *T. oithonoides* – далеко выходит за конец антеннулы и перекрывает часть коротких щетинок на нем.

Во многих определительных ключах видов рода *Thermocyclops* России в качестве основного отличительного признака *T. oithonoides* указано расположение боковой щетинки, близкое к середине наружного края каудальных ветвей (Рылов, 1948; Определитель ..., 2010; Степаньянц и др., 2015). По нашим данным это справедливо только для самок, у самцов боковая щетинка сдвинута к задней трети фурки (табл. 2) – тоже отмечено для этого вида в сводке (Монченко, 1974). Для разграничения *T. taihokuensis* и *T. oithonoides* важным является тот факт, что боковая щетинка у обоих полов вселенца сильно сдвинута на спинную сторону каудальных ветвей. Тогда как у аборигенного *T. oithonoides* она обычно прикреплена к их боко-

вой поверхности почти перпендикулярно, что делает эту щетинку хорошо заметной.

Форма семяприемника самки – по-видимому, один из самых важных современных критериев идентификации представителей рода *Thermocyclops* мировой фауны (Mirabdullayev et al., 2003; Chaicharoen et al., 2011; Dela Paz et al., 2016). Семяприемники вселенца и аборигенного вида хорошо различаются (Рылов, 1948; Mirabdullayev et al., 2003; Степаньянц и др., 2015). Описание этих структур для обоих видов на русском языке и их рисунки приведены в сводках (Рылов, 1948; Степаньянц и др., 2015), а в одной из наших работ даны фотографии семяприемника *T. taihokuensis* (Lazareva et al., 2022). К сожалению, в определительном ключе рода *Thermocyclops* в книге (Определитель ..., 2010), широко используемом российскими гидробиологами, этот признак не применяется. В сопроводительных иллюстрациях даны лишь рисунки семяприемников самок разных видов без объяснения, на что нужно обратить внимание.

Особенности вооружения плавательных ног четвертой пары традиционно используют для идентификации представителей рода *Thermocyclops* во всех таксономических работах (Рылов, 1948; Монченко, 1974; Определитель ..., 2010; Степаньянц и др., 2015; Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 1997, 2003; Guo, 1999; Monchenko, 2008; Chaicharoen et al., 2011; Dela Paz et al., 2016). Соотношение длины внутреннего (медиального) и внешнего (латерального) апикальных шипов дистального членика эндоподита (enp3) P4 *T. taihokuensis* сильно варьирует. В разных популяциях показатель изменяется от 2.6–3.9 (Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008) до 3.0–4.5 (Mirabdullayev et al., 1997; Guo, 1999; Dela Paz et al., 2016). Наши данные (2.8–3.2) близки к указанным в работах (Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008). Также вариабельно соотношение длины апикальных шипов эндоподита P4 (3–5) у нативного *T. oithonoides* (Монченко, 1974; Степаньянц и др., 2015; Mirabdullayev et al., 2003), в популяции из оз. Плещеево 3.1–3.6 (табл. 2). Эта характеристика не пригодна для разграничения указанных двух видов, поскольку вариации соотношения длины шипов у них перекрываются. В данном случае следует обратить внимание на форму внутреннего шипа каждого из видов. У *T. taihokuensis* он мощный, прямой и сильно зубчатый, а у *T. oithonoides* – более тонкий и в основании изгибающийся вовнутрь от вертикальной оси эндоподита (рис. 3а–3б).

Существуют различные мнения по поводу орнаментации коксоподита P4, а также количества и формы шипов на выростах интеркоккальной пластинки обоих видов. Так, для *T. taihokuensis*

указывают наличие маленьких зубчиков или мелких шипиков на высоких полушаровидных выростах интеркоккальной пластинки P4 (Mirabdullayev et al., 1997; Monchenko, 2008; Dela Paz et al., 2016), также крепких зубчиков на хорошо развитых выростах (Степаньянц и др., 2015). Число зубчиков у разных авторов варьирует от 3–6 (Mirabdullayev et al., 1997; Guo, 1999; Mirabdullayev et al., 2003), до 5–7 (Определитель ..., 1995). Нами установлено, что выступы интеркоккальной пластинки P4 вселенца несут 5–6 сравнительно крупных и крепких, широких в основании треугольных шипов (рис. 3с, 4а). Вооружение тоже высоких выростов интеркоккальной пластинки P4 аборигенного вида *T. oithonoides* характеризуют как 5–6 или более мелких волосообразных шипиков (Рылов, 1948), слабые многочисленные зубчики (Степаньянц и др., 2015) или несколько тонких зубчиков (Монченко, 1974; Mirabdullayev et al., 2003). На большом (100×) увеличении удалось выявить, что по всему свободному краю выступов расположены 6–7 тонких, сравнительно длинных когтеобразных шипов (рис. 3д, 4б). Таким образом, вселенец хорошо отличается от аборигенного вида, как по форме, так и по количеству шипов на выступах интеркоккальной пластинки P4.

Орнамент из шипиков на каудальной поверхности коксоподита P4 обоих видов представлен тремя их группами. Для *T. taihokuensis* все три, а именно: 7–12 шипиков у медиально-дистального края, косой ряд из 9–15 шипиков в латеральной части дистального края и ряд мелких шипиков вблизи проксимального обода коксоподита P4, показаны в описании вида в ряде работ (Guo, 1999; Dela Paz et al., 2016). В иллюстрациях к другим статьям показаны 1–2 группы (Степаньянц и др., 2015; Mirabdullayev et al., 2003) или орнаментация совсем не отражена (Определитель ..., 1995; Mirabdullayev et al., 1997; Monchenko, 2008), также и для *T. oithonoides* (Монченко, 1974; Определитель ..., 2010; Степаньянц и др., 2015; Mirabdullayev et al., 2003). Мы установили, что все три группы шипиков у обоих видов расположены одинаково. Однако в группе E – косой ряд в латеральной части дистального края коксоподита P4, у этих двух видов число и размер шипиков различны (рис. 4). Это дает возможность использовать данный показатель как вспомогательный для отличия вселенца от аборигенного вида.

Для обоих видов как особенность вооружения базиподита P1 часто указывают длинную щетинку на внутреннем его крае, которая достигает начала дистального членика эндоподита (Монченко, 1974; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008). Мы выяснили, что щетинка на базиподите P1 у *T. taihokuensis* короче, чем у *T. oithonoides*. У *T. taihokuensis* она достигает начала третьего (дистального) сегмента эндоподита P1, а у *T. oi-*

thonoides – середины этого сегмента (рис. 5). Однако, возможно, что это особенности только двух исследованных локальных популяций.

Для обоих видов указывают почти одинаковую длину придатков дистального сегмента P5, разница в длине не более 10–30% (Монченко, 1974; Степаньянц и др., 2015; Guo, 1999; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008). Этому полностью соответствуют наши данные для самок, но мы обнаружили, что у самцов *T. oithonoides* шип P5 в 1.5 раза длиннее апикальной щетинки. Мы также выявили, что у самок и самцов вселенца укороченная проксимальная щетинка P5, она составляет 60–85% длины апикальной щетинки (табл. 2). В то же время, у аборигенного *T. oithonoides* проксимальная щетинка P5 достигает 85–110% длины апикальной. Это может служить дополнительным признаком, позволяющим различить самцов исследованных видов. У самцов вселенца проксимальная щетинка P5 короче дистальной, у самцов нативного вида она длиннее дистальной щетинки.

Для таксономической идентификации самцов копепоид часто используют строение рудиментарной P6 (Монченко, 1974; Определитель ..., 2010; Mirabdullayev et al., 2003). Из анализа литературных данных следует, что для *T. taihokuensis* и *T. oithonoides* соотношение длинной латеральной щетинки и шипа P6 варьируют примерно в одинаковых пределах (2–2.5 и 1.5–2.5 соответственно) (Монченко, 1974; Степаньянц и др., 2015; Mirabdullayev et al., 2003; Monchenko, 2008). По нашим данным, различия между видами по этому признаку не превышают 30% и не позволяют отличить самцов вселенца от аборигенного вида.

Палеарктический планктонный вид *T. oithonoides* обычен в малых и больших водоемах, а также в пелагиали обширных водохранилищ на крупных реках России (Рылов, 1948; Монченко, 1974; Степаньянц и др., 2015; Лазарева и др., 2018; Lazareva, 2020). Вселенца из восточной Азии *T. taihokuensis* характеризуют также как планктонный вид, в Центральной Азии он населяет преимущественно малые водоемы (пруды, рисовые поля и лужи) (Mirabdullayev et al., 2003), но также многочислен в Капшагайском водохранилище на р. Или в Казахстане (Шарапова, 2011; Калымбетова, 2017). Вид населяет не только пресные, но и солоноватые воды, известен из Каспийского моря (Шарапова, 2014; Степаньянц и др., 2015; Monchenko, 2008). В европейской части России *T. taihokuensis* обитает в крупных пресноводных водохранилищах Средней Волги, преимущественно в литорали и устьевых областях притоков, а также в незарегулированной части р. Волги (Lazareva et al., 2022). Вселенец крайне многочислен в пелагиали Цимлянского водохранилища на

р. Дон, а также в малых водохранилищах Волго-Донского канала (Лазарева, Сабитова, 2021). Есть сведения о почти полном вытеснении вселенцем аборигенного *T. crassus* в Цимлянском водохранилище (Вехов и др., 2014), однако в водохранилищах р. Волги подобного не отмечено ни по отношению к *T. crassus*, ни по отношению к *T. oithonoides* (Lazareva et al., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение двух морфологически близких видов *T. taihokuensis* и *T. oithonoides* из водоемов центра европейской части России позволило уточнить особенности их строения и обнаружить новые признаки, позволяющие отличить вселенца от аборигенного вида. Выявлено, что различие данных двух видов основывается преимущественно на качественных характеристиках (форма элемента, его расположение и т.п.). Установлено, что для идентификации самок *T. taihokuensis* и *T. oithonoides* наиболее важны форма семяприемника, апикальных щетинок каудальных ветвей, апикальных шипов эндоподита P4 и положение боковой щетинки каудальных ветвей. В качестве дополнительных признаков впервые предложены вооружение выростов интеркоккальной пластинки P4, орнаментация коксоподита и интеркоккальной пластинки P4, а также 14-го членика антеннул самок. Показано, что самцы *T. taihokuensis* существенно крупнее таковых *T. oithonoides*, они различаются также по положению боковой щетинки каудальных ветвей и длине средних апикальных щетинок. Не выявлено таксономически значимых различий в измеряемых параметрах элементов четвертой, пятой и шестой (у самцов) пар ног, каудальных ветвей и их щетинок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за помощь в сборе материала сотруднику Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН Р.З. Сабитовой.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100109-1 “Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околотовных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все международные и национальные принципы использования животных в научных целях были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П., Голоколенина Т.Б., Шевлякова Т.П., 2014. Современное состояние и

- использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. СПб.: Гос. науч.-исслед. ин-т озерного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). С. 116–145.
- Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В., 2019. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) в Европейской части России // Поволжский экологический журн. № 2. С. 264–270.
- Калымбетова М.Т., 2017. Современное состояние зоопланктона Шардаринского водохранилища // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. № 5–6. С. 80–83.
- Лазарева В.И., 2022. Распространение некоторых понто-каспийских и чужеродных копепод (Crustacea, Copepoda) в планктоне водоемов бассейна реки Дон // Российский журнал биологических инвазий. № 3. С. 79–98.
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-79-98>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В., Жданова С.М., Соколова Е.А., 2018. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 83 (86). С. 62–84.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., 2021. Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга-Дон // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 1–15.
<https://doi.org/10.31857/S0044513421040115>
- Монченко В.И., 1974., Щелепнороти циклопоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наукова думка. 452 с. (Фауна України; Т. 27, вип. 3).
- Нечаев Д.Ю. 2016., Фаунистическое разнообразие планктонных беспозвоночных Волго-Ахтубинской поймы // Материалы Всерос. молодежной гидробиол. конференции “Перспективы и проблемы современной гидробиологии”, пос. Борок, Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 10–13 ноября 2016 г. Ред. И.С. Турбанов, Я.С. Климова, С.Ю. Синельников. Ярославль: Филигрань. С. 117–119.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, 1995. Т. 2. Ракообразные. Ред. В.Р. Алексеев. СПб.: Зоологический ин-т РАН. 629 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России, 2010. Т. 1. Зоопланктон. Ред. В.Р. Алексеев. М.: Товарищество научных изданий КМК. 495 с.
- Рылов В.М., 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Cyclopoida пресных вод. Т. 3. Вып. 3. М.-Л.: АН СССР. 318 с.
- Степаньянц С.Д., Хлебович В.В., Алексеев В.Р., Данелия М.Е., Петрашев В.В., 2015. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2. Стрекающие, гребневики, многощетинковые черви, веслоногие ракообразные и мизиды. СПб.–М.: Товарищество научных изданий КМК. 244 с.
- Шаранова Л.И., 2011. Интегральная оценка экологического состояния зоопланктоценозов Капшагайского водохранилища // Вестник Казахского национального ун-та (КазНУ). Сер. биологическая. № 5. С. 105–109.
- Шаранова Л.И., 2014. Зоопланктон Северо-Восточного Каспия. Приложение 2 // Мониторинг окружающей природной среды Северо-Восточного Каспия при освоении нефтяных месторождений. Алматы: АджипККО. С. 228–229.
- Chaicharoen R., Sanoamuang L., Hołyńska M., 2011. A Review of the Genus *Thermocyclops* (Crustacea: Copepoda: Cyclopoida) in Cambodia // Zoological Studies. V. 50. № 6. P. 780–803.
- Einsle U., 1993. Crustacea, Copepoda: Calanoida und Cyclopoida. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 209 p.
- Dela Paz E.S.P., Holyn'ska M.K., Papa R. S., 2016. *Mesocyclops* and *Thermocyclops* (Copepoda, Cyclopidae) in the major visayas islands (Central Philippines) // Crustaceana. V. 89. № 6–7. P. 787–809.
<https://doi.org/10.1163/15685403-00003547>
- Guo X., 1999. The genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 (Copepoda: Cyclopidae) in China // Hydrobiologia. V. 403. P. 87–95.
- Lazareva V.I., 2020. Long-Term Changes in the Composition and Abundance of the Zooplankton Community in Kama River Reservoirs // Inland Water Biology. V. 13. № 2. P. 214–229.
<https://doi.org/10.1134/S199508292002025X>
- Lazareva V.I., Zhdanova S.M., Sabitova R.Z., 2022. The Spread of East Asian Copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Crustacea, Copepoda) in the Volga River Basin // Inland Water Biology. V. 15. № 2. P. 139–148.
<https://doi.org/10.1134/S1995082922010059>
- Mirabdullayev I.M., Kuzmetov A.R., 1997. The Genus *Thermocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) // International Review of Hydrobiology. V. 82. № 2. P. 201–212.
- Mirabdullayev I.M., Sharapova L.I., Turemuratova G.I., 1997. A Far East Cyclopoid, *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) in Central Asia // Turkish Journal of Zoology. V. 21. P. 175–178.
- Mirabdullayev I.M., Reid J. W., Ueda H., 2003. Genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 // Copepoda: Cyclopoida genera *Mesocyclops* and *Thermocyclops*. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 20. H. Ueda & J.W. Reid eds. Leiden: Backhuys Publishers. P. 214–302.
- Monchenko V.I., 2008. Redescription of the Oriental *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) from its westernmost population // Zoology in the Middle East. V. 43. № 1. P. 99–104.
<https://doi.org/10.1080/09397140.2008.10638274>

THE EAST ASIAN INVADER, *THERMOCYCLOPS TAIHOKUENSIS* (HARADA 1931), VERSUS THE NATIVE *THERMOCYCLOPS OITHONOIDES* (SARS 1863) (CRUSTACEA, CYCLOPOIDA): A COMPARATIVE ANALYSIS OF THE MORPHOLOGY OF TWO RELATED SPECIES FROM WATER BODIES OF EUROPEAN RUSSIA

V. I. Lazareva^{1, *}, S. M. Zhdanova^{1, **}

¹*Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

**e-mail: lazareva_v57@mail.ru*

***e-mail: zhdanova83@gmail.com*

Details of the body structure of sexually mature copepods (females and males) of two morphologically similar species of the genus *Thermocyclops* are presented. One was the invader, *T. taihokuensis* from the Shat Reservoir, Tula Region, while the other the native *T. oithonoides* from Lake Pleshcheyevo, Yaroslavl Region. Both were studied to clarify the known morphological features and identify new ones so as to reliably distinguish between these species. The structure was analyzed using AxioVision Rel. 4.8 and ScopePhoto 3.0 microscopes. Drawings of the fine structures were made from photographs. The distinctions between these two species are shown to be mainly based on qualitative characteristics (the shape of the element, its location, etc.). No taxonomically significant differences have been found in the measured parameters of the elements of the fourth, fifth, and sixth (in males) legs, caudal rami and their setae, all commonly used to identify species of the genus. The shape of the seminal receptacle, the apical setae of the caudal rami, the apical spines of the endopodite of the fourth legs (P4), and the position of the lateral seta on the caudal rami have been found the most important for identifying the females of these species. Interspecies differences were revealed in the armature of the prominences of the intercoxal coupler, the ornamentation of the P4 coxopodite and its intercoxal coupler, as well as the armature of the 14th segment of the antennules of females. These characteristics are proposed as additional features for species identification. *Thermocyclops taihokuensis* males are shown to be significantly larger than those of *T. oithonoides*, and they also differ in the position of the lateral setae of the caudal rami, the P4 armature, and the length of the central apical setae. A key is proposed for identifying six species of the genus *Thermocyclops* common in European Russia.

Keywords: Lakes, reservoirs, morphology, distinctive characteristics, distribution, biology, key

УДК 595.4

**ADACTYLIDIUM DIGNUM SP. N., A NEW SPECIES OF ACAROPHENACIDAE
(ACARI, HETEROSTIGMATA) ASSOCIATED WITH ACANTHOTHIRIPS
NODICORNIS (THYSANOPTERA, PHLAEOTHIRIPIDAE)
FROM EUROPEAN RUSSIA**

© 2022 A. A. Khaustov^{a, *}, V. V. Abramov^{b, **}^aTyumen State University, Tyumen, 625003 Russia^bGagarin str. 12, Suvorov, Tula Region, 301430 Russia

*e-mail: alkhaustov@mail.ru

**e-mail: abramv3@rambler.ru

Received March 20, 2022

Revised April 18, 2022

Accepted April 19, 2022

A new species, *Adactylidium dignum* sp. n. (Acari, Acarophenacidae), is described based on a phoretic female collected from the thorax of an adult *Acanthothrips nodicornis* (Thysanoptera, Phlaeothripidae) in European Russia. The new species differs from both *A. lindquisti* Jordana et Goldarazena 2001 and *A. moundi* Goldarazena, Jordana et Zhang 1997 by the presence of alveolar pits of setae *Ia*, the presence of an anterior projection on the appo, and the subequally long setae *c1* and *c2*.

Keywords: mite, systematics, morphology, thrips, phoresy, parasitoid

DOI: 10.31857/S0044513422110058

The family Acarophenacidae includes parasitoids of eggs of various insects, including beetles from the families Cerambycidae, Erotylidae, Tenebrionidae, Nitidulidae, Dermestidae, Curculionidae, Mycetophagidae and thrips (Thysanoptera) (Goldarazena et al., 2001; Katlav et al., 2015; Arjomandi et al., 2017; Walter, Seeman, 2017; Khaustov, Abramov, 2018; Xu et al., 2018). At present, the family includes about 40 described species (including three fossil species) from eight genera (Khaustov et al., 2021). Khaustov et al. (2021) provided the latest key to the genera of Acarophenacidae. Currently seven species of acarophenacid mites have been recorded from Russia: *Aethiophenax ipidarius* (Redikortzev 1947), *Paracarophenax scolyti* Khaustov 1999 (both associated with bark beetles), *P. bambergensis* (Krczal 1959) (associated with Nitidulidae), *P. triplaxophilus* Khaustov and Abramov 2018 (associated with Erotylidae), *Paradactylidium pyemotoformis* Khaustov 2007, *Adactylidium absurdum* Khaustov 2007 (both from unknown hosts), and *Adactylidium europaeum* Khaustov and Abramov 2021 (associated with *Phlaeothrips* sp.) (Khaustov, 1999, 2007; Khaustov, Abramov, 2018, 2019, 2021).

The genus *Adactylidium* Cross 1965 comprises 17 described species distributed in Europe, North and South Americas, and northern Africa (Goldarazena et al., 2001; Antonatos et al., 2011; Khaustov, Abramov, 2021). All *Adactylidium* species are associated with various thrips (Thysanoptera) and have potential im-

portance in the biological control of thrips pests in agricultural systems (Antonatos et al., 2011). Khaustov and Abramov (2021) provided the latest key to world species of *Adactylidium*.

During the study of insect associated mites, a new species of *Adactylidium* associated with *Acanthothrips nodicornis* was revealed from the European Russia. The aim of this article is to describe this new species.

MATERIAL AND METHODS

The mite was mounted in Hoyer's medium. The terminology follows that of Lindquist (1986). All measurements are given in micrometers (µm). For leg chaetotaxy the number of solenidia is given in parentheses. Phase-contrast micrographs were taken using a Carl Zeiss Axio Imager A2 compound microscope and AxioCam ICc5 (Carl Zeiss, Germany) digital camera.

Abbreviations: ap1–ap5 – apodemes 1–5; appr – prosternal apodeme; appo – poststernal apodeme; apsej – sejugal apodeme; apgn – gnathosomal apodeme.

TAXONOMY

Family **Acarophenacidae** Cross 1965

Genus ***Adactylidium*** Cross 1965

Type species: *Adactylidium beeri* Cross 1965, by original designation

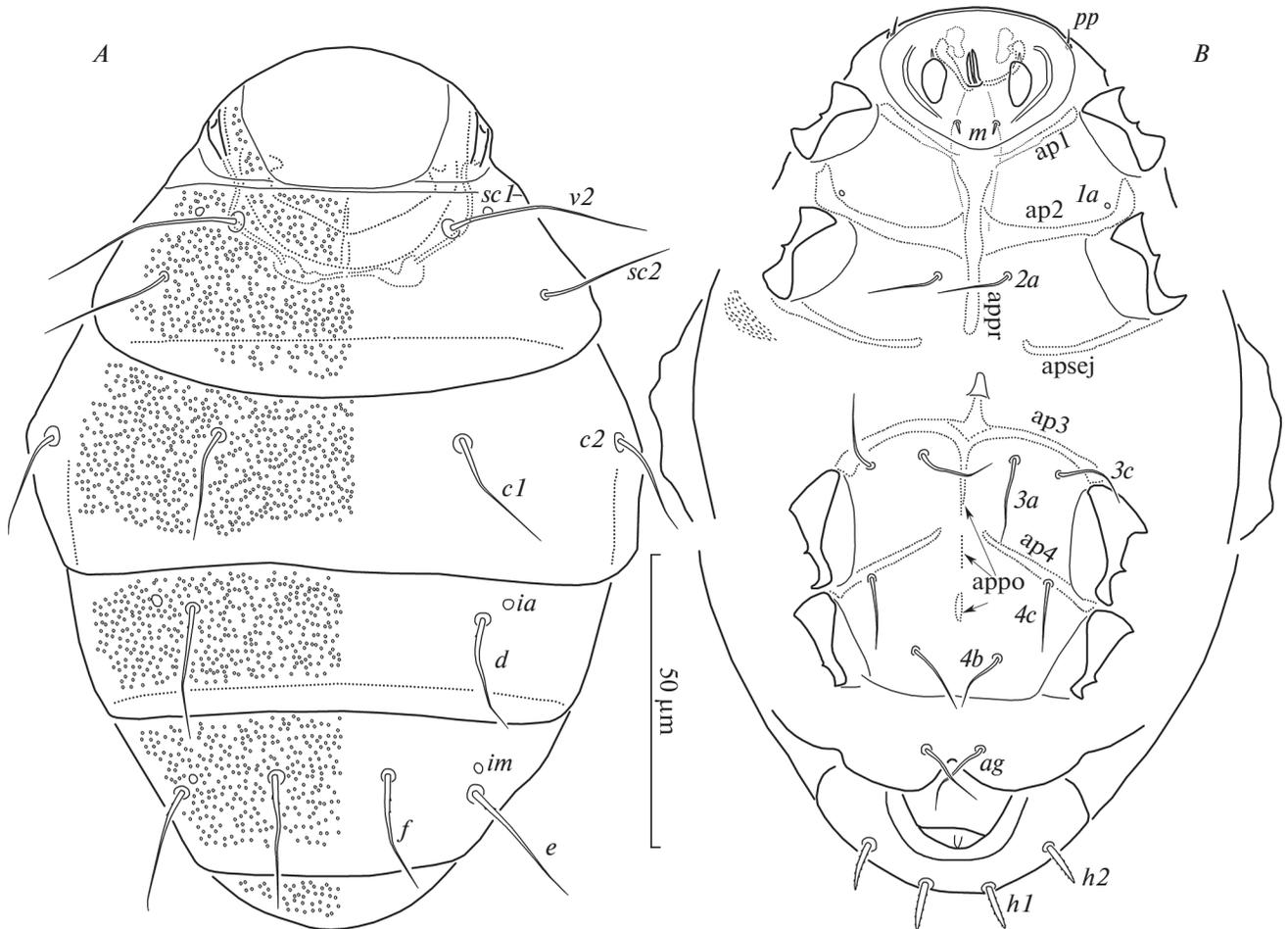


Fig. 1. *Adactylidium dignum* sp. n., female: A – dorsum of body, B – venter of body. Legs omitted.

***Adactylidium dignum* Khaustov et Abramov sp. n.**
(Figs 1–5)

Type material. Female holotype, slide ZISP T-Acaroph-002, Tula Region, vicinity of Suvorov town, 54°07' N, 36°30' E, 15 July 2021, on thorax

of adult of *Acanthothrips nodicornis* (Reuter 1880) on the bark of dead birch, collected by V.V. Abramov.

The holotype of the new species is deposited in the acarological collection of the Zoological Institute of Russian Academy of Science, St. Petersburg, Russia.

D i a g n o s i s. Apgn with median projections; tibiotarsus I with solenidion, tarsus III without solenidion, setae 4b present, genu I with four setae, genu III with two setae, femur II with three setae, setae e and f subequal in length, tibiotarsus I without ventral subapical indentation; setae (tc) and (ft) of tibiotarsus I subequal in length; dorsal idiosomal setae similar in shape, elongate; apsej not fused with appr; alveolar pits of setae 1a present.

D e s c r i p t i o n. *Female.* Length of idiosoma 150, width 105.

Idiosomal dorsum (Figs 1A, 5A). Ovate. Prodorsal shield delineated into primary plate and prodorsal projection, encapsulating gnathosoma. Stigmata on prodorsal projection; tracheal trunks long, with small atria located posteriad posterior margin of apgn (Fig. 2B). Prodorsal shield and plates C, D, EF, H dis-

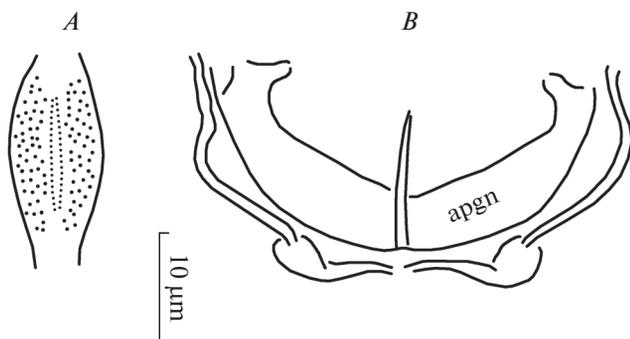


Fig. 2. *Adactylidium dignum* sp. n., female: A – pharynx, B – gnathosomal apodeme and trachea.

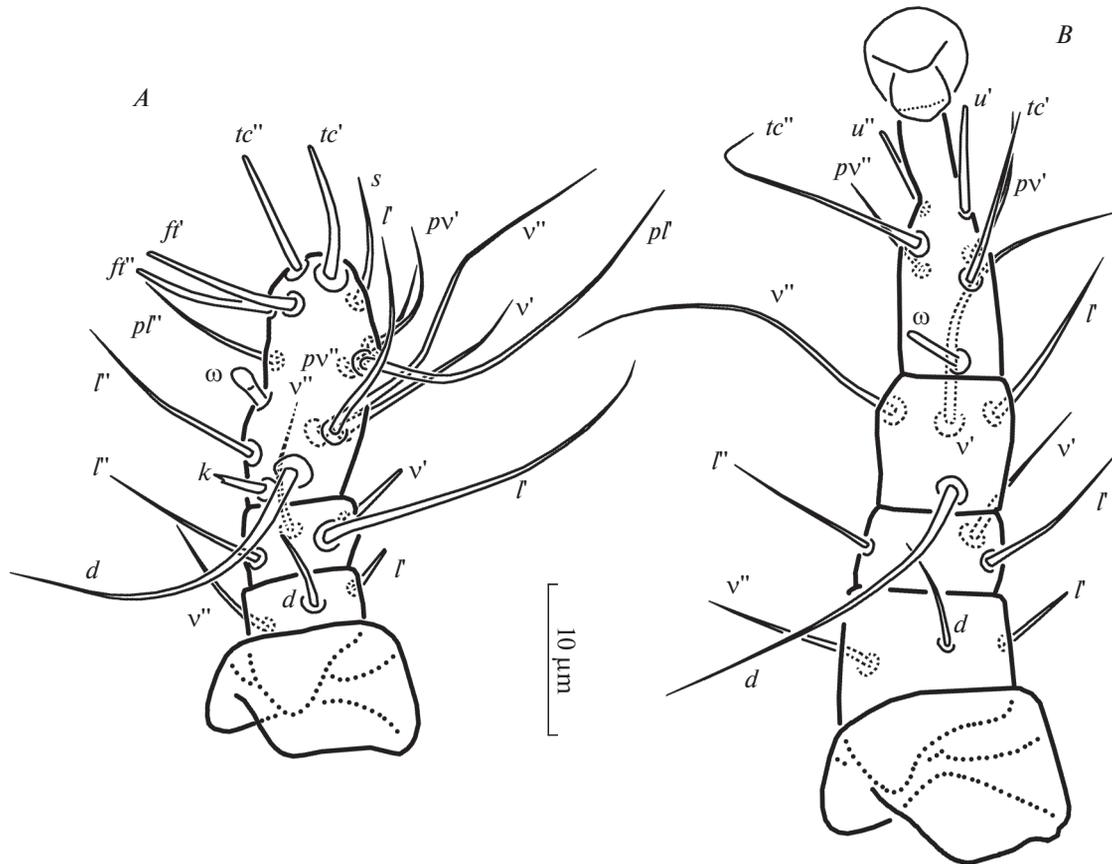


Fig. 3. *Adactylidium dignum* sp. n., female: A – left leg I, dorsal aspect; B – left leg II, dorsal aspect.

tinctly punctate. Alveolar pits *sc1* situated anterolaterad bases of setae *v2*. Setae *v2*, *sc2*, *c1* and *c2* thin, smooth and pointed; setae *d*, *e* and *f* with few weak barbs in basal half; setae *h1* and *h2* located ventrally, slightly thickened, blunt-tipped and weakly barbed. Cupuli *ia* small, round, located anterolaterad bases of setae *d*; cupuli *im* situated anterior or anteromesad bases of setae *e*; cupules *ih* not evident. Lengths of dorsal setae: *v2* 33, *sc2* 23, *c1* 20, *c2* 19, *d* 22, *e* 22, *f* 23 *h1* 8, *h2* 8. Distances between setae: *v2*–*v2* 37, *sc1*–*sc1* 49, *v2*–*sc2* 16, *sc2*–*sc2* 66, *c1*–*c1* 41, *c1*–*c2* 27, *d*–*d* 50, *e*–*f* 15, *f*–*f* 19, *e*–*e* 50, *h1*–*h1* 11, *h1*–*h2* 12, *h2*–*h2* 31.

Idiosomal venter (Figs 1B, 5B). Ventral plates smooth; small subtriangular areas posteriad trochanters II with rough microsculpture. All ventral setae smooth and pointed; alveolar pits of setae *1a* present. Aggenital plate with deep incision posteriorly and weak incurvations laterally. Ap1 weakly sclerotized, fused with well sclerotized appr; ap2 well sclerotized and fused with appr; apsej well sclerotized but interrupted medially, not fused with appr; ap3 well developed, fused with anterior part of appo; appo with distinct anterior projection and divided into several weak sclerites in posterior half; ap4 well sclerotized, not

fused with appo; ap5 absent. Lengths of ventral setae: *2a* 14, *3a* 15, *3c* 13, *4b* 12, *4c* 12, *ag* 14.

Gnathosoma. Agn with distinct median projections (Fig. 2B). Gnathosoma concealed dorsally by prodorsum, ventrally indistinguishable from idiosoma; dorsum with one pair of setae anterolaterally, probably representing postpalpal seta *pp*; venter with mouth flanked by paired, semi-ovular, smooth membranous areas; one pair of rod-like ventral setae of unknown homology situated at anterior ends of membranous areas; one pair of blunt-tipped subcapitular setae *m* located posteriad membranous areas. Pharynx large, slightly oval, thin-walled, distinctly punctate (Fig. 2A).

Legs (Figs 3, 4). Leg I (Fig. 3A): distinctly shorter than other legs; setation: Tr 0, Fe 3 (*d*, *l'*, *v''*), Ge 4 (*l'*, *l''*, *v'*, *v''*), TiTa 15(1) (*d*, *l'*, *l''*, *v'*, *v''*, *k*, *tc'*, *tc''*, *ft'*, *ft''*, *s*, *pl'*, *pl''*, *pv'*, *pv''*, ω); tibiotarsus without ventral subapical indentation; solenidion ω 3 clavate, situated in the middle of segment; seta *k* with subapical barb; eupathidia (*tc*) and (*ft*) subequal in length; all setae smooth; setae *d*, *l'* of femur, *v'* of genu and eupathidia (*tc*) and (*ft*) blunt-tipped, other leg setae pointed. Leg II (Fig. 3B) setation: Tr 0, Fe 3 (*d*, *l'*, *v''*), Ge 3 (*l'*, *l''*, *v'*), Ti 4 (*d*, *l'*, *v'*, *v''*), Ta 6(1) (*tc'*, *tc''*, *u'*, *u''*, *pv'*,

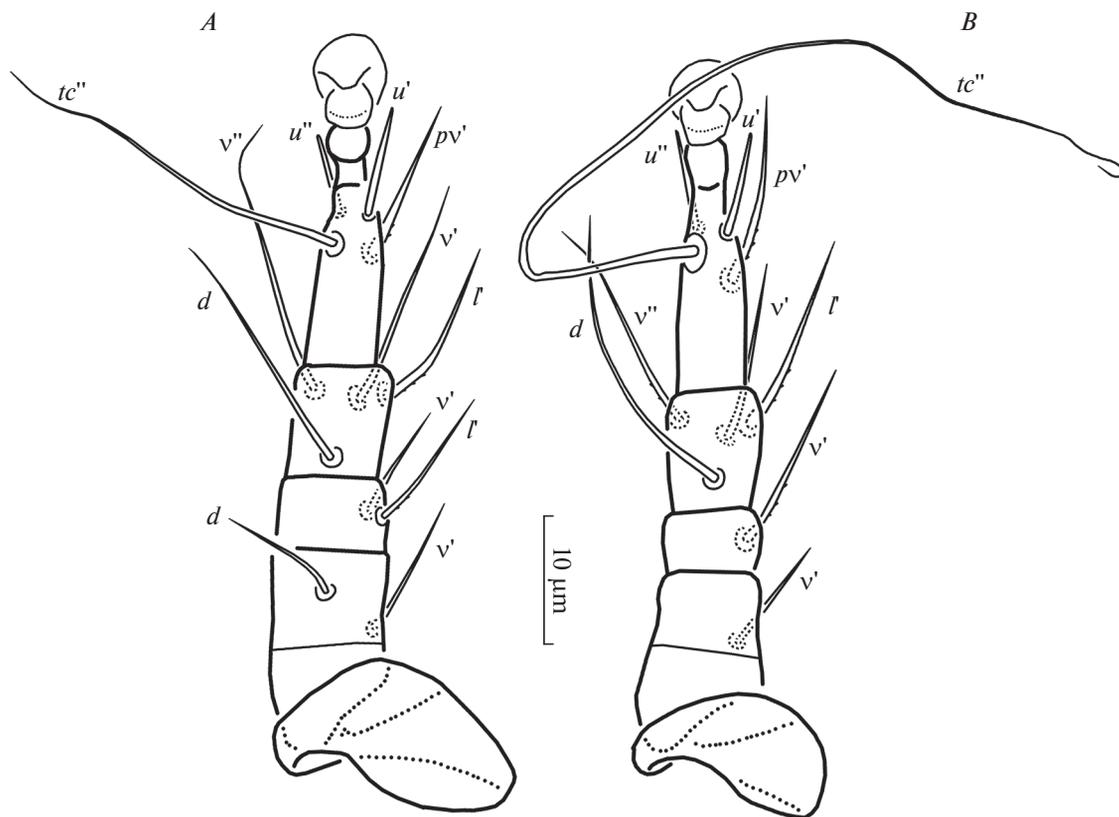


Fig. 4. *Adactylidium dignum* sp. n., female: A – left leg III, dorsal aspect; B – left leg IV, dorsal aspect.



Fig. 5. Phase-contrast micrographs of *Adactylidium dignum* sp. n., female: A – general view dorsally, B – general view ventrally.

pv'', ω); solenidion ω 4 digitiform; all setae smooth; setae *l'* of femur and (*u*) of tarsus blunt-ended, other leg setae pointed. Leg III (Fig. 4A) setation: Tr 0, Fe 2 (*d*, *v'*), Ge 2 (*l'*, *v'*), Ti 4 (*d*, *l'*, *v'*, *v''*), Ta 4 (*tc''*, *u'*, *u''*, *pv'*); setae (*u*) of tarsus blunt-ended, other leg setae pointed; at least setae *l'* of genu, *l'* of tibia and *pv'* of tarsus weakly barbed, other leg setae smooth. Leg IV (Fig. 4B) setation: Tr 0, Fe 1 (*v'*), Ge 1 (*v'*), Ti 4 (*d*, *l'*, *v'*, *v''*), Ta 4 (*tc''*, *u'*, *u''*, *pv'*); setae (*u*) of tarsus blunt-ended, other leg setae pointed; at least setae *v'* of genu, *l'*, *v''* of tibia and *pv'* of tarsus weakly barbed, other leg setae smooth; seta *tc''* of tarsus very long, whip-like.

Differential diagnosis. The female of the new species is most similar to *A. lindquisti* Jordana et Goldarazena 2001 and *A. moundi* Goldarazena, Jordana et Zhang 1997 sharing the following seven characteristics: tibiotarsus I with solenidion, tarsus III without solenidion, setae *4b* present, genu I with four setae, genu III with two setae, femur II with three setae, setae *e* and *f* subequal in length. The new species differs from both of the other species by the presence of alveolar pits of setae *1a* (absent in *A. lindquisti* and *A. moundi*), by the presence of anterior projection of appo (absent in *A. lindquisti* and *A. moundi*), and by the subequal length of setae *c1* and *c2* (*c1* distinctly longer than *c2* in *A. lindquisti* and *A. moundi*). The new species differs from *A. moundi* by the presence of median projections on apgn (absent in *A. moundi*) and by seta *l'* of genu I much longer than *l''* and *v'* of genu I (seta *l'* of genu I subequal in length with *l''* and *v'* of genu I in *A. moundi*). The new species differs from *A. lindquisti* in having a punctate pharynx (transversely striated in *A. lindquisti*) and in having setae *e* situated posteriorly to *f* (*e* situated anteriorly to *f* in *A. lindquisti*).

Etymology. The name of the new species is derived from Latin *dignus* meaning *dignified*.

Remarks. The new species is described based on single specimen. All attempts to collect more specimens from the same locality were unsuccessful. However, the holotype is in good condition and all characters are clearly visible and suitable for the description of a new species. The host thrips *Acanthothrips nodicornis* is mycophagous and distributed throughout Holarctic.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Dr. V.I. Rozhina (Section of Research of Quarantine Materials, Kaliningrad Interregional Veterinary Laboratory, Kaliningrad, Russia) for the identification of host thrips. Authors also thank Dr. Evert E. Lindquist (Canada) for English language editing and valuable comments. The present research was supported by the Russian Science Foundation, grant № 20-64-47015.

REFERENCES

Antonatos S.A., Kapaxidi E.V., Papadoulis G.Th., 2011. *Adactylidium gynaiokthrips* n. sp. (Acari: Acarophenacidae)

dae) associated with *Gynaiokthrips ficorum* (Marshall) (Thysanoptera: Phlaeothripidae) from Greece // International Journal of Acarology. V. 37. Suppl. 1. P. 18–26.

Arjomandi E., Hajiqaanbar H., Joharchi O., 2017. *Aethiophenax mycetophagi* sp. nov. (Acari: Trombidiformes: Acarophenacidae), an egg parasitoid of *Mycetophagus quadripustulatus* (Coleoptera: Mycetophagidae) from Iran // Systematic and Applied Acarology. V. 22. № 4. P. 541–549.

Goldarazena A., Ochoa R., Jordana R., OConnor B.M., 2001. Revision of the genus *Adactylidium* Cross (Acari: Heterostigmata: Acarophenacidae), mites associated with thrips (Thysanoptera) // Proceedings of the Entomological Society of Washington. V. 103. № 3. P. 473–516.

Katlav A., Hajiqaanbar H., Talebi A.A., 2015. First record of the genus *Aethiophenax* (Acari: Acarophenacidae) from Asia, redefinition of the genus and description of a new species // Journal of Asia-Pacific Entomology. V. 18. P. 389–395.

Khaustov A.A., 1999. Redescription of *Pediculoides* *ipidarius* Redikortsev, 1947, and a description of a new species from the genus *Paracarophenax* (Acari: Heterostigmata: Acarophenacidae) // Acarina. V. 7. № 1. P. 57–59.

Khaustov A.A., 2007. Two new species of mites of the family Acarophenacidae (Acari, Heterostigmata) from Crimea (Ukraine) // Vestnik Zoologii. V. 41. № 6. P. 549–553.

Khaustov A.A., Abramov V.V., 2018. A new species of *Paracarophenax* (Acari: Heterostigmata: Acarophenacidae) associated with *Triplax scutellaris* (Coleoptera: Erotylidae) from European Russia // Acarologia. V. 58. № 2. P. 332–341.

Khaustov A.A., Abramov V.V., 2019. First record and redescription of *Paracarophenax bambergensis* (Acari: Heterostigmata: Acarophenacidae) associated with *Amphotius marginata* (Coleoptera: Nitidulidae) from European Russia // Acarina. V. 27. № 1. P. 45–51.

Khaustov A.A., Abramov V.V., 2021. A new species of *Adactylidium* (Acari: Heterostigmata: Acarophenacidae) associated with *Phlaeothrips* sp. (Thysanoptera: Phlaeothripidae) from European Russia // Acarologia. V. 61. № 2. P. 356–364.

Khaustov A.A., Vorontsov D.D., Perkovsky E.E., Lindquist E.E., 2021. Review of fossil heterostigmatic mites (Acari: Heterostigmata) from late Eocene Rovno Amber. I. Families Tarsocheylidae, Dolichocybidae and Acarophenacidae // Systematic and Applied Acarology. V. 26. № 1. P. 33–61.

Lindquist E.E., 1986. The world genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of family-group taxa in the Heterostigmata // Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 118. P. 1–517.

Walter D.E., Seeman O.D., 2017. A new species of *Paracarophenax* (Acari: Acarophenacidae) with a new means of phoretic attachment // International Journal of Acarology. V. 43. № 4. P. 329–335.

Xu Y., Li Y.-C., Huang B.-R., Cai M.-L., Wu J.-Q., Wu S.-Q., Zhang F.-P., 2018. First record of the genus *Paracarophenax* (Acari: Acarophenacidae) from China, with description of a new species // Systematic and Applied Acarology. V. 23. № 12. P. 2411–2419.

**ADACTYLIDIUM DIGNUM SP. N. – НОВЫЙ ВИД КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА
ACAROPHENACIDAE (ACARI, HETEROSTIGMATA), СВЯЗАННЫЙ
С ТРИПСОМ *ACANTHOTHrips NODICORNIS* (THYSANOPTERA,
PHLAEOTHIRIPIDAE) ИЗ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

А. А. Хаустов^{1, *}, В. В. Абрамов^{2, **}

¹Тюменский государственный университет, г. Тюмень, 625003 Россия

²Ул. Гагарина 12, г. Суворов, Тульская обл., 301430 Россия

*e-mail: alkhaustov@mail.ru

**e-mail: abramv3@rambler.ru

Приводится описание форезирующей самки клеща *Adactylidium dignum* sp. n. (Acari, Acarophenacidae), собранного с груди взрослого трипса *Acanthothrips nodicornis* (Thysanoptera, Phlaeothripidae) из европейской части России. Новый вид отличается от *A. lindquisti* Jordana et Goldarazena 2001 и *A. mouni* Goldarazena, Jordana et Zhang 1997 наличием альвеол щетинок *Ia*, наличием переднего выроста на арро и равными по длине щетинками *c1* и *c2*.

Ключевые слова: клещ, систематика, морфология, трипс, форезия, паразитоид

УДК 595.767.29(470+471.6)

ОБЗОР ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК РОДА *MICRODERA* ESCHSCHOLTZ 1831 (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE, TENTYRIINI) КАВКАЗА И РАВНИН ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2022 г. М. В. Набоженко^{a, b, c, *}, М. Ю. Калашян^{d, **}

^a Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Дагестанского федерального исследовательского
центра Российской академии наук, ул. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000 Россия

^b Дагестанский государственный университет,
ул. Гаджиева, 43а, Махачкала, 367000 Россия

^c Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский пр-т, 33, Москва, 119071 Россия

^d Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН Армении,
ул. П. Севака, 7, Ереван, 0014 Армения

*e-mail: nalassus@mail.ru

**e-mail: mkalashian1@gmail.com

Поступила в редакцию 12.05.2022 г.

После доработки 05.08.2022 г.

Принята к публикации 06.08.2022 г.

Изучены распространение, таксономия и номенклатура жуков-чернотелок рода *Microdera* Eschscholtz 1831, обитающих на Кавказе и юге европейской части России. Описан новый вид *Microdera urartu* sp. n. из Армении и Нахичеванской АР Азербайджана, сходный со среднеазиатским *M. globulicollis* Ménétériés 1849. Установлено восемь новых синонимов, в том числе для одного вида из Средней Азии: *Microdera convexa convexa* (Tauscher 1812) = *M. transversicollis* v. *parvicollis* Reitter 1897 (нес. *M. parvicollis* Bates 1879), syn. n. = *M. reitteri* Kaszab 1966, syn. n.; *Microdera campestris* Steven 1828 = *M. gracilis* Eschscholtz 1831, syn. n. = *Rostrax menetriesii* Fischer von Waldheim 1844, syn. n. = *M. macrops* Reitter 1915, syn. n. = *M. campestris karanogaica* Abdurakhmanov et Nabozhenko 2011, syn. n.; *Microdera globulicollis* Ménétériés 1849 = *M. margelanica* Kraatz 1982, syn. n. = *M. ferganensis* Kaszab 1957, syn. n. Обозначены лектотипы *Microdera gracilis* и *M. globulicollis*. Составлена определительная таблица видов *Microdera* Кавказа и юга европейской части России.

Ключевые слова: новый вид, новые синонимы, Pimeliinae, *Microdera*, Кавказ, Прикаспий

DOI: 10.31857/S004451342212008X

Род *Microdera* Eschscholtz 1831 включает 88 видов и подвидов, распространенных от Кавказа до Восточного Китая (провинция Ляонин) (Iwan et al., 2020). Представители рода характерны для песчаных степей, полупустынь и пустынь, единичные виды обитают на глинистых, каменистых и известняковых почвах (Скопин, 1964). Род был дважды ревизован Райтером (Reitter, 1897, 1900), а позже Касабом (Kaszab, 1966). Эти работы к настоящему времени устарели, поскольку после 1966 г. были описаны новые виды *Microdera* из Средней Азии и Китая. Наиболее полные и актуальные на сегодняшний день ревизии были опубликованы по Туркменистану (Медведев, Непесова, 1985), Монголии (Медведев, 1990), Китаю (Ren, Ba, 2010), югу европейской части России и Кавказу (Абдурахманов, Набоженко, 2011).

В европейской части России и на Кавказе до настоящего времени были известны четыре вида и один подвид *Microdera*, не вызывавшие особых сомнений (Абдурахманов, Набоженко, 2011). Однако исследование дополнительного, в том числе и типового, материала, и тщательное изучение первоописаний позволило выявить серьезные противоречия в общепринятой трактовке некоторых таксонов. Наиболее сложные проблемы связаны с ошибочной интерпретацией видов, описанных Стевенем (Steven, 1828) и Эшшольцем (Eschscholtz, 1831), а также с неясным статусом некоторых закавказских популяций. Ниже мы решаем указанные проблемы, заново ревизуем род *Microdera* в пределах самой западной части ареала (в Прикаспии и на Кавказе).

Мы использовали материал из следующих учреждений и частных коллекций: IZAY – Институт зоологии, Научный центр зоологии и гидроэкологии (Ереван, Армения); HNHM – Hungarian Natural History Museum, Budapest (Венгрия); МКСУ – частная коллекция М.Ю. Калашяна (Ереван, Армения); MZH – Zoological Museum in Helsinki (Финляндия); SDEI – Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut, Müncheberg (Германия); ZIN – Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург, Россия); ZMMU – Зоологический музей МГУ (Москва, Россия); PCN – частная коллекция М.В. Набоженко (Ростов-на-Дону, Россия). Кроме того, коллекция Зоологического музея Одесского национального университета (Одесса, Украина) была просмотрена с целью поиска типовых экземпляров Х.Х. Стевена.

Фотографии жуков и их деталей (кроме некоторых типовых экземпляров из коллекций зарубежных музеев) были выполнены с помощью фотоаппарата Canon EOS 5D Mark IV Body, объектива Canon MP-E65MM F2.8 Macro, трансмиттера со вспышками Canon Macro Twin Lite MT-26X-RT и двумя дополнительными вспышками Canon Speedlite 430EX III-RT, стэкинг проводили с помощью фокусируемых макрорельсов Stack-shot 3X s/n 3734, закрепленных на репродукционной установке Kaiser Copy Stand RS 1. Фокус-стэкинг изображений выполняли в программе Helicon Focus 7.7.4 Pro.

Для двух широко распространенных видов, *M. convexa* и *M. deserta*, изучен чрезвычайно обширный материал, ниже он не указан (за исключением изолированной закавказской популяции первого вида).

Положение эдегуса и его деталей (вентральное и дорсальное) на рисунках указано без учета поворота, так как эдегус внутри брюшка у *Tentyriini* развернут на 180°.

***Microdera* (s. str.) *campestris* (Steven 1828)**
(рис. 1, 2)

Tentyria campestris Steven 1828: 93;

= *Microdera gracilis* Eschscholtz 1831: 6, syn. n.;

= *Rostrax menetriesii* Fischer von Waldheim 1844: 68, syn. n.;

= *Microdera macrops* Reitter 1915: 93, syn. n.;

= *Microdera campestris karanogaica* Abdurakhmanov et Nabozhenko 2011: 183, syn. n.

Типовое местонахождение: “e deserto Cumano” (Прикумская пустыня).

М а т е р и а л. Лектотип *Microdera gracilis* (MZH) обозначен здесь (пол неизвестен): “Turcomania”, “Karelin”, темно-синий квадратик, “Syntype”, “<http://id.luomus.fi/GAC.34502> *Microdera gracilis* Eschscholtz, 1831. Eschscholtz det.”, “Photographed

2022 Pekka Malinen”, “Lectotypus *Microdera gracilis* Eschscholtz, 1831 des. M. Nabozhenko 2022”. Паралектотип (MZH) (пол неизвестен) с такими же этикетками, но “<http://id.luomus.fi/GAC.34503> *Microdera gracilis* Eschscholtz, 1831. Eschscholtz det.”. Голотип и паратипы *M. campestris karanogaica* (ZIN) указаны в первоописании (Абдурахманов, Набоженко, 2011).

Россия. 1 ex. (ZIN): Volgograd Region, Sarepta (Bekker); 1 ex. (ZMMU): Astrakhan Region, Dosang, 01.01.1938 (Karpushev); 2 ex. (PCN): 2–6 km NE Dosang settl., 15–17.04.2007 (K.V. Makarov); Dagestan, Ayrahash, 07.05.1997 (E.V. Il'ina); 17 ex. (PCN): Dagestan – Chechnya – Stavropol Region border, Karagayly Kum sands, 44°00' N, 45°29' E, 15–17.08.2016 (G.M. Abdurakhmanov, M.V. & S.V. Nabozhenko).

Казахстан. West Kazakhstan Region. 1 ex. (ZMMU): Urda (Khan Ordasy), 09.08.1952; 2 ex. (PCN): там же, 10.08.1990 (G.E. Davidian); Atyrau Region. 1 ex. (ZMMU): sands 30 km W Ushtagan, 23.05.1952 (L.V. Arnoldi); Mangystau Region. 5 ex. (ZMMU): Mangyshlak, Fort-Shevchenko, 04.05.1967, 08.10.1976 (A. Bogatchev); 2 ex. (ZMMU): Mangyshlak, Beke, 01.08.1955, 16.08.1955 (Grunin); 7 ex. (ZMMU): Mangyshlak, Karagie depression, 05.05.1967 (A.V. Bogatchev); Aktobe Region. 12 ex. (ZMMU): Kazakhstan, Shalkar, Bol'shie Barsuki sands, 04.10.1943 (leg. K.V. Arnoldi), 12.05.1952, 09.06.1952, 07.1952, 17.08.1952, 07.1952 (N.G. Skopin); Kyzylorda Region. 3 ex. (ZMMU): “Karakum Aralensis”; 2 ex. (ZMMU): Aral'sk, 23.09.1930.

З а м е ч а н и я. В конце XIX века Райтер (Reitter, 1897, 1900), установил следующую синонимию: *M. campestris* = *M. globulicollis* Ménétriés 1849 = *M. margelanica* Kraatz 1882. На самом деле два последних названия относятся к самостоятельному виду *M. globulicollis*. *Microdera campestris* обитает в Южной России, Западном и Южном Казахстане, *M. globulicollis* – в Юго-Западном Казахстане (Устюрт), Туркменистане на восток до Мургаба, Южных Кызылкумах и изолированная популяция известна из Ферганской долины (Маргилан), откуда описаны *M. margelanica*, а позже и *M. ferganensis* Kaszab 1957 (Kaszab, 1957) (см. после определительной таблицы). Райтер (Reitter, 1897, 1900) полагал, что *M. campestris* обитает только в Средней Азии. Касаб (Kaszab, 1966) вслед за Райтером ошибочно определял *M. campestris* и воспроизвел предложенную им синонимию. Скопин, судя по его определительным этикеткам в ZIN, разделял мнение этих двух авторов. Медведев (1958) поначалу также придерживался интерпретации Райтера и указывал *M. globulicollis* под названием *M. campestris* для Бадхыза (Туркменистан), но позже скорректировал свои определения. Так, в статье Непесовой (1963), для которой он идентифицировал чернотелок, *M. globulicollis*

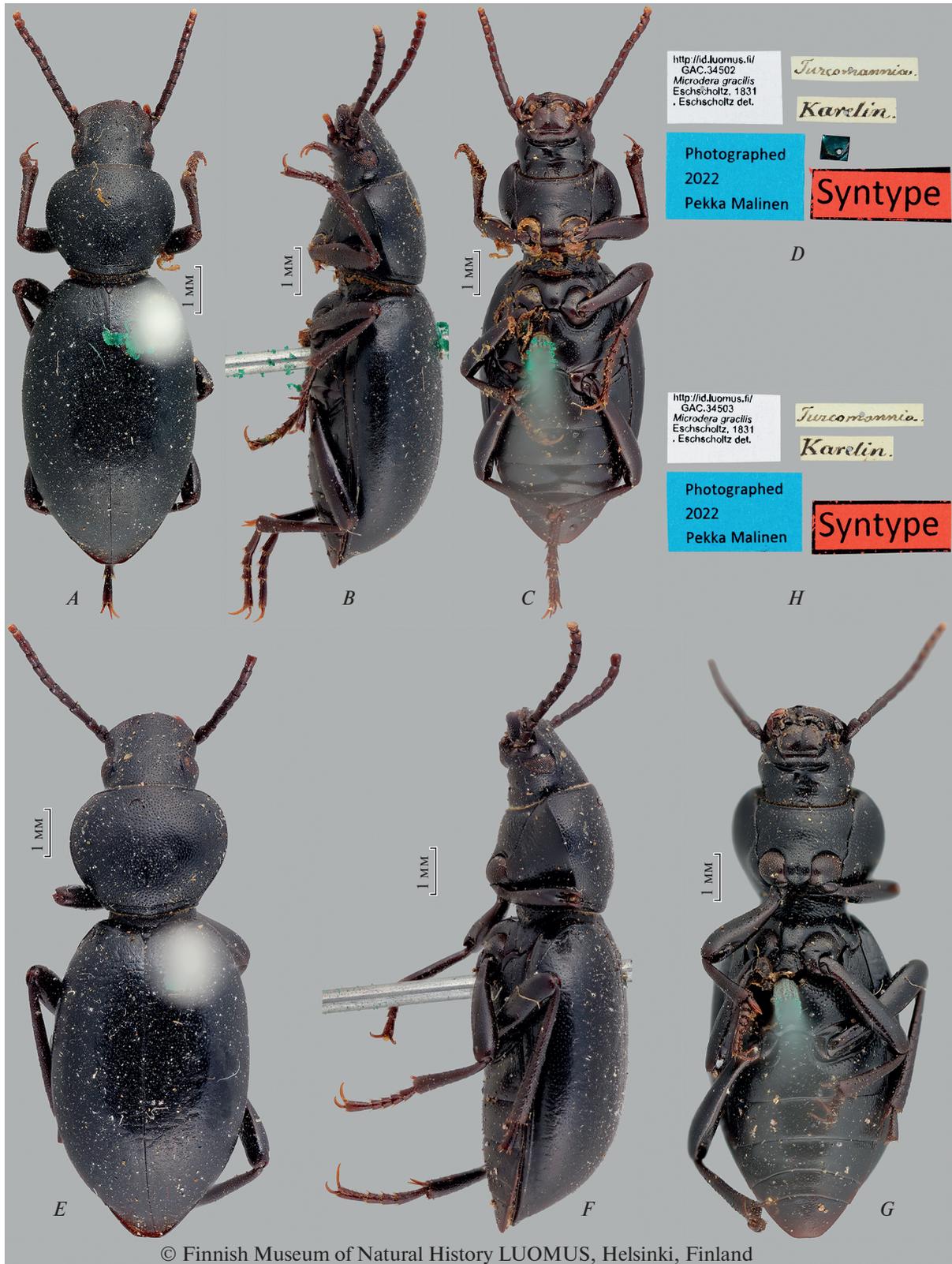


Рис. 1. *Microdera campestris*, габитус, детали строения: А – габитус, вид сверху; В – то же, вид сбоку и сверху; С – то же, вид снизу; D – голова; E – переднеспинка; F – переднегрудь, вид снизу и сбоку.

уже фигурирует как валидное название. В последующих работах Медведев и Непесова (1985, 1989) также указывали для Туркменистана *M. globulicollis*, а не *M. campestris*. Возник вопрос, какой же вид скрывается под названием *M. campestris*? Абдурахманов и Набоженко (2011) полагали на основе

собственных материалов, что *M. campestris campestris* обитает в Северо-Западном Казахстане, а изолированная популяция с терских песков относится к отдельному подвиду *M. campestris karanogaica*.

Типовые экземпляры *M. campestris* не найдены (ни в Зоологическом музее МГУ, как это отмечено



© Finnish Museum of Natural History LUOMUS, Helsinki, Finland

Рис. 2. *Microdera campestris*, типовые экземпляры *M. gracilis*: *A* – лектотип, вид сверху; *B* – то же, вид сбоку; *C* – то же, вид снизу; *D* – этикетки лектотипа; *E* – паралектотип, вид сверху; *F* – то же, вид сбоку; *G* – то же, вид снизу; *H* – этикетки паралектотипа; *A–D* – <http://id.luomus.fi/GAC.34502>, *E–H* – <http://id.luomus.fi/GAC.34503>.

но в оригинальном описании, ни в Зоологическом музее Одесского национального университета, где хранятся некоторые типы Стевена). Стевен (Steven, 1828) указал Прикумскую пустыню в качестве типового местонахождения. Оригинальное описание *M. campestris* довольно точное (широкая, слабо выпуклая переднеспинка, уплощенные вдоль шва надкрылья) и относится к популяции из терско-кумских песков, описанной как *M. campestris karanogaica*. Характер вдавления на нижней стороне головы, указанный для различения заволжских популяций от терско-кумской Абдурахмановым и Набоженко (2011), оказался изменчивым при изучении большего материала. Таким образом, мы предлагаем новую синонимию: *Microdera campestris* Steven 1828 = *M. campestris karanogaica* Abdurakhmanov et Nabozhenko 2011, syn. n.

Экземпляры из Западного Казахстана, которые интерпретировались Абдурахмановым и Набоженко (2011) как *M. campestris campestris*, были определены А.В. Богачёвым в коллекции ZMMU как *M. gracilis* Eschscholtz 1831. Кроме того, Скопин (1964, 1968) также определял этот вид как *M. gracilis*. После изучения типовых экземпляров *M. gracilis* (рис. 2) мы подтверждаем его конспецифичность с *M. campestris*. Эшшольц (Eschscholtz, 1831) не упомянул типовое местонахождение *M. gracilis*; указание “Turcomania” на этикетках типовых экземпляров относится, вероятно, к Юго-Западному Казахстану (Мангышлак). Таким образом, мы предлагаем новую синонимию с учетом двух ранее установленных младших синонимов для *M. gracilis* (Kaszab, 1966; Скопин, 1968): *Microdera campestris* Steven 1828 = *Microdera gracilis* Eschscholtz 1831, syn. n. = *Rostrax menetriesii* Fischer von Waldheim 1844, syn. n. = *Microdera macrops* Reitter 1915, syn. n.

Распространение. Россия (Дагестан, Чечня, Ставропольский край – терско-кумские пески (Абдурахманов, Набоженко, 2011, 2016); Астраханская и Волгоградская области), Казахстан от Волги до низовьев Сырдарьи и на юг до Мангышлака (Скопин, 1964, 1968).

Microdera* (s. str.) *convexa convexa (Tauscher 1812)
(рис. 3, 4)

= *M. transversicollis* v. *parvicollis* Reitter 1897: 235 (нес. *M. parvicollis* Bates 1879), syn. n.

= *M. reitteri* Kaszab 1966: 280 (замещающее название для элиминации омонимии), syn. n.

Полная библиография и синонимия по этому подвиду до 2011 г. приведены в работе Абдурахманова и Набоженко (2011).

Типовые местонахождения. “circa Astrachan et Coloniam Sareptanam” (Россия: окрестности Астрахани и Сарепты).

Типовой материал. Голотип *M. reitteri* (*M. transversicollis* v. *parvicollis*), пол неизвестен (HNHM): “Caucasus Reitter. Leder”, “Typus *Microdera transversicollis* v. *parvicollis* Rtt. Coll. Reitter”, “Holotypus 1897 *Microdera transversicollis* v. *parvicollis* Reitter”, “*Microdera reitteri* Kasz. Dr Z. Kaszab det.” (рис. 4).

Материал. Изучено 235 экз. (ZIN, МКСУ, РСН) из России (Волгоградская и Астраханская области, Калмыкия, Дагестан) и Казахстана. Азербайджан. 2 экз. (ZMMU): Baku, 05.07.1929 (K.V. Arnoldi); 1 экз. (ZMMU): Baku, Ejlat, 02.05.1931 (A.V. Bogatchev); 3 экз. (ZMMU): Baku, Jasamalskaja (Yasamal Distr. of the city), 02.05.1931 (A.V. Bogatchev); 1 экз. (ZMMU): Baku, Puta, 02.05.1931 (A.V. Bogatchev); 1 экз. (ZMMU): Baku, rip. lac. salin, 02.05.1931 (A.V. Bogačev); 1 ♀ (HNHM): Apsheron Peninsula, Zirja env. 20.06.1987 (Rušička, Hlasová); 5 экз. (PCN): Apsheron Peninsula, Shakhovaya spit, 13.05.2006 (M.V. Nabozhenko).

З а м е ч а н и я. Изучение голотипа *M. reitteri* и дополнительного материала по этому виду из Азербайджана показало его конспецифичность с *M. convexa*. Абдурахманов и Набоженко (2011) указали в качестве диагностического признака для различения *M. convexa* и *M. reitteri* наличие или отсутствие продольного вдавления мезовентрита между мезокосами. При изучении обширного материала мы выяснили, что этот признак изменчив и варьируется от хорошо выраженного вдавления до полного его отсутствия иногда даже в одной популяции. Описанное строение мезовентрита ранее широко использовалось для диагностики *Microdera* (Reitter, 1897, 1900; Kaszab, 1966; Медведев, 1965), но Скопин (1968) на примере *M. campestris* (указан им как *M. gracilis*) также продемонстрировал широкую изменчивость структур мезовентрита среди особей одной популяции, собранных в одно время. Таким образом, этот признак должен быть исключен из диагностики, по крайней мере для рассматриваемых в этой работе видов. С учетом вышесказанного мы предлагаем следующую синонимию: *Microdera convexa convexa* (Tauscher 1812) = *M. transversicollis* v. *parvicollis* Reitter 1897, syn. n. = *M. reitteri* Kaszab 1966, syn. n.

Райтер (Reitter, 1900), Скопин (1964) и Богачёв (1934) ошибочно указывали туркменский вид *M. fausti* Kraatz 1888 для Баку. В своей неопубликованной рукописи “Жуки-чернотелки Азербайджана” А.В. Богачёв отметил, что все эти находки относятся к *M. convexa*.

Распространение. Россия: Прикаспийская низменность (Калюжная, 1982, Калюжная и др., 2000) на юг до Кизляра, Поволжье на север до Саратова (Сажнев, 2012), Оренбургская область (Козьминых, 2015); Азербайджан: Апшерон и прилегающие территории Гобустана (Богачёв,

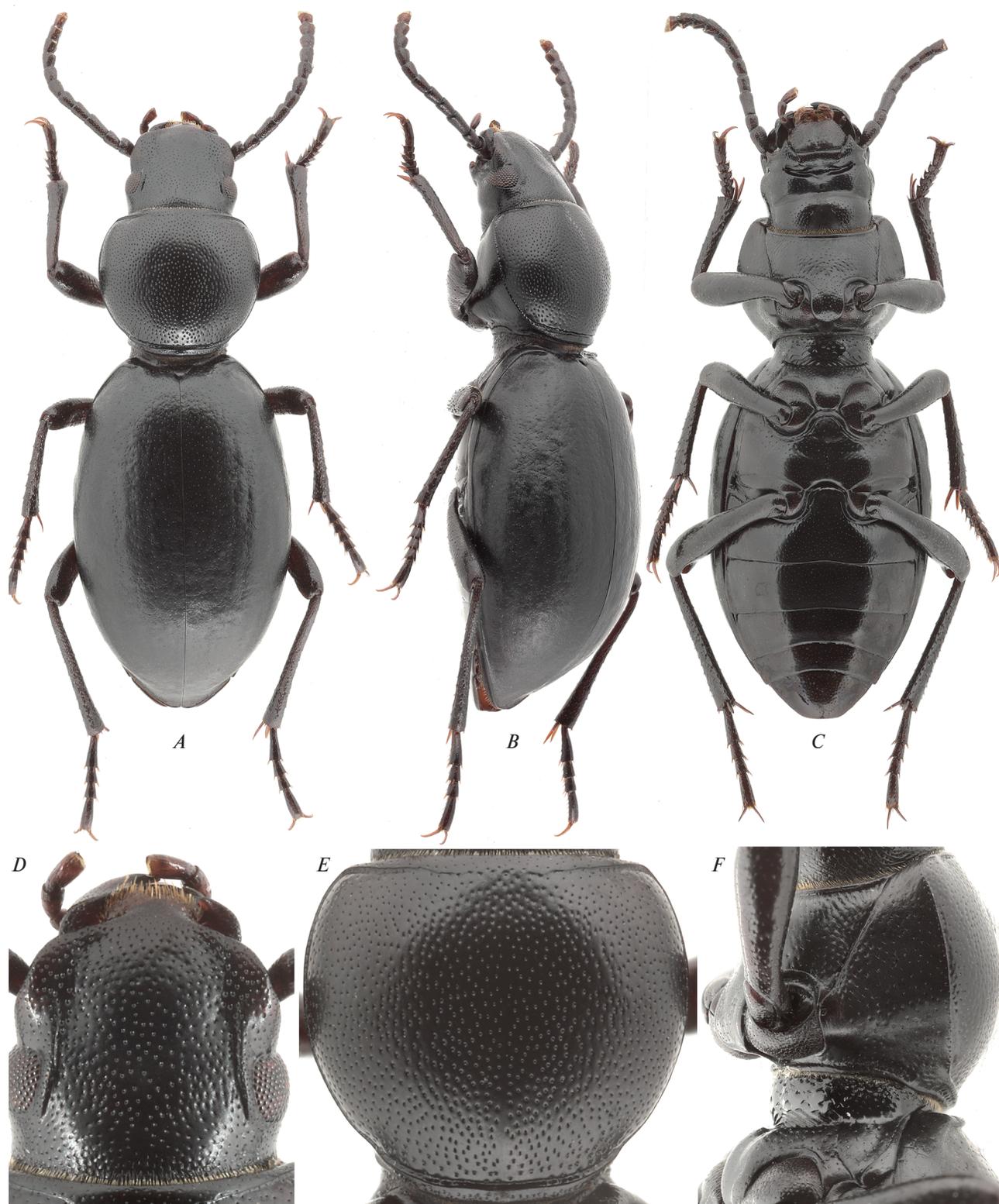


Рис. 3. *Microdera convexa convexa*, габитус, детали строения: *A* – габитус, вид сверху; *B* – то же, вид сбоку и сверху; *C* – то же, вид снизу; *D* – голова; *E* – переднеспинка; *F* – переднегрудь, вид снизу и сбоку.

1934); Западный и Южный Казахстан (до Северо-Западного Приаралья), отдельные популяции известны из Центрального Казахстана и Прибалхашья (Скопин, 1964). Ошибочно указан для Туркменистана (Iwan et al., 2020). Подвид *M. convexa kaszabi* Skorin 1964 известен из долины реки Или в Юго-Восточном Казахстане (Skorin, 1964).

Microdera (s. str.) *deserta deserta* (Tauscher 1812)
(рис. 5)

Полная библиография и синонимия по этому подвиду до 2011 г. приведены в работе Абдурахманова и Набоженко (2011).

Типовое местонахождение: “circa lacum Samariensem (Kamysch Samara)” (Казахстан, Западно-Казахстанская область, Камыш-Самарские озера: 48°56' с. ш., 49°39' в. д.)

Типовой материал. Информация о синтипе *Tentyria deplanata* Gebler 1841 (младший синоним *M. deserta*), хранящемся в ZMMU, опубликована Абдурахмановым и Набоженко (2011).

Материал. Изучено 243 экз. (ZIN, МКСУ, РСН) из России (Астраханская обл., Калмыкия) и Казахстана.

Распространение. Россия (Прикаспийская низменность), Казахстан (от западной границы до пустыни Муюнкум) (Скопин, 1968). Подвид *M. deserta skopini* Kaszab 1966 известен из Семиречья в Юго-Восточном Казахстане.

Microdera (s. str.) *ocularis* Reitter 1915
(рис. 6, 7)

Полная библиография по этому виду до 2011 г. опубликована в работе Абдурахманова и Набоженко (2011).

Типовое местонахождение: “Transcaucasus: Liaki” (Азербайджан, Агдашский район: Ляки).

Типовой материал. Голотип (пол неизвестен) (HNHM): “Liaki Ca Babajanides. 14/VI/10” (дата написана на нижней стороне этикетки), “Coll. Reitter”, “Holotypus 1915 *Microdera ocularis* Reitter”.

Материал. Азербайджан. 2 ♂♂ (ZMMU): “Elisabethpol Ljaki” (Ляки: 40°33' N, 47°25' E), “*Microdera ocularis* Rtt. сотур.! A. Bogachev det.”; 2 ex. (IZAY): “Kaukasus st. Герань Maljushenko” (Goran: 40°39' N, 46°51' E).

Замечания. Два экземпляра, помеченных Богачёвым как “сотур.”, не соответствуют информации, указанной Райтером в первоописании и на этикетке голотипа, и поэтому не относятся к типовой серии. Первоописание Райтера косвенно свидетельствует о том, что вид был описан по одному экземпляру.



© Hungarian Natural History Museum



Рис. 4. *Microdera convexa convexa*, голотип *M. transversicollis* v. *parvicollis* и *M. reitteri*: А – габитус, вид сверху; В – этикетки.

Распространение. Западный Азербайджан: долина Куры.

Microdera (s. str.) *urartu* Nabozhenko et Kalashian sp. n.
(рис. 8, 9)

Microdera campestris: Богачёв, 1946: 211, part.;

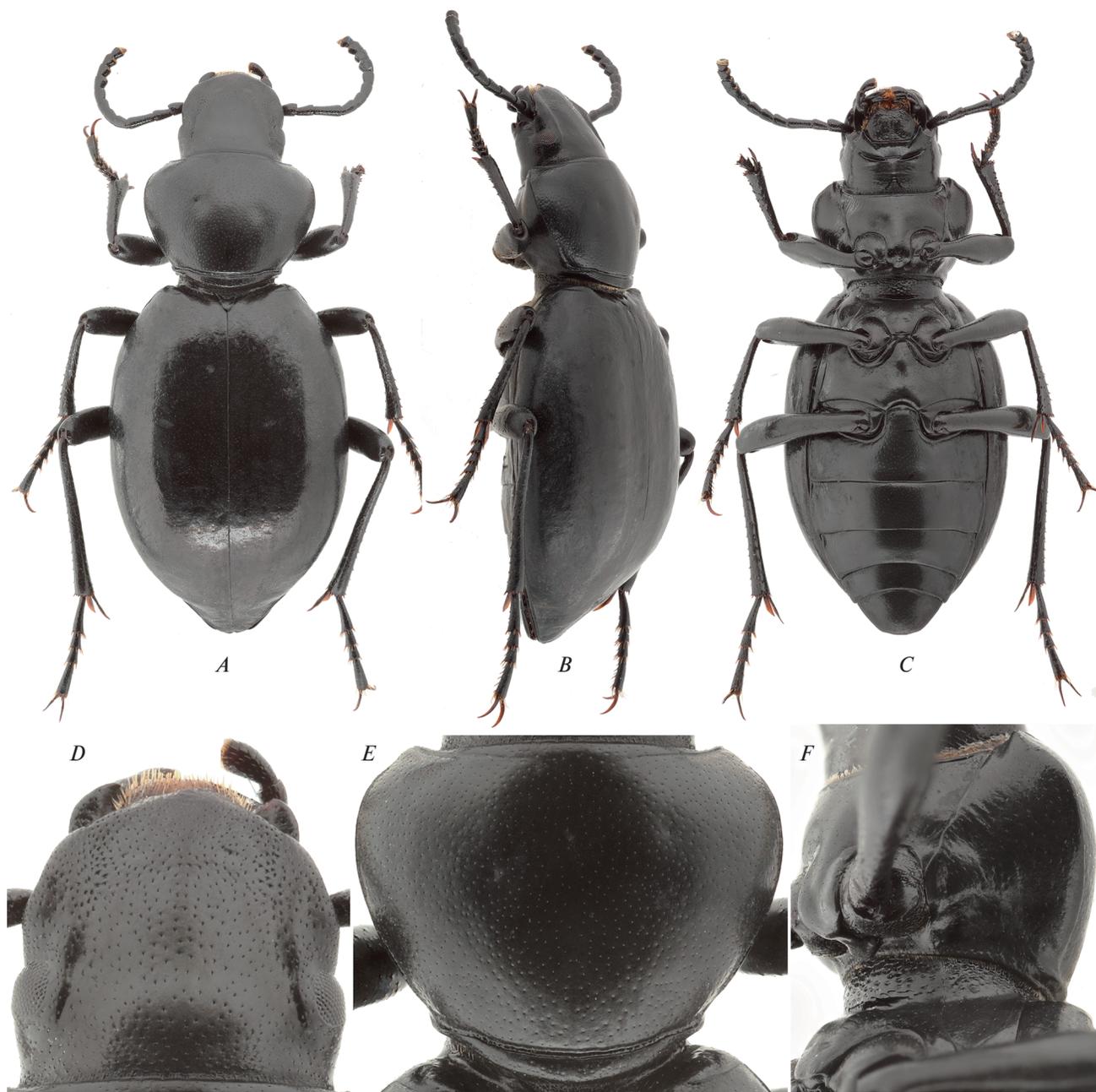


Рис. 5. *Microdera deserta*, габитус, детали строения: А – габитус, вид сверху; В – то же, вид сбоку и сверху; С – то же, вид снизу; D – голова; E – переднеспинка; F – переднегрудь, вид снизу и сбоку.

Microdera ocularis: Абдурахманов, Набоженко, 2011: 63, 184, рис. 108, part.;

Microdera sp.: Nabozhenko et al., 2021: 431.

Типовой материал. Голотип, самец (ZMMU): “Armenia Etschmiadzin 28.VI.60 Dlussky”, “*Microdera globulicollis* Mén. A. Bogačev det.”. Паратипы. Армения. 1 ♀ (МКСУ): “Ереван Звартноц АССР 26.5.52”; 2 экз. (ZMMU): “Armenia Etschmiadzin 16.VII.35 Ter Minasian” и “Armenia Etschmiadzin V.43 Ter Minasian”, а также опре-

делительные этикетки “*Microdera globulicollis* Mén. A. Bogačev det.”; Азербайджан (Нахичеванская Автономная Республика): 1 ♂, 1 ♀ (IZAY): “Kaukasus Нахичевань Maljushenko”; 1 ♂ (ZMMU): “Dizar prope Ordubad V.34 Ter Minasjan”, “*Microdera globulicollis* Mén. A. Bogačev det.”.

О п и с а н и е. Длина тела 8–10 мм, ширина 3–3.5 мм. Промеры: отношение ширины головы на уровне глаз к межглазному расстоянию 1.3; отношение ширины к длине переднеспинки 1.06; отношение ширины переднеспинки к ширине го-



Рис. 6. *Microdera ocularis*, габитус, детали строения: *A* – габитус, вид сверху; *B* – то же, вид сбоку и сверху; *C* – то же, вид снизу; *D* – голова; *E* – переднеспинка; *F* – переднегрудь, вид снизу и сбоку.

ловы 1.33; отношение ширины надкрылий к ширине головы 1.8; отношение ширины надкрылий к ширине переднеспинки 1.35; отношение длины надкрылий (от основания скutelлярного щитка к вершине) к длине переднеспинки 2.35.

Тело стройное, узкое, сильно выпуклое, черное, слабо блестящее (рис. 8*A*–8*C*). Зубец на вершине переднего края эпистомы широко треуголь-

ный, заостренный, асимметричный, не обособленный (рис. 8*D*). Наибольшая ширина головы на уровне глаз. Глаза крупные, слабо выпуклые. Продольные кили по бокам лба прямые. Пунктировка дорсальной части головы тонкая и редкая в базальной половине (межточечное расстояние в 3–4 раза больше диаметра точек), грубее и гуще в передней половине (межточечное расстояние в



Рис. 7. *Microdera ocellaris*, голотип, габитус, этикетки: А – вид сверху, В – вид сбоку, С – вид снизу, D – этикетки (две нижние фотографии – одна и та же этикетка сверху и снизу).

2–3 раза больше диаметра точек). Вентральная сторона головы с гораздо более тонкой и редкой пунктировкой, чем дорсальная. Голова позади прементума с прерванным посередине глубоким поперечным вдавлением. Антенны длинные, достигают основания переднеспинки.

Переднеспинка едва заметно поперечная, с наибольшей шириной у середины (рис. 8E), диск сильно выпуклый, полушаровидный (рис. 8D). Боковые края и основание равномерно сильно закругленные, передний край слабее закруглен. Передние углы почти не выражены, задние – в виде тупоугольных обособленных от окаймления зубчиков. Передний край с грубым окаймлением по бокам. Боковые края с тонким окаймлением, плавно переходящим в грубое и равномерно широкое окаймление основания. Пунктировка диска очень тонкая и редкая (межточечное расстояние в 4–5 раза больше диаметра точек). Простернум гладкий, с чрезвычайно тонкой и редкой пунктировкой. Прогипомеры гладкие и блестящие, с еще более редкой и тонкой, едва заметной пунктировкой (рис. 8C, 8F) (экземпляры из Нахичевани имеют немного более грубую пунктировку прогипомер в области прококс). Простернальный отросток не выступающий, закругленный, с более густой пунктировкой (рис. 8C, 8F).

Передняя часть мезовентрита со сравнительно тонкой и редкой пунктировкой из круглых точек

в передней половине и тонкими длинными поперечными бороздками в невдавленной базальной половине (рис. 8C, 8F). Апофиз мезовентрита между мезококсами сильно выпуклый и со слабым поперечным вдавлением посередине, очень тонко и редко пунктирован (рис. 8C). Метавентрит с чрезвычайно редкой и тонкой равномерной пунктировкой (рис. 8C). Надкрылья удлиненно-овальные, с наибольшей шириной у середины (рис. 8A), равномерно сильно выпуклые (рис. 8B), пунктировка тоньше и реже, чем на переднеспинке, ряды точек не выражены. Неполное окаймление основания надкрылий грубое, бортик отделен от остальной поверхности надкрылий глубокой бороздкой (рис. 8A, 8B).

Абдоминальные вентриты с такой же пунктировкой, как метавентрит. Вентрит 5 широко выемчатый на вершине (рис. 8C).

Бедра с тонкой и редкой пунктировкой и редкими ржыми шипиками. Голени с разгибательной стороны с такой же тонкой пунктировкой и редкими шипиками, а со сгибательной стороны и внутренней боковой стороны с грубой пунктировкой из продолговатых точек и более крупными шипиками. Первый мезотарзомер лишь немного длиннее второго. Метатарзомеры 1 и 4 примерно одинаковой длины.

Гениталии самца (рис. 9). Апикальная и базальная части примерно одинаковой длины

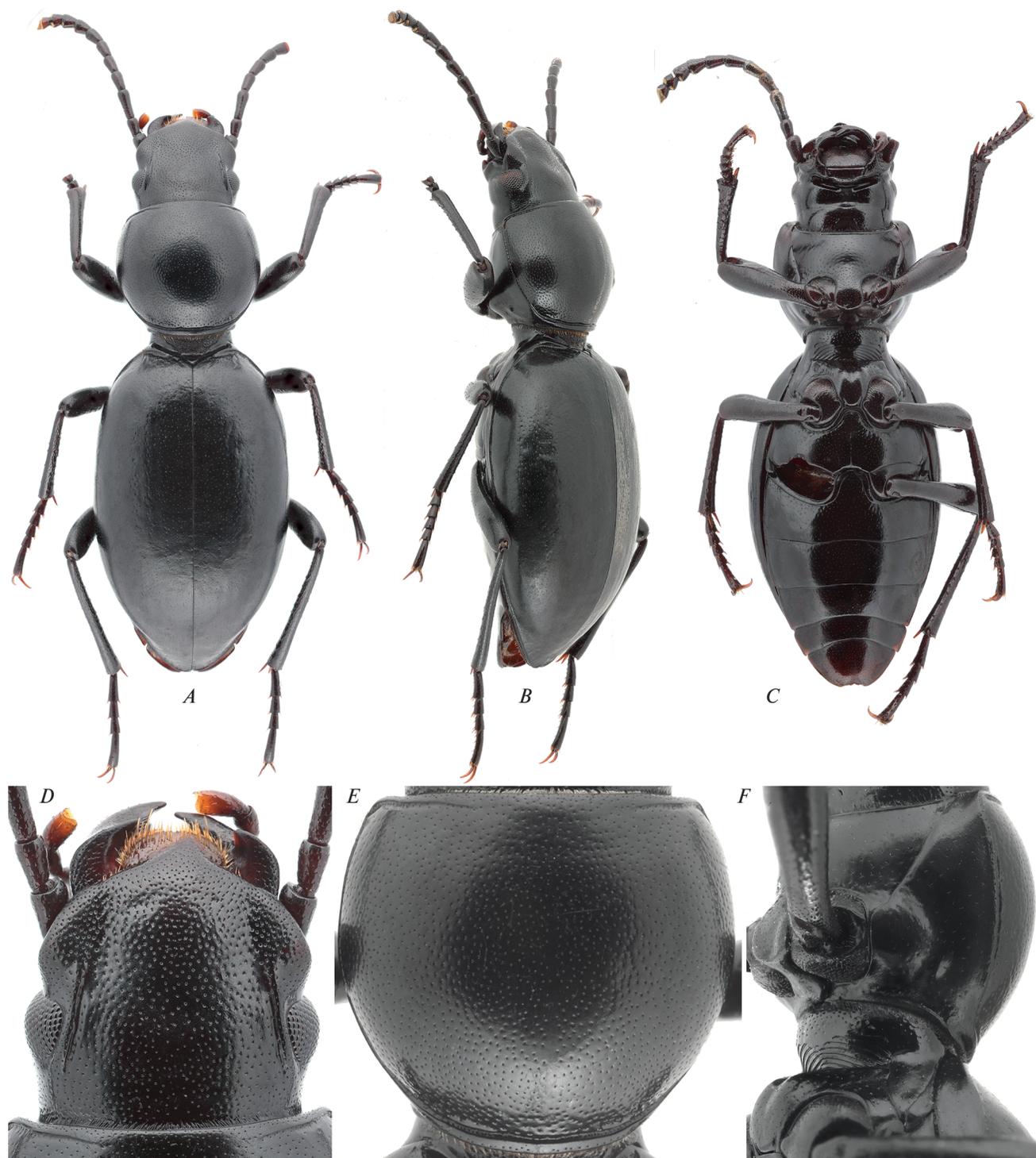


Рис. 8. *Microdera urartu* sp. n., габитус, детали строения: *A* – габитус, вид сверху; *B* – то же, вид сбоку и сверху; *C* – то же, вид снизу; *D* – голова; *E* – переднеспинка; *F* – переднегрудь, вид снизу и сбоку.

(рис. 9*A, B*), апикальная часть и медиальная доля сильно изогнуты (рис. 9*B–9D*); стержни гастральной спикеры соединены на вершине (рис. 9*E*); VIII внутренний стернит самца с острыми треугольными вершинами и глубокой треугольной вырезкой (рис. 9*F*).

Гениталии самки. Яйцеклад с прямоугольной 1-й долей коксита, со сросшимися 2-й и 3-й долями коксита и сильно уплощенной и закругленной вершиной 4-й доли коксита; парапрокт с длинными, изогнутыми на вершине бакулями; проктигер закругленный на вершине (рис. 9*G, 9H*).

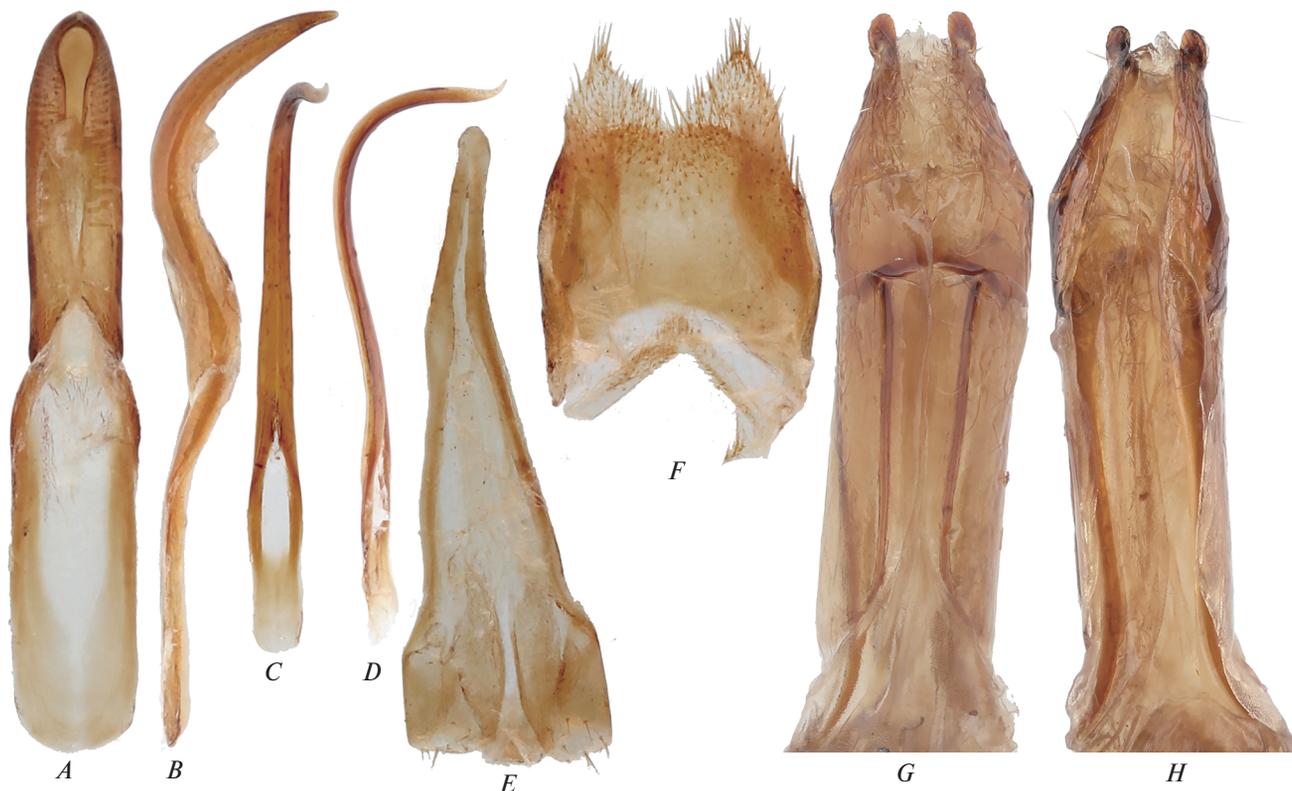


Рис. 9. *Microdera urartu* sp. n., гениталии самца и самки: А — тегмен, снизу; В — то же, сбоку; С — медиальная доля эдеагуса снизу; D — то же, сбоку; E — гастральная спикула; F — VIII внутренний стернит самца; G — яйцеклад снизу; H — то же, сверху.

Дифференциальный диагноз. Новый вид похож на *M. globulicollis* сильно выпуклой переднеспинкой, почти гладкими прогипомерами с едва заметной пунктировкой, грубо окаймленным основанием надкрылий, широко выемчатой вершиной абдоминального вентрита 5 и почти одинаковыми по длине мезотарзомерами 1 и 2, но отличается следующими признаками: продольные кили по бокам лба прямые (искривленные у *M. globulicollis*); пунктировка переднеспинки и головы чрезвычайно тонкая и редкая (грубая и более густая у *M. globulicollis*); передняя область мезовентрита не вдавлена в основании, а базальная часть с длинными тонкими поперечными бороздками (вдавлена в основании и с короткими грубыми бороздками только в небольшой базальной области вдавления у *M. globulicollis*); голени с продолговатой грубой пунктировкой на сгибающейся и внутренней боковой сторонах (голени с тонкой пунктировкой и отдельными редкими ямками на сгибающейся стороне у *M. globulicollis*). Новый вид отличается от всех видов с Кавказа и равнин европейской части России почти гладкими прогипомерами с едва заметной пунктировкой, скульптурой мезовентрита и выемчатой вершиной абдоминального вентрита 5.

Замечания. Богачёв (1946) приводил этот вид для Армении и Нахичевани под названием *M. campestris*. На самом деле имелся в виду вид *M. globulicollis*, поскольку Богачёв, как и многие другие энтомологи, придерживался ошибочной интерпретации Райтера вида *M. campestris*. В неопубликованной рукописи “Жуки-чернотелки Азербайджана” Богачёв указывает на большой разрыв в ареале между туркменской и араксинской популяциями “*M. campestris*” и отсутствие “серьезных” различий между ними. Виды *M. globulicollis* и *M. urartu* sp. n. на самом деле похожи, но надежно отличаются друг от друга комплексом признаков, перечисленных в диагнозе.

Этимология. Название вида происходит от названия древнего государства Урарту, существовавшего на территории Передней Азии и Западного Закавказья в первой четверти I тысячелетия до н. э.

Определительная таблица видов рода *Microdera* Кавказа и юга европейской части России

1(2) Тело широкое, коренастое (рис. 5A–5C). Диск надкрылий широко слабо вдавлен вдоль шва (рис. 5B). Переднеспинка обратно трапециевидная, сильно расширяется от основания до пе-

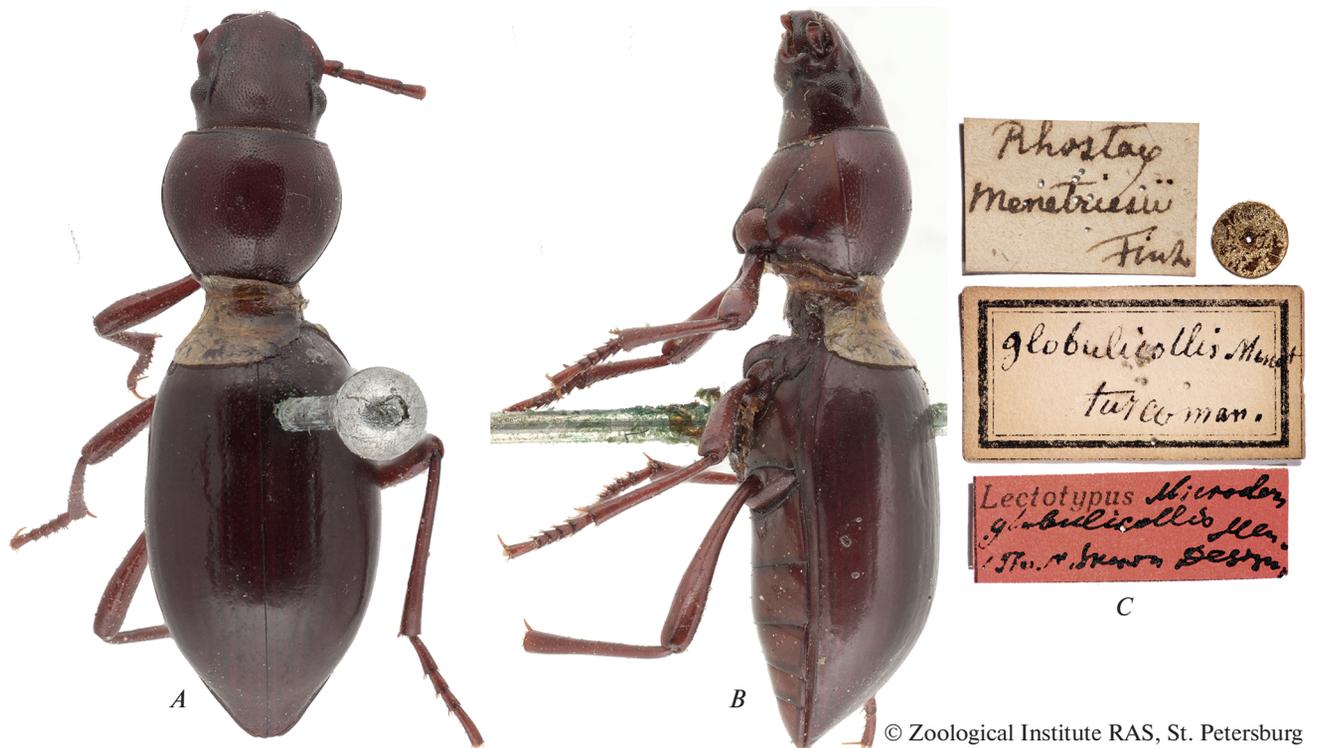


Рис. 10. *Microdera globulicollis*, лектотип (ZIN): А – габитус, вид сверху; В – то же, вид сбоку; С – этикетки.

редней четверти; боковые стороны от основания до самой широкой части слабо закругленные (рис. 5E), иногда прямые. Передняя скульптурированная часть мезовентрита без косых или поперечных бороздок в основании (рис. 5F). Длина тела 9–12 мм *M. deserta*

2(1) Тело более узкое, стройное (рис. 1A, 3A, 6A, 8A). Диск надкрылий закруглен или слабо уплощен вдоль шва (рис. 1B, 3B, 6B, 8B). Переднеспинка круглая, овальная или яйцевидная; боковые стороны сильно закругленные по всей длине или по меньшей мере в середине (рис. 1E, 3E, 6E, 8E). Передняя скульптурированная часть мезовентрита с косыми или поперечными бороздками в основании (рис. 1C, 1F; 3C, 3F; 6C, 6F; 8C, 8F)

3(4) Прогипомеры и передняя часть переднегруди с грубой пунктировкой из крупных сглаженных точек и сглаженной морщинистостью (прогипомеры по меньшей мере в передней части) (рис. 6C, 6F; 7B). Глаза маленькие (рис. 6B), сильно выпуклые и сильно выступающие (рис. 6D). Длина тела 8.5–11 мм *M. ocularis*

4(3) Прогипомеры и передняя часть переднегруди с тонкой и редкой пунктировкой, гладкие (рис. 1C, 1F; 3C, 3F; 8C, 8F). Глаза крупные (рис. 1B; 2B, 2F; 3B; 8B), умеренно или слабо выпуклые, слабо выступающие (рис. 1D, 3D, 8D)

5(6) Пунктировка прогипомер настолько тонкая и редкая, что поверхность кажется гладкой,

точки едва заметные (рис. 8C, 8F). Вся базальная часть передней области мезовентрита с очень длинными и тонкими поперечными бороздками (рис. 8C, 8F). Апикальный край абдоминального вентрита 5 выемчатый на вершине (рис. 8C). Длина тела 8–10 мм *M. urartu* sp. n.

6(5) Пунктировка прогипомер тонкая или умеренно грубая, редкая, но хорошо заметная. Передняя часть мезовентрита лишь с несколькими короткими косыми бороздками в базальной трети (рис. 1C, 1F; 3C, 3F). Апикальный край абдоминального вентрита 5 прямо обрезанный на вершине (рис. 1C, 2G, 3C)

7(8) Тело сильно выпуклое (рис. 3B). Переднеспинка полушаровидная (рис. 3B), ее боковые края закругленные в базальной четверти (рис. 3E); диск надкрылий равномерно сильно выпуклый (рис. 3B). Длина тела 7–10.5 мм *M. convexa*

8(7) Тело слабо выпуклое (рис. 1B). Переднеспинка слабо выпуклая (рис. 1B), ее боковые края прямые в базальной четверти (рис. 1E); диск надкрылий слабо выпуклый, иногда уплощенный вдоль шва (рис. 1B). Длина тела 11–13 мм ... *M. campestris*

Microdera globulicollis Ménétriés 1849
(рис. 10, 11)

Microdera globulicollis Ménétriés 1849: 230 (рис. 10);

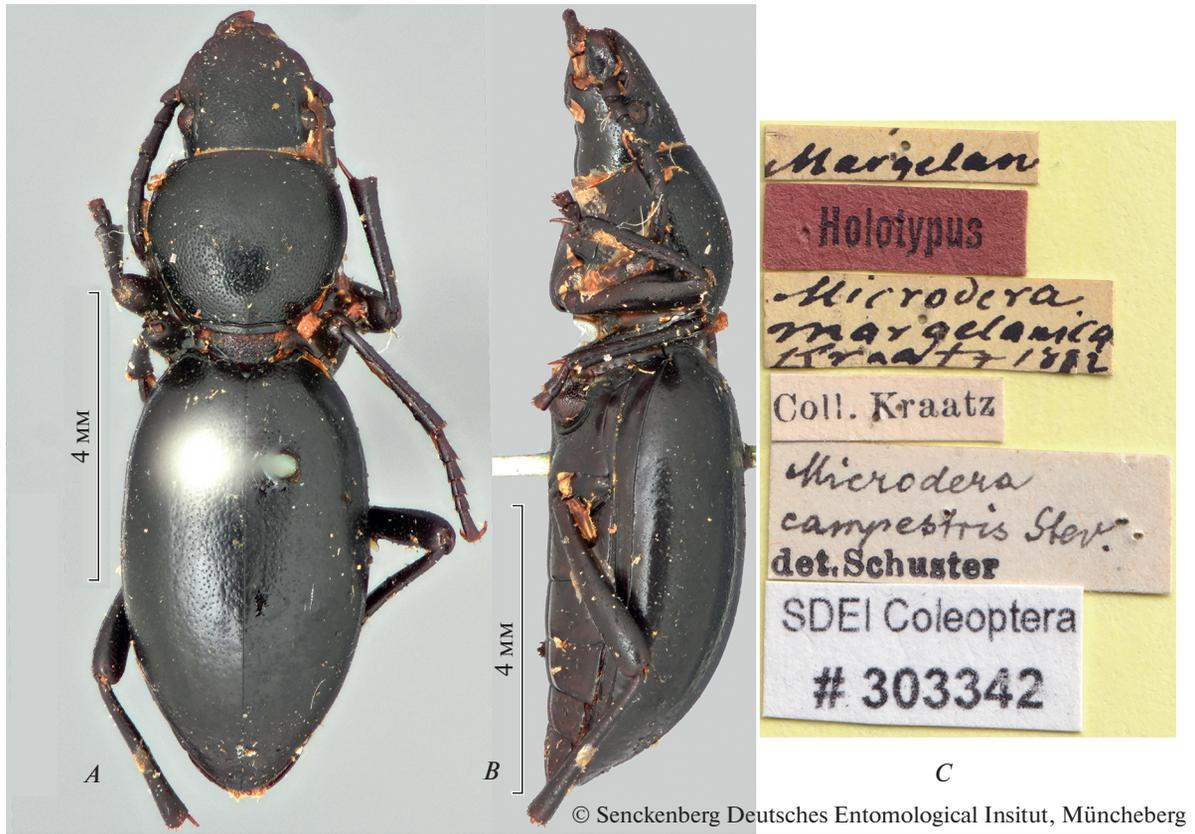


Рис. 11. *Microdera globulicollis*, типовые экземпляры невалидных таксонов (синонимов) и этикетки: А – голотип *M. marginalica* (SDEI), вид сверху; В – то же, вид сбоку; С – этикетки голотипа; D – паратип *M. ferganensis* (HNHM), габитус, вид сверху; E – то же, вид сбоку; F – этикетки паратипа.

= *Microdera margelanica* Kraatz 1882: 81, syn. n. (рис. 11A, B, C);

= *Microdera ferganensis* Kaszab 1957: 290, syn. n. (рис. 11D, E, F).

Типовой материал. Лектотип *Microdera globulicollis* (ZIN), пол неизвестен, обозначен здесь: “*Rostax menetriesii* Fisch”, золотистый кружок, “*globulicollis* Menet. Turcoman.” (рукой Менетрие), “Lectotypus *Microdera globulicollis* Men. N.G. Skorin design.”. Скопин не обозначал лектотип в какой-либо публикации. Голотип *Microdera margelanica* (SDEI), пол неизвестен: “Margelan”, “Holotypus” (печатная), “*Microdera margelanica* Kraatz 1882”, “coll. Kraatz” (печатная), “*Microdera camp-estris* Stev. det. Schuster”, “SDEI Coleoptera # 303342”. Паратип *Microdera ferganensis* (HNHM), пол неизвестен: “Kokand Fergana”, “Staud.”, “Sammlung Adr. Schuster”, “Paratypus 1957 *Microdera ferganensis* Kaszab”.

З а м е ч а н и я. Изучение типовых экземпляров всех трех таксонов показало идентичность строения их проторакса (форма, степень выпуклости, очень тонкая и редкая, почти незаметная пунктировка прогипомер), скульптуры и пунктировки мезовентрита, а также формы апикального края 5-го вентрита брюшка, что позволило установить новую синонимию. Экземпляры из Ферганской долины отличаются немного более грубой пунктировкой надкрылий.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юго-Западный Казахстан, Туркменистан (Медведев, Непесова, 1985), Узбекистан (Кызылкум, Ферганская долина).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны М.Г. Волковичу и И.А. Чиграю (ZIN), В.Ю. Савицкому и А.А. Гусакову (ZMMU), В.А. Лобкову и Ю.В. Суворову (Зоологический музей Одесского национального университета), Дьёзё Сэлло (Győző Szél) и Аранке Грабант (Aranka Grabant) (HNHM) за возможность работы с фондовыми музейными коллекциями, Пекке Малинену (Pekka Malinen) и Якко Матилле (Jaakko Mattila) (MZH), а также Манди Шрётер (Mandy Schröter, SDEI) за возможность изучения и фотографии типовых экземпляров. К.В. Макарову (МПГУ, Москва) и Г.Э. Давидьяну (ВИЗР, Санкт-Петербург) за предоставленный материал. Авторы сердечно благодарны рецензенту за ценные замечания и исправления.

Исследование поддержано грантом РФФ 21-74-20001 для М.В. Набоженко, который предложил концепцию работы, выполнил большую часть изображений и составил определительную таблицу, а также участвовал в описании нового таксона.

Работа М.Ю. Калашяна поддержана совместным проектом РФФИ и ГКН МОНКС РА (SCS 20RF-089 and RFBR 20-54-05004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., 2011. Определитель и каталог жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) Кавказа и юга европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 361 с.
- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., 2016. Материалы к познанию жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) песков Карагайлы-Кум (Ногайский район, Дагестан) // Материалы международного форума “Каспий – море дружбы и надежд”, посвященного 85-летию Дагестанского государственного университета (Махачкала, 11–15 октября 2016 г.). Махачкала: типография Института прикладной экологии РД. С. 216–218.
- Богачёв А.В., 1934. Материалы к познанию фауны жуков Апшеронского полуострова // Труды Азербайджанского отделения Закавказского филиала. Сектор зоологии. Т. 7. С. 14–71.
- Богачёв А.В., 1946. Два новых вида *Microdera* Eschsch. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Доклады АН Азербайджанской ССР. Т. 2. Вып. 5. С. 210–211.
- Калюжная Н.С., 1982. Обзор жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Северо-Западного Прикаспия // Энтомологическое обозрение. Т. 41. Вып. 1. С. 67–80.
- Калюжная Н.С., Комаров Е.В., Черезова Л.Б., 2000. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Нижнего Поволжья. Волгоград. 204 с.
- Козьминых В.О., 2015. Сведения о фауне жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. № 1(13). С. 16–42.
- Медведев Г.С., 1958. Материалы по фауне и стациальному распределению чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Бадхыза // Известия Академии наук Туркменской ССР. № 5. С. 60–68.
- Медведев Г.С., 1965. Сем. Tenebrionidae – Чернотелки // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. Ред. Гурьева Е.Л., Крыжановский О.Л. М.–Л.: Наука. С. 356–381.
- Медведев Г.С., 1990. Определитель жуков-чернотелок Монголии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 220. Л.: Зоологический институт АН СССР. 251 с.
- Медведев Г.С., Непесова М.Г., 1985. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 180 с.
- Медведев Г.С., Непесова М.Г., 1989. Обзор жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Копетдага. (Сообщение 1) // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. № 3. С. 41–48.
- Непесова М.Г., 1963. Жуки-чернотелки низовий Мургаба и их хозяйственное значение // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. № 2. С. 72–77.
- Сажнев А.С., 2012. К фауне жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Саратовской области // Russian Entomological Journal. Т. 21. Вып. 1. С. 32–43.
- Скопин Н.Г., 1964. Материалы по фауне чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Мангышлака и Северо-Западного Устюрта // Труды научно-исследовательского института защиты растений Казахской академии сельскохозяйственных наук. Т. 8. С. 277–297.

- Скопин Н.Г., 1968. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) Южного Казахстана и их хозяйственное значение // Труды казахского научно-исследовательского института защиты растений. Т. 10. С. 73–114.
- Eschscholtz J.F., 1831. Zoologischer Atlas, enthaltend Abbildungen und Beschreibungen neuer Tierarten, während des Flottscapitains V. Kotzebue zweiter Reise um die Welt, auf der Russisch-Kaiserlichen Kriegsschiff Predpriaetië in den Jahren 1823–1826 beobachtet. Viertes Heft. Berlin: G. Reimer. 19 p., plates xvi–xx.
- Iwan D., Löbl I., Bouchard P., Bousquet Y., Kamiński M.J., Merkl O., Ando K., Schawaller W., 2020. Family Tenebrionidae Latreille, 1802 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 5. Revised and updated second edition. Tenebrionoidea. Iwan D., Löbl I. (Eds). Leiden: Brill. P. 104–475.
- Kaszab Z., 1957. Zehn neue Tenebrioniden aus Asien (Coleoptera) // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici (S.N.). V. 8. P. 289–299.
- Kaszab Z., 1966. Revision der Tenebrioniden-Gattung *Microdera* Eschsch. (Coleoptera) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 12. P. 279–305.
- Kraatz G., 1882. Beiträge zur Käferfauna von Turkestan. ii. Neue Tenebrioniden von Margelan // Deutsche Entomologische Zeitschrift. Bd. 26. S. 81–95.
- Ménétriés E., 1849. Catalogue des insectes recueillis par feu M. Lehmann avec les descriptions des nouvelles espèces. (Seconde et dernière partie) Coléoptères hétéromères // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. T. 8. Pt. 2 (6: Sciences Mathématiques, Physiques et Naturelles 6 livr. 4): 217–328, pls. 3–5.
- Nabozhenko M.V., Kalashian M.Yu., Mazmanyany M.A., 2021. A faunistic review of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae; excluding Alleculinae) of Armenia and partly the Nakhichevan Autonomous Republic of Azerbaijan with new records and taxonomic notes // Caucasian Entomological Bulletin. V. 17. Iss. 2. P. 425–450.
- Reitter E., 1897. Analytische Revision der Coleopteren-Gattung *Microdera* Esch. // Deutsche Entomologische Zeitschrift. Bd. 1897. S. 229–235.
- Reitter E., 1900. Bestimmungs-Tabelle der Tenebrioniden-Abtheilungen: Tentyrini und Adelostomini aus Europa und den angrenzenden Ländern // Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn. Bd. 39. S. 82–197.
- Ren G.-D., Ba Y.-B., 2010. Fauna of soil darkling beetles in China. Vol. 2. Tentyriforms (Coleoptera: Tenebrionidae). Epitragini, Akidini, Leptodini, Tentyriini. Beijing: Science Press. 225 p. + xiii colour plates.
- Skopin N.G., 1964. Neue Tenebrioniden aus Zentralasien. iii, nebst einigen systematischen sowie synonymischen Bemerkungen // Annales Historico-Naturales Musei Nationalis. V. 56. P. 389–412.
- Steven C. von, 1828. Tentyriæ et Opatra collectionis Stevenianæ nunc Musei Universitatis Mosquensis // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. T. 1. P. 83–100.

REVIEW OF THE DARKLING BEETLE GENUS *MICRODERA* ESCHSCHOLTZ 1831 (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE, TENTYRIINI) FROM THE CAUCASUS AND THE PLAIN PARTS OF EUROPEAN RUSSIA

M. V. Nabozhenko^{1, 2, 3, *}, M. Yu. Kalashian^{4, **}

¹Pre-Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, M. Gadzhiev str., 45, Makhachkala, 367000 Russia

²Dagestan State University, M. Gadzhiev str., 43a, Makhachkala, 367000 Russia

³Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia

⁴Institute of Zoology, Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of Armenia, P. Sevak str., 7, Yerevan, 0014 Armenia

*e-mail: nalassus@mail.ru

**e-mail: mkalashian1@gmail.com

New data on the distribution, taxonomy and nomenclature of five Caucasian and/or southern European Russian tenebrionid species of the genus *Microdera* are presented. A new species, *M. urartu* sp. n., is described from Armenia and the Nakhchivan Autonomous Republic of Azerbaijan; this species is similar to the Central Asian *M. globulicollis* Ménétriés 1849, but its diagnostic characters are provided. Eight new synonyms are established (including two for the latter Central Asian species): *Microdera convexa convexa* (Tauscher 1812) = *M. transversicollis* v. *parvicollis* Reitter 1897 (nec *M. parvicollis* Bates 1879), syn. n. = *M. reitteri* Kaszab 1966, syn. n.; *Microdera campestris* Steven 1828 = *M. gracilis* Eschscholtz 1831, syn. n. = *Rostrax menetriesii* Fischer von Waldheim 1844, syn. n. = *M. macrops* Reitter 1915, syn. n. = *M. campestris karanogaica* Abdurakhmanov et Nabozhenko 2011, syn. n.; *Microdera globulicollis* Ménétriés 1849 = *M. margelanica* Kraatz 1982, syn. n. = *M. ferganensis* Kaszab 1957, syn. n. Lectotypes of *Microdera gracilis* and *M. globulicollis* are designated. A key to *Microdera* species from the study region is given.

Keywords: new species, new synonymy, Pimeliinae, Pre-Caspian region

УДК 595.773.1

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО ТАКСОНОМИИ АЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *CHEILOSIA* MEIGEN 1822 (DIPTERA, SYRPHIDAE) С ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫМ КЛЮЧОМ ДЛЯ ГРУППЫ ВИДОВ С ГОЛЫМИ ГЛАЗАМИ

© 2022 г. А. В. Баркалов*

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 630091 Россия

*e-mail: bark@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 18.02.2022 г.

После доработки 12.03.2022 г.

Принята к публикации 17.03.2022 г.

Описаны два новых вида рода *Cheilosia* Meigen 1822 с высокогорий Памира (Таджикистан) и Копет-Дага (Туркменистан). Новые виды включены в определительную таблицу центральноазиатских представителей рода. Из Магаданской области описан ранее неизвестный самец *Cheilosia chukotana* Barkalov et Mutin 2014 и указано его положение в определителе дальневосточных видов рода. Для всех рассмотренных видов приведены рисунки головы, усика и гениталий самца, а также рисунки некоторых морфологических особенностей, необходимых для определения этих видов.

Ключевые слова: новые виды, Центральная Азия, Чукотка, *Cheilosia*, Syrphidae, определитель

DOI: 10.31857/S0044513422120030

Род *Cheilosia* Meigen 1822 является самым многочисленным родом мух-журчалок в фауне Палеарктики. В настоящее время в нем насчитывается 392 таксона ранга вида (вместе с еще неописанными видами из Непала). В целом представители рода тяготеют к горным формациям, поскольку в силу сильного расчленения биоценозов именно там возникают наиболее многочисленные благоприятные для рода станции. На уровне личиночной фазы представители рода *Cheilosia* весьма разнообразны. Среди них есть фитофаги, миктофаги и резиниколы. Наиболее широко представленную группу фитофагов можно разделить на обитателей стеблей и листьев, а также на обитателей корней и корневищ. Широкий охват разнообразных вегетативных частей растений и переход на другие пищевые субстраты (грибы, смола), по-видимому, послужил одной из причин интенсивного видообразования.

В настоящей работе мы приводим описание двух новых для науки видов из рода *Cheilosia* с высокогорий Таджикистана и Туркменистана. Кроме того, в Магаданской обл. (Россия) обнаружен ранее неизвестный самец недавно описанного вида *Cheilosia chukotana* Barkalov et Mutin 2014, описание и дифференциальный диагноз которого также даны ниже.

В предлагаемой работе использованы материалы, собранные в различные годы в экспедици-

онных поездках сотрудниками Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН (далее ИСиЭЖ). Все голотипы и паратипы описываемых новых видов хранятся в Сибирском зоологическом музее при ИСиЭЖ (Новосибирск). Материал собирали в основном с помощью энтомологического сачка, кроме того, были использованы желтые тарелки, дающие в биотопах с низкой и/или разреженной растительностью хорошие результаты. Пойманные с помощью сачка экземпляры двукрылых насекомых замаривали в морилках с резиновыми колечками, пропитанными хлороформом. Каждый день собранные материалы накалывали на энтомологические булавки. Насекомых, попавших в желтые тарелки, изымали каждые сутки и помещали в банки с 96% этанолом. В процессе сбора материала спирт разбавляли до 70%. Из этанола в лабораторных условиях каждый экземпляр помещали на фильтровальную бумагу, затем на 1–2 мин – в ацетон и уже затем накалывали на энтомологическую булавку. Таксономическую принадлежность материала устанавливали по имеющимся определителям (Виолович, 1983; Баркалов, Пэк, 1997; Мутин, Баркалов, 1999). При затруднении в определении виды сравнивали с детерминантной коллекцией ИСиЭЖ. Исследования насекомых проводились под бинокулярным микроскопом Zeiss Stemi 2000–С. Для приготовления препара-

тов гениталий самцов мух размачивали в течение 12 час, после чего гениталии отсекали ножницами Веккера и готовили влажный препарат по общепринятой методике (Hirra, 1968). В работе использована номенклатура признаков, принятая в публикациях русскоязычных авторов во второй половине XX века. Наиболее подробно эта номенклатура описана в работе Штакельберга (1969). Для сравнения названий частей тела с таковыми, принятыми в зарубежных изданиях, рекомендуем обратиться к работе Томпсона (Thompson, 1999).

Cheilosia abdunazarovi Barkalov sp. n.

Материал. Голотип самец. Таджикистан, Горно-Бадахшанская автономная обл., окрестности кишлака Джеланды, биостанция, 37.57° с.ш., 72.75° в.д., 3571 м над ур. м. 16.07.2018, А. Баркалов. Паратипы 9♂♂, 17♀♀ с такой же этикеткой 16.07.2018; 8♂♂, 11♀♀ там же 11.07.2021, А. Баркалов. Голотип и паратипы хранятся в Сибирском зоологическом музее при ИСиЭЖ СО РАН.

Описание. Самец (рис. 1а). **Голова.** Лицо, слабо расширенное книзу, почти параллельностороннее, полностью черное, блестящее на середине и вдоль края рта и в серебристом налете под усиками и на боках; срединный бугорок отчетливо выраженный, но маленький и неширокий, скулы узкие, блестящие в большей части, лишь у края глаза в сером налете, покрыты короткими светлыми волосками. Щеки узкие, в слабом сером налете и в коротких белых волосках. Лоб плоский в густом серебристом налете и в черных волосках; лобный угол немногим более 90°; лунка темно-коричневая, усиковые ямки соединены, т.к. передний вырост лунки не слит с верхней частью лица, а лишь касается ее. Усики черные, 3-й членик короткоовальный, почти округлый, покрыт плотным коричнево-серым налетом; ариста длинная, плавно сужающаяся к вершине, покрыта короткими волосками, видимыми лишь при сильном увеличении (рис. 1с). Глаза голые, длина линии их соприкосновения отчетливо превышает длину лба. Темя черное, блестящее, покрыто длинными черными волосками; глазковый треугольник равносторонний. **Грудь.** Плечевые бугорки черные в густом сером налете и черных волосках. Среднеспинка мелкопунктированная, блестящая в относительно длинных, негустых черных и желтых волосках, в задней половине черные волоски заметно длиннее. Щиток черный, блестящий на заднем крае с длинными, тонкими черными щетинками. Бочки груди черные, блестящие в слабом сером налете и редких светлых волосках, задне-верхний угол анепистернума с более длинными, щетинковидными черными волосками; метастернум с редкими желтыми волосками. Ноги полностью черные, передние тазики без бокового выроста, длинные волоски на

задней поверхности передних бедер черные, на средних бедрах — желтые, на задних бедрах отсутствуют, средние бедра на задне-нижней поверхности с длинными черными волосками, задние бедра снизу с короткими, густыми щетинками. Крылья полностью покрыты микротрихиями, заметно коричневатые в основной половине, с черными жилками; внутренний угол между жилками M_1 и R_{4+5} острый. Жужжальца желтые с темной головкой, закрыловые пластинки белые с желтой каймой и желтыми ресничками. **Брюшко** удлинненно-овальное с максимальной шириной на конце II тергита, черное, блестящее на боках I—III тергитов и целиком блестящее на IV тергите и в коричневом налете на середине I—III тергитов, на боках в длинных торчащих желтых волосках, на середине — в коротких, прилегающих черных. Гипопигий — как на рис. 1d—1f. Верхняя лопасть гипандрия очень похожа на таковую у *Ch. stackelbergi* Barkalov et Peck 1994, но у нового вида выражен угол, показанный на рис. 1d.

Длина тела 6.5—7.2 мм, длина крыла 6.2—7.1 мм.

Изменчивость. Изменчивости подвержена окраска длинных волосков на бедрах: на передних бедрах при основании иногда имеются желтые волоски, на задних бедрах — задне-нижние волоски бывают иногда с примесью желтых. Черные щетинки на заднем крае щитка иногда бывают крепкими, по длине почти равными длине щитка.

Самка. С учетом признаков, подверженных в роде *Cheilosia* половому диморфизму, весьма похожа на самца, поэтому здесь приводятся лишь отличительные признаки. Лоб умеренно широкий (рис. 1b), покрыт короткими, полуприлегающими желтыми волосками, в задней половине с примесью более длинных торчащих черных волосков, с отчетливо выраженными боковыми бороздками, срединная бороздка видна лишь в передней четверти лба. 3-й членик несколько крупнее, чем у самца (рис. 1с), с внутренней стороны с маленькими сенсорными ямками. Среднеспинка в более грубой, чем у самца, пунктировке, покрыта короткими, торчащими желтыми волосками, с примесью едва более длинных черных. Закрыловые бугорки с двумя, щиток на заднем крае с четырьмя отчетливыми черными щетинками. Головка жужалец желтая. Брюшко широкоовальное, явственно шире среднеспинки на уровне оснований крыльев, волоски как у самца, но несколько короче.

Длина тела 5.4—7.5 мм, длина крыла 5.2—7.5 мм.

Систематическое положение. *Ch. abdunazarovi* sp. n. следует относить к подроду *Taeniochilosia* Oldenberg 1916, о чем свидетельствует набор следующих признаков — полностью черные ноги, голые глаза, соединенные усиковые

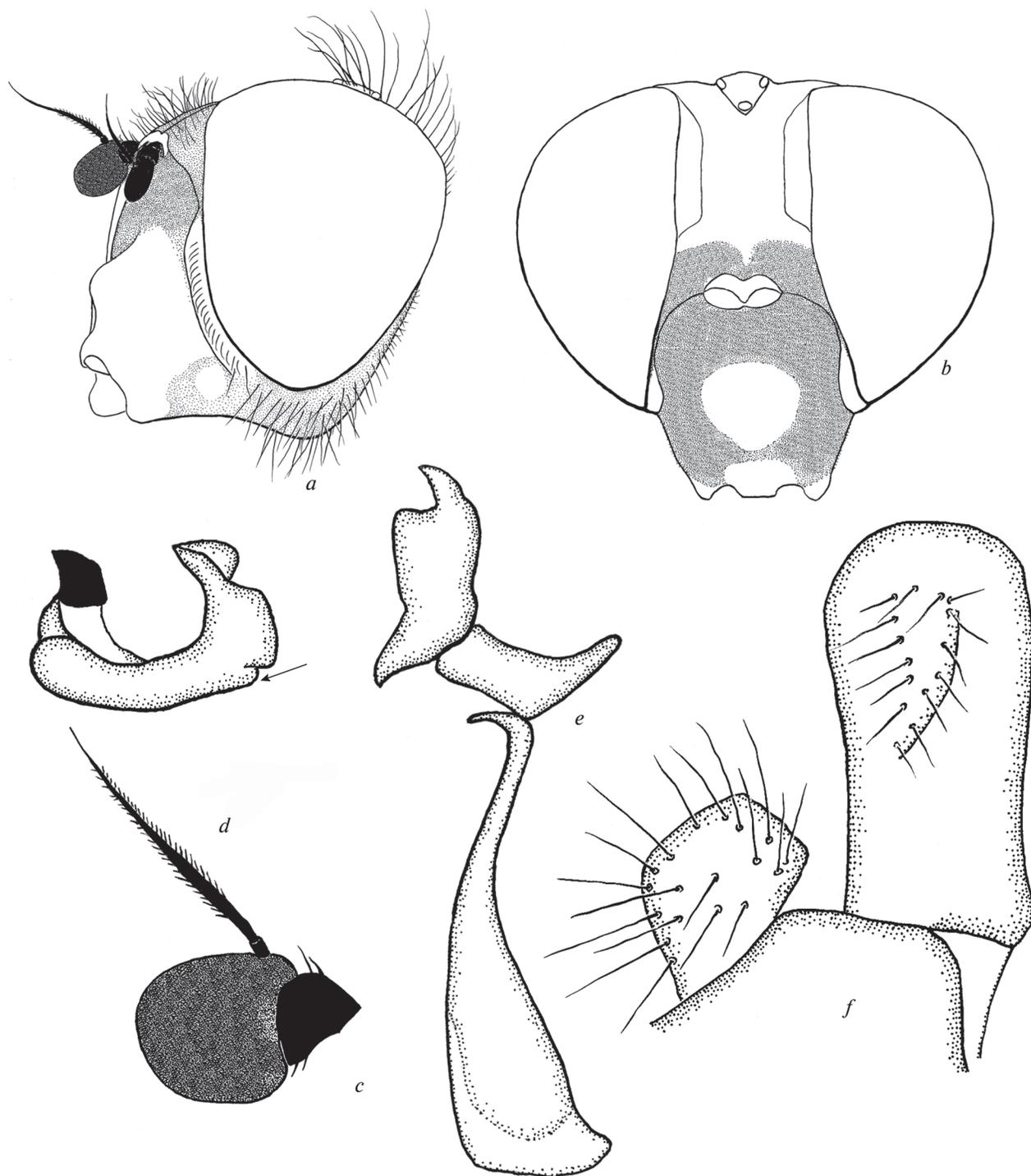


Рис. 1. *Cheilosia abdunazarovi* sp. n.: *a* – голова самца сбоку, *b* – голова самки сверху, *c* – 2–3-й членики усика самца сбоку, *d* – верхняя лопасть гипандрия, *e* – эдеагус с аподемой, *f* – сурстий и гоноцерк.

ямки и характерное для подрода строение гениталий самца.

Дифференциальный диагноз. Новый вид габитуально похож на нескольких представителей подрода *Taeniochilosia*, обитающих на территории Центральной Азии – *Ch. latigena*

Barkalov et Peck; *Ch. stackelbergi* Barkalov et Peck и *Ch. barkalovi* Ståhls. От второго и третьего вида *Ch. abdunazarovi* sp. n. отличается полностью блестящими скулами, от *Ch. latigena* – наличием на среднеспинке относительно длинных, разной длины, торчащих черных и желтых волосков, а

также наличием на заднем крае щитка длинных тонких щетинок. У *Ch. latigena* волоски на среднеспинке короткие полуприлегающие черные, щетинки на заднем крае щитка очень короткие и крепкие. Кроме того, от всех упомянутых видов *Ch. abdulnazarovi* sp. n. отличается строением гениталий самца.

Замечания по экологии. Экземпляры нового вида были собраны на территории Джелондинской агроэкологической станции Памирского биологического института. На небольшой территории биостанции, благодаря проволочной изгороди, образовался своеобразный “оазис”, в котором произрастают многие растения (вне его уничтоженные домашними животными) (рис. 2a). Здесь, в частности растет зонтичное – гирчовник шугнанский (*Conioselinum schugnanicum* В. Fedtsch.). На соцветьях этого растения мы отловили больше всего экземпляров нового вида (рис. 2b). Поскольку имаго рода *Cheilosia* часто кормятся на тех же растениях, что и личинки, можно предположить, что это растение является кормовым и для личинок.

Этимология. Вид назван в честь таджикского орнитолога Абдулназара Гоибназаровича Абдулнazarова, оказавшего нам неоценимую помощь при сборе материала на Памире.

Cheilosia turkmenica Barkalov sp. n.

Материал. Голотип самка. Туркмения, 15 км зап. Фирюзы, гора Душак, 09.05.1987, А. Баркалов. Голотип хранится в Сибирском зоологическом музее при ИСиЭЖ СО РАН.

Описание. Самка (рис. 3a). **Голова.** Лицо широкое, на уровне срединного бугорка занимает 1/2 ширины головы, черное блестящее, лишь под основаниями усиков в слабом сером налете, срединный бугорок маленький и неширокий; скулы очень широкие, черно-коричневые блестящие, покрыты короткими, торчащими желтыми волосками. Щеки широкие черные, блестящие, около заднего угла глаза с вытянутым на нижнюю часть затылка светло-коричневым пятном, покрыты относительно короткими желтыми волосками. Лоб очень широкий, с двумя далеко отстоящими от краев глаз продольными бороздками, в передней трети с поперечной бороздкой (рис. 3a), покрыт короткими, торчащими белыми волосками. Темя слабо выпуклое черное с короткими белыми волосками, глазковый треугольник равно-сторонний. Затылок сверху в более длинных, чем на лбу, белых волосках. Глаза голые. Лунка светло-коричневая, блестящая, усиковые ямки отчетливо разделены. Усики желтые, 3-й членик усика округлый, в густой белой пыли (рис. 3b); ариста короткая, постепенно утончающаяся к вершине, голая черная. **Грудь.** Плечевые бугорки черные,

блестящие, в белых волосках. Среднеспинка и щиток черные, мелко пунктированные, покрыты относительно короткими, торчащими белыми волосками, без черных щетинок. Бочки груди покрыты серым налетом и торчащими белыми волосками. Метастернум с единичными белыми волосками. Крылья желтоватые с ярко-желтой стигмой, субкостальная и первая радиальная жилки желтые, остальные коричневые, мембрана крыла полностью покрыта микротрихиями; внутренний угол между жилками M_1 и R_{4+5} равен 90° . Жужжальца желтые с бурой головкой, закрыловые пластинки белые с желтым краем и с желтыми ресничками. Ноги: тазики черные с желтыми вершинами, передние тазики без бокового выроста, вертлуги передних ног светло-коричневые, средних и задних – коричневые; бедра черные с узко-желтыми вершинами, покрыты желтыми волосками; голени желтые в основной трети и на вершине и черные в средней части; все лапки черные сверху и желтые снизу. **Брюшко** относительно узкое, в самой широкой части примерно равно ширине среднеспинки на уровне основания крыльев, черное, блестящее, покрыто желтыми волосками, более длинными торчащими на боках тергитов и короткими прилегающими на их серединах. Стерниты черные, блестящие, в желтых волосках.

Длина тела 8.2 мм, длина крыла 8.6 мм.

Самец неизвестен.

Систематическое положение. Подродовая классификация в роде *Cheilosia* Mg. основывается в основном на строении гениталий самцов, поэтому относить *Ch. turkmenica* sp. n. к какому-либо подроду следует с определенной степенью условности. Тем не менее, учитывая виды, к которым близок новый таксон, мы склонны относить его к номинативному подроду. В подроде *Cheilosia* s. str. существует группа видов, у которых самцы имеют на глазах волоски, а самки – не имеют. К таким видам относятся *Ch. latifrons* (Zetterstedt 1843), *Ch. flavipes* (Panzer 1798), *Ch. ru-fiventris* Peck 1969 и др.

Дифференциальный диагноз. Новый вид близок к *Ch. atypica* Barkalov 1993, описанному также по самке с Кавказа (гора Белая), от которого отличается полностью черными сверху лапками (у *Ch. atypica* лапки сверху преимущественно желтые, исключение составляют темные 1-й, 4-й и 5-й членики передних и задних лапок и 5-й членик средних лапок).

Этимология. Вид назван по стране, в которой был пойман типовой экземпляр.

В определительную таблицу центрально-азиатских видов рода *Cheilosia* с голыми глазами (Баркалов, Пэк, 1997) новые виды и *Ch. semenovi* Barkalov 2005, описанный после ее опубликования, вставляются следующим образом:



Рис. 2. Стация *Cheilosia abdunazarovi* sp. n.: *a* – общий вид, *b* – кормовое растение *Conioselinum schugnanicum*.

1 Глаза голые2
 – Глаза в той или иной степени покрыты волосками18
 2 Усиковые ямки слиты (рис. 4*b*), иногда нижний вырост лунки доходит до вершины лица, но при этом с ним лишь соприкасается, не сливаясь3

– Усиковые ямки разделены более или менее широким хитинизированным мостиком, так что верхний вырост лица широко соприкасается с нижним выростом лунки (рис. 4*a*)9
 3 Ноги одноцветно черные4
 – Ноги, особенно голени и лапки, в той или иной мере желтые, если ноги узко желтые лишь

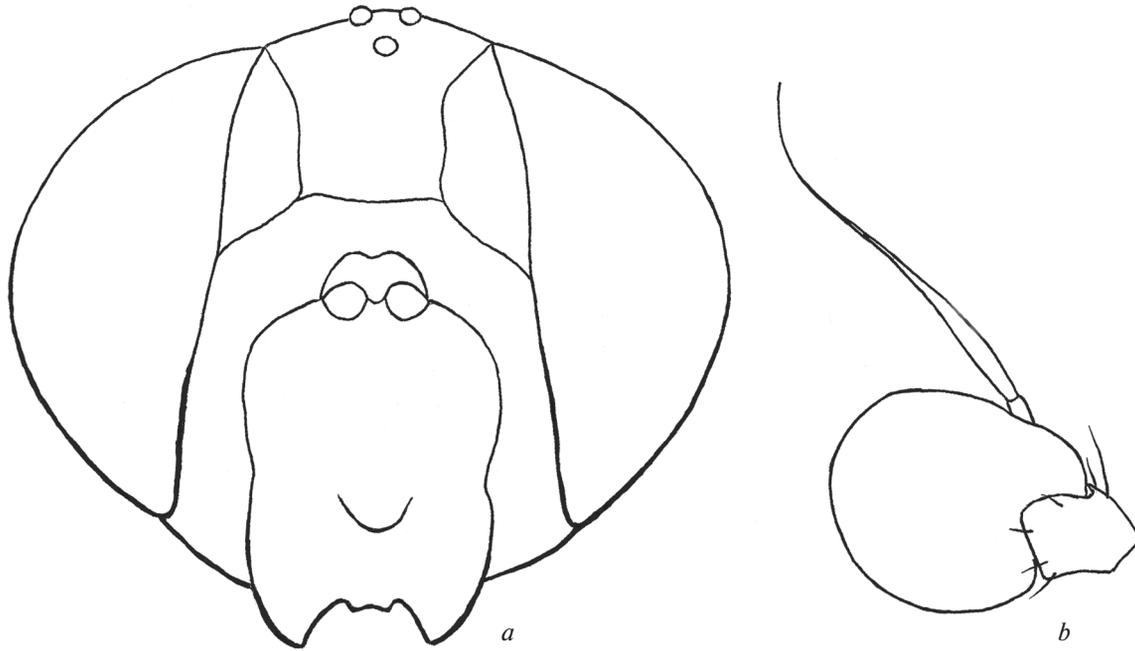


Рис. 3. *Cheilosia turkmenica* sp. n.: a – голова самки спереди, b – 2–3-й членики усика сбоку.

- на коленях, тогда 3-й членик усиков ярко-оранжевый с затемненной вершиной8
- 4 Скулы блестящие, без налета5
- Скулы в плотном сером налете, иногда вдоль лица с блестящей голой полосой6
- 5 Среднеспинка в коротких прилегающих черных волосках, 3-й членик усика по меньшей мере в нижне-основной части оранжевый. Крупнее 6.6–9.8 мм. Гипопигий – см. рис. 4c–4e. 6.6–9.8 мм. VI–VII. Джунгарский Алатау, Тянь-Шань*Ch. latigena* Barkalov et Peck 1994
- Среднеспинка в относительно длинных (у самок коротких), торчащих, желтых или желтых и черных волосках; 3-й членик усика черный. Мельче. 5.4–7.5 мм. Гипопигий – см. рис. 1b–1d. VII. Памир*Ch. abdulnazarovi* sp. n.
- 6 Основания крыльев светло-коричневые или желтоватые, гипопигий значительно увеличен, сурстили часто торчат из-под IV стернита. Гипопигий – см. рис. 4i–4k. 5.6–9.3 мм. V–VIII. Горы Киргизии.....*Ch. longistyla* Barkalov et Peck 1994
- Основания крыльев коричневые или темно-коричневые, гипопигий не увеличен, сурстили в спокойном состоянии скрыты IV стернитом. Гипопигий иной – см. рис. 4c–4h7
- 7 Задние бедра спереди с удлинненными торчащими волосками, верхние лопасти гипандрия с раздвоенной правой лопастью. Гипопигий – рис. 4f–4h. 5.9–8.7 мм. V–VII. Памиро-Алай..... *Ch. stackelbergi* Barkalov et Peck 1994

- Ch. stackelbergi aliena* Barkalov et Peck 1997 отличается от номинативного подвида слабо опушенной, иногда почти неопушенной аристой и отсутствием у самок на заднем крае щитка черных щетинок. У самцов эти щетинки сравнительно короткие и слабые. Самки, кроме того, отличаются менее длинным и более широким лбом. Распространение – Тянь-Шань
- Задние бедра спереди с прилегающими короткими волосками, верхние лопасти гипандрия иные. Гипопигий – см. рис. 5k–5m. 7–8 мм. VI–VIII. Тянь-Шань, Тарбагатай*Ch. barkalovi* Ståhls in Barkalov et Ståhls 1997
- 8 Передние и средние лапки за исключением 4-го и 5-го члеников желтые, голени в основной и вершинной частях широко желтые. Срединный лицевой бугорок широкий, занимает лицо от края до края (рис. 5a–5b). Гипопигий – см. рис. 5d–5f. 7–10 мм. V–VII. Тянь-Шань. Умеренная полоса Палеарктики*Ch. scutellata* (Fallén 1817)
- Передние и средние лапки полностью черные, голени узко-желтые лишь на коленях. Срединный лицевой бугорок уже (рис. 5c). 6.3–7.7 мм. VI. Гиссарский хребет*Ch. nartshukae* Barkalov et Peck 1997 (самка)
- 9 Брюшко в той или иной степени оранжево-красное (рис. 5j). 9.7–12 мм. IV–V. Северо-западный Тянь-Шань*Ch. rufiventris* Peck 1969 (самка)
- Брюшко полностью черное10
- 10 Лицо с явными торчащими волосками, 3-й членик усика овальный, оранжево-желтый,

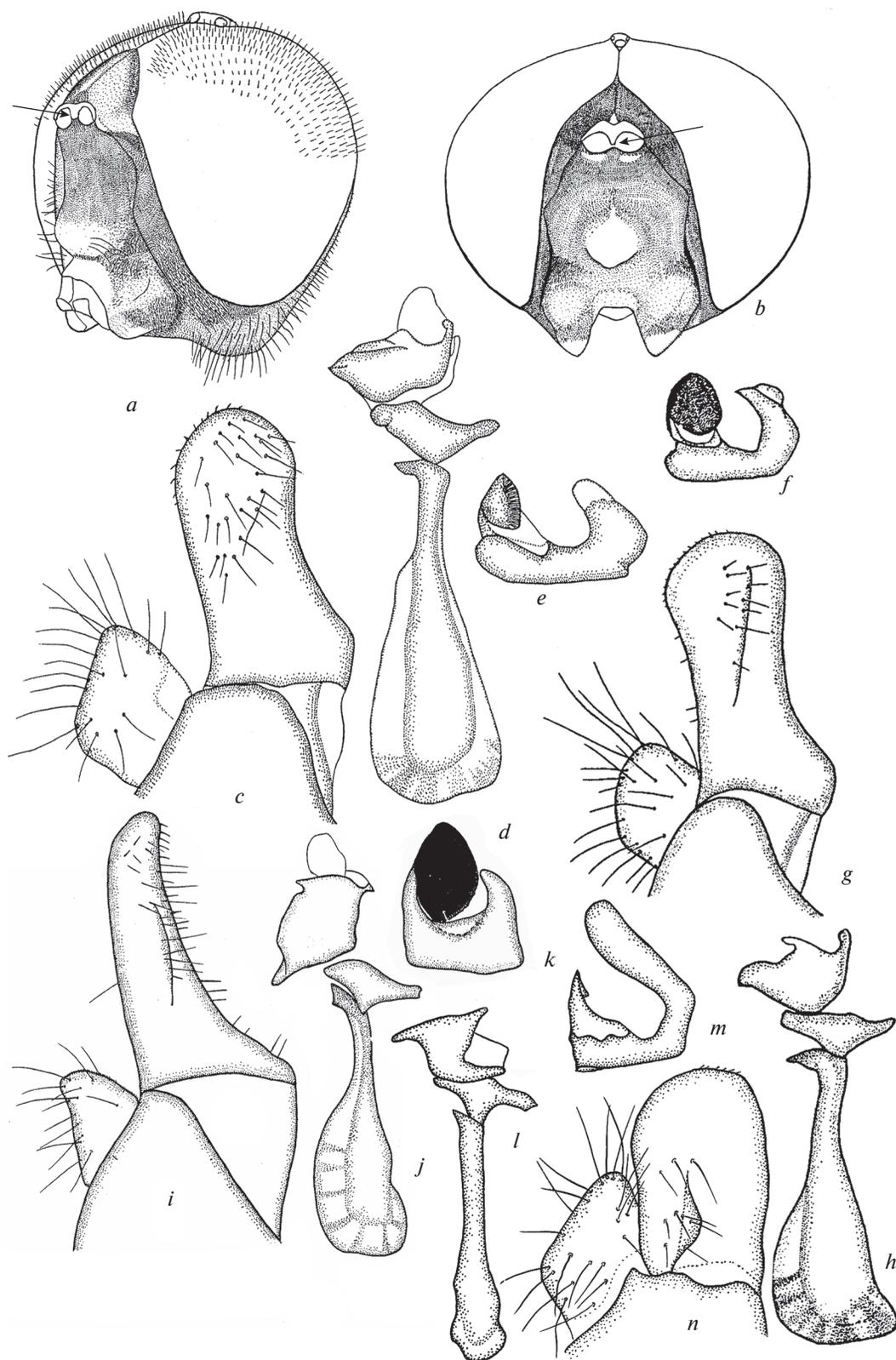


Рис. 4. *Cheilosia* ssp. Голова самца: *a* – *Ch. latifrons*, *b* – *Ch. longistyla*. Фрагменты гипопигиев: *c–e* – *Ch. latigena*, *f–h* – *Ch. stackelbergi*, *i–k* – *Ch. longistyla*, *l–n* – *Ch. semenovi*.

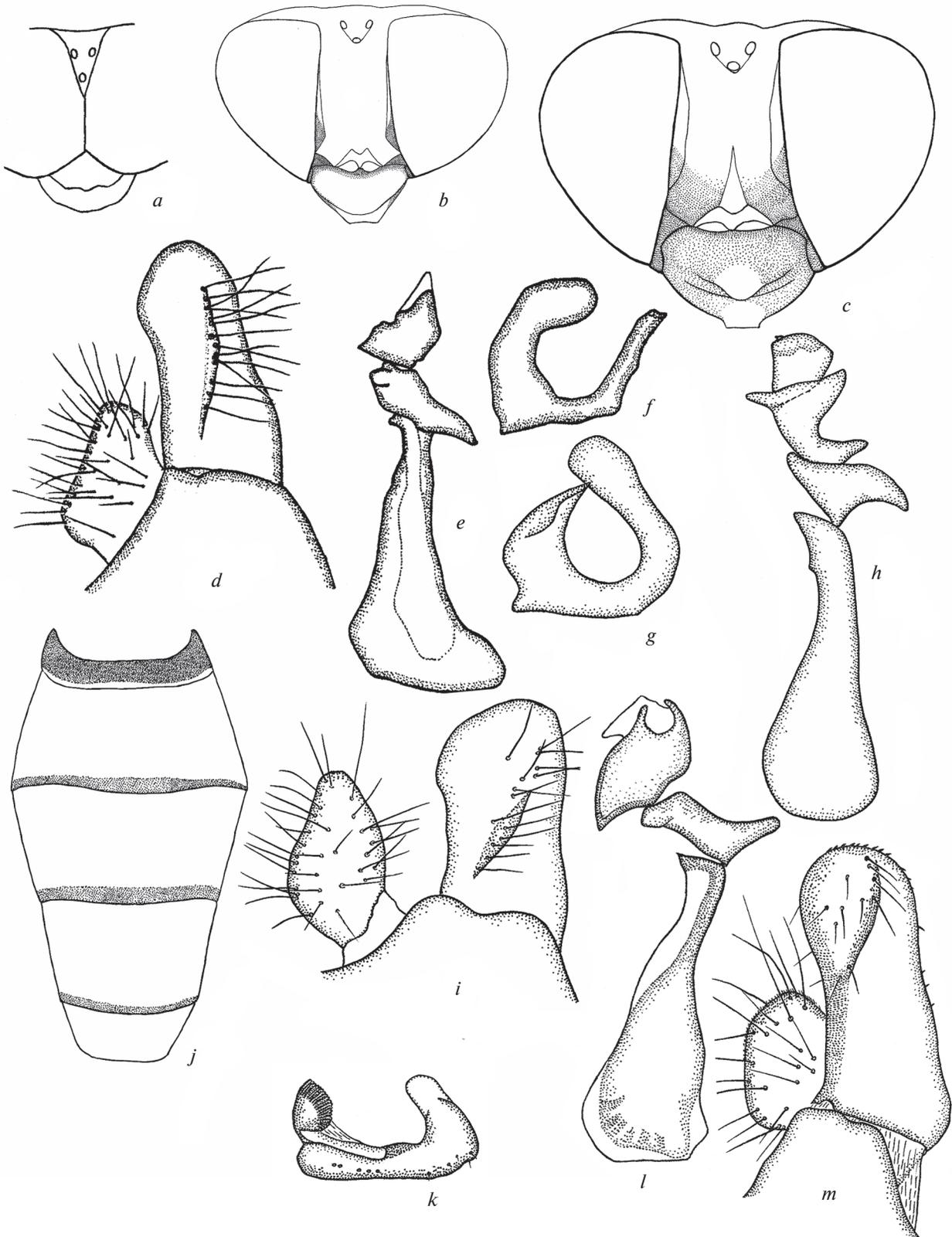


Рис. 5. *Cheilosia* ssp. Голова самца: *a* – *Ch. scutellata* сверху. Голова самки сверху: *b* – *Ch. scutellata*; *c* – *Ch. nartshukae*. Фрагменты гипопигиев: *d–f* – *Ch. scutellata*; *g–i* – *Ch. pagana*; *k–m* – *Ch. barkalovi*. Брюшко самки сверху: *j* – *Ch. rufiventris*.

скулы очень широкие (рис. 4a). 7.8–9 мм V–VIII. Тянь-Шань, кроме Западного. Вся Европа и Западная Сибирь *Ch. latifrons* (Zetterstedt 1843) (самка)

– Перечисленные признаки никогда не встречаются одновременно ни у самца, ни у самки....11

11 2–4-й членики всех лапок желтые. Гипопигий – см. рис. 5g–5i. VII. Саур, Тарбагатай. Вся умеренная Палеарктика, Неварктика..... *Ch. pagana* (Meigen 1822)

– 2–4-й членики лапок черные12

12 Скулы по меньшей мере в вершинной половине без налета, среднеспинка в коротких полуприлегающих волосках13

– Скулы в плотном сером налете, среднеспинка в сравнительно длинных торчащих волосках.....16

13 3-й членик усиков удлиненный, желтый (рис. 6a). 8.8–9.5 мм. VII. Памир *Ch. pamirica* Barkalov et Peck 1994 (самка)

– 3-й членик усиков округлый, овальный или неправильной формы (рис. 6b)14

14 Ноги целиком черные, 3-й членик усиков неправильной формы (рис. 6b). Гипопигий – см. рис. 4l–4n. 7.9–10.5 мм. V. Тянь-Шань.... *Ch. semenovi* Barkalov 2005

– Бедра на вершинах, голени в основных третях и на вершинах красновато-желтые, 3-й членик усика округлый15

15 Лоб самки умеренно широкий (рис. 6c), среднеспинка в коротких, полуприлегающих черных волосках. Гипопигий – см. рис. 6d–6f. 7.6–9.7 мм. V–VII. Тянь-Шань..... *Ch. tyanshanica* Barkalov et Peck 1994 (самец и самка)

– Лоб очень широкий (рис. 3a), среднеспинка в более длинных, торчащих белых волосках. 8.2 мм. V. Копетдаг. *Ch. turkmenica* sp. n. (самка)

16 3-й членик усиков оранжевый.....17

– 3-й членик усиков черный. Гипопигий – см. рис. 6j–6m. 7.3–12 мм. V–VII. Тянь-Шань. Памиро-Алай *Ch. arkita* Zimina 1970

17 По меньшей мере 2–5-й членики лапок черные. Гипопигий – см. рис. 6g–6i. 8–10 мм. IV–VII. Западный Памир, Алай, Тянь-Шань..... *Ch. lola* Zimina 1970

– Лапки кроме пятых члеников и задних базитарзусов желтые. 6.9–7.5 мм. V. Тянь-Шань..... *Ch. exigua* Barkalov et Peck 1997 (самка).

Cheilosia chukotana Barkalov et Mutin 2014

Материал. 1♂. Россия, Магаданская область, окрестности города Магадан, подножье холма Марчекан, 59°31' N, 150°48' E, 120 м над ур. м., 22.06.2019, Н. Тридрих.

Описание. Самец. **Голова.** Лицо почти параллельно-стороннее, едва расширенное книзу, черное, слабо блестящее, кроме срединного бугорка и края рта покрыто слабым серым налетом, без явных волосков; срединный бугорок узкий, но значительно выступающий вперед и вниз (рис. 7a), расположен в нижней половине лица; скулы относительно широкие, покрыты плотным серым налетом и редкими, короткими белыми волосками. Щеки узкие, покрыты серым налетом, более густым под глазами, волоски относительно короткие белые. Лоб отчетливо выпуклый, в плотном сером налете и длинных черных волосках; лобный угол прямой; лунка темно-коричневая, спереди более светлая, узкая; усиковые ямки отчетливо разделены. Усики черные, 1–2-й членики в сером налете, 3-й членик в длину короче, чем в ширину, покрыт плотным коричневым налетом, ариста относительно короткая, черная, в мельчайших волосках, видимых при большом увеличении. Глаза в относительно длинных, густых бурых волосках; длина линии соприкосновения глаз короче длины лба без лунки. Темя отчетливо выпуклое, блестящее, покрыто длинными черными и желтыми волосками; глазковый треугольник равносторонний. Затылок в плотном коричневом налете и коричневых сверху и желтых снизу волосках. **Грудь.** Плечевые бугорки в плотном сером налете и желтых волосках. Среднеспинка блестящая с тремя продольными полосами серого налета, около шитка в коричневом налете, покрыта длинными, редкими черными и желтыми волосками. Закрыловые бугорки и задний край шитка с длинными, но тонкими черными щетинками. Бочки груди в плотном сером налете и длинных желтых волосках, на верхне-заднем углу анэпистернума с единичными черными волосками. Ноги целиком черные, передние тазики без бокового выроста; длинные волоски на задней поверхности передних и средних бедер и на передней поверхности задних бедер желтые с единичной примесью черных. Крылья целиком покрыты микротрихиями, слегка коричневатые с бурыми жилками, внутренний угол между жилками M_1 и R_{4+5} почти прямой. Жужжальца желтые с черной головкой, закрывовые пластинки белые с белыми ресничками. **Брюшко** узкое, удлиненно-овальное, в самой широкой части уже среднеспинки на уровне основания крыльев, черное, на II–IV тергитах с прямоугольными пятнами серого налета, покрыто желтыми волосками, длинными на краях тергитов и короткими на серединах. Гипопигий – см. рис. 7b–7d.

Систематическое положение. *Ch. chukotana* был описан по самкам (Barkalov, Mutin, 2014), при этом мы сделали предположение, что этот таксон относится в подроду *Polilinocheila* Barkalov 2002. Сравнение гениталий вновь описываемого самца с остальными пред-

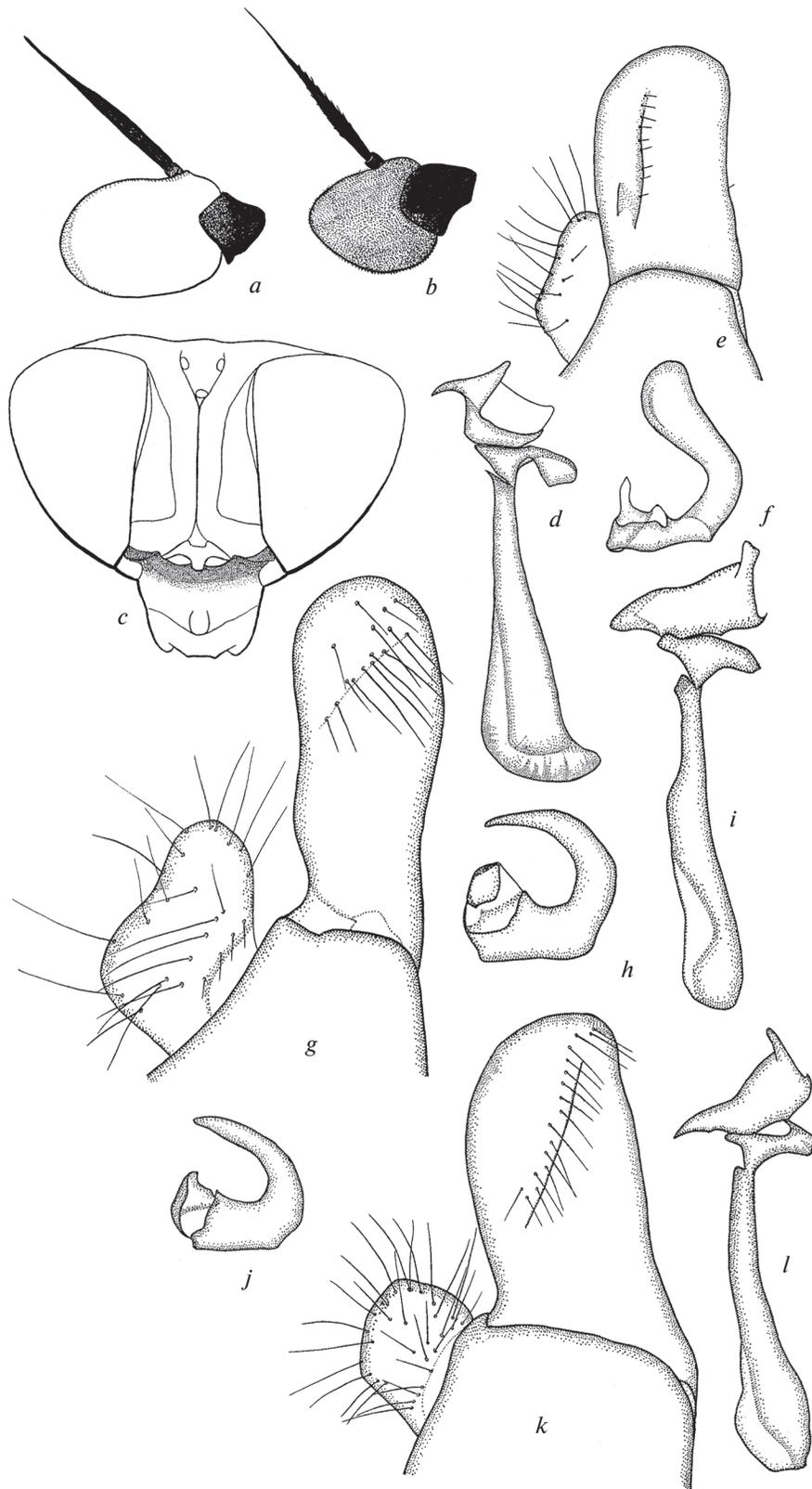


Рис. 6. *Cheilosia* ssp. 2–3-й членики усика самки: a – *Ch. pamirica*, b – *Ch. semenovi*. Голова самки: c – *Ch. tyanshanica* сверху. Фрагменты гипопигиев: d–f – *Ch. tyanshanica*, g–i – *Ch. lola*, j–l – *Ch. arkita*.

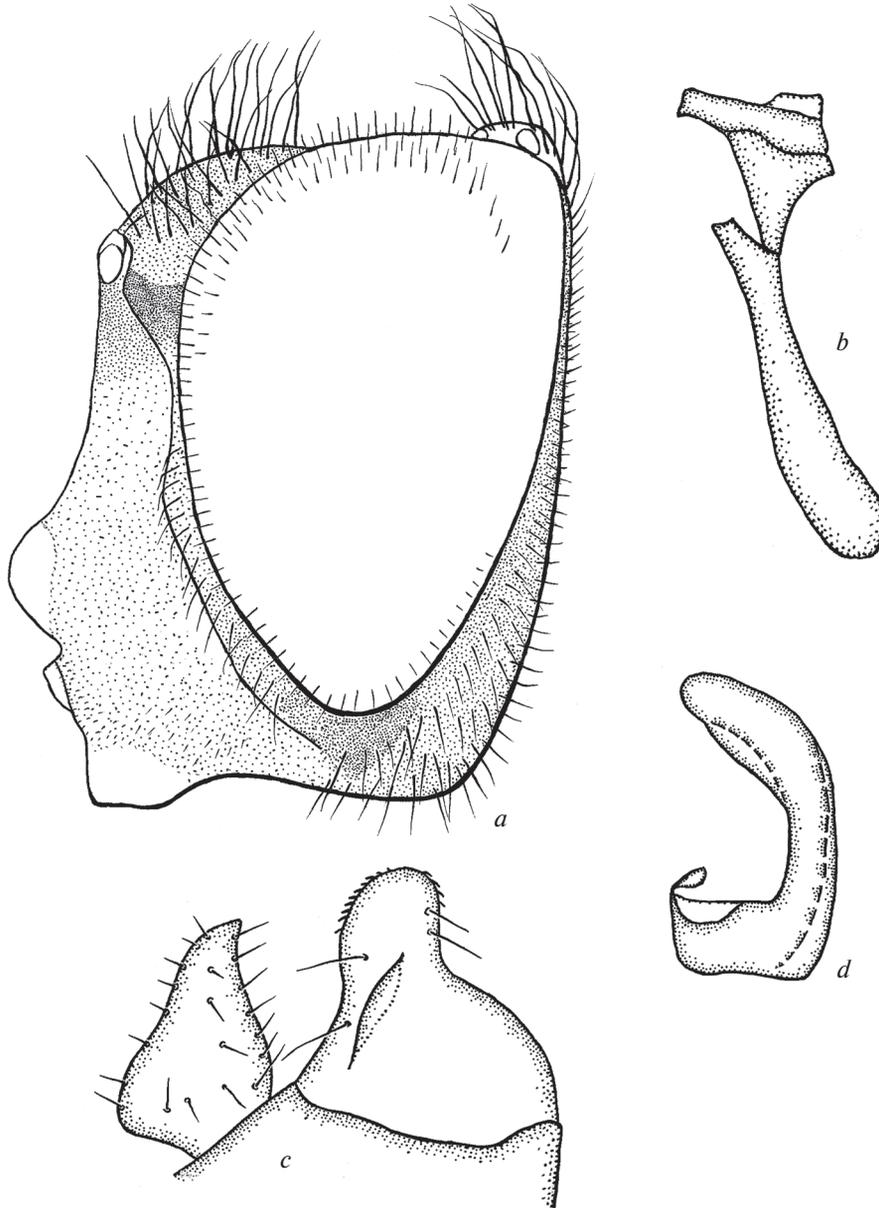


Рис. 7. *Cheilosia chukotana* Barkalov et Mutin: *a* – голова самца сбоку, *b* – эдеагус с аподемой, *c* – сурстиль и гоноцерк, *d* – верхняя лопасть гипандрия.

ставителями этого подрода полностью подтвердило наше предположение.

Дифференциальный диагноз. Благодаря мелким размерам и набору указанных ниже признаков самец *Ch. chukotana* легко отличается от всех палеарктических видов рода: лицо у изучаемого вида значительно вытянуто вперед и вниз, усики черные, ноги черные, брюшко с крупными продолговатыми пятнами серого налета.

В определительную таблицу сирфид Дальнего Востока (Мутин, Баркалов, 1999) *Ch. chukotana* вставляется следующим образом:

- 92 Головка жужалец желтая *Ch. impressa*
Loew 1840
– Головка жужалец черная93
93. Волоски на среднегруди черные. Сахалин,
Кунашир *Cheilosia* sp. 1
– Волоски на среднегруди смешанные – желтые
и черные. Магаданская обл., Чукотка.....*Ch. chu-*
kotana Barkalov Mutin 2014.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен директору Института Зоологии и паразитологии имени Е.Н. Павловского Националь-

ной Академии Наук Таджикистана Ф.Р. Хакимову за помощь при проведении совместных экспедиционных исследований и сотруднику ИСиЭЖ СО РАН В.К. Зинченко за помощь при совместных поездках в труднодоступные высокогорные районы и сбор материала по мухам-журчалкам. Автор также признателен Н.Н. Тридриху за сбор сирфид в Магаданской обл.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№20-04-00027).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баркалов А.В., Пэк Л.В.*, 1997. Мухи-журчалки рода *Cheilosia* (Diptera, Syrphidae) Средней Азии. 2. Определитель // Зоологический журнал. Т. 76. № 12. С. 1370–1380.
- Виолович Н.А.*, 1983. Сирфиды Сибири (Diptera, Syrphidae). Определитель // Отв. ред. Черепанов А.И. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 242 с.
- Мутин В.А., Баркалов А.В.*, 1999. Сем. Syrphidae – журчалки // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Отв. ред. Лер П.А. Владивосток: Дальнаука. Т. VI. Двукрылые и блохи. Ч. 1. С. 342–500.
- Штакельберг А.А.*, 1969. Сем. Syrphidae – журчалки // Определитель насекомых Европейской части СССР. Отв. ред. Бей-Биенко Г.Я. Ленинград: Наука. Ленинградское отделение. С. 11–96.
- Barkalov A.V., Mutin V.A.*, 2014. Two new species of Syrphidae (Diptera) from Chukotka (Northern Russian Far East) // Zootaxa. № 3846 (2). P. 285–292.
- Hippa H.*, 1968. A generic revision of the genus *Syrphus* and allied genera (Diptera, Syrphidae) in the Palearctic region with descriptions of male genitalia // Acta Entomologica Fennica. V. 25. 94 p.
- Thompson F.C.*, 1999. A key to the genera of the flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Neotropical Region including descriptions of new genera and species and a glossary of taxonomic terms used // Contributions on Entomology, International. V. 3. № 3. P. 321–378.

NEW DATA ON THE TAXONOMY OF ASIAN SPECIES FROM THE GENUS *CHEILOSIA* MEIGEN 1822 (DIPTERA, SYRPHIDAE), WITH A KEY TO THE GROUP OF SPECIES WITH BARE EYES

A. V. Barkalov*

*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Frunze str. 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

*e-mail: bark@eco.nsc.ru

Two new species of the genus *Cheilosia* from the highlands of Pamir, Tajikistan and Kopet-Dag, Turkmenistan are described *Cheilosia abdulnazarovi* sp. n. belongs to the subgenus *Taeniochilosia* Oldenb., while *Cheilosia turkmenica* sp. n. to the nominative subgenus. Both new species and *Cheilosia semenovi* Bark. are incorporated into the key to Central Asian *Cheilosia*. The previously unknown male of *Cheilosia chukotana* Bark., Mutin is described from the Magadan Region, its systematic position in the subgenus *Pollinocheila* Bark., and its position in the key to the Far Eastern species of the genus being given. Line drawings of the head, antennae and genitalia of the male are given for both new species; line drawings of the male genitalia and some morphological characters necessary for the identification of these species are given for species included in the identification key.

Keywords: new species, Central Asia, Chukotka

УДК 59.002;591.431.4;591.84

ВОЗРАСТ, РОСТ И ПЛОДОВИТОСТЬ У ЛЯГУШКИ ТЕРЕНТЬЕВА (*PELOPHYLAX TERENTIEVI*, AMPHIBIA, RANIDAE)

© 2022 г. А. А. Кидов^а, *, Р. А. Иволга^а, Т. Э. Кондратова^а, А. А. Иванов^а^аРоссийский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева,
ул. Тимирязевская, 49, Москва, 127550 Россия

*e-mail: kidov@rgau-msha.ru

Поступила в редакцию 28.04.2022 г.

После доработки 02.06.2022 г.

Принята к публикации 03.06.2022 г.

Лягушка Терентьева (*Pelophylax terentievi*) является одним из наименее изученных представителей рода. В работе впервые представлены результаты изучения возрастной структуры и роста у этого вида при помощи метода скелетохронологии, а также результаты оценки плодовитости. Были изучены 36 экз. из южного Таджикистана (окрестности пос. Шахритуз, Хатлонская область). У всех особей в поперечных сечениях костей были обнаружены линии задержанного роста. Средний возраст составил 3.5 ± 0.98 лет у самок и 4.1 ± 1.38 лет у самцов, а максимальный возраст – 5 и 6 лет соответственно. Взрослые самки и самцы не различались по длине тела, однако первые способны достигать в течение жизни большей длины тела (SVL_{max} составляет 99.16 мм для самок и 62.84 мм для самцов), при этом их коэффициент роста (k) существенно меньше, чем у самцов (0.182 против 0.549 соответственно). Для самок были характерны более низкие показатели расчетной выживаемости (S 0.72 у самок и 0.77 у самцов) и ожидаемой продолжительности жизни (ESP – 4.11 лет у самок и 4.86 лет у самцов). Лягушки достигают половой зрелости в возрасте 3–4 лет, а их абсолютная плодовитость составляет 138–3317 яиц на особь.

Ключевые слова: репродуктивная биология, скелетохронология, лягушка Терентьева, *Pelophylax terentievi*, Центральная Азия

DOI: 10.31857/S004451342211006X

Лягушка Терентьева (*Pelophylax terentievi* (Mezhzhherin 1992)) была описана из южного Таджикистана на основании отличий от озерной лягушки (*P. ridibundus* (Pallas 1771)), к которой в прошлом относили всех зеленых лягушек Центральной Азии (Банников и др., 1977; Саид-Алиев, 1979; Атаева, 1981), по ряду морфологических признаков (длины тела, морды, внутреннего пяточного бугра) и индексов пропорциональности тела (отношения длины глаза к длине тела, длины бедра к длине голени, длины первого пальца задней конечности к длине внутреннего пяточного бугра) (Межжерин, 1992). Кроме того, для *P. terentievi* методом электрофореза белков были установлены семь диагностических генетических локусов, аллельные варианты трех из них оказались уникальными для этого вида (Межжерин, 1992). Сейчас видовая самостоятельность *P. terentievi* признается большинством исследователей (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 2012; Кидов и др., 2021), причем было выявлено, что лягушка Терентьева распространена существенно шире, чем счита-

лось ранее – в Китае, Афганистане и Иране (Fei et al., 2012; Wagner et al., 2016; Кидов, 2022). При этом трудности в соотнесении уже известных литературных сведений по биологии зеленых лягушек Центральной Азии со сведениями о *P. terentievi* связаны с тем, что в регионе обитают адвентивные популяции еще двух представителей этого рода – *P. nigromaculatus* (Hallowell 1861) и *P. ridibundus* (Кузьмин, 2012). Таким образом, несмотря на относительно широкое распространение и высокую численность, биология лягушки Терентьева остается неизученной (Кузьмин, 2012). В частности, до настоящего времени для этого вида не выявлены такие важные демографические характеристики, как возраст достижения половой зрелости, возрастная структура и плодовитость. В настоящем сообщении мы предприняли попытку охарактеризовать эти показатели для популяции, чья принадлежность к *P. terentievi* не вызывает сомнений, – из окрестностей пос. Шахритуз (= Шаартуз) Хатлонской обл. Республики Таджикистан (Межжерин, 1992).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили 36 особей лягушки Терентьева, пойманных в пойменных водоемах на левом берегу р. Кафирниган (37°15' с.ш., 68°09' в.д., 360 м над ур. м.). Все животные были отловлены 14 апреля 2019 г. — в период массового икрометания.

У зафиксированных в 70%-м растворе этанола лягушек электронным штангенциркулем измеряли длину тела (SVL) и изымали кости голени для определения возраста. Половозрелыми считали особей с созревшими гонадами. Плодовитость определяли объемно-весовым методом (Правдин, 1958).

При изучении возраста и особенностей роста лягушек использовали стандартный метод скелетохронологии (Смирина, Макаров, 1987; Смирина, 1989). После очистки и декальцинации костей, из середины диафиза голени (этот участок костной ткани подвергается резорбции в наименьшей степени (Rozenblut, Ogielska, 2005)) с помощью санного микротомы MC-2, снабженного замораживающим столиком ОЛ-3СО 30, изготавливали поперечные срезы толщиной 20–25 мкм. Срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха и изучали под электронным микроскопом Микромед Р-1 при 100–400-кратном увеличении. Индивидуальный возраст особей определяли путем подсчета тонких темных линий задержанного роста (линии склеивания), сформировавшихся в надкостнице во время гибернаций. Микрофотографии поперечных срезов выполнены при 100-кратном увеличении цифровой камерой Levenhuk M500 BASE.

Статистическую обработку данных производили в программах Microsoft Excel и STATISTIKA 10. Рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также размах признаков (\min – \max). Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли при помощи критериев Лиллиефорса и Левена.

Статистическую значимость наблюдаемых различий по длине тела между особями разных возрастных групп определяли однофакторным дисперсионным анализом, а при попарном сравнении использовали тест Тьюки. Для оценки полового диморфизма применяли t -критерий Стьюдента (t_{st}). При изучении взаимосвязи длины тела и возраста лягушек рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r).

Рост лягушек описывали с помощью уравнения Бергаланфи (von Bertalanffy, 1938):

$$SVL_t = SVL_{\max} - (SVL_{\max} - SVL_{\text{met}})e^{-k(t-t_{\text{met}})},$$

где SVL_t — средняя длина тела в определенном возрасте, SVL_{\max} — предельная длина тела (может отличаться от максимальной зарегистрированной длины тела), SVL_{met} — длина тела молоди,

k — коэффициент роста, t — возраст (в годах), t_{met} — возраст молоди.

Для расчета SVL_{met} мы использовали данные о длине тела сеголетков, отловленных в ближайшем к Шахритусу локалитете — в заповеднике “Тигровая Балка”, и хранящихся в фондах сектора Герпетологии Научно-исследовательского зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова (ZMMU A-2112). Мы определили t_{met} как 0.25 лет; а SVL_{met} как 28.43 ± 2.712 мм.

Значения SVL_{\max} и k были рассчитаны с помощью нелинейного оценивания.

Годовая оценка выживаемости лягушек была определена по формуле Робсона и Чепмена (Robson, Chapman, 1961):

$$S = T/(T + n - 1),$$

где S — годовая оценка выживаемости; $T = n_{i+1} + 2n_{i+2} + 3n_{i+3} + \dots$; $n = \sum n_i$, где n_i — число особей в возрастной группе i (начиная с 1+).

Ожидаемая продолжительность жизни лягушек была оценена по формуле Себера (Seber, 1973):

$$ESP = 0.5 + 1/(1 - S),$$

где ESP — ожидаемая продолжительность жизни, S — показатель выживаемости. ESP может отличаться от максимального зарегистрированного возраста изученных особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная структура. Изучение гонад показало, что выборка содержала 24 самки (включая 6 неполовозрелых особей) и 12 самцов (3 неполовозрелые особи).

На изготовленных гистологических препаратах первая линия склеивания всегда полностью (у 11 особей) или частично (у 25 особей) сохранялась (рис. 1).

Возраст самок варьировал в диапазоне от 1 до 5 лет (в среднем 3.5 ± 0.98), а самцов — от 2 до 6 лет (4.1 ± 1.38). В группе самок преобладали четырехлетние (54.2%), а в группе самцов — четырехлетние (25.0%) и пятилетние особи (25.0%) (табл. 1).

Рост. Размах длины тела (SVL) у неполовозрелых самок составил 41.90–50.92 мм (в среднем 45.35 ± 3.784), у неполовозрелых самцов — 40.07–45.31 мм (43.32 ± 2.840). Длина тела самок со зрелыми половыми продуктами 50.78–88.08 мм (64.03 ± 10.204), у взрослых самцов 53.48–72.60 мм (61.90 ± 5.650).

Группы половозрелых самок разных возрастов статистически значимо не различались по средним значениям длины тела ($F = 0.535$, $df = 17$, $p = 0.596$). При анализе всех самок были отмечены достоверные различия среднегрупповых значений длины тела ($F = 4.124$, $df = 22$, $p = 0.021$), но

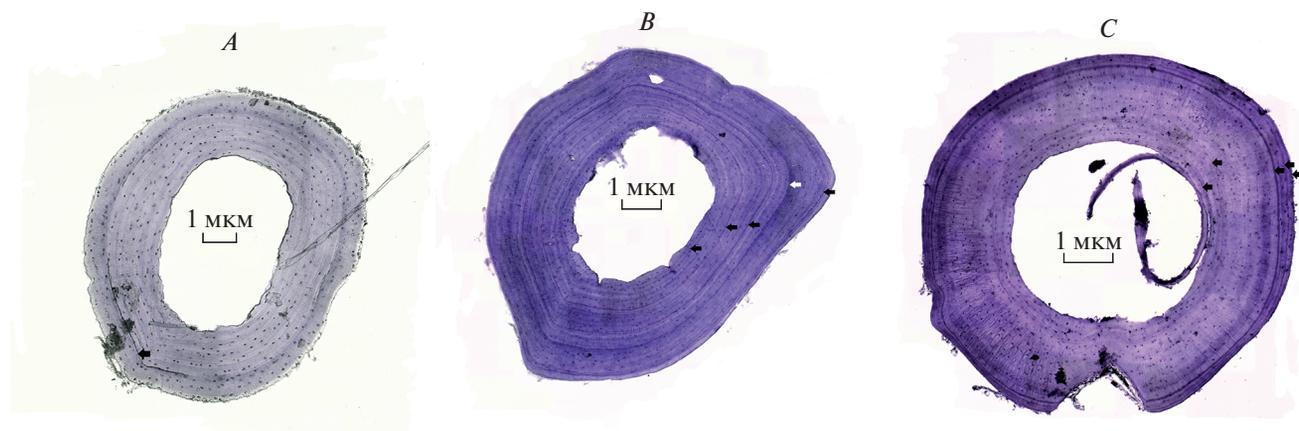


Рис. 1. Поперечные срезы костей голени самок *Pelophylax terentievi*: *A* – однолетняя особь (42.23 мм), *B* – четырехлетняя особь с дополнительной линией склеивания (отмечена белой стрелкой) (71.51 мм), *C* – пятилетняя особь (65.09 мм).

только между двухлетними и четырехлетними особями ($Q = 4.41, p = 0.027$).

Разные возрастные группы самцов не имели значимых различий по средним значениям длины тела ($F = 2.412, df = 11, p = 0.146$ – для половозрелых; $F = 0.503, df = 8, p = 0.697$ – для всей выборки).

Мы не выявили статистически значимых различий между самцами и самками по средним значениям длины тела у половозрелых особей ($t_{st} = 0.578, df = 25, p = 0.094$) и у всей выборки лягушек ($t_{st} = 0.518, df = 34, p = 0.450$). Кроме того, не было обнаружено достоверных различий при сравнении длины тела у разных половозрастных групп взрослых особей ($F = 0.368, df = 26, p = 0.891$) и у половозрастных групп всей выборки лягушек ($F = 2.654, df = 34, p = 0.051$).

Только для всей группы самок была отмечена статистически значимая корреляция между возрастом и длиной тела ($r = 0.62, p \leq 0.05$). При этом такая связь не была найдена ни для половозрелых самок ($r = 0.09, p > 0.05$), ни для половозрелых самцов ($r = -0.29, p > 0.05$), ни для всей выборки самцов ($r = 0.32, p > 0.05$).

Согласно уравнению Бергаланфи, максимально возможная длина тела (SVL_{max}), которую особи из изученной популяции способны достичь в течение жизни, была определена как 99.16 мм у самок и 62.84 мм у самцов. Самцы оказались способны достигать предельной длины тела быстрее, чем самки (k составил 0.549 и 0.182 соответственно) (рис. 2).

Половая зрелость и плодовитость. В возрасте трех лет 60% изученных самок и 100% самцов достигли половой зрелости. Всего 12 самок (одна

Таблица 1. Длина тела *Pelophylax terentievi* в разных половозрастных группах

Возрастная группа	<i>n</i>	Пол	Длина тела (SVL), мм			Половозрелые особи, экз./%
			<i>M</i>	<i>SD</i>	min–max	
1+	1	Самки	42.23	–	–	0/0
2+	3	Самки	45.54	3.273	41.90–48.24	0/0
	2	Самцы	42.69	3.705	40.07–45.31	0/0
3+	5	Самки	53.76	9.119	42.30–66.70	3/60
	2	Самцы	64.47	11.505	56.33–72.60	2/100
4+	13	Самки	65.42	11.254	50.78–88.08	13/100
	3	Самцы	56.99	11.409	44.59–67.04	2/67
5+	2	Самки	63.19	2.694	61.28–65.09	2/100
	3	Самцы	62.39	1.546	60.88–63.97	3/100
6+	2	Самцы	57.32	5.431	53.48–61.16	2/100

Примечания. *n* – количество особей, *M* – среднее, *SD* – стандартное отклонение.

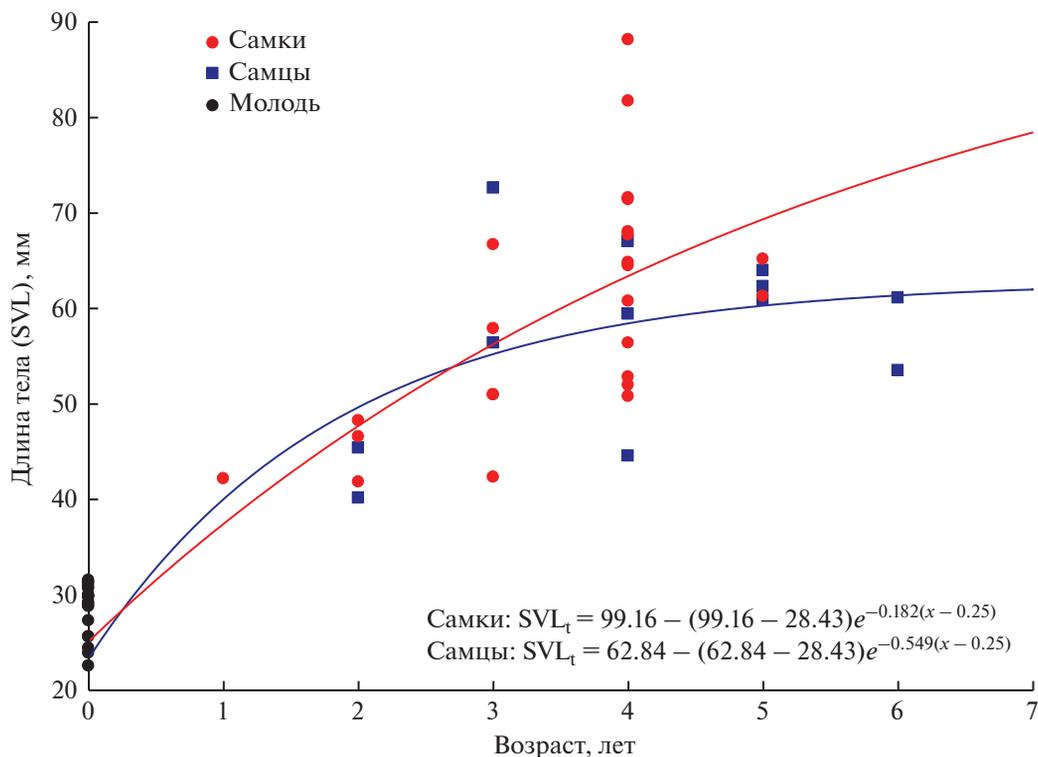


Рис. 2. Изменение длины тела у *Pelophylax terentievi* с возрастом.

трехлетняя и 11 четырехлетних особей) имели зрелые ооциты; 4 (одна трехлетняя, 2 четырехлетние и одна пятилетняя особи) имели созревающие ооциты; 2 (трехлетняя и пятилетняя особи) не имели яиц и, вероятно, успели размножиться до отлова. Количество зрелых ооцитов варьировало в пределах 138–3317 (1429 ± 1222.2) на особь. Наибольшее число яиц (3317) имела четырехлетняя самка ($SVL = 81.64$ мм), а наименьшее (138) – трехлетняя ($SVL = 57.96$ мм).

ОБСУЖДЕНИЕ

В отличие от результатов многих других работ по изучению возрастной структуры зеленых лягушек *Pelophylax* методом скелетохронологии (Socha, Ogielska, 2010; Клевезаль, Смирин, 2016; Ляпков, 2016), в наших исследованиях у особей *P. terentievi* было отмечено более сложное формирование слоев в трубчатых костях: на полученных срезах присутствовали дополнительные темные кольца. Эти кольца были трудно отличимы от истинных линий задержанного роста, соответствующих периодам зимней спячки (рис. 1B). Ранее на такой характер роста трубчатых костей у *P. ridibundus*, населяющих пруды с родниковым питанием в Талышских горах (Азербайджан), обратили внимание Ляпков с соавторами (Lyapkov et al., 2021). Авторы объясняли образование дополнительных линий на срезах наличием нескольких

периодов активности и замедления роста в течение года.

В Шахритусе наиболее продолжительные периоды низких температур зимой могли быть настолько холодными, что рост лягушек замедлялся или полностью прекращался. Мы считаем, что именно в этот период образовывались линии задержанного роста, соответствовавшие гибернациям. При этом образование темных участков между этими линиями, по всей видимости, маркирует периоды замедления роста вследствие снижения интенсивности питания в жаркие летние месяцы. Подтверждением этой версии могут служить результаты исследований Смириной с соавторами (1986), согласно которым у бурых лягушек рода *Rana* под воздействием принудительной двухнедельной голодовки летом образовывались дополнительные линии на срезах трубчатых костей.

Стоит отметить, что наличие дополнительных линий склеивания можно заметить на иллюстрациях, представленных в работах по изучению возрастной структуры и у других бесхвостых (Erismis, 2018; Altunışik et al., 2020) и хвостатых (Houck, Francillon-Vieillot, 1988; Wake, Castanet, 1995; Castanet et al., 1996) земноводных. Вероятно, наблюдаемый характер роста трубчатых костей является распространенным у видов, для которых в течение

Таблица 2. Сравнение размеров тела, возраста и параметров роста у *Pelophylax terentievi* и родственных видов

Вид	Локалитет	Пол	<i>n</i>	Средняя длина тела, мм	Предельная длина тела, мм	Максимальный возраст, лет	Возраст половозрелости, лет	Средний возраст, лет	<i>k</i>	Источник	
<i>P. bedriagae</i>	водохранилище Вали Реджеп Языджиоглу, пров. Денизли, Турция	Самцы	30	63.01	80.17	9	2	4.59	0.183	Başkale et al., 2018	
		Самки	22	71.20	83.75	9	2	5.20	0.270		
	оз. Сюлейманлы, пров. Денизли, Турция	Самцы	24	68.01	73.80	11	2	6.44	0.371		
		Самки	25	76.63	82.67	12	2	6.46	0.219		
	оз. Аджыгёл, пров. Денизли, Турция	Самцы	15	63.09	70.04	9	2	5.59	0.370		
		Самки	17	71.93	80.79	9	2	5.13	0.237		
	долина Орназ, пров. Денизли, Турция	Самцы	14	69.49	78.64	12	2	5.90	0.193		
		Самки	14	81.14	96.41	12	2	6.80	0.331		
	оз. Сюлюкю, пров. Маниса, Турция	Самцы	14	56.10	73.20	4	2	2.50	0.300		Çiçek et al., 2011
		Самки	22	64.50	92.40	5	2	2.95			
		Самцы	51	59.80	120.00	7	2	3.45			İsmail, Çiçek, 2017
		Самки	76	59.78	137.00	9	2	4.33			
	Дёртгёл, пров. Хатай, Турция	Самцы	20	64.70	—	11	3	5.50	—		Gül et al., 2011
		Самки	19	76.44	—	7	4	5.58			
пров. Лурестан, Иран	Самцы	26	71.14	—	11	3	6.43	—	Ashkavandi et al., 2012		
	Самки	14	74.05	—	7	3	4.50				
<i>P. caralititanus</i>	оз. Ишиклы, пров. Денизли, Турция	Самцы	34	72.62	103.00	8	2	4.53	0.194	Arısoy, Başkale, 2019	
		Самки	38	79.16	115.80	9	2–3	5.03	0.289		
	оз. Бейшехир, пров. Конья, Турция	Самцы	35	80.63	117.20	9	3	4.66	0.118		
		Самки	35	89.40	128.80	10	2–3	5.43	0.180		
		Самцы	38	75.56	109.00	9	3–4	5.01	0.180		
		Самки	51	92.05	126.24	10	3–4	6.01	0.160		
		Самцы	96	90.41	111.35	9	3	5.63	—		
		Самки	73	98.29	126.50	10	3	6.33	—		
	оз. Карамык Батаклыгы, пров. Афьонкарахисар, Турция	Самцы	66	82.33	99.48	7	3	4.86	—		Erismis, 2018
		Самки	76	88.36	111.63	8	3	5.30			
	оз. Ишиклы, пров. Денизли, Турция	Самцы	49	73.06	93.68	6	2	3.69	—		
		Самки	47	82.54	106.72	8	2	4.80			
	оз. Эгридир, пров. Ыспарта, Турция	Самцы	90	86.44	110.12	8	3	5.42	—		
		Самки	97	94.52	120.28	10	3	6.21			
<i>P. epeiroticus</i>	оз. Янина, периферия Эпир, Греция	Самцы	145	72.74	81.36	5	1	2.82	0.880	Tsiora, Kyriakopoulou-Sklavounou, 2002	
		Самки	173	83.63	106.70	5	1	2.50	0.490		
<i>P. esculentus</i>	Беловарско-Билогорская жупания, Хорватия	Самцы	23	—	—	10	—	5.10	—	Čavlović et al., 2018	
		Самки	17								

Таблица 2. Продолжение

Вид	Локалитет	Пол	<i>n</i>	Средняя длина тела, мм	Предельная длина тела, мм	Максимальный возраст, лет	Возраст половозрелости, лет	Средний возраст, лет	<i>k</i>	Источник	
<i>P. esculentus</i> <i>complex</i>	заповедник “Остров Брэила”, обл. Валахия, Румыния	Самцы	7	81.50	90.50	10	–	5.00	0.220	Cogălniceanu, Miaud, 2003	
		Самки	29	95.60	108.00	10	–	6.70	0.280		
	заповедник “Милицкие пруды”, Польша	Самцы	32	72.20	90.00	6	2	3.70	0.760	Socha, Ogielska, 2010	
		Самки	38	79.80	102.30	7	3	4.40	0.590		
<i>P. lessonae</i>	Луга, Ленинградская обл., Россия	Самцы	83	–	–	6	1–2	3.08	–	Боркин, Тихенко, 1979	
		Самки	51	–	–	6	2	3.49	–		
	Беловарско-Билогорская жупания, Хорватия	Самцы	9	–	–	10	–	4.80	–	Čavlović et al., 2018	
		Самки	7								
	Москва, Россия	Самцы	30	59.10	–	6	2	3.4	–	Степанкова, 2021	
Самки		12	65.80	–	6	3	4.6	–			
<i>P. nigromaculatus</i>	Наньчун, пров. Сычуань, Китай	Самцы	79	66.00	66.63	6	2	2.80	17.490	Mao et al., 2012	
		Самки	60	71.20	83.73	7	3	3.02	0.520		
	Баосин, пров. Сычуань, Китай	Самцы	22	66.55	70.22	4	–	2.36	0.738	Liao et al., 2010	
		Самки	24	75.74	77.97	4	–	2.75	0.498		
	Аньцзи, пров. Чжэцзян, Китай	Самцы	32	72.18	78.83	4	–	2.38	0.507		
		Самки	32	83.88	100.12	5	–	2.97	0.312		
<i>P. perezii</i>	Порриньо, пров. Галисия, Испания	Самцы	345	–	–	5	1	–	–	Patón et al., 1991	
		Самки	184	–	–	6	2	–	–		
	Национальный парк Монфрагуэ, пров. Касерес, Испания	Самцы	34	52.00	–	4	1	2.32	–	Esteban et al., 1996	
		Самки	26	65.60	–	6	2	3.54	–		
<i>P. porosus</i>	префектура Хёго, Япония	Самцы	32	49.20	59.40	4	1	–	–	Khonsue et al., 2002	
		Самки	22	57.60	81.90	4	1	–	–		
	Матида, префектура Токио, Япония	Самцы	107	57.50	63.00	3	0	1.24	–	Togane et al., 2018	
		Самки	77	67.60	72.17	4	1	1.81	–		
	Сагамихава, префектура Канагава, Япония	Самцы	72	57.20	62.07	3	0	1.13	–		
		Самки	46	65.90	71.00	3	1	1.50	–		
<i>P. ridibundus</i>	р. Раздан, Ереван, Армения	Самцы	16	–	–	5	2	2.25	–	Александров- ская, Котова, 1986	
		Самки	16	–	–	6 (7)	3–4	3.50	–		
	р. Хосров, Хосровский заповедник, Арагатская обл., Армения	Самцы	13	–	–	8 (9)	3–4	6.92	–		
		Самки	7	–	–	9	3–4	7.00	–		
	оз. Севан, Гехаркуникская обл., Армения	Самцы	52	–	–	10	3–4	5.79	–		
		Самки	25	–	–	9	3–4	5.52	–		
	Боржомский каньон, край Самцхе-Джавахеги, Грузия	Самцы	19	–	–	4	2	2.79	–		Gokhelašvili, Tarkhnišvili, 1994
		Самки	13	–	–	5	2	2.92	–		
	Йылдызлы, пров. Трабзон, Турция	Самцы	38	64.58	–	7	3	3.90	–		Yılmaz et al., 2005
		Самки	11	74.64	–	6	3	3.72	–		

Таблица 2. Окончание

Вид	Локалитет	Пол	<i>n</i>	Средняя длина тела, мм	Предельная длина тела, мм	Максимальный возраст, лет	Возраст половозрелости, лет	Средний возраст, лет	<i>k</i>	Источник
<i>P. ridibundus</i>	оз. Карагёль, пров. Артвин, Турция	Самцы	20	72.96	—	8	2	5.15	—	Gül et al., 2011
		Самки	25	63.49	—	7	2	4.20	—	
	Лагос, периферия Восточная Македония и Фракия, Греция	Самцы	52	69.03	93.40	5	1	2.96	0.570	Kyriakopoulou-Sklavounou et al., 2008
		Самки	56	82.38	107.50	5	1	3.73	0.540	
	пос. Рефтинский, Свердловская обл., Россия	Самцы	—	—	—	—	—	—	—	Иванова, Жигальский, 2011
		Самки	79	112.90	—	8	2	4.40	—	
	Верхний Тагил, Свердловская обл., Россия	Самцы	—	—	—	—	—	—	—	
		Самки	62	92.80	—	9	2	5.40	—	
	Сым, Астаринский район, Азербайджан	Самцы	9	74.55	—	7	2	4.00	—	Lyapkov et al., 2021
		Самки	7	93.97	—	5	3	4.00	—	
	Паратунка, Камчатский край, Россия	Самцы	10	78.50	—	9	2–3	4.20	—	Ляпков, 2016; Романова и др., 2020
		Самки	8	86.62	—	5	2–3	4.50	—	
	Петропавловск-Камчатский, Камчатский край, Россия	Самцы	21	62.76	—	6	2–3	3.00	—	
		Самки	10	54.20	—	6	2–3	2.10	—	
Беловарско-Билогорская жупания, Хорватия	Самцы	3	—	—	13	—	8.00	—	Čavlović et al., 2018	
	Самки	2	—	—						
Москва, Россия	Самцы	14	69.70	—	8	2	5.20	—	Степанкова, 2021	
	Самки	16	93.50	—	7	2	4.20	—		
<i>P. saharicus</i>	Эрфуд, Марокко	Самцы	24	57.50	—	6	2	3.63	—	Esteban et al., 1999
		Самки	18	49.90	—	6	2	2.91	—	
	Радес, вилайет Бен-Арус, Тунис	Самцы	47	—	—	5	3	—	—	Meddeb et al., 2007
		Самки	32	—	—	7	3	—	—	
Мензель-Бургиба, пров. Бизерта, Тунис	Самцы	23	—	—	5	3	—	—		
	Самки	22	—	—	7	3	—	—		
<i>P. terentievi</i>	Шаартуз, Хатлонская обл., Таджикистан	Самцы	12	57.26	62.84	6	3	4.08	0.549	Наши данные
		Самки	24	59.36	99.16	5	3	3.50	0.182	

Примечания. *n* – количество особей, *k* – коэффициент роста.

ние года характерны гибернация и эстивация, или же голодание в засушливые месяцы.

Отсутствие различий в размерах тела у разных возрастных групп *P. terentievi* свидетельствует о высокой индивидуальной изменчивости роста и его затухании после достижения половой зрелости. По длине тела лягушки Терентьева из Шахритуса сопоставимы с другими мелкими представителями рода (*P. lessonae* (Camerano 1882), *P. perezii* (López-Seoane 1885), *P. porosus* (Cope 1868), *P. sa-*

haricus (Boulenger 1913)) или отдельными популяциями относительно крупных видов (*P. bedriagae* (Camerano 1882) (озеро Сюлюкю, Турция), *P. ridibundus* (интродуцированная популяция в г. Петропавловск-Камчатский, Россия). В сравнении с *P. bedriagae*, *P. caralitanus* (Arıkan 1988), *P. epeiroticus* (Schneider, Sofianidou et Kyriakopoulou-Sklavounou 1984) и *P. nigromaculatus* (Hallowell 1861), *P. ridibundus* из большинства изученных популяций *P. terentievi* заметно мельче (табл. 2).

Лягушки Терентьева из Шахритуса относятся к относительно недолгоживущим (схожи по этому показателю с *P. epeiroticus*, *P. nigromaculatus*, *P. perezi*, *P. porosus* и *P. saharicus*), но поздносозревающим (такими как *P. bedriagae*, *P. caralitanus*, *P. esculentus* (Linnaeus 1758), *P. lessonae*, *P. ridibundus*). Кроме того, ожидаемая продолжительность жизни особей (ESP) *P. terentievi* составила 4.11 лет для самок ($S = 0.72$) и 4.86 лет для самцов ($S = 0.77$) и была значительно ниже, чем у родственного вида *P. caralitanus* (6.03–8.20 лет у самок и 5.50–7.52 лет у самцов) (Erismis, 2018; Arisoy, Başkale 2019).

Учитывая, что самки становились половозрелыми только в 3–4-летнем возрасте, а самые старшие имели возраст 5 лет (8.3%), можно утверждать, что большинство из них за свою жизнь размножаются только 1–2 раза.

Несмотря на то, что рядом авторов была отмечена положительная корреляция размеров самок и количества производимых ею яиц (Kupfer et al., 2004; Haddad, Prado, 2005; Gunzburger, 2006), нами не было обнаружено данной зависимости. В целом, абсолютная плодовитость лягушек Терентьева оказалась схожей с таковой у *P. lessonae* (размер кладок варьирует в пределах 415–4400 яиц) и *P. nigromaculatus* (600–5000 яиц), но была ниже, чем способны откладывать *P. ridibundus* (750–12200 яиц) (Кузьмин, 2012).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность Э.М. Смириной (Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН) и С.М. Ляпкову (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за предоставленную литературу и консультативную помощь при интерпретации полученных данных, а также кураторам коллекции земноводных и пресмыкающихся Научно-исследовательского зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова В.Ф. Орловой и Р.А. Назарову за возможность изучения сборов лягушек Терентьева с территории Таджикистана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александровская Т.О., Котова Е.Л., 1986. Предварительные данные по возрастной характеристике озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) из трех точек Армении // Труды зоологического института АН СССР. Т. 157. С. 177–181.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л., 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 576 с.
- Атаева А.А., 1981. Земноводные Туркменистана. Дис. ... канд. биол. наук. Киев. 144 с.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н., 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение. 415 с.
- Боркин Л.Я., Тихенко Н.Д., 1979. Некоторые аспекты морфологической изменчивости, полиморфизма окраски, роста, структуры популяции и суточной активности *Rana lessonae* на северной границе ареала // Труды зоологического института АН СССР. Т. 89. С. 18–54.
- Иванова Н.Л., Жигальский О.А., 2011. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) интродуцированной в водоемы среднего Урала // Экология. № 5. С. 361–368.
- Кидов А.А., 2022. Фауна, экология и охрана земноводных и пресмыкающихся Юго-Западного Прикаспия. Дис. ... докт. биол. наук. М. 813 с.
- Кидов А.А., Иволга Р.А., Кондратова Т.Э., Иванов А.А., Кидова Е.А., 2021. Сравнительная характеристика морфометрических показателей двух видов переднеазиатских зеленых лягушек (Amphibia, Anura, Ranidae, *Pelophylax*) // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия. Т. 7 (73). № 4. С. 48–59.
- Клевезаль Г.А., Смирина Э.М., 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. Т. 95. № 8. С. 872–896.
- Кузьмин С.Л., 2012. Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.
- Ляпков С.М., 2016. Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* на Камчатке: особенности местообитаний, размерного и возрастного состава популяций // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы XVII международной науч. конф., посвященной 25-летию организации Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. С. 94–98.
- Межжерин С.В., 1992. Новый вид зеленых лягушек *Rana terentievi* sp. nova (Amphibia, Ranidae) из южного Таджикистана // Доклады АН Украины, математические, естественные, технические науки. № 5. С. 154–157.
- Правдин И.Ф., 1958. Вопросы методики ихтиологических исследований // Труды Карельского филиала Академии наук СССР. Вып. VIII. С. 167–197.
- Романова Е.Б., Рябинина Е.С., Ляпков С.М., 2020. Размерные, возрастные, фенетические, морфофизиологические и цитогенетические характеристики популяций озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) (Amphibia, Ranidae) загрязненных термальных водоемов Камчатки // Зоологический журнал. Т. 99. № 8. С. 924–937.
- Саид-Алиев С.А., 1979. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш. 146 с.
- Смирина Э.М., 1989. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. С. 144–153.
- Смирина Э.М., Клевезаль Г.А., Бергер Л., 1986. Экспериментальное исследование формирования годового слоя в костях амфибий // Зоологический журнал. Т. 65. № 10. С. 1526–1534.

- Смирин Э.М., Макаров А.Н., 1987. Об установлении соответствия числа слоев в трубчатых костях у амфибий возрасту особей // Зоологический журнал. Т. 66. № 4. С. 599–604.
- Степанкова И.В., 2021. Фауна, экология и охрана земноводных Новой Москвы. Дис. ... канд. биол. наук. М. 203 с.
- Altunışık A., Gül S., Özdemir N., 2020. Impact of various ecological parameters on the life-history characteristics of *Bufo viridis sitibundus* from Turkey // The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology. V. 304. № 8. P. 1745–1758. <https://doi.org/10.1002/ar.24571>
- Arisoy A.G., Başkale E., 2019. Body size, age structure and survival rates in two populations of the Beyşehir frog *Pelophylax caralitanus* // Herpetozoa. V. 32. P. 195–201. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35772>
- Ashkavandi S., Gharzi A., Abbassi M., 2012. Age Determination by skeletochronology in *Rana ridibunda* (Anura: Amphibia) // Asian Journal of Biological Sciences. V. 3. № 1. P. 156–162.
- Başkale E., Ayşe S., Kaska Y., 2018. Age structures and growth parameters of the Levantine frog, *Pelophylax bedriagae*, at different localities in Denizli, Turkey // Acta Herpetologica. V. 13. № 2. P. 147–154. https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-21026
- Castanet J., Francillon-Vieillot H., Bruce R.C., 1996. Age estimation in desmognathine salamanders assessed by skeletochronology // Herpetologica. V. 52. № 2. P. 160–171.
- Čavlović K., Buj I., Karaika D., Jelić D., Choleva L., 2018. Composition and age structure of the *Pelophylax esculentus* complex (Anura; Ranidae) population in inland Croatia // Salamandra. V. 54. № 1. P. 11–20.
- Çiçek K., Kumaş M., Ayaz D., Mermer A., Engin Ş.D., 2011. Age structure of Levant water frog, *Pelophylax bedriagae*, in Lake Sülüklü (Western Anatolia, Turkey) // Basic and Applied Herpetology. V. 25. P. 73–80. <https://doi.org/10.11160/bah.11012>
- Cogălniceanu D., Miaud C., 2003. Population age structure and growth in four syntopic amphibian species inhabiting a large river floodplain // Canadian Journal of Zoology. V. 81. № 6. P. 1096–1106. <https://doi.org/10.1139/z03-086>
- Erismis U.C., 2018. Age, size, and growth of the Turkish endemic frog *Pelophylax caralitanus* (Anura: Ranidae) // The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology. V. 301. № 7. P. 1224–1234. <https://doi.org/10.1002/ar.23758>
- Erismis U.C., Chinsamy A., 2010. Ontogenetic changes in the epiphyseal cartilage of *Rana (Pelophylax) caralitana* (Anura: Ranidae) // The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology. V. 293. № 11. P. 1825–1837. <https://doi.org/10.1002/ar.21241>
- Esteban M., García-París M., Buckley D., Castanet J., 1999. Bone growth and age in *Rana saharica*, a water frog living in a desert environment // Annales Zoologici Fennici. V. 36. № 1. P. 53–62.
- Esteban M., García-París M., Castanet J., 1996. Use of bone histology in estimating the age of frogs (*Rana perezi*) from a warm temperate climate area // Canadian Journal of Zoology. V. 74. № 10. P. 1914–1921. <https://doi.org/10.1139/z96-216>
- Fei L., Ye C., Jiang J., 2012. Colored Atlas of Chinese Amphibians and Their Distributions. Sichuan, China: Sichuan Publishing House of Science & Technology. 620 p.
- Gokhelasvili R.K., Tarkhnishvili D.N., 1994. Age structure of six Georgian anuran populations and its dynamics during two consecutive years // Herpetozoa. V. 7. № 1/2. P. 11–18.
- Gül S., Özdemir N., Üzüm N., Olgun K., Kutrup B., 2011. Body size and age structure of *Pelophylax ridibundus* populations from two different altitudes in Turkey. Amphibia-Reptilia. V. 32. № 2. P. 287–292. <https://doi.org/10.1163/017353711X559094>
- Gunzburger M.S., 2006. Reproductive ecology of the green treefrog (*Hyla cinerea*) in northwestern Florida // The American Midland Naturalist. V. 155. № 2. P. 321–328. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2006\)155\[321:REO-TGT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)155[321:REO-TGT]2.0.CO;2)
- Haddad C.F.B., Prado C.P.A., 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil // BioScience. V. 55. № 3. P. 207–217.
- Houck L.D., Francillon-Vieillot H., 1988. Tests for age and size effects on male mating success in a plethodontid salamander // Amphibia-Reptilia. V. 9. № 2. P. 135–144. <https://doi.org/10.1163/156853888X00549>
- İsmail I.B., Çiçek K., 2017. Population size, age structure and life cycle of Levant water frog, *Pelophylax bedriagae* (Camerano, 1882) (Amphibia: Anura: Ranidae) in Lake Sülüklü (Manisa) // Ege Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 34. № 2. P. 169–177. <https://doi.org/10.12714/egejfas.2017.34.2.08>
- Khonsue W., Matsui M., Misawa Y., 2002. Age determination of Daruma pond frog, *Rana porosa brevipoda* from Japan towards its conservation (Amphibia: Anura) // Amphibia-Reptilia. V. 23. № 3. P. 259–268. <https://doi.org/10.1163/15685380260449144>
- Kupfer A., Nabhitabhata J., Himstedt W., 2004. Reproductive ecology of female caecilians (genus *Ichthyophis*): a baseline study // Biological Journal of the Linnean Society. V. 83. № 2. P. 207–217. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00382.x>
- Kyriakopoulou-Sklavounou P., Stylianou P., Tsiora A., 2008. A skeletochronological study of age, growth and longevity in a population of the frog *Rana ridibunda* from southern Europe // Zoology. V. 111. № 1. P. 30–36. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.03.002>
- Liao W.B., Zhou C.Q., Yang Z.S., Hu J.C., Lu X., 2010. Age, size and growth in two populations of the darkspotted frog *Rana nigromaculata* at different altitudes in southwestern China // Herpetological Journal. V. 20. № 2. P. 77–82.
- Lyapkov S.M., Kondratova T.E., Ivolga R.A., Kidova E.A., Kidov A.A., 2021. Growth layers and its complex structure in a common species under uncommon conditions: *Pelophylax ridibundus* in the Talysh Mountains // Russian Journal of Herpetology. V. 28. № 5. P. 242–248. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-5-242-248>
- Mao M., Huang Y., Mi Z., Liu Y., Zhou C., 2012. Skeletochronological study of age, longevity and growth in a population of *Rana nigromaculata* (Amphibia: Anura) in

- Sichuan, China // Asian Herpetological Research. V. 3. № 3. P. 258–264.
<https://doi.org/10.3724/SP.J.1245.2012.00258>
- Meddeb C., Nouira S., Cheniti T.L., Walsh P.T., Downie J.R., 2007. Age structure and growth in two Tunisian populations of green water frogs *Rana saharica*: a skeletochronological approach // Herpetological Journal. V. 17. № 1. P. 54–57.
- Patón D., Juarranz A., Sequeros E., Pérez R., López-Torres M., de Quiroga G.B., 1991. Seasonal age and sex structure of *Rana perezi* assessed by skeletochronology // Journal of Herpetology. V. 25. № 4. P. 389–394.
<https://doi.org/10.2307/1564759>
- Robson D.S., Chapman D.G., 1961. Catch curves and mortality rates // Transactions of the American Fisheries Society. V. 90. № 2. P. 181–189.
[https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1961\)90\[181:CCAMR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1961)90[181:CCAMR]2.0.CO;2)
- Rozenblut B., Ogielska M., 2005. Development and Growth of Long Bones in European Water Frogs (Amphibia: Anura: Ranidae), With Remarks on Age Determination // Journal of Morphology. V. 265. № 3. P. 304–317.
<https://doi.org/10.1002/jmor.10344>
- Seber G.A.F., 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. London: Griffin. 506 p.
- Socha M., Ogielska M., 2010. Age structure, size and growth rate of water frogs from central European natural *Pelophylax ridibundus*-*Pelophylax esculentus* mixed populations estimated by skeletochronology // Amphibia-Reptilia. V. 31. № 2. P. 239–250.
<https://doi.org/10.1163/156853810791069119>
- Togane D., Fukuyama K., Takai K., Kuramoto N., 2018. Body size and age structure in two populations of Tokyo daruma pond frog, *Pelophylax porosus porosus* // Current Herpetology. V. 31. № 1. P. 58–68.
<https://doi.org/10.5358/hsj.37.58>
- Tsiora A., Kyriakopoulou-Sklavounou P., 2002. A skeletochronological study of age and growth in relation to adult size in the water frog *Rana epirotica* // Zoology. V. 105. № 1. P. 55–60.
<https://doi.org/10.1078/0944-2006-00049>
- von Bertalanffy L., 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws. II) // Human Biology. V. 10. P. 181–213.
- Wagner P., Bauer A.M., Leviton A.E., Wilms T.M., Böhme W., 2016. A checklist of the amphibians and reptiles of Afghanistan. Exploring herpetodiversity using biodiversity archives // Proceedings of the California Academy of Sciences. V. 63. № 13. P. 457–565.
- Wake D.B., Castanet J., 1995. A skeletochronological study of growth and age in relation to adult size in a population of the plethodontid salamander *Batrachoseps attenuates* // Journal of Herpetology. V. 29. № 1. P. 60–65.
<https://doi.org/10.2307/1565086>
- Yilmaz N., Kutrup B., Çobanoğlu Ü., Özorun Y., 2005. Age determination and some growth parameters of a *Rana ridibunda* population in Turkey // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 51. № 1. P. 67–74.

AGE, GROWTH AND FERTILITY IN TARENTIEV'S FROG (PELOPHYLAX TARENTIEVI, AMPHIBIA, RANIDAE)

A. A. Kidov¹, *, R. A. Ivolga¹, T. E. Kondratova¹, A. A. Ivanov¹

¹Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, 127550 Russia

*e-mail: kidov@rgau-msha.ru

Tarentiev's frog (*Pelophylax tarentievi*) is one of the least studied representatives of the genus. Results of studying the age structure and growth of this species based on skeletochronology, as well as the results of fertility assessment are presented for the first time. Altogether, 36 specimens from the vicinity of Shakhrituz, Khatlon Region, southern Tajikistan were studied. In all individuals, lines of arrested growth were found in the cross sections of bones. The age averaged 3.5 ± 0.98 years in females, vs 4.1 ± 1.38 years in males, and the maximum age was 5 and 6 years, respectively. Adult females and males did not differ in body length, but the former were able to reach a longer body during their lifetime (SVL_{max} is 99.16 mm for females and 62.84 mm for males), while their growth coefficient (*k*) was significantly lower than that of males (0.182 and 0.549, respectively). Females were characterized by lower rates of estimated survival (*S* – 0.72 in females and 0.77 in males) and life expectancy (ESP – 4.11 years in females and 4.86 years in males). Frogs reach sexual maturity at the age of 3 or 4 years, and their absolute fertility is 138–3317 eggs per female.

Keywords: reproductive biology, skeletochronology, Central Asia

УДК 574.34;574.91

БАЛТИЙСКАЯ ПОПУЛЯЦИЯ БЕЛОЩЕКОЙ КАЗАРКИ (*BRANTA LEUCOPSIS* (BECHSTEIN 1803)) В БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЕ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

© 2022 г. С. А. Коузов^{а, *}, Э. М. Зайнагутдинова^а, А. В. Кравчук^а^аСанкт-Петербургский государственный университет,
С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: skouзов@mail.ru

Поступила в редакцию 20.01.2022 г.

После доработки 18.02.2022 г.

Принята к публикации 12.03.2022 г.

Белошекая казарка в середине прошлого столетия испытывала значительную депрессию численности. Усиление мер по охране вида на западноевропейских зимовках и потепление климата в Арктике вызвали в последние десятилетия 20-го века рост численности вида и расширение ареала в южном направлении от арктических островов в материковые приморские тундры. Изолированные очаги размножения белошекой казарки образовались в местах миграционных скоплений на побережьях Балтийского моря и в местах зимовки на побережьях Северного моря. Начиная с последнего десятилетия прошлого века, вид стал расселяться в бореальной зоне российского Северо-Запада. В статье на основании собственных данных авторов и анализа научной литературы подробно рассмотрены процесс появления вида на территории Ленинградской области, республики Карелия и Мурманской области, а также изменение его статуса от редкого залетного до мигрирующего и обычного, но локально распространенного гнездящегося вида. Рассматриваются особенности фенологии вида, ландшафтного и биотопического распределения и биологии размножения. Экспоненциальный рост численности вида происходит синхронно как в Арктике, так и в новых местах гнездования в бореальной и умеренной климатических зонах Европы. Предположительно на фоне воздействия изменения климата и улучшения охраны вида имеет место и активный микроэволюционный процесс, что позволяет рассматривать белошекую казарку как интересный модельный вид для различных популяционных исследований.

Ключевые слова: белошекая казарка, *Branta leucopsis*, расселение, пространственное распределение, ландшафтное предпочтение, биотопическое распределение, биология размножения, Финский залив, Ладожское озеро, Северо-Запад России

DOI: 10.31857/S0044513422120066

В последние десятилетия существенно активизировался процесс изменения природной среды. Это связано как с циклическими изменениями климата, так и с последствиями деятельности человека. Среди разных типов биотопов одними из наиболее восприимчивых к изменениям являются побережья крупных водоемов бореальной, субарктической и арктической зон. В связи с этим особый интерес вызывает изучение адаптаций водоплавающих птиц к изменениям их жизненной среды. К таким адаптациям относятся, в частности, изменения ареалов и переселения птиц в совершенно новые для них типы гнездовых ландшафтов.

Белошекая казарка на протяжении большей части 20-го века гнездилась исключительно на арктических островах: на северо-западном побережье Гренландии, на Шпицбергене, Лофотенских о-вах, Вайгаче и на южном острове архипелага

Новая Земля (Птушенко, 1952; Alsos et al., 1998; Cramp, Simmons, 1977). При этом чаще всего птицы гнездились на береговых скальных уступах (Мензбир, 1895; Птушенко, 1952).

В середине прошлого века наблюдалась очень сильная депрессия численности этого вида — в начале 50-х годов численность российской популяции белошекой казарки оценивалась всего в 10000 особей (Boyd, 1961). Затем в течение 80-х годов прошлого века произошло многократное расширение гнездовой области вида в российской части Арктики, когда поселения белошекой казарки появились в полосе континентальных морских побережий на Югорском п-ове (Минеев, 1984), в Малоземельских тундрах (Минеев, Минеев, 2004), на Тиманском берегу (Сыроечковский, 1995), п-ове Канин (Filchagov, Leonovich, 1992), а также на о-ве Колгуев (Гаврило, 1991; По-

номарева, 1991, 1992) и архипелаге Земля Франца-Иосифа (Сыроечковский, 1995). В последние десятилетия отмечены находки гнездящихся пар на Таймыре (Головнюк и др., 2015; Харитонов, 2018), а также на баренцевоморском побережье Кольского п-ова (Мельников, 2005), где теперь размножается до 100 пар казарок (Мельников, Плотников, 2017). При этом происходил экспоненциальный рост численности вида (Сыроечковский, 1995; Filchagov, Leonovich, 1992; Fox, Madsen, 2017; Ganter et al., 1999), характерный не только для популяции в целом, но и для динамики большинства новых колоний, взятых по отдельности (Мельников, Плотников, 2017; Минеев, Минеев, 2004; Glazov et al., 2021).

С начала 70-х годов прошлого века отмечается интенсивный рост численности зимующих и мигрирующих белошеких казарок в западном секторе Балтики, небольшие группы птиц стали задерживаться на побережьях Балтийского моря в летний период (Feige et al., 2008). Первый случай гнездования в регионе отмечен на небольшом острове у о-ва Готланд в 1971 г. (Larsson et al., 1988). В дальнейшем белошекая казарка появилась на гнездовании на морских островах западной Эстонии и южной Финляндии (Leito, 1996), Датского архипелага (Mortensen, Hansen, 1999; Olsen, 1992). В начале 1980-х годов гнездовые колонии казарок были обнаружены в Голландии (Meinger, van Swelm, 1994; Ouweneel, 2001; Voslamber et al., 2007), а в конце 1980-х годов — на морском побережье Германии (Кооп, 1998; Kruckenberg, Hasse, 2004). Численность колоний вида быстро росла, и в начале XXI века гнездящаяся популяция белошеких казарок в Западной Европе насчитывала 42000–55000 птиц (Voslamber et al., 2007).

Несмотря на ряд опубликованных статей по гнездованию и миграциям белошекой казарки в русской части Финского залива и на других территориях Северо-Запада России, мы полагаем, что этот вопрос освещен в литературе крайне фрагментарно. Цель данного сообщения — проследить процесс расселения вида на территории бореальной зоны Северо-Запада России, выявить основные особенности миграций, распределения и биологии размножающихся птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Данные, представленные в статье, получены в результате многолетних исследований морских птиц восточной части Финского залива, проводившихся авторами и другими сотрудниками Санкт-Петербургского университета, Зоологического института РАН и Балтийского Фонда Природы в период с 1987 по 2021 г. Исследовательскими экспедициями были охвачены Сойкинский и Кургальский полуострова, архипелага Сескар, Виргины, Долгий Риф, Долгий Камень, Большой

Фискар, острова Мощный, Малый, Вигрунд, Готланд, Родшер, Малый и Большой Тютерс, Сомерс, Нерва, Рябинник, Малый Фискар, Гусиный, Стоглаз, банки Хитоматала, Кургальский риф, Тисколовский риф, Вигрунд, Вестгрунд и Виккала (рис. 1).

Следует отметить, что до конца 80-х годов прошлого века на всех этих территориях существовал строгий пограничный режим, препятствовавший проведению орнитологических исследований. Благодаря этому режиму, местные экосистемы не подвергались негативному антропогенному воздействию (отсутствовали фактор беспокойства и прямое преследование), т.е. условия гнездования птиц были близки к заповедным.

На Кургальском п-ове исследования проводились в 1987–1999 и 2005–2021 гг. В летнее время здесь велись подробные учеты гнездящихся птиц и выводков на прибрежных островах и модельных участках побережья (обычно не менее трех учетов за сезон). В периоды весенних и осенних миграций проводились наблюдения за пролетом: в 1994–1996 и 2007–2008 гг. — стационарно в апреле–мае и в сентябре–октябре, в остальные годы — на кратких 3–5-дневных выездах 3–4 раза в месяц.

Первые сведения о птицах островов Финского залива получены в результате кратковременных экспедиций БИНИИ в 1991–1992 и 1994–1995 гг. (Бузун, 1997; Носков и др., 1993; Иовченко и др., 2002). В 2005–2008 гг. стационарные обследования гнездящихся и мигрирующих птиц проводились Рычковой (2010) на о-ве Сескар и на о-ве Большой Фискар (Kouzov et al., 2018).

На остальных участках акватории Финского залива исследования продолжались в рамках судовых экспедиций с кратковременными высадками на острова. В 2005–2006 гг. эти исследования проводились экспедициями БИНИИ. В 2010–2014 гг. судовые учеты гнездящихся птиц осуществлялись двумя экспедиционными отрядами, организованными Балтийским Фондом Природы и СПбГУ. В эти годы обычно проводилось по 3 экспедиционных учета. Каждый такой учет продолжался в течение 6–12 дней в период с конца мая до конца июля, при этом учетом были охвачены все островные районы восточной части Финского залива. В 2015 г. в период с 19 мая по 25 июня осуществлено 3 экспедиции длительностью от 3 до 14 дней, охватывавших острова у северного побережья Финского залива, о. Большой Тютерс и арх. Сескар. В 2016 г. в период с 28 мая по 31 июня осуществлено 2 экспедиции на острова Мощный, Вигрунд, Малый Тютерс, архипелаг Виргины, Родшер. В 2017–2021 гг. судовые учеты осуществлялись по аналогичной схеме. В репродуктивный сезон совершалось 2 повторных судовых учета длительностью 10–12 дней. Один из них

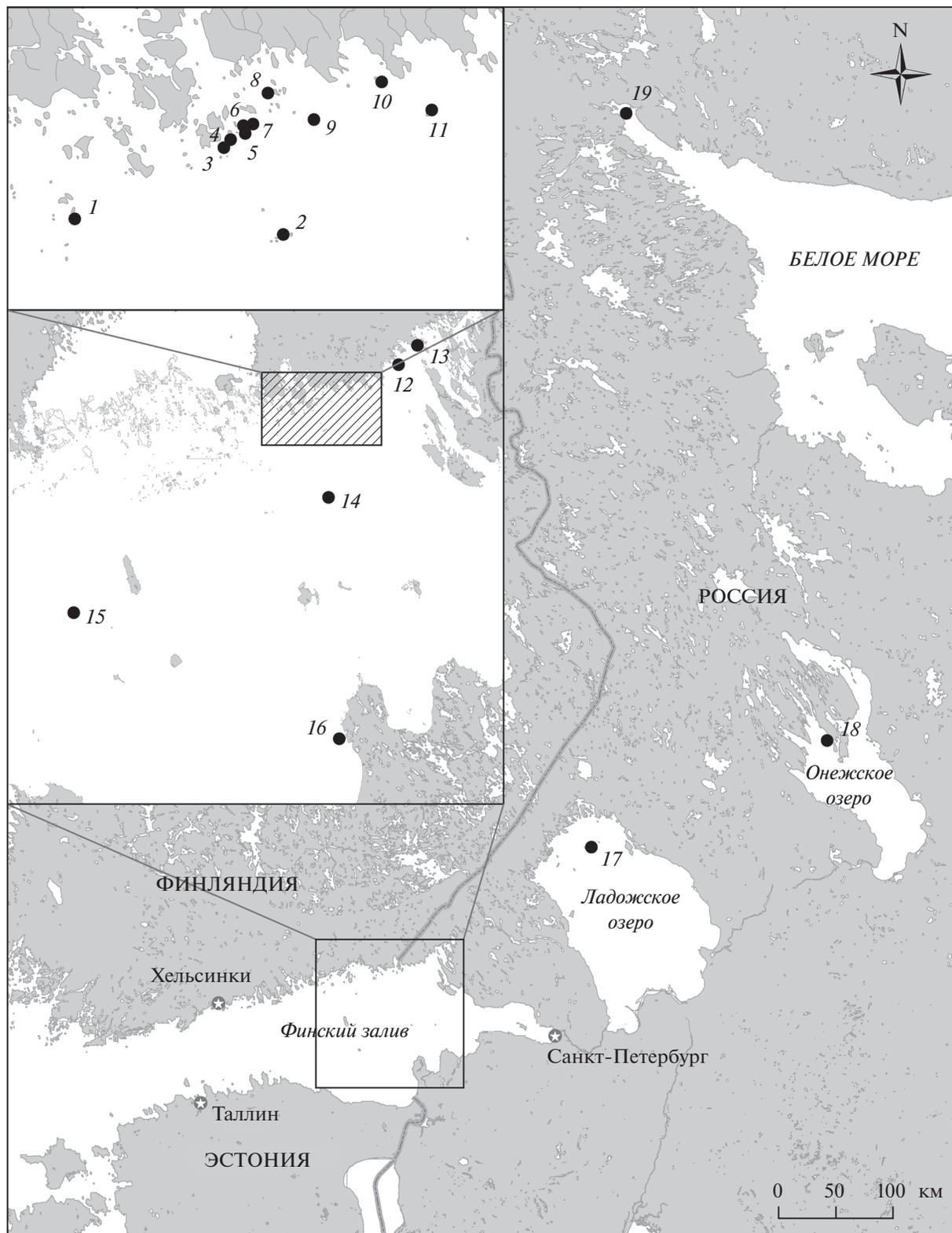


Рис. 1. Карта района исследований с указанием мест гнездования белошеких казарок в регионе (черные кружки): 1 – о-в Долгий Риф, 2 – арх. Большой Фискар, 3 – о-в Западный Гребень, 4 – о-в Восточный Гребень, 5 – о-в Каменная Земля, 6 – о-в Галочий, 7 – Малая Отмель, 8 – арх. Толскери, 9 – о-в Рябинник, 10 – о-в Туман, 11 – о-в Малый Фискар, 12 – о-в Гусиный, 13 – о-в Стоглаз, 14 – о-в Нерва, 15 – о-в Родшер, 16 – о-в Реймосар, 17 – Валаамский арх., 18 – о-в Дедова Плешь в Кижских шхерах, 19 – луда Центральная Северного архипелага Кандалакшского залива Белого моря.

проводился в конце мая—начале июня, второй — в конце июня—начале июля.

Во время высадок на острова проводили учеты гнезд, выводков и не размножающихся птиц. На небольших островах площадью от 1 до 12 га осуществляли тотальный учет при движении плотным зигзагом, на крупных островах (Большой и Малый Тютерс, Мощный, Малый) подробно обследовали только береговую полосу. Найденные гнезда с кладками описывали по стандартным методикам, производили замеры яиц, сроки откладки яиц определяли по результатам водного теста.

На открытой акватории и около островов миграции изучали во время 4–8-дневных судовых учетов в сентябре–октябре в 2010 и в 2012–2016 гг. Всего проведено 17 таких учетов. Весенние миграции над открытым морем изучали на маршрутах во второй половине мая одновременно с учетами гнездящихся птиц на островах.

В работе использованы 25-кратный бинокль, 100-кратная подзорная труба, фотоаппараты Nikon D90 и Nikon D7200 с объективами Nikkor 300:4 AF-S и Sigma 170-500:5.6-6.4.

Для сравнения величин кладок и яиц казарок, гнездящихся в восточной части Финского залива (поздние и ранние кладки), использовался *t*-критерий Стьюдента, вычисленный в программе Statsoft Statistica (Statsoft Statistica, 2011). Для сравнения величин кладок, обследованных нами, и кладок казарок в Арктике (литературные данные) использовался *t*-критерий, вычисленный не на основе выборок, а по формуле (Лакин, 1990) на основе средних и стандартных отклонений (поскольку более подробные данные по Арктике нам недоступны).

РЕЗУЛЬТАТЫ

История расселения и динамика численности вида в регионе

На протяжении всего периода орнитологических исследований вплоть до конца 80-х годов прошлого века белошекая казарка была крайне редким пролетным видом на территории Ленинградской обл. и Карелии (Мальчевский, Пукинский, 1983; Нейфельдт, 1970; Putkonen, 1940). В Архангельской обл. в середине 20-го века белошекая казарка на пролете также почти не наблюдалась (Белопольский, 1956). Однако уже с 1960-х годов интенсивные осенние миграции вида стали отмечать на различных участках у побережья Белого моря: в горле Белого моря, на восточном берегу Онежского п-ова (Кишинский, 1979) и на юго-западном берегу Онежского залива (Кумари, 1963).

Значительное увеличение численности белошекой казарки на пролете в восточной части

Финского залива началось в конце 80-х годов прошлого века (Бубырева и др., 1993; Коузов, 1995). В следующем десятилетии она стала здесь многочисленным мигрантом (Бунун, 1998; Коузов, 1995; Kontiokorpi, Rusanen, 2014; Васильева, 2001). В эти годы массовые весенние миграционные стоянки белошекой казарки стали образовываться в окрестностях г. Олонец в Южной Карелии (Лапшин и др., 2016; Zimin et al., 2002) и в устье р. Северная Двина на Белом море (Андреев, 2005). В последние годы белошекая казарка стала одним из самых массовых мигрантов в восточной части Финского залива (Коузов, 2009, 2010, 2011; Коузов, Кравчук, 2010; Коузов, Лосева, 2014, 2014а), в Южной Карелии (Артемьев и др., 2009, 2011) и на Онежском п-ове Белого моря (Волков и др., 2015).

22 июня 1995 г. гнездо белошекой казарки с кладкой из 6 яиц было найдено на о-ве Долгий Риф (Гагинская и др., 1997) у северного побережья Финского залива на границе с Финляндией. К 2006 г. численность размножающейся группировки этого вида у северного побережья Финского залива возросла до 31 пары, гнезда найдены на островах Малый Фискал, Долгий Риф (А.Л. Рычкова, личное сообщение) и архипелаге Большой Фискал (табл. 1). Здесь держалось и несколько десятков неразмножающихся особей. В этом же году отмечен случай размножения одной пары белошеких казарок на о-ве Реймосар у западного побережья Кургальского п-ова на южном берегу Финского залива (Коузов, Кравчук, 2008).

К 2010–2012 гг. численность белошеких казарок, гнездящихся в российской части Финского залива, варьировала от 5 до 25 пар. В 2010 г. гнездование этого вида отмечено на о-ве Родшер в центральной части Финского залива в 16 км к западу от о-ва Гогланд, в 2011 г. гнездящиеся пары белошеких казарок впервые найдены на островах Рябинник, Малая Отмель и Галочий у северного побережья Финского залива, в 2012 г. — размножение 2 пар наблюдалось на о-ве Нерва в открытой части Финского залива (табл. 1).

В 2014 и 2015 гг. зарегистрирован взрывной рост численности гнездовой группировки белошеких казарок в восточной части Финского залива — до 42 и 76 найденных гнезд за сезон, соответственно (табл. 1). В эти годы наблюдалось дальнейшее расширение зоны гнездования в северной части Финского залива. В 2014 г. белошекие казарки стали размножаться на островах Восточный Гребень, Каменная земля, в 2015 г. — на островах Западный Гребень, Туман и Стоглаз (Храбрый, Байбекова, 2016; наши данные).

В 2016–2021 гг. отмечена тенденция к снижению численности вида, однако в этот период также зарегистрированы новые места гнездования. Начиная с 2017 г. 1–2 пары белошеких казарок гнездились на о-ве Гусиный в Выборгском зали-

Таблица 1. Динамика находок гнезд белошековой казарки на островах восточной части Финского залива в 1995–2021 гг.

Остров	1995	2005	2006	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	Всего
Родшер	–	–	–	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Долгий Риф	1	–	22	1	5	4	1	5	8	9	7	9	8	6	5	91
Западный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	4
Восточный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	5	6	4	2	3	1	2	1	24
Каменная Земля	0	0	–	–	0	0	0	2	3	2	0	0	0	1	0	8
Галочий	0	0	–	–	3	–	1	3	5	3	0	0	0	1	0	16
Малая Отмель	0	0	–	–	6	–	3	10	14	8	1	3	1	1	2	49
Рябинник	0	0	–	–	4	1	2	6	10	11	8	10	8	7	4	71
арх. Большой Фискаар	Фискаар	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	6
	Кивимаа	0	0	2	0	0	1	1	1	1	2	4	3	4	1	20
	Маннонен	0	0	1	1	1	1	0	2	2	1	0	1	0	0	10
	Большой Западный	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	8
Туман	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	2	1	0	2	1	13
Малый Фискаар	0	3	5	2	6	2	3	4	12	10	10	9	6	8	7	87
Нерва	0	–	–	–	0	2	2	2	3	2	–	1	0	1	1	14
Стоглаз	–	–	–	–	0	0	–	0	3	10	9	12	7	8	6	55
Гусиный	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	1	1	1	2	0	5
арх. Толскери	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
Реймосар	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Всего	1	3	32	5	25	13	15	42	76	67	46	55	36	40	28	484

Прочерк – нет данных.

ве, в 2021 г. гнездо белошековой казарки найдено на небольшом островке на архипелаге Толскери.

Восточнее Финского залива гнездование двух пар белошековой казарки впервые отмечено на островах Валаамского архипелага на Ладожском оз. в 2010 г., в последующие годы число гнездящихся птиц здесь постоянно росло – в 2013 г. уже гнездились 5 пар (Агафонова и др., 2016). В 2015 г. первый случай гнездования одной пары зарегистрирован на Онежском оз. на о-ве Дедова Плешь в юго-западной части Кижских Шхер (Хохлова, Артемьев, 2015). В 2017 г. одна пара белошековых казарок загнездилась на луде Центральная Северного архипелага в шхерах Кандалакшского залива Белого моря (Шутова, Кожин, 2018).

Весенние миграции и предгнездовой период

Появление первых белошековых казарок на Финском заливе в годы с ранним развитием весенних событий отмечается в середине апреля (Коузов, 2010), в годы с поздней весной – в последних числах апреля (Рымкевич и др., 2012).

До середины мая наблюдается пролет отдельных стай, часть из которых делает остановки на низкотравных луговинах островов и побережий. Такие стоянки известны на западном побережье Кургальского п-ова в устье Кирьямо – до 1250 птиц (Коузов, 2010) и на о-ве Реймосар – до 350–400 птиц (Коузов, 2015), на островах Кургальского рифа – до 2000 птиц (Коузов, 2015), о-ве Мощный – до 500 птиц (Коузов, Лосева, 2014), на архипелаге Большой Фискаар – до 250 птиц (Коузов, Лосева, 2014), Большом Тюттерсе – 80–100 особей и Малом Тюттерсе – 150–200 птиц. Небольшие группы отдыхающих птиц отмечаются на банках Лужской губы (Коузов, Лосева, 2014), на архипелаге Сескар, островах Малый Фискаар и Рябинник, на мысах Конек, Портовый и Крестовый на северном побережье Финского залива.

Однако большая часть птиц в это время наблюдается в восточном Приладожье, где с третьей декады апреля начинают образовываться массовые долговременные стоянки белошековых казарок на полях около города Олонец и пос. Шуя (Артемьев и др., 2009, 2010, 2011, 2013).

Таблица 2. Сроки начала откладки яиц в гнездах белошековой казарки (*Branta leucopsis*) в восточной части Финского залива в 2010–2021 гг.

Год	Май (пятидневки)						Июнь (пятидневки)						Всего
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
2010			2	1			1						4
2011			2	5	4	2	1				2		16
2012		1	2	3	1					1			8
2013		1	2	4	2		1				1		11
2014		3	6	5	3	4	1		1	2	3		28
2015		6	15	14	9	11	4	1	1	6	3		70
2016		4	14	11	10	12	2	2		4	4		63
2017	3	5	5	4	19	2	1						39
2018		2	12	14	9	6	3	1	5	1	2		55
2019		4	9	8	7	4	1		2	1			36
2020	2	8	12	10	5	1		1	1				40
2021		4	11	7	3		2			1			27
Всего	5	38	92	86	72	42	17	5	10	15	15		398

Миграции белошековых казарок продолжают до конца мая. Валовый пролет на Финском заливе происходит в течение нескольких дней в четвертой–пятой пятидневках мая. В это время за сутки через наблюдательный пункт может пролететь от 10000–20000 до 80000 и в некоторых случаях даже до 114000 птиц (Коузов, 2010; Коузов, Кравчук, 2010; Kontiokorpi, Rusanen, 2014). Практически одновременно происходит массовый отлет птиц со стоянок в восточном Приладожье (Артемов и др., 2009, 2010, 2011, 2013; Лапшин и др., 2016) и валовая миграция на Белом море (Андреев, 2005; Волков, 2013; Волков и др., 2015).

Птицы балтийской популяции в местах гнездования на Финском заливе появляются существенно раньше начала валового пролета арктических популяций. Так, в 2015 г. небольшие группы из 10–15 птиц у островов Стоглаз, Малый Фискар, Туман и Рябинник наблюдались уже 24 апреля. В группах были хорошо заметны пары, которые активно обследовали наиболее возвышенные центральные части островов в поисках мест, подходящих для устройства гнезд. Периодически пары и группы из 2–3 пар делали круговые облеты над акваторией вокруг островов.

Гнездовой период

Сроки размножения. В 2005–2006 гг. откладка яиц в гнездах белошековых казарок в восточной части Финского залива начиналась с 4-й декады мая (Kouzov et al., 2019). По данным 2010–2021 гг., в самые ранние кладки могли начинаться уже в 1–2-й декаде мая (табл. 2). Период начала откладки яиц в эти годы продолжался и в течение июня.

В 6 сезонах из 11 он продолжался до 5-й пятидневки июня, в остальные годы мог заканчиваться в течение первой половины месяца. Основная масса кладок (73%, $n = 398$), была начата в 3–6-й пятидневках мая, с пиком в 3–4-й пятидневках.

Откладка яиц в гнездах белошековых казарок на Валаамском архипелаге Ладожского оз. происходит во 2-й половине мая (Агафонова и др., 2016). Кладка, найденная в северной части Онежского озера в 2015 г., была начата 10 июня (Хохлова, Артемьев, 2015). В гнезде, найденном в Кандалакшском заливе Белого моря в 2017 г., судя по данным авторов, кладка была начата приблизительно 20 июня (Шутова, Кожин, 2018). Столь поздние сроки размножения авторы находки связывают с высокой вероятностью повторного размножения после потери первой кладки (там же).

Пространственное и ландшафтное распространение размножающихся птиц. Все известные к настоящему моменту случаи гнездования балтийской популяции белошековой казарки в бореальной зоне Северо-Запада России приурочены к четырем наиболее крупным водоемам региона. Это – восточная часть Финского залива, Ладожское и Онежское озера, а также Кандалакшский залив Белого моря (Агафонова и др., 2016; Хохлова, Артемьев, 2015; Kouzov et al., 2018). Подавляющее большинство гнезд вида найдено в северных частях этих водоемов на границе Балтийского кристаллического щита. Это районы, где доминирует так называемый сельговый ландшафт, – сложенные ледником гранитные скалы. Для них характерны сильная изрезанность береговой линии и наличие многочисленных прибрежных островов.

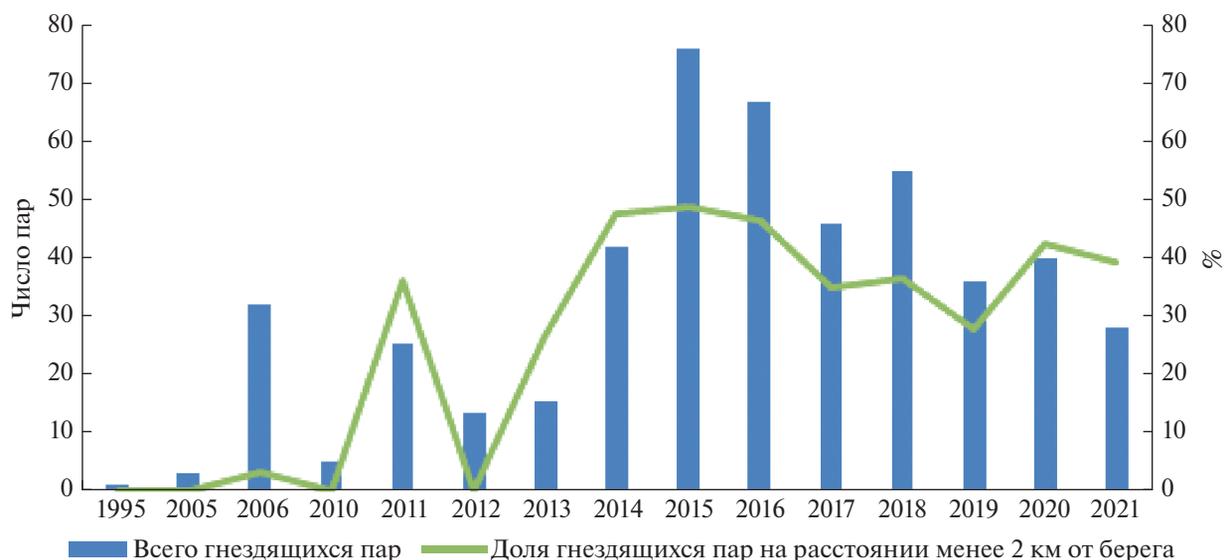


Рис. 2. Динамика численности гнездящейся группировки белошеких казарок в северной части Финского залива и динамика численности казарок, гнездящихся на островах ближе 2 км в 1995–2021 гг.

В этих районах белошекие казарки гнездились исключительно на скалистых островах, площадью от 0.7 до 9.4 га, высотой от 3 до 12 м, и удаленных от берега на расстояние от 0.4 до 28.3 км (табл. 3). Из-за резкого свала глубин мелководная зона вокруг этих островов практически отсутствует. Преобладающие глубины на Финском заливе около этих островов варьировали от 5–10 до 10–40 м (табл. 3).

Наибольшее количество случаев размножения белошеких казарок в восточной части Финского залива отмечено на островах Долгий Риф и Малый Фискар, архипелаге Большой Фискар, а также на островах Рябинник и Стоглаз, где суммарно найдено 71.9% всех гнезд ($n = 484$) (табл. 1 и 3).

За последние 25 лет на Финском заливе известно только два случая гнездования белошекой казарки вне вышеописанной ландшафтной зоны, которые можно трактовать как исключение из правила. Так, в 2006 г. одна пара птиц размножалась на моренном валунно-песчаном о-ве Реймосар у южного побережья Финского залива, а в 2010 г. одна пара птиц гнездилась на моренном галечниково-валунном о-ве Родшер в центре Финского залива в 17.7 км к юго-западу от о-ва Гогланд. В последующие годы птицы здесь достоверно не размножались.

На Валаамском архипелаге Ладожского оз. и Кижском архипелаге Онежского оз. все гнезда белошекой казарки также были найдены на небольших высоких скалистых островах (Агафонова и др., 2016; Хохлова, Артемьев, 2015). При этом на Валаамском архипелаге птицы занимали исключительно луды без древесной растительности (Агафонова и др., 2016), а на о-ве Дедова Плешь

на Онежском оз., где в 2015 г. было отмечено размножение белошекой казарки, росли несколько сосен (Хохлова, Артемьев, 2015). В Кандалакшском заливе Белого моря в 2017 г. птицы также выбрали для размножения безлесный островок с тундроподобной растительностью и отдельными кустами можжевельника (Шутова, Кожин, 2018).

Как видно из табл. 1 и 3, до 2010 г. в восточной части Финского залива белошекие казарки гнездились преимущественно на островах, удаленных от берега на расстояние от 2.4 до 10.1 км, — 97.6% гнезд, $n = 41$. В последующие годы рост численности вида шел в первую очередь за счет птиц, заселявших самые близкие к побережью острова не далее 2 км — в период 2011–2021 гг. здесь гнездилось 39.5% всех пар ($n = 443$), а в сезоны с максимальной численностью гнездящихся пар в 2014–2016 гг. этот показатель возрастал соответственно до 47.6 ($n = 42$), 48.7 ($n = 76$) и 46.3% ($n = 67$) (рис. 2). Отмечена сильная значимая корреляция между долей птиц, гнездящихся на близких к берегу островах (от общего числа найденных в течение сезона гнезд), и общей численностью гнездовой группировки ($r = 0.79$, $p < 0.05$).

О том, что казарки в годы подъемов численности предпочитают гнездиться на самых близких к берегу островах, свидетельствует и более высокая плотность их гнездования здесь по сравнению с более удаленными островами. Так, в 2015, 2016 и 2020 гг. выявлена значимая отрицательная корреляция между удаленностью островов от берега и плотностью гнездования белошеких казарок на этих островах ($r = -0.59$, -0.60 и -0.53 соответственно, $p < 0.05$).

Таблица 3. Характеристика островов в восточной части Финского залива, где отмечено размножение белошековых казарок в 1995–2021

Остров	Всего случаев размножения	Ландшафтно-биотопическая характеристика островов	Площадь, га	Высота, м	Расстояние от берега или от крупного лесного острова, км	Доминирующие глубины около островов	
Родшер	1	Моренный валунно-галечниковый остров	2.1	3.5	17.7	30–40	
Долгий Риф	91	Сельговая скала с низкотравными луговинами и отдельными кустами в центре острова	7.7	6.0	4.8	5–15	
Западный Гребень	4	То же	1.2	3.5	0.8	5–10	
Восточный Гребень	24	То же	2.3	3.5	1	5–10	
Каменная Земля	8	То же	0.9	3.5	1.6	5–10	
Галочий	16	То же	1.6	4.0	1.3	5–10	
Малая Отмель	49	То же	3.7	5.5	1.8	5–10	
Рябинник	71	Высокая сельговая скала с низкотравными луговинами и отдельными кустами в центре острова	4.0	4.5	2.62	5–20	
арх. Большой Фискар	Фискар	6	Сельговая скала с небольшими низкотравными и среднетравными дерновинами в центре острова	1.4	5.5	10.1	10–40
	Кивимаа	20	То же	1.6	5.5	10.1	10–40
	Маннонен	10	Высокая сельговая скала с низкотравными и среднетравными луговинами и отдельными деревьями и кустами в центре острова	3.6	12.0	10.1	10–40
	Западный	8	Сельговая скала с редким травяным покровом в скальных трещинах	2.7	6.0	10.1	10–40
Туман	13	Сельговая скала с редким травяным покровом в скальных трещинах и древесно-кустарниковой растительностью в центре	0.7	6.5	0.7	5–15	
Малый Фискар	87	Сельговая скала с низкотравными и среднетравными луговинами, а также с отдельными кустами и деревьями в центре острова	5.1	6.5	2.43	10–35	
Нерва	14	Сельговая скала с незначительным травяным покровом в скальных трещинах	9.4	7.5	28.3	10–35	
Стоглаз	55	Сельговая скала с незначительным травяным покровом в скальных трещинах и древесно-кустарниковой растительностью в центре	4.9	5.2	0.4	5–10	
Гусиный	5	Высокая сельговая скала с участками низкотравных и среднетравных луговин, а также с валунно-галечниковыми отложениями в понижении в центре острова	0.8	4.1	1.9	8–10	
Безымянный островок на арх. Толскери	1	Сельговая скала с отдельными валунами, поросшая злаково-ландышевым сосново-мелколиственным лесом	0.8	2.3	1.5	4–5	
Реймосар	1	Моренный валунно-песчаный остров с луговинами различного типа и тростниковыми зарослями	12.5	1.5	1.34	1–5	

Микробиотопическое распределение гнезд. Почти все подробно описанные в 2010–2021 гг. гнезда белошеких казарок ($n = 411$) на островах Финского залива находились во внутренних частях островов, далеко от зоны заплеска. В зависимости от величины острова расстояние от гнезда до уреза воды варьировало от 12 до 39 м, в среднем составило 22.62 ± 7.37 м. Высота их расположения над водой варьировала от 1.7 до 11 м, в среднем 3.43 ± 1.94 м.

За все годы исследований в нижнем ярусе у подножия скал найдены всего 11 гнезд (2.7% всех гнезд, $n = 411$). Подавляющее большинство гнезд располагалось в среднем ярусе скал – 65.0% всех находок ($n = 411$), на верхнем ярусе скал – 32.4% всех находок ($n = 411$).

Все гнезда в верхнем ярусе скал (133 гнезда) находились на выровненных плато. Среди гнезд, найденных в среднем ярусе скал (267 гнезд), большинство (79.8%) располагалось на широких уступах или в широких долинах между грядями и только 12.7% гнезд здесь были устроены в глубоких узких скальных расщелинах. Все гнезда, обнаруженные в нижнем ярусе скал (11 гнезд), находились на широких скальных уступах. При этом 6 из них располагались на микроподнятиях рельефа – дерновинах, сформированных на завалах валунов.

Пары белошеких казарок занимали достаточно широкий спектр микробиотопов (9 разновидностей) от полностью лишеной растительности скальной поверхности до кустарников и лесных сосново-мелколиственных участков (табл. 4). Чаще всего мы находили гнезда на высокотравных луговинах (29.7%, $n = 411$) и под прикрытием отдельно стоящих кустарников или низких деревьев (21.7%, $n = 411$). В 10.2% случаев ($n = 411$) гнезда располагались на сосново-мелколиственных лесных участках. При этом в начальные периоды колонизации казарки выбирали для размножения исключительно безлесные острова (Kouzov et al., 2018; Zaynagutdinova et al., 2019), а освоение лесных биотопов началось только с 2015 г. при вселении птиц на острова Стоглаз и Толскери (табл. 1).

При этом чем выше был ярус скал, тем чаще гнезда располагались открыто. Так, в верхнем ярусе доля гнезд, помещенных открыто на голых скалах, среди тонких наносов песка с отдельными куртинками низкой травы или на низкотравных луговинах совокупно составила 63.2% (133 гнезда). На среднем ярусе скал открытое расположение гнезд было отмечено только на низкотравных луговинах – 15.4% (267 гнезд). В отличие от верхнего яруса здесь появляются более закрытые гнезда в высокотравных и среднетравных луговинах – соответственно 30.0 и 12.4% случаев. В ниж-

нем ярусе все гнезда (100% случаев, 11 гнезд) располагались в высокотравных луговинах и куртинах.

Более четверти всех найденных гнезд (26.3%, $n = 411$) располагалось под прикрытием древесно-кустарниковой растительности (на лесных участках или под отдельно стоящими кустами). Но эти биотопы использовались птицами только в верхнем и среднем ярусах скал.

Межвидовые территориальные отношения. Белошекие казарки в восточной части Финского залива гнездились почти исключительно на островах, занятых массовыми колониальными поселениями морских птиц (табл. 5). Всего на этих островах гнездились 16 видов крупных водоплавающих птиц (Kouzov et al., 2019). Самыми массовыми видами были большой баклан и серебристая чайка. Наиболее широкое распространение по островам было у гаги и серебристой чайки (табл. 5). Распространены по большинству островов были также хохлатая чернеть, большой и средний крохали, клуша. Сизая чайка отмечалась на самых близких к побережью островках. Остальные виды встречались только эпизодически.

Наиболее часто белошекие казарки размножались в поселениях серебристой чайки и гаги (табл. 5), дистанции между гнездами белошекой казарки и гнездами этих видов были существенно меньше, чем в случаях с другими видами. Наибольшие дистанции отмечены между гнездами белошекой казарки и гнездами больших бакланов, лебедей-шипунцов, речных крачек, чеграв и чистиковых птиц.

На Валаамском архипелаге Ладожского оз. и в Кижских шхерах все известные гнезда белошеких казарок также были найдены на островах с колониями серебристой, сизой чаек и клуши (Агафонов и др., 2016; Хохлова, Артемьев, 2015).

Среди казарок, гнездящихся в восточной части Финского залива на верхнем ярусе голых и слабозрастающих низкой травянистой растительностью скал ($n = 29$), выявлено 7 случаев занятия казарками гнезд обыкновенных гаг. В двух случаях насиженные яйца гаги оказались впоследствии за бортиком гнезда, в пяти случаях образовались смешанные кладки из одного–двух яиц гаги и 4–6 яиц белошекой казарки. В двух таких случаях удалось наблюдать успешное одновременное вылупление птенцов обоих видов (рис. 3), вероятно, казарки занимали гнезда гаг в период откладки последними яиц или в самом начале инкубации. В остальных случаях, судя по степени насиженности яиц, изгнание гаг с гнезд происходило на 6–10-й день инкубации. Возможно, конкуренция за место гнездования была связана с дефицитом микроуглублений в скальной поверхности, подходящих для размещения кладок.

На Кургальском п-ове в 2005 и 2008 гг. наблюдались одиночные белошекие казарки, которые в

Таблица 4. Микробиотопическое распределение гнезд белошекой казарки на островах восточной части Финского залива в 2010–2021 г. по данным о подробно описанных гнездах ($n = 411$)

Ярус скал	Тип микрорельефа	Биотоп	Число гнезд
Верхний ярус скал	Выровненное плато	Открыто в микропонижении на голой скале	21
		Открыто на тонком наносе песка на скале с редкой низкотравной растительностью	29
		Низкотравная луговина на скальной подложке	34
		Под отдельными кустами ивы, рябины, альпийской смородины или под низкой скальной сосной	26
		Участки злаково-ландышевого сосново-мелколиственного леса с кустарниками	23
Средний ярус скал и широкие долины между валами	Широкие уступы и долины между валами	Низкотравная луговина на скальной подложке	41
		Среднетравная луговина на скальной подложке	33
		Высокотравная луговина в небольшом скальном понижении на плато	80
		Под отдельными кустами ивы, рябины, альпийской смородины или под низкой скальной сосной	40
		Участки злаково-ландышевого сосново-мелколиственного леса с кустарниками	19
	Глубокие узкие скальные расщелины	Высокотравная луговина в глубокой скальной ложбине	31
		Под отдельными кустами ивы, рябины, альпийской смородины или под низкой скальной сосной	23
Нижний ярус скал	Широкие уступы	Высокотравные лугунины и дерновины густых злаков на скоплениях валунов, лежащих на скальной поверхности	11
Всего			411

качестве третьей птицы-няньки находились неподалеку от выводков серых гусей (Коузов, Кравчук, 2008). В таких случаях белошекая казарка держалась либо последней непосредственно за замыкающим выводок одним из родителей (чаще самцом), либо сбоку от выводка. Такие казарки отличались несколько гипертрофированным охранным поведением, чаще родителей поднимая тревоги и демонстрируя агрессию при приближении крупных чаек. В 2006 г. такая птица наблюдалась в составе неразмножающегося трио с серыми гусями (Коузов, Кравчук, 2008). Судя по поведению, это была самка. Во время полетов она все время стремилась оказаться между двумя гусями, сразу за самцом. На воде и суше самец серого гуся обычно “дежурил” на камне, в то время как две другие птицы кормились или отдыхали. В 2014 г. в Кижских шхерах Онежского оз. наблюдали белошекую казарку, державшуюся постоянно в паре с серебристой чайкой (Хохлова, Артемьев, 2015). Подобные поведенческие аномалии, на наш взгляд, связаны с дефицитом партнеров, возникающим при расселении птиц на новые территории.

Внутривидовые территориальные отношения. Подавляющее большинство пар (80.3% всех гнезд, $n = 486$) в восточной части Финского залива гнездились в 1995–2021 гг. в составе моновидовых колоний (табл. 6).

Анализ имеющихся данных выявил значимую корреляцию доли колониальных пар белошеких казарок от общей численности гнездовой группировки ($r = 0.59$, $p < 0.05$). Кроме того, доля колониальных пар увеличивалась по мере уменьшения расстояния от острова до берега или крупного лесного острова. Корреляция между долей (%) колониальных пар на острове от расстояния (км) от острова до берега составила $r = -0.58$, $p < 0.05$. На островах, удаленных от берега на более чем 10 км, гнездились только одиночные пары казарок.

Описание гнезд. Отмечено два типа гнезд. Почти все подробно описанные гнезда (75.9%, $n = 29$), которые располагались в верхнем ярусе скал в микропонижениях субстрата, были примитивными лунками с незначительным слоем подстилки из мелкого растительного мусора с диаметром

Таблица 5. Численность и распространение массовых колониальных птиц на 17 островах, занятых поселениями белошекой казарки, в северной зоне восточной части Финского залива

Вид	Количество островов, занятых поселениями вида	Количество гнездящихся пар вида	Гнезда белошекой казарки по соседству с данным видом		Минимальное расстояние между гнездами	Среднее расстояние между гнездами
			количество	доля гнезд, %		
Большой баклан (<i>Phalacrocorax carbo</i>)	6	1140–2240	71	17.27	12	15.31 ± 1.85
Лебедь-шипун (<i>Cygnus olor</i>)	7	1–8	8	1.95	15	18.43 ± 2.01
Серый гусь (<i>Anser anser</i>)	8	1–9	16	3.89	7	11.55 ± 3.02
Хохлатая черныш (<i>Aythya fuligula</i>)	10	11–37	77	18.73	2.8	3.93 ± 1.11
Большой крохаль (<i>Mergus merganser</i>)	11	11–19	31	7.54	2.5	3.77 ± 1.03
Средний крохаль (<i>Mergus serrator</i>)	11	9–17	40	9.73	1.8	4.94 ± 1.73
Турпан (<i>Melanitta fusca</i>)	3	1–7	1	0.24	11.5	11.5
Обыкновенная гага (<i>Somateria mollissima</i>)	14	101–188	331	80.54	1.2	2.91 ± 1.32
Серебристая чайка (<i>Larus argentatus</i>)	13	1340–2240	399	97.08	1.5	2.74 ± 1.43
Клуша (<i>Larus fuscus</i>)	11	70–150	36	8.76	1.5	3.82 ± 2.12
Морская чайка (<i>Larus marinus</i>)	8	6–10	6	1.46	2.5	4.45 ± 2.75
Сизая чайка (<i>Larus canus</i>)	4	21–32	20	4.87	4.5	6.71 ± 1.68
Речная крачка (<i>Sterna hirundo</i>)	2	32–105	6	1.46	5.5	7.33 ± 2.68
Чеграва (<i>Hydroprogne caspia</i>)	2	0–37	11	2.68	12	12
Гагарка (<i>Alca torda</i>)	6	44–85	2	0.49	11	11.5
Атлантический чистик (<i>Cephus grylle</i>)	6	2–8	1	0.24	12	12

Примечание. Указано расположение гнезд белошекой казарки ($n = 411$) относительно гнезд других видов птиц.

лотка 21–25 см. Бортики построек состояли исключительно из обильного пуха. Гнезда в среднем и нижнем ярусах скал, помещавшиеся среди высокотравных и низкотравных луговин и под кустами, являлись крупными постройками из измельченных злаков: диаметр 45–55 см, высота

валика над субстратом 5–10 см, диаметр лотка 21–26 см, глубина лотка 5.0–6.5 см.

Величина кладки и размеры яиц. В кладках сохранилось от двух до шести яиц, в среднем 4.79 ± 1.13 ($n = 139$). Размеры яиц $68.6–81.3 \times 47.4–51.9$ мм, в среднем $73.30 \pm 3.12 \times 49.99 \pm 1.57$ мм



Рис. 3. Вылупление в смешанной кладке белошекой казарки и обыкновенной гаги. О-в Рябинник, 6 июня 2019 г.

($n = 655$). Отмечено существенное значимое уменьшение этих величин в кладках, начатых во вторую половину периода откладки яиц (табл. 7).

Поведение выводков. Судя по прямым наблюдениям, а также возрасту встреченных выводков и срокам откладки яиц, вылупление в гнездах белошеких казарок в восточной части Финского залива происходило в период с начала 3-й пятидневки июня до конца 5-й пятидневки июля. Массовое появление птенцов в гнездах отмечалось во второй половине июня. Во время учетов выводки в возрасте до 5 дней встречались только у островов в местах гнездования птиц. Судя по учетам в конце июня и в июле, часть выводков более старшего возраста широко рассредоточивается вдоль побережья и по прибрежным островам. Так, в 2013–2015 гг. отдельные семьи белошеких казарок были встречены у северного побережья Финского залива и крупных прибрежных лесистых островов на расстоянии до 4–5 км от ближайшего известного места гнездования, а около многих прибрежных островов, где, судя по состоянию гнезд, произошло успешное вылупление, выводки стар-

ше пяти дней не отмечались. По нашим наблюдениям, выводки из гнезд на о-ве Стоглаз в возрасте около 5 дней перемещались через узкую протоку шириной 0.4 км к большому лесному о-ву Игривый и далее держались там на узких прибрежных луговинах и небольших островках вдоль берега этого острова. Обычно эти выводки держались группами из 2–5 семей. На островах, удаленных от берега на расстояние более 10 км (архипелаг Большой Фискал и Нерва), выводки держатся до подъема на крыло, что чаще всего происходит в первой декаде августа.

Линька

С 2013 г. стали отмечаться небольшие линочные скопления белошеких казарок у островов Нерва (10–12 особей), Долгий Риф (12–20 особей) и на архипелаге Большой Фискал (8–35 особей). Смена полетного оперения происходит в 3-й декаде июля–начале августа. Птицы держатся на наиболее выступающих в море плоских ска-

Таблица 6. Распределение гнезд белошековой казарки в моновидовых колониях в восточной части Финского залива в 1995–2021 гг.

Остров	1995	2005	2006	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	Всего гнезд в колониях
Родшер	–	–	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Долгий Риф		–	22	0	5	4	0	5	8	7	6	8	7	6	5	83
Западный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
Восточный Гребень	0	0	–	–	0	0	0	5	6	4	2	3	0	2	0	22
Каменная Земля	0	0	–	–	0	0	0	2	3	2	0	0	0	0	0	7
Галочий	0	0	–	–	3	–	0	3	5	3	0	0	0	0	0	14
Малая Отмель	0	0	–	–	6	–	0	10	14	7	0	2	0	0	0	39
Рябинник	0	0	–	–	4	0	0	6	10	11	8	10	8	7	4	68
арх. Большой Фискар	Фискар	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Кивимаа	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	4	0	0	10
	Маннонен	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Большой Западный	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Туман	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	2	0	0	0	0	9
Малый Фискар	0	3	5	0	6	0	3	4	12	10	10	8	6	8	6	81
Нерва	0	–	–	–	0	0	0	0	0	0	–	0	0	0	0	0
Стоглаз	–	–	–	–	0	0	–	0	3	9	9	10	9	7	6	53
Гусиный	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	0	0	0	2	0	2
Толскери	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	0
Реймосар	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего	0	3	27	0	24	4	3	35	67	56	40	44	34	32	21	390

Прочерк – нет данных.

Таблица 7. Средние величины кладок и яиц белошековой казарки, отложенных в первую (2–5-я пятидневки мая) и вторую (1–5-я пятидневки июня) половины периода откладки яиц и значения *t*-критерия для сравнения этих величин

Показатель	Май	Июнь	Весь период	<i>t</i> -значение
Величина кладки	5.17 ± 0.81 (<i>n</i> = 110)	3.34 ± 1.01 (<i>n</i> = 29)	4.79 ± 1.13 (<i>n</i> = 139)	10.24 (<i>p</i> < 0.001)
Длина яиц	73.64 ± 3.12 (<i>n</i> = 558)	71.35 ± 2.33 (<i>n</i> = 97)	73.30 ± 3.12 (<i>n</i> = 655)	6.89 (<i>p</i> < 0.001)
Ширина яиц	50.05 ± 0.98 (<i>n</i> = 558)	49.68 ± 1.02 (<i>n</i> = 97)	49.99 ± 1.57 (<i>n</i> = 655)	2.15 (<i>p</i> = 0.03)

n – количество измерений в группе.

листных мысах. Здесь же отмечались и отдельные подрощие выводки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Расселение белошековых казарок балтийской популяции в бореальной зоне северо-запада России началось значительно позже, чем в западных

частях Балтийского региона. Впервые на Балтике казарки начали гнездиться на о-ве Готланд (Larsson et al., 1988; Black et al., 2014), затем расселение птиц шло в восточном и западном направлениях. В рамках этого процесса появление казарки в российской части Балтики после заселения финских и эстонских территорий кажется вполне закономерным, в то время как дальнейшее появле-

ние гнездящихся птиц на Онежском и Ладожском озерах выглядит продолжением процесса расселения вида. Мы полагаем, что этот процесс еще далек от завершения. Так, обнаружение размножающихся белошековых казарок на севере Ладожского оз. (Агафонова и др., 2016), в шхерах Онежского озера (Хохлова, Артемьев, 2015), в Кандалакшском заливе Белого моря (Шутова, Кожин, 2018) и на баренцевоморском побережье Кольского п-ова (Мельников, 2005; Мельников, Плотников, 2017), вполне возможно, демонстрирует происходящее прямо на наших глазах слияние балтийско-западноевропейского и арктического очагов размножения вида.

Если на Северном море казарки могут гнездиться не только на островах, но и на материке, то на Балтике птицы предпочитают исключительно острова (Feige et al., 2008). Такой выбор характерен и для востока Финского залива и связан с тем, что острова – это территории, как правило, свободные от наземных хищников. В России казарки гнездятся на небольших островках площадью 0.7–12.5 га. Сходного размера острова казарки заселяют и в других районах Балтики. Так, в Эстонии казарки гнездятся на островах площадью 2–5.5 га (Leito, 1996). В Германии казарки заселяют особенно маленькие острова площадью менее 0.02 га (Feige et al., 2008). В Швеции колонии располагаются на относительно плоских островах площадью не более 300 га (Ganter et al., 1999).

Примечательна особенность гнездования белошековых казарок в бореальной зоне Северо-Запада России почти исключительно в ландшафте сглаженных скал. Почти все известные случаи гнездования были на скалистых шхерных островах у северных побережий Финского залива, Ладожского и Онежского озер в местах выхода Балтийского кристаллического щита. Большинство птиц заселяло выровненные площадки и ложбины среднего яруса скал в локальных участках с хорошо развитой травянистой растительностью или под кустами. Ландшафты районов гнездования на Онежском и Ладожском озерах также весьма схожи с этими ландшафтами. Подобный тип гнездования белошековых казарок был доминирующим в Арктике в период сильного сокращения численности и гнездового ареала в середине 20-го века (Сыроечковский, 1995; Успенский, 1951; Bauer, Glutz, 1968; Cramp, Simmons, 1977), выровненные приморские тундры и плоские прибрежные острова вид стал заселять лишь по мере роста популяции в течение последних сорока лет (Волков, Чуприн, 1995; Гаврило, 1991; Калякин, 1986; Сыроечковский, 1995; Filchagov, Leonovich, 1992; Kondratyev et al., 2013).

Предпочтение скального ландшафта находится в существенном противоречии с распределением кормовых ресурсов. На скальных островах

травянистая растительность представлена небольшими пятнами в понижениях субстрата и скальных трещинах. Из-за резкого свала глубин обильные водорослевые обрастания присутствуют обычно в полосе 2–5 м вокруг островов. Из водоплавающих птиц здесь предпочитают гнездиться преимущественно глубоководные ныряльщики: большой баклан, гага, гагарка и чистик (Коузов, Кравчук, 2020; Коузов, Шилин, 2016; Cherenkov et al., 2016; Shilin et al., 2014). В то же время у южного побережья Финского залива и в его центральной части присутствует большое количество небольших плоских моренных островов с обильной травянистой растительностью и примыкающими к ним обширными мелководными зонами с богатой водной растительностью (Kouzov et al., 2021; Zaynagutdinova et al., 2019). Эти острова активно используются для гнездования другими растительностными гусеобразными птицами – лебедешипуном (Коузов, 2005, 2016; Коузов, Кравчук, 2014), серым гусем (Коузов, 2005а; Коузов, Кравчук, 2013) и серой уткой (Коузов, Кравчук, 2010а, 2012), однако казарки на таких островах не встречаются.

Сходная картина наблюдается и в более западных частях Финского залива, и у его горла. Так, на шхерных скалистых архипелагах вдоль побережья Финляндии в настоящее время размножается около 3000–3500 пар белошековых казарок (Valkama et al., 2011), а на низких моренных островах в прибрежной зоне Эстонии – только 113 пар (Feige et al., 2008). Возможно, выбор скальных островов для гнездования является результатом предпочтений вида, а не дефицита других гнездопригодных территорий.

При этом белошековые казарки демонстрируют большую пластичность в выборе микробиотопов на скальных островах. В последние годы казарки заселяют даже лесные участки, что на ранних этапах колонизации восточной части Финского залива не отмечалось, и птицы гнездились только на безлесных скальных уступах и в расщелинах (Kouzov et al., 2018; Zaynagutdinova et al., 2019). Подобные ландшафтные предпочтения можно объяснить тем, что островной скальный ландшафт был изначальным местом существования вида (Птушенко, 1952; Сыроечковский, 1995; Успенский, 1951; Bauer, Glutz, 1968; Cramp, Simmons, 1977), наиболее безопасным для сохранения кладок и птенцов от наземных хищников. Вероятно, при заселении новых территорий птицы сперва стремятся использовать именно этот наиболее безопасный для них ландшафт.

Из адаптаций белошековой казарки, позволяющих размножаться в условиях малой кормовой емкости скальных биотопов в восточной части Финского залива, можно указать явное предпочтение казарками при заселении наиболее близ-

ких к берегу островков. При этом выводки после вылупления широко распределяются вдоль побережья, что снижает кормовую конкуренцию. Казарки явно тяготеют к островам, наиболее приближенным к берегу, чтобы выводки перемещались на небольшие расстояния. В России половина гнезд казарок расположена на островах, находящихся на расстоянии не более 2 км от берега. Похожее расстояние до берега преодолевают казарки в Голландии — 70–1500 м (Feige et al., 2008). В Германии это расстояние еще меньше — 10–400 м до побережья (Feige et al., 2008). При этом в некоторых районах на Балтике половина выводков удаляется на расстояние более 3000 м от колонии (Feige et al., 2008).

Казарки, гнездящиеся на Северном и Балтийском море, покидая гнездовые территории после вылупления птенцов, в течение выводкового периода, как правило, кормятся в сельскохозяйственных ландшафтах или в городских парках (Feige et al., 2008; Väänänen et al., 2011). В России казарки с выводками после вылупления также покидают гнездовые территории и перемещаются на побережье, однако вынуждены проводить послегнездовой период на естественных приморских лугах (с ограниченным количеством кормовых участков), поскольку сельское хозяйство на северном берегу Финского залива развито очень слабо. Поэтому, вероятно, рост численности казарок на российской территории балтийского побережья незначителен. Так как сельскохозяйственные луга и пастбища с высококалорийными кормовыми ресурсами казаркам недоступны на территории Ленинградской обл., то и рост численности гнездовой популяции в восточной части Финского залива должен быть менее существенным, чем в более западных районах.

Средняя величина кладки в восточной части Финского залива была достоверно больше этого показателя в 9 из 10 выборок из различных районов Русской Арктики, полученных в разные годы (табл. 8). Существенное увеличение величин кладок у птиц Финского залива по сравнению с птицами, гнездящимися в Арктике, вероятно, связано с многократным сокращением весеннего миграционного пути и, соответственно, с сокращением энергетических затрат на перелет, величина которых оказывает ключевое влияние на репродуктивные кондиции арктических гусей (Drent et al., 2007; Hahn, 2011).

Динамические изменения в популяциях белошекой казарки, происходящие в последние десятилетия, свидетельствуют о том, что, несмотря на экспоненциальный рост численности вида и многократное расширение его гнездовой области, вышедшей далеко за пределы Арктики и Субарктики, процесс этот не является инвазивным, т.е. он не связан напрямую с непреднамеренной

или преднамеренной интродукцией со стороны человека. Прямым доказательством тому является хорошо задокументированный естественный процесс вселения этого вида на о-в Готланд. Схема такова: задержка молодых птиц на весенней миграции — летование и линька неполовозрелых птиц в регионе — появление первых гнездящихся пар — рост гнездящейся группировки на островках восточного Готланда — расселение и появление новых колоний на других участках балтийских побережий (Forsslund, Larsson, 1991; Larsson et al., 1988). Все случаи выпуска белошеких казарок из зоопарков Финляндии происходили гораздо позже начала этого естественного процесса и послужили “приятным дополнением” к нему, а не точкой его инициации (Väsänen et al., 1998; Väänänen et al., 2011).

Таким образом, появление на Балтике и на побережьях Северного моря вида, характерного для Субарктики, экстраординарным событием не является. На побережьях Балтийского моря известны места размножения морской чернети, синьги, турпана, морянки, камнешарки, белохвостого песочника, полярной крачки и короткохвостого поморника (Cramp, Simmons, 1977, 1983; Curry-Lindahl, 1964; Hilden, 1987; Rutschke, 1989). Ареалы обыкновенной гаги, гагарки, чистика и тонкоклювой кайры от Балтики доходят до Ла-Манша и Бретани (Cramp, Simmons, 1977, 1983; Rutschke, 1989). А такие тундровые виды как галстучник, золотистая ржанка и чернозобик в регионе Балтики образуют даже устойчивые обособленные “южные подвиды” (Cramp, Simmons, 1983). Все эти случаи также являются следствиями не только смягчающего действия приморского климата и наличия большого количества прибрежных азональных и интразональных местообитаний, имеющих довольно сходный облик в различных климатических зонах, но и следствием долговременной динамики климата, обуславливавшей существенную пульсацию ареалов этих видов птиц в Голоцене (Кривенко, 1991). И единственным отличием в ситуации с белошекой казаркой является то обстоятельство, что процесс происходит прямо на наших глазах. А это, в свою очередь, и представляет огромный интерес для науки как живая модель для изучения механизмов расселения (Guo, 2014).

В настоящее время процесс расселения и популяционного роста белошекой казарки вызывает многочисленные вопросы, на которые пока нет однозначных ответов. Несомненно, драйверами этого процесса послужили развитие теплой фазы климата и усиление мер по охране вида на зимовках, а также увеличение использования удобрений в сельском хозяйстве (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995; Madsen et al., 1999; Prop, de Vries, 1993). Однако расширение ареала вида при развитии

Таблица 8. Средние величины кладок по данным из разных районов русской Арктики и величины *t*-критерия при их сравнении со средней величиной кладки в восточной части Финского залива (4.79 ± 1.13 , $n = 137$)

Район исследований	Источник данных	Годы	Величина кладки	Число кладок	Значения <i>t</i> -критерия при сравнении с нашими данными	Критическое значение <i>t</i> ($p = 0.05$)
п-ов Канин	Filchagov, Leonovich, 1992	1990–1991	4.61 ± 0.25	30	1.69	1.96
о. Колгуев	Пономарева, 1992	1989–1990	3.99 ± 0.09	195	8.27	1.96
о. Колгуев	Кондратьев и др., 2009	2006	3.61 ± 0.03	893	12.22	1.96
о. Колгуев	Кондратьев и др., 2009	2007	3.36 ± 0.21	87	14.43	1.96
о. Колгуев	Кондратьев и др., 2009	2008	3.42 ± 0.22	54	13.55	1.96
Югорский п-ов	Filchagov, Leonovich, 1992 (Morozov B.B., устное сообщение)	1990	4.08 ± 0.26	38	6.74	1.96
о. Вайгач	Filchagov, Leonovich, 1992 (Morozov B.B., устное сообщение)	1991	4.32 ± 0.12	109	4.83	1.96
о. Вайгач	Filchagov, Leonovich, 1992 (Syroechkovsky E.E., устное сообщение)	1988	4.02 ± 0.2	20	7.24	1.96
о. Вайгач	Гуртовая, 1997	1995–1996	3.93 ± 0.19	59	8.63	1.96
Колоколковская губа	Van der Jeugd et al., 2009	2002	2.77 ± 0.10	252	20.88	1.96

Примечание. *t*-критерий в данной таблице рассчитывался по формуле на основе средних значений и стандартных отклонений (Лакин, 1990).

теплой фазы климата шло преимущественно с северо-востока на юго-запад, т.е. в направлении, противоположном направлению изменений основных климатических факторов (сроков наступления весны, средних летних температур и длительности безморозного периода) (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995; Madsen et al., 1999). Так, в конце многовекового холодного периода – в первой половине 20-го века – рефугиум российской популяции белошекой казарки находился в самом холодном восточном углу Баренцевоморского бассейна на островах Вайгач и Новая Земля (Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995). Отсюда птицы стали расселяться на более западные участки прибрежной зоны Баренцева моря, где даже при климатическом пессимуме условия были существенно лучше благодаря действию Гольфстрима (по данным исследований тех же авторов). При этом появление новых мест гнездования в районах весенних миграционных остановок на Балтике началось практически одновременно с событиями в Арктике (Сыроечковский, 1995; Filchagov, Leonovich, 1992; Forslund, Larsson, 1991; Larsson et al., 1988).

Рядом авторов высказывается вполне обоснованная гипотеза, что подобный странный рефу-

гиум образовался в результате прямого преследования вида со стороны человека на морских побережьях и островах более западных частей Баренцева моря и что нынешнее расселение птиц является лишь восстановлением старого ареала в результате усиления мер по охране вида (Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995). Однако появление балтийско-западноевропейского очага размножения вида эта гипотеза не объясняет. Кроме того, в таком случае непонятно, почему в первой половине и в середине 20-го века не было даже попыток гнездования вида на островах заповедников восточного и северного побережья Кольского п-ова (Гавриловские острова, архипелаг Семь Островов и Айновы о-ва), где климатические условия еще мягче, чем на п-ове Канин и о-ве Колгуев. Заселять Восточный Мурман белошекие казарки стали в самую последнюю очередь, и до сих пор численность их здесь относительно невысока (Мельников, 2005; Мельников, Плотников, 2017).

Не меньший интерес представляет масштабная смена биотопических предпочтений белошекой казарки при расселении в новые районы гнездования – вместо скальных уступов и речных обрывов Вайгача и Новой Земли (Калякин, 1986; Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Cramp, Sim-

mons, 1977; Prop et al., 1984) вид стал активно заселять низменные островки, приморские косы и лайды, а также участки сырых тундр (Гаврило, 1991; Карагичева, 2011; Минеев, Минеев, 2004; Пономарева, 1992; Розенфельд и др., 2021; Сыроечковский, 1995; Фильчагов, 1997; Filchagov, Leonovich, 1992; Glazov et al., 2021; Gurtovaya, Litvin, 2001; Karagicheva et al., 2011). Ранее считалось, что скальное гнездование является изначальной характерной чертой вида, связанной с адаптациями к сохранению кладок от наземных разорителей (Гуртовая, 1997; Мензбир, 1895; Птушенко, 1952; Сыроечковский, 1995; Cramp, Simmons, 1977). В рамках гипотезы об образовании рефугиума в восточном секторе Баренцева моря в результате антропогенного преследования высказывается обоснованное предположение, что гнездование на скалах и речных обрывах было вынужденным. Такой выбор происходил из-за того, что в условиях очень позднего развития весенних событий именно эти участки освобождаются из-под снега первыми, и что при потеплении климата и восстановлении прежнего западно-баренцевоморского участка ареала этот лимит был снят (Розенфельд и др., 2021).

При вселении белошекой казарки на побережья Балтийского моря мы видим, что первые ее поселения на Готланде и на островах Западно-Эстонского архипелага также появились в сходных биотопах — на низменных выровненных островках с низкотравной растительностью (Сыроечковский, 1995; Black et al., 2014; Forslund, Larsson, 1991; Larsson et al., 1988; Leito, 1996; van der Graaf et al., 2007). При дальнейшем расселении на юг и юго-запад в Северной Германии и Голландии птицы продолжали гнездиться в низменных приморских местообитаниях (Сыроечковский, 1995; Feige et al., 2008). Однако при распространении на северо-восток, достигнув краев Балтийского кристаллического щита на Финском заливе, птицы начинают размножаться почти исключительно в скальном возвышенном ландшафте, избегая низких выровненных моренных островов (Kouzov et al., 2018; Väänänen et al., 2011). Исходя из вышесказанного видно, что выходы скал остаются предпочтительным для вида гнездовым биотопом, но бурный популяционный рост как бы выталкивает избыток птиц в новые, более распространенные местообитания.

Потепление климата в Арктике привело к более раннему прилету на места гнездования белошеких казарок и более позднему отлету с зимовок (Eichhorn et al., 2006; Lameris et al., 2018). Таким образом значительно сократилось время пребывания на промежуточных остановках (Розенфельд и др., 2021; Eichhorn et al., 2006). Однако на Северо-Западе России изменения миграционных стратегий белошеких казарок имеют противоположную направленность. Миграции птиц начи-

наются приблизительно на месяц раньше, чем 30 лет назад (Мальчевский, Пукинский, 1983). При этом идет образование новых миграционных стоянок на островах Финского залива (Коузов, 2010, 2015; Коузов, Лосева, 2014), на полях восточного Приладожья в районе г. Олонец (Артемьев и др., 2009, 2011, 2013; Лапшин и др., 2016), Прионежья у г. Шуя (Артемьев и др., 2010) и в дельте Северной Двины (Андреев, 2005).

Изменения миграционного поведения птиц можно объяснить тем, что емкость старых миграционных стоянок уже недостаточна для вмещения растущей популяции, и часть птиц вынуждена искать новые места остановок вдоль миграционного пути (Eichhorn et al., 2009). В результате миграционная стратегия вида меняется: часть птиц по-прежнему совершает дальний поздний безостановочный бросок на п-ов Канин после длительной стоянки в Западной Эстонии (Leito, 2008; Van der Graaf et al., 2006), в то время как другая часть перемещается короткими бросками после непродолжительных остановок, двигаясь “за зеленой волной” (Najafabadi et al., 2014, 2015), подобно гусям рода *Anser* (Drent et al., 1978; Van der Graaf et al., 2006). Этому способствует переход белошеких казарок на кормление на полях совместно с гусями (Артемьев и др., 2009, 2011, 2013; Лапшин и др., 2016; Розенфельд и др., 2021). Для сравнения, черная казарка, на зимовках и миграционных остановках питающаяся преимущественно морским растением зостерой *Zostera marina* (Розенфельд, Шереметьев, 2016; Cramp, Simmons, 1977; Hassall et al., 2001), до настоящего времени вынуждена мигрировать одним дальним броском из Западной Эстонии в дельту Северной Двины в конце мая — начале июня (Мальчевский, Пукинский, 1983; Коузов, 2010; Андреев, 2005) во многом потому, что зостера между данными местами стоянок нигде более не произрастает.

На наш взгляд, вышеуказанные особенности экспансии белошекой казарки из арктических районов в места с более мягким климатом, практически синхронное с расселением в Арктике ее расселение в регионе Балтийского и Северного морей, а также существенная смена биотопического распределения и миграционной стратегии не могут быть объяснены только воздействием на птиц динамики климата и усиления мер по ее охране на местах зимовки и миграционных остановок. Подобные события, возможно, связаны с проявлением активно идущего микроэволюционного процесса (Бигон и др., 1989; Guo, 2014). Так, в конце 19-го века—первой половине 20-го столетия, под воздействием климатического песенума и усиления антропогенного пресса вид, вероятно, проходил через эволюционное “бутылочное горлышко”. В результате в популяции накопилось определенное количество особей с широкой нормой реакции на фотопериодические

и ландшафтно-климатические условия среды. И именно за счет этих птиц, при улучшении жизненных условий началась взрывной рост численности вида и практически синхронное расселение его в местах прежних миграционных остановок с весьма различными условиями обитания.

Следует обратить внимание, что большинство районов размножения казарок на Балтийском и Северном море являются ООПТ (Feige et al., 2008). В Швеции половина мест гнездования казарок представляет собой ООПТ, другая половина расположена в районах, которые использовались ранее в военных целях, и фактор беспокойства здесь до сих пор невысок (Feige et al., 2008), в Финляндии половина гнезд также находится на ООПТ (Valkama et al., 2011; Väänänen et al., 2011).

В российской части Финского залива казарки также гнездятся преимущественно в местах, которые до недавнего времени были закрыты для посещения (приграничная зона) и где уровень беспокойства был невысок. Однако после снятия ряда ограничений пограничного режима в 2017 г. здесь значительно чаще появляются туристы и возрастает уровень беспокойства для птиц.

В настоящее время существуют серьезные проблемы с охраной мест гнездования белошей казарки в регионе, несмотря на то что большая часть из них формально входит в состав ООПТ. Вне состава ООПТ находятся только острова Нерва, Гусиный, Малый Фискал и Туман. Остров Стоглаз входит в состав регионального природного парка “Кивипарк”, однако штата охраны здесь нет. Большая часть других островов у северного побережья Финского залива входит в состав организованного в 2017 г. федерального заповедника “Восток Финского залива”, однако до сих пор у заповедника отсутствуют штат охраны и инфраструктура. Таким образом, первостепенными задачами сохранения вида в регионе являются организация реального режима охраны на всех уже существующих ООПТ и организация региональных ООПТ на островах Нерва, Гусиный, Малый Фискал и Туман.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Все исследования и обработка данных производились авторами за собственный счет.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонова Е.В., Михалёва Е.В., Соколовская М.В., 2016. Гнездование канадской *Branta canadensis* и белошей казарки *B. leucopsis* казарок на островах Валаамского архипелага Ладожского озера // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1257. С. 801–802.
- Андреев В.А., 2005. Экологические особенности миграций гусеобразных в устьевой части Северной Двины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Артемов А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Симонов С.А., 2009. Особенности динамики весенних скоплений гусеобразных птиц *Anseriformes* на Олонецких полях Карелии в 2009 году // Русский орнитологический журнал. Т. 18. Экспресс-выпуск 522. С. 1891–1899.
- Артемов А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Симонов С.А., Логинов И.И., 2011. Особенности динамики весенних скоплений гусеобразных птиц *Anseriformes* на Олонецких полях Карелии в 2010 и 2011 годах // Русский орнитологический журнал. Т. 20. Экспресс-выпуск 706. С. 2293–2300.
- Артемов А.В., Симонов С.А., Лапшин Н.В., Логинов И.И., 2013. Особенности динамики весенних скоплений гусеобразных птиц *Anseriformes* на Олонецких полях Карелии в 2013 году // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск 933. С. 2948–2953.
- Артемов А.В., Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., 2010. Весенняя орнитофауна агроценозов поселка Шуя // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. СПб: Тускарора. Вып. 8. С. 30–38.
- Белопольский Л.О., 1956. Некоторые данные о полете птиц осенью 1954 года на побережье Белого моря и перспективах организации наблюдений за миграциями птиц в Карело-Финской ССР. Ежегодник Общества естествоиспытателей при Академии наук Эстонской ССР. Т. 49. С. 65–73.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир. 450 с.
- Бубырева В.А., Бузун В.А., Волкович Н.М., Коузов С.А., Шаповалова О.В., Шукин А.К., 1993. Отчет Кургальской экспедиции Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей в полевой сезон 1992 г. // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 2(10). С. 111–117.
- Бузун В.А., 1997. Остров Сескар (восточная часть Финского залива). Материалы первого семинара по программе “Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России”. СПб.: Тускарора. С. 42–49.
- Бузун В.А., 1998. Данные о миграции птиц на острове Сескар (Финский залив, Балтийское море) весной 1997 г. // Материалы второго семинара по программе “Изучение состояния популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений в России” (18–20 февраля 1998 г., Москва). М.: ГУП ВТИИ. С. 47–69.
- Волков А.Е., 2013. Наблюдения за весенним пролетом птиц на Онежском полуострове в 2013 году // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск 931. С. 2875–2892.
- Волков А.Е., Брагин А.В., Покровская И.В., Волкова Е.В., 2015. Весенний пролет гусей и лебедя-кликун на Онежском полуострове в 2014 г. // Казарка — Бюл-

- летень Рабочей Группы по Гусеобразным Северной Евразии. Вып. 18. С. 91–103.
- Волков А.Е., Чуприн И.И., 1995. Новые сведения о гнездовании белошейной казарки (*Branta leucopsis*) на острове Колгуев // Бюллетень РГГ. № 1. С. 47–50.
- Гаврило М.В., 1991. Белошекая казарка на острове Колгуеве // Материалы 10-й всесоюз. орнитологической конференции. Минск. Ч. 2. С. 128.
- Гуртовик В.В., Поповкина А.Б., Соловьёв М.Ю., 2015. Первый случай гнездования белошейной казарки на Таймыре // Казарка. Вып. 18. С. 25–29.
- Гагинская А.Р., Носков Г.А., Резвый С.П., 1997. О находке гнезда белошейной казарки на Финском заливе // Казарка. Вып. 3. С. 111–112.
- Гуртовик Е.Н., 1997. Условия гнездования белошеких казарок на острове Вайгач в 1996 году // Казарка. Вып. 3. С. 109–110.
- Иовченко Н.П., Гагинская А.Р., Носков Г.А., Резвый С.П., 2002. Результаты орнитологического обследования островов Финского залива в 1994–1995 годах // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России. Труды Биологического НИИ. Т. 48. С. 100–120.
- Калякин В.Н., 1986. О распространении и экологии белошейной казарки на Острове Вайгач и Югорском полуострове // Актуальные проблемы орнитологии. М.: Наука. С. 93–103.
- Карагичева Ю.В., 2011. Особенности экологии белошейной казарки (*Branta leucopsis*) при освоении новых местообитаний в Субарктике. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Кишинский А.А., 1979. Миграции белошейной казарки – *Branta leucopsis* (Bechst) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Аистообразные – Пластинчатоклювые). М.: Наука. 229 с.
- Кондратьев А.В., Зайнагутинова Э.М., Круценберг Х., 2009. Современный статус и биология гусей на острове Колгуеве // Казарка. Т. 15. Вып. 2. С. 31–70.
- Коузов С.А., 1995. Новые сведения о некоторых видах казарок в Восточной части Финского залива // Бюллетень рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. № 1. С. 174–177.
- Коузов С.А., 2005. Адаптации к открытым морским мелководьям у лебедей-шипун, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива). Материалы 111 Междунар. симпозиума “Гусеобразные Северной Евразии”. Санкт-Петербург. С. 160–162.
- Коузов С.А., 2005а. Адаптации к открытым морским мелководьям у серых гусей, гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива). Материалы 111 Междунар. симпозиума “Гусеобразные Северной Евразии”. Санкт-Петербург. С. 162–163.
- Коузов С.А., 2009. Летне-осенние скопления и транзитные миграции водно-болотных птиц на Кургальском полуострове в 2007 г. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. Вып. 6. С. 71–87.
- Коузов С.А., 2010. Весенняя миграция водно-болотных птиц на Кургальском полуострове в 2008 г. // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-западе России. Вып. 7. С. 42–59.
- Коузов С.А., 2011. Миграции белошейной и черной казарок через Кургальский полуостров и сопредельные участки восточной части Финского залива. Тезисы 4-го совещания рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии “Гусеобразные Северной Евразии”. Элиста 24–29 марта 2011 г.
- Коузов С.А., 2015. О массовых стоянках белошейной казарки *Branta leucopsis* на Кургальском полуострове весной 2008 и 2015 годов // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1194. С. 3463–3467.
- Коузов С.А., 2016. Лебедь-шипун (*Cygnus olor* Gmelin 1789) в восточной части Финского залива: история расселения, распределение размножающихся птиц и биология размножения // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. № 2. С. 38–69.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2008. Первый случай гнездования белошейной казарки *Branta leucopsis* на Кургальском полуострове // Русский орнитологический журнал. Т. 17. № 423. С. 908–910.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2010. Наблюдения за миграциями водно-болотных птиц и миграционными стоянками 16.05–04.06.2009 г. на Березовых островах // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-западе России. Вып. 8. С. 83–88.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2010а. Гнездование серой утки в Ленинградской области // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. V Международный симпозиум 1–5 сентября 2010 г. Рабочеостровск, Карелия, Россия. Петрозаводск. С. 134–135.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2012. Серая утка в восточной части Финского залива: история заселения, биология и миграции // Бюллетень РГГ “Казарка”. Вып. 15. № 2. С. 106–139.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2013. Серый гусь (*Anser anser*) в Ленинградской области: основные тенденции многолетних изменений численности, экология, миграции и перспективы реинтродукции // Вестник охотоведения. Т. 10. № 1. С. 5–16.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2014. Биология лебедя-шипуна (*Cygnus olor*) в восточной части Финского залива // Вестник охотоведения. Т. 11. № 2. С. 199–203.
- Коузов С.А., Кравчук А.В., 2020. Большой баклан *Phalacrocorax carbo* в восточной части Финского залива: долговременная динамика численности, распределение и роль в местных экосистемах // Русский орнитологический журнал. Т. 29. № 2014. С. 6037–6038.
- Коузов С.А., Лосева А.В., 2014. О локальных путях пролета и миграционных стоянках морских птиц в восточной части Финского залива по результатам судовых учетов 2010–2013 гг. // Вестник охотоведения. Т. 11. № 2. С. 204–210.
- Коузов С.А., Лосева А.В., 2014а. О локальных путях пролета и миграционных стоянках морских птиц в восточной части Финского залива по результатам судовых учетов 2010–2013 гг. // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Тезисы докладов VI Международного симпозиума. 31 марта–4 апреля 2014 г. Черные камни, Карелия, Россия, Петрозаводск. С. 55–56.
- Коузов С.А., Шилин М.В., 2016. Основные тенденции многолетней динамики сообществ гидрофильных птиц островной зоны восточной части Финского

- залива // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1257. С. 799–801.
- Кривенко В.Г., 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 270 с.
- Кумари Э., 1963. Динамика численности некоторых мигрирующих морских птиц на Белом море и в восточной части Балтийского моря. Сообщения Прибалтийской Комиссии по изучению миграции птиц. Т. 2. С. 67–80.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия. М.: Высшая Школа. 350 с.
- Лапшин Н.В., Артемьев А.В., Симонов С.А., 2016. Численность белошейной казарки *Branta leucopsis* (Bechst) на весенних стоянках и ее статус в южной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. № 7. С. 85–92.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Т. 1. Л.: Изд. ЛГУ. 480 с.
- Мельников М.В., 2005. Первый случай гнездования белошейных казарок *Branta leucopsis* на Восточном Мурмане // Русский орнитологический журнал. Т. 14. № 304. С. 1022–1023.
- Мельников М.В., Плотников Р.В., 2017. Летопись природы по району архипелага Семь островов, Баренцево море, за 2016 год // Летопись природы Канда-лакшского заповедника. Кн. 62. С. 7–161.
- Мензбир М.А., 1895. Птицы России, 1. М. 836 с.
- Минеев Ю.Н., 1984. О гнездовании белошейной казарки на Югорском полуострове // Орнитология. Вып. 19. С. 183.
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю., 2004. Современное состояние малоземельской популяции белошейной казарки *Branta leucopsis* // Русский орнитологический журнал. Т. 13. Экспресс-выпуск 267. С. 655–661.
- Нейфельдт И.А., 1970. Обзор орнитологических исследований в Карелии. Труды Зоологического института Академии Наук СССР. Т. 47. С. 67–110.
- Носков Г.А., Федоров В.А., Гаинская А.Р., Сагитов Р.А., Бузун В.А., 1993. Орнитофауна островов восточной части Финского залива. Русский орнитологический журнал. Вып. 2 (2). С. 163–173.
- Пономарева Т.С., 1991. Белошейная казарка в окрестностях острова Колгуева // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции. Минск: Наука и техника. Ч. 2, кн. 2. С. 157–158.
- Пономарева Т.С., 1992. Гнездование белошейной казарки в районе острова Колгуев // Бюллетень московского общества испытателей природы. Вып. 98. № 2. С. 39–44.
- Птушенко Е.С., 1952. Отряд Гусеобразные. Подсемейство Гусиные. В кн.: Деметьев Г.П., Гладков Н.А. Птицы Советского Союза. М.: Советская Наука. С. 247–344.
- Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С., 2016. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // Журнал общей биологии. Т. 77. № 1. С. 16–37.
- Розенфельд С.Б., Волков С.В., Рогова Н.В., Киртаев Г.В., Соловьев М.Ю., 2021. Влияние изменений условий гнездования в Арктике на экспансию российской популяции белошейной казарки (*Branta leucopsis*) // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 510–523.
- Рымкевич Т.А., Носков Г.А., Коузов С.А., Уфимцева А.А., Зайнагутдинова Э.М., Стариков С.А., Рычкова А.Л., Иовченко Н.П., 2012. Результаты синхронных учетов мигрирующих птиц в Невской губе и на прилегающих акваториях весной 2012 года // Изучение динамики популяций мигрирующих птиц и тенденций их изменений на Северо-Западе России. Вып. 9. С. 68–79.
- Сыроечковский Е.Е. мл., 1995. Новое в гнездовом распространении белошейных казарок в России // Казарка. Бюллетень РГГ. № 1. С. 39–45.
- Успенский С.М., 1951. Гнездовья белошейной казарки на Новой Земле // Охрана природы. М. С. 124–127.
- Фильчагов А.В., 1997. Массовое повторное гнездование белошейных казарок *Branta leucopsis* на полуострове Канин, Россия // Казарка. № 3. С. 101–197.
- Харитонов С.П., 2018. Материалы мониторинга орнитофауны участка “Бухта Медуза” // Летопись природы ФГБУ “Заповедники Таймыра”, 2018 г. Кн. 6. Норильск. С. 187–213.
- Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., 2015. Первая регистрация гнездования белошейной казарки *Branta leucopsis* на Онежском озере // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1152. С. 2021–2024.
- Храбрый В.М., Байбекова С.А., 2016. Гнездование белошейной казарки *Branta leucopsis* в Выборгском заливе (Ленинградская область) // Русский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1235. С. 80–81.
- Шутова Е.В., Кожин М.Н., 2018. Белошейная казарка в Кандалакшском заливе Белого моря // Казарка. № 20. С. 127–129.
- Alsos I.G., Elvebakk A., Gabrielsen G.W., 1998. Vegetation exploitation by barnacle geese *Branta leucopsis* during incubation on Svalbard // Polar Research. V. 17. P. 1–14.
- Black J., Prop J., Larsson K., 2014. The Barnacle Goose. London: T & AD Poyser. 287 p.
- Bauer K., Glutz U.-N., 1968. Handbuch der Vogel Mittel Europas. Hrsg. Von G. Neuhammer. 2. Anseriformes. Frankfurt/Main: Akad. Verl.-Ges. P. 5–356.
- Boyd H., 1961. The number of Barnacle geese in Europe in 1959–60 // Wildfowl Trust Ann. Rep. 12. P. 116–124.
- Cherenkov A.E., Kouzov S.A., Semashko V.Y., Tertitski G.M., Semashko E.V., 2016. Present status of Razorbills *Alca torda* in Russia: occurrence, population and migrations // Marine Ornithology. V. 44. № 2. P. 207–213.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds), 1977. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Oxford–London–New York: Oxford University Press. P. 1–722.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (eds), 1983. Birds of Western Palearctic. Vol. 3. Oxford–London–New York: Oxford University Press. 913 p.
- Curry-Lindahl K., 1964. The situation of ducks, geese and swans in Norway, Sweden and Finland. Proc. Est. Europ. Meet. Wildfowl Conservat., St. Andrews, 1963. London: Nature Conservancy. P. 62–73.
- Drent R., Ebging B., Weijand B., 1978. Balancing the energy budget of arctic-breeding geese throughout the annual cycle: a progress report // Verhandlungen der Ornithologische Gesellschaft in Bayern. V. 23. P. 239–264.
- Drent R.H., Eichhorn G., Flagstad A., Van der Graaf A.J., Litvin K.E., Stahl J., 2007. Migratory connectivity in Arctic geese: spring stopovers are the weak links in meeting targets for breeding // Journal of Ornithology. V. 148. № 2. P. 501–514.
- Eichhorn G., Afanasyev V., Drent R.H., van der Jeugd H.P., 2006. Spring stopover routines in Russian Barnacle Geese *Branta leucopsis* tracked by resightings and geolocation // Ardea. Vol. 94. P. 667–678.
- Ganter B., Larsson K., Syroechkovsky E.V., Litvin K.E., Leito A., Madsen J., 1999. Barnacle Goose *Branta leu-*

- copsis*: Russia // Baltic. In: Madsen J., Cracknell G., Fox A.D. (eds) Goose populations of Western Palearctic. A review of status and distribution. Wetlands International Publishing. Vol. 48. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands. National Environmental Research Institute, Rönne, Denmark. P. 270–283.
- Glazov P.M., Loshchagina J.A., Kondratyev A.V., Zaynagutdinova E.M., Kruckenberg H., Pokrovsky I.G., 2021. The long-term monitoring of bird populations on Kolguev island in the Barents sea // Arctic. V. 74 (Suppl. 1). P. 23–40.
- van der Graaf S.A.J., Stahl J., Klimkowska A., Bakker J.P., Drent R.H., 2006. Surfing on a green wave – how plant growth drives spring migration in the Barnacle goose *Branta leucopsis* // Ardea. V. 94. P. 567–577.
- van der Graaf S.A.J., Stahl J., Veeneklaas R.M.A., Bakker J.P., 2007. Vegetation characteristic of brackish marsh on Gotland and foraging choices of migrating and brood rearing geese // Ann. Bot Fennici. V. 44. P. 33–41.
- Gurtovaya E.N., Litvin K.E., 2001. Changes in Barnacle Goose nest distribution on Vaygach Island (1986–1997). Proc. 6th Annual Meeting of the Goose Specialist Group of Wetlands International. P. 28–29.
- van der Jeugd H.P., Eichhorn G., Litvin K.E., Stahl J., Larsson K., van der Graaf S.A.J., Drent R.H., 2009. Keeping up with early springs: rapid range expansion in an avian herbivore incurs a mismatch between reproductive timing and food supply // Global Change Biology. V. 15. Issue 5. P. 1057–1071.
- Feige N., van der Jeugd H.P., van der Graaf S.A.J., Larsson K., Leito A., Stahl J., 2008. Newly established breeding sites of the Barnacle Goose *Branta leucopsis* in North-western Europe – an overview of breeding habitats and colony development // Vogelwelt. № 129. P. 244–252.
- Filchagov A.V., Leonovich V.V., 1992. Breeding range expansion of Barnacle and Brent Geese in the Russian European North // Polar Research. V. 11. № 2. P. 41–46.
- Forslund P., Larsson K., 1991. Breeding range expansion of the Barnacle Goose *Branta leucopsis* in the Baltic area // Ardea. V. 79. P. 343–346.
- Fox A.D., Madsen J., 2017. Threatened species to superabundance: The unexpected international implications of successful goose conservation // Ambio. V. 46 (Suppl. 2). P. 179–187.
- Hahn S., Loonen M.J.J.E., Klaassen M., 2011. The reliance on distant resources for egg formation in high Arctic breeding barnacle geese *Branta leucopsis* // J. Avian Biol. V. 42. P. 159–168.
- Hassall M., Riddington R., Helden A., 2001. Foraging behaviour of brent geese, *Branta b. bernicla*, on grasslands: effects of sward length and nitrogen content // Oecologia. V. 127. P. 97–104.
- Hilden O., 1987. Recent changes in the sea-bird populations of Finland // Водно-болотные угодья и водоплавающие птицы. Таллин. С. 74–83.
- Karagicheva J., Rozenfeld S., van der Jeugd H., Rakhimberdiev E., 2011. A pilot analysis of diet composition of Barnacle Geese *Branta leucopsis* at a sub-arctic salt marsh on the Kanin peninsula, Russia // Goose Bulletin. V. 13. P. 3–7.
- Kondratyev A., Zaynagutdinova E., Kruckenberg H., 2013. Barnacle Goose *Branta leucopsis* abundance on Kolguev Island – current status and history of population growth // Wildfowl. V. 63. P. 56–71
- Kontiotkorpil J., Rusanen P., 2014. Survey of springtime arctic bird migration in Vyborg in 1988–2008 and in Kurortny District in 1992–2001 // Reports of the Finnish Environment institute. P. 39.
- Koop B., 1998. Die Brutansiedlung und Bestandentwicklung der Weißwangengans *Branta leucopsis* in Schleswig-Holstein // Limicola. V. 12. P. 72–76.
- Kouzov S., Zaynagutdinova E., Sagitov R., Rychkova A., 2018. Nesting of Barnacle Goose (*Branta leucopsis*) in the Russian part of the Gulf of Finland // Arctic. V. 71. № 1. P. 76–88.
- Kouzov S., Zaynagutdinova E., Kravchuk A., 2019. Late nesting makes Barnacle Geese *Branta leucopsis* sensitive to anthropogenic disturbance in the Russian part of the Baltic Sea // Wildfowl. V. 69. P. 160–175.
- Kouzov S.A., Gubelit, Y.I., Kravchuk A.V., Koptseva E.M., Zaynagutdinova E.M., Nikitina V.N., 2021. Seasonal changes in the diet of Mute Swans *Cygnus olor* in the recently colonised eastern Gulf of Finland // Wildfowl. V. 71. P. 83–107.
- Kruckenberg H., Hasse T., 2004. Nonnenganse (*Branta leucopsis*) als Brutvogel an der Unterems // Vogelkdl. Ber. Niedersachsen. V. 36. P. 83–88 [In German].
- Lameris T.K., van der Jeugd H.P., Eichhorn G., Dokter A.M., Bouten W., Boom M.P., Litvin K.E., Ens B.J., Nolet B.A., 2018. Arctic geese tune migration to a warming climate but still suffer from a phenological mismatch // Current Biology. V. 28. P. 1–7.
- Larsson K., Forslund P., Gustafsson L., Ebbinge B., 1988. From the high Arctic to the Baltic: the successful establishment of a Barnacle Goose *Branta leucopsis* population on Gotland, Sweden // Ornithologica Scandinavica. V. 19. P. 182–189.
- Leito A., 1996. The Barnacle Goose in Estonia // Estonia Maritime. V. 1. P. 1–103.
- Leito A., 2008. Internationally important staging areas for geese in Estonia // Vogelwelt. V. 129. P. 191–194.
- Madsen J., Cracknell G., Fox A.D., 1999. Goose populations of the Western Palearctic. A review of status and distribution // Wetlands International Publication. V. 48. P. 1–344.
- Meinger P.L., van Swelm N.D., 1994. Brandganzen *Branta leucopsis* als broedvogel in het Deltagebied // Limosa. V. 67. P. 1–5.
- Mortensen E., Hansen M., 1999. Ynglefugle på Saltholm 1998–1999. In: Københavns Amt og Københavns Lufthavn: Natur for waltnings rapport nr. 32, København. P. 49.
- Najafabadi S.M., Wang T., Skidmore A.K., Toxopeus A.G., Kölzsch A., et al., 2014. Migratory Herbivorous Waterfowl Track Satellite-Derived Green Wave Index // PLoS ONE. V. 9(9). P. e108331.
- Najafabadi S.M., Darvishzadeh R., Skidmore A.K., Kölzsch A., Vrieling A., Nolet B.A., Exo K.-M., Meratnia N., Havinga P.J.M., Stahl J., Toxopeus A.G., 2015. Satellite-versus temperature-derived green wave indices for predicting the timing of spring migration of avian herbivores // Ecological Indicators. V. 58. P. 322–331.
- Olsen K.M., 1992. Danmarks fugle – en oversigt. Dansk Ornitolog. Forening, København.
- Ouweneel G.L., 2001. Snelle groei van de broedpopulatie Brandganzen *Branta leucopsis* in het deltagebied // Limosa. V. 74. P. 137–146.
- Putkonen T.A., 1940. Tiedonantoja (*Chlidonias n. nigra*, *Locustella naevia*, *Branta leucopsis*, *Tadorna tadorna*) // Ornithologica Fennica. V. 17 (1). P. 8–9.
- Prop J., de Vries J., 1993. Impact of snow and food conditions on the reproductive performance of barnacle geese

- Branta leucopsis* // *Ornis Scandinavica*. V. 24. P. 110–121.
- Prop J., van Eerden M.R., Drent R.H., 1984. Reproductive success of the barnacle goose in relation to food exploitation on the breeding grounds, western Spitsbergen // *Norsk Polarinstittutt Skrifter*. V. 181. P. 87–117.
- Guo Q., 2014. Central-marginal population dynamics in species invasions // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 2. № 23. 17 p.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00023>
- Rutschke E., 1989. *Die Wildenten Europas: Biologie, Ökologie, Verhalten*. Berlin. 368 p.
- Shilin M., Chusov A., Lednova J., Kouzov S., 2014. Variety and vulnerability of waterbird community in the eastern part of the Gulf of Finland in the zone of “Nordstream” marine gas pipeline // *Baltic International Symposium (BALTIC)*. IEEE/OESDOI: 10.1109/BALTIC.2014.6887863. P. 1–6.
- Valkama J., Vepsäläinen V., Lehikoinen A., 2011. 3rd Finnish Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and The Ministry of the Environment. URL: <http://atlas3.lintu-atlas> (Дата обращения: 20.09.2015).
- Väänänen V.-M., Nummi P., Lehtiniemi T., Luostarinen V.-M., Mikkola-Roos M., 2011. Habitat complementation in urban barnacle geese: from safe nesting islands to productive foraging lawns // *Boreal Environment Research*. V. 16 (suppl. B). P. 26–34.
- Väsänen R.A., Lammi E., Koskimies P., 1998. *Muuttuva pesimälinnusto*. Otava, Keuruu. 567 p.
- Voslamber B., van der Jeugd H.P., Koffijberg K., 2007. Numbers, trends and distribution of breeding goose populations in the Netherlands // *Limosa*. V. 80. P. 1–17.
- Zaynagutdinova E., Kouzov S., Batova P.R., Michailov Y.M., Kravchuk A.V., 2019. Spring migration stopovers of swans *Cygnus* sp. in the Russian part of the Gulf of Finland. *Wildfowl. Special Issue 5*. P. 123–138.
- Zimin V.B., Artemyev A.V., Lapshin N.V., 2002. Survey of spring bird migrations and stopovers in the Olonits fields in Karelia // *Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia*. 4-rd issue. St.-Petersburg. P. 18–28.

THE BALTIC POPULATION OF THE BARNACLE GOOSE (*BRANTA LEUCOPSIS* (BECHSTEIN1803)) IN THE BOREAL ZONE OF RUSSIA'S NORTHWEST

S. A. Kouzov^{1, *}, E. M. Zaynagutdinova¹, A. V. Kravchuk¹

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: skouzov@mail.ru

The Barnacle goose experienced a powerful numbers depression in the middle of the last century. The improvement of measures to protect the species in Western European wintering grounds and the climate warming in the Arctic caused an increase in the numbers of the species and a southward expansion of the range from the Arctic islands to the mainland coastal tundras over the last decades of the 20th century. Isolated breeding centers of the Barnacle goose were formed in places of migration stopovers on the coasts of the Baltic Sea and in wintering areas on the coasts of the North Sea. Since the last decade of the last century, the species has begun to settle in the boreal zone of Russia's Northwest. Based on the authors' original data and an analysis of pertinent literature, the process of Barnacle goose dispersal in the Leningrad Region, the Republic of Karelia and the Murmansk Region, the change in its status from a rare visitor to a mass migrant and common, but locally spread breeding species are examined in detail. The main features of the species' phenology, landscape and habitat distribution, and breeding biology are considered. The exponential growth of the abundance of the species occurring synchronously both in the Subarctic and in new nesting sites in the boreal and temperate climatic zones of Europe suggests that an active microevolutionary process takes place against the background of the impact of climate change and an improved protection of the species, thus makes it possible to consider the White-cheeked barrack as an interesting model species for various populational studies.

Keywords: dispersal, spatial distribution, landscape preference, habitat distribution, breeding biology, Gulf of Finland, Lake Ladoga

УДК 575.17:598.241.2

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ РАЗВЕДЕНИЯ И РЕИНТРОДУКЦИИ ЭНДЕМИКА РОССИИ СТЕРХА (*LEUCOGERANUS LEUCOGERANUS*, GRUIDAE)¹

© 2022 г. Е. А. Мудрик^{a, *}, Т. А. Кашенцева^{b, **},
К. А. Постельных^{b, ***}, Д. В. Политов^{a, ****}

^aИнститут общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН,
Москва, 119991 Россия

^bПитомник редких видов журавлей, Окский государственный природный биосферный заповедник,
Брыкин Бор, Рязанская область, 391071 Россия

*e-mail: mudrik@vigg.ru

**e-mail: tk.ocbc@mail.ru

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

****e-mail: dmitri.p17@gmail.com

Поступила в редакцию 26.05.2022 г.

После доработки 27.06.2022 г.

Принята к публикации 08.07.2022 г.

Искусственная популяция стерха (*Leucogeranus leucogeranus*) существует в России более 40 лет. На данный момент эта популяция представлена 13 основателями природного происхождения и 17 производителями из первого и второго поколений, размножающихся в основном с помощью искусственного осеменения. С 2010 г. с использованием молекулярно-генетических маркеров мы осуществляем мониторинг процессов разведения и реинтродукции стерха, проводя анализ генетического разнообразия и родства в разных поколениях популяции; устанавливая отцовство у птенцов, полученных в результате множественного искусственного осеменения, и определяя пол у особей на разных стадиях индивидуального развития. Всего по микросателлитным локусам получены генотипы 304 особей стерха. Показано, что в группе производителей из первого и второго поколений сохраняется высокий уровень гетерозиготности, свойственный основателям, однако наблюдаются снижение аллельного разнообразия и увеличение степени родства. Установлено отцовство для 135 особей, идентификация пола проведена для 225 потомков. Показано, что первичное (на момент оплодотворения) и вторичное (на момент вылупления) соотношения самцов и самок в потомстве стерхов при вольерном разведении не отличаются от равновесия 1 : 1. Восполнена недостающая информация по полу и отцовству в Международной племенной книге стерха, в том числе ретроспективно по коллекции подскорлуповых оболочек и образцов от погибших или выпущенных в природу птиц. В целом, в современном поголовье производителей первого и второго поколений в искусственной популяции стерха в России поддерживается высокое генетическое разнообразие, однако в связи с ростом показателей родства и инбридинга в потомстве, старением и естественной убылью основателей и недостаточным репродуктивным успехом молодых производителей необходимо обогащение генофонда данной популяции за счет новых птиц из природы или неродственных особей из других центров разведения или зоопарков.

Ключевые слова: стерх, генетическое разнообразие, генофонд, родство, инбридинг, искусственное осеменение, определение пола, соотношение полов

DOI: 10.31857/S0044513422110095

Для успешного разведения редких видов животных, особенно с целью реинтродукции их потомства в природу, требуются поддержание и обога-

щение исходного генофонда в созданных для этого искусственных популяциях. При размножении небольшого количества особей возникает угроза близкородственных скрещиваний, которые приводят к снижению генетического разнообразия, усилению инбредной депрессии, патологиям индивидуального развития потомства и общему снижению его адаптивных возможностей. Для

¹ Статья подготовлена в рамках тематической подборки материалов Международного симпозиума “Стерх (белый журавль) – символ надежды сохранения биоразнообразия в 21-м веке” (Салехард, Россия, 31 марта–1 апреля 2021).

предупреждения таких неблагоприятных процессов необходимо осуществлять контроль над размножением и мониторинг состояния генофонда в разных поколениях искусственных популяций (Lacy, 1994; Ivy, Lacy, 2010).

Стерх (*Leucogeranus leucogeranus* Pallas 1881) – один из самых редких журавлей мира, находящийся под угрозой исчезновения (BirdLife International, 2018). Это эндемик Российской Федерации, гнездящийся в низменных тундрах северо-восточной Якутии (восточная популяция) и в бассейне нижней Оби (западная популяция) (Флинт, Кишинский, 1975; Meine, Archibald, 1996). Восточная популяция достаточно стабильна – по состоянию на 2020 г. минимальная оценка ее численности составляет 5.5 тыс. особей (Арчибальд, 2021). Западная популяция, насчитывавшая около 20 птиц в конце 1990-х гг. (Meine, Archibald, 1996; Сорокин и др., 2000), к настоящему времени практически исчезла (Mirande, Pyashenko, 2019; Арчибальд, 2021). С целью создания резервного генофонда стерха, в период 1980–1996 гг. в России, США и Европе были сформированы три размножающиеся искусственные популяции, маточное поголовье которых выращено из яиц, полученных большей частью из природы Восточной Якутии (Stewart, 1987; Панченко, Кашенцева, 1995). Вся история разведения и учет стерхов, содержащихся в неволе, регистрируется в Международной племенной книге этого вида (Kashentseva, Belterman, 2014).

Ядро российской искусственной популяции стерха содержится в Питомнике редких видов журавлей (далее – Питомник), созданном в 1979 г. на базе Окского государственного природного биосферного заповедника для получения и выращивания птенцов с целью их выпуска в места обитания западной популяции. С 1988 г. стерхи регулярно размножаются в Питомнике самостоятельно и с применением методов повышения продуктивности (Панченко, Кашенцева, 1995; Кашенцева, Роздина, 2002; Кашенцева, 2005, 2006). От этой группы происходят все стерхи, содержащиеся в зоопарках и центрах разведения России и ближнего зарубежья. На данный момент маточное поголовье в Питомнике представлено 24 особями, из которых 13 принадлежат к основателям природного происхождения, а 11 являются производителями из первого и второго поколений, полученных от основателей. За более чем 40-летний период существования этой популяции, последнее обогащение ее генофонда за счет поступления новых особей из природы происходило 26 лет назад, а поддержание генетического разнообразия в ней осуществлялось только благодаря контролю над размножением. Данный контроль заключается не только в формировании пар самостоятельно размножающихся птиц, но в большей степени – в подборе доноров спермы для искусственного

осеменения самок, в том числе от нескольких самцов, что увеличивает эффективность размножения и позволяет получать потомство от более широкого спектра производителей (Кашенцева и др., 2019).

С 2010 г. мы осуществляем генетический мониторинг процессов, связанных с оптимизацией размножения и сохранением генофонда искусственной популяции стерха в России. С использованием молекулярно-генетических методов мы оцениваем уровни генетического разнообразия и показатели родства в разных поколениях и у отдельно взятых пар птиц; устанавливаем отцовство у птенцов, полученных в результате множественного искусственного осеменения самок спермой разных доноров, определяем пол потомства и осуществляем индивидуальную идентификацию птиц. Эти мероприятия необходимы для выращивания генетически здорового потомства стерхов, способного воспроизводиться в неволе и выживать, адаптироваться, мигрировать и размножаться в природе при реинтродукции.

Цель работы – обзор результатов генетического мониторинга размножения и реинтродукции искусственной популяции стерха в 2010–2021 гг., а также анализ современного состояния ее генофонда в России с применением молекулярно-генетических методов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Биологический материал

Материалом для исследований в период 2010–2021 гг. служили индивидуальные неинвазивные биологические образцы (аллантоисы подскорлуповых оболочек после вылупления птенцов, замершие эмбрионы, растущие перья, кровь, мышечные ткани от погибших птиц) от 304 особей стерхов, относящихся к искусственной популяции стерха в России. Это число включает 37 особей, из которых была сформирована исходная популяция (35 особей из природы Западной и Восточной Сибири, а также две птицы из Международного фонда охраны журавлей, США, и Парка птиц “Вальсроде”, Германия), и 267 потомков, полученных в Питомнике с 1989 по 2021 гг. К потомкам относятся стерхи, содержащиеся в Питомнике и зоопарках, а также выпущенные в природу и погибшие на разных стадиях развития, включая эмбриональную. Биологический материал от потомков, рожденных в период с 1989 по 2009 гг., был доступен для анализа от 92 особей, а в период 2010–2021 гг. – от всех в количестве 175 (итого 267 потомков). Этот материал использовали для оценки динамики генетической структуры популяции во времени, определения пола и отцовства ретроспективно у потомков, по которым эти данные отсутствовали, и для всех потомков в 2010–

Таблица 1. Параметры генетического разнообразия в группах основателей искусственной популяции стерха и производителей из первого (F1) и второго (F2) поколений по микросателлитным локусам

Группа	N	N_A	H_O	H_E	F_{IS}
Основатели	13	6.4	0.750 ± 0.068	0.741 ± 0.038	-0.001
Производители F1 и F2	17	5.9	0.787 ± 0.057	0.687 ± 0.030	-0.135
В среднем		6.2	0.768 ± 0.043	0.714 ± 0.024	-0.068

Примечания. N – число особей, N_A – число аллелей на locus, H_O – наблюдаемая гетерозиготность, H_E – ожидаемая гетерозиготность, F_{IS} – внутрипопуляционный коэффициент инбридинга.

2021 гг. Всего отцовство было установлено у 135 особей, диагностика пола проведена для 233 стерхов.

Оценку генофонда современной искусственной популяции по состоянию на 2021 г. осуществляли в общей выборке размножающихся стерхов из 30 особей, содержащихся в Питомнике (24 особи – 12 самок и 12 самцов), Московском (2), Ивановском (2) и Ярославском (2) зоопарках (по самцу и самке в каждом). Из этих 30 птиц к группе основателей относятся 13 особей из природы: 4 из западной и 9 из восточной популяций. Остальные 17 стерхов являются их потомками в первом (F1) и втором (F2) поколениях. Производителей из этих поколений объединили в одну группу для анализа изменений, произошедших в генетической структуре поголовья, постепенно сменяющего основателей, по сравнению с исходным генофондом, свойственным птицам из природы.

Молекулярно-генетический и статистический анализ

Выделение ДНК из биологических образцов осуществляли с использованием ионообменной смолы Chelex100 (Walsh et al., 1991) или набором D1Atom™ DNAPrep100 (ООО “Лаборатория Изоген”, Москва, Россия). Полученную геномную ДНК использовали для последующей ПЦР-амплификации аллелей микросателлитных локусов и маркера пола с помощью набора реагентов GenPak PCR Core (ООО “Лаборатория Изоген”). Оценку генетического разнообразия, индивидуальную идентификацию, анализ отцовства и родства осуществляли на основе 8 полиморфных микросателлитных локусов: *GjM15*, *GjM34* (Hasegawa et al., 2000), *Gpa12*, *Gpa38*, *Gpa39* (Meares et al., 2008), *Gram22*, *Gram30* (Jones et al., 2010) и *Gj2298* (Zou et al., 2010). Методика анализа микросателлитных локусов, их изменчивость у стерха, количество и размер аллелей охарактеризованы нами ранее (Мудрик и др., 2011, 2014, 2014а), так же как и методика анализа отцовства и определения сроков переживания спермы (Мудрик и др., 2016). В качестве молекулярно-генетического маркера пола использовали специфическую последовательность W-хромосомы EE0.6 по адаптирован-

ной для журавлей методике Бао с соавторами (Бао et al., 2009), надежно различающей самцов и самок стерха (Мудрик и др., 2013, 2013а). Параметры генетического разнообразия (средне число аллелей на locus, уровни ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, коэффициент инбридинга) и родства по методу Queller, Goodnight (1989) рассчитывали в надстройке для электронной таблицы MS Excel – GenAlEx 6.501 (Peakall, Smouse, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическая структура искусственной популяции стерха в России

Основатели искусственной популяции стерха природного происхождения характеризуются высоким уровнем генетического разнообразия по микросателлитным локусам, который в целом сохранен в выборке производителей из первого и второго поколений (табл. 1). Так, обе группы размножающихся птиц демонстрируют близкий высокий уровень наблюдаемой гетерозиготности, который в среднем составляет $H_O = 0.768 \pm 0.043$. Группа основателей, представленных особями из подразделенной природной популяции, находится в равновесном состоянии генотипов – внутрипопуляционный коэффициент инбридинга в ней почти равен нулю ($F_{IS} = -0.001$). В выборке производителей из F1 и F2 отмечен небольшой избыток гетерозигот (13.5%, $F_{IS} = -0.135$), связанный с пониженным значением ожидаемой гетерозиготности ($H_E = 0.687 \pm 0.030$) по сравнению с наблюдаемой ($H_O = 0.787 \pm 0.057$). Эта группа также характеризуется меньшим числом аллелей на locus (N_A) по сравнению с основателями за счет утраты шести уникальных аллелей (*Gram30*¹⁷⁸, *Gram30*¹⁸², *Gpa38*¹⁷⁴, *GjM15*¹¹², *Gj2298*¹⁷⁸, *Gj2298*²⁰⁵), однако она унаследовала от одного из умерших основателей два редких аллеля (*Gpa12*²¹⁸, *Gpa38*¹⁹⁰), которые на данный момент не представлены в выборке птиц природного происхождения (табл. 2).

Отрицательное значение коэффициента родства в группе основателей из природы свидетельствует о том, что основатели неродственны ($R = -0.076$). В выборке производителей из F1 и F2

Таблица 2. Аллельное разнообразие и частоты аллелей микросателлитных локусов в группах основателей искусственной популяции стерха и производителей из первого (F1) и второго (F2) поколений

Локус	Аллель	Основатели (<i>N</i> = 13)	Производители F1 и F2 (<i>N</i> = 17)
<i>Gram22</i>	160	0.654	0.412
	164	0.038	0.059
	168	0.154	0.235
	172	0.154	0.294
<i>Gram30</i>	178	0.038	0
	182	0.038	0
	186	0.115	0.059
	190	0.115	0.088
	194	0.269	0.412
	198	0.308	0.294
	202	0.077	0.118
<i>Gpa12</i>	210	0.038	0.029
	202	0.192	0.088
	206	0.269	0.147
	210	0.308	0.265
	214	0.231	0.412
<i>Gpa38</i>	218	0	0.088
	170	0.269	0.088
	174	0.077	0
	178	0.385	0.676
	182	0.154	0.176
	186	0.115	0.029
<i>Gpa39</i>	190	0	0.029
	86	0.192	0.059
	90	0.077	0.029
	102	0.308	0.471
	104	0.077	0.206
	106	0.077	0.029
	108	0.038	0.059
	112	0.038	0.029
<i>GjM15</i>	116	0.115	0.059
	120	0.077	0.059
	100	0.077	0.206
	104	0.385	0.529
	106	0.077	0.029
	108	0.269	0.118
<i>GjM34</i>	110	0.154	0.118
	112	0.038	0
	138	0.269	0.353
	140	0.462	0.324
<i>Gj2298</i>	144	0.115	0.147
	146	0.154	0.176
	145	0.077	0.088
	151	0.115	0.324
	154	0.038	0.029
	157	0.077	0.059
	160	0.115	0.294
	163	0.077	0.029
	166	0.192	0.029
	169	0.154	0.118
172	0.077	0.029	
178	0.038	0	
205	0.038	0	

Примечание. *N* – число особей.

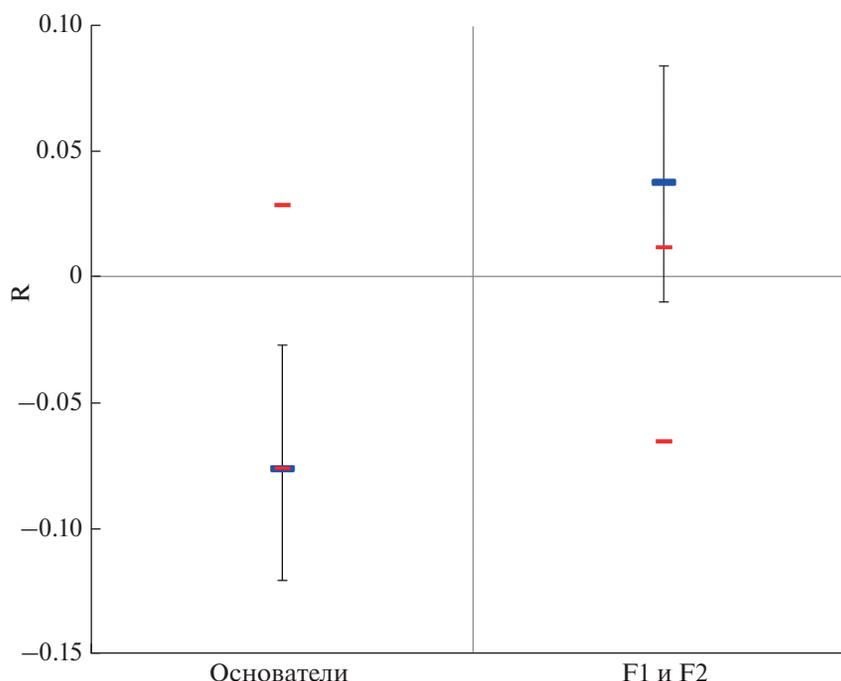


Рис. 1. Средние значения показателя родства R и границы 95% доверительных интервалов, определенных с помощью 1000 бутстрэп-повторов, в выборках основателей искусственной популяции стерха и производителей из поколений F1 и F2.

данный показатель был положительным ($R = 0.034$) и достоверно отличался от такового у основателей (рис. 1), что указывает на повышенную и очевидную степень генетического родства новых поколений производителей и нарастание инбридинга. Тем не менее значение этого показателя удалось снизить для производителей из F1 и F2 за счет пополнения этой группы новыми особями (на данный момент их 17) по сравнению с 2014 г., когда в ней было восемь птиц и коэффициент их родства составлял $R = 0.164$ (Мудрик и др., 2014а).

В других поколениях потомков, большая часть которых была выпущена в природу на места гнездования и пролета западной популяции стерха, отмечали снижение аллельного разнообразия, а в выборке, состоящей только из потомков поколения F2, коэффициент родства был максимальным и находился на уровне сибсов ($R = 0.320$) (Мудрик и др., 2014а). В связи с этим производителей из разных поколений размножают в разных комбинациях, в том числе с неродственными основателями, чтобы получить максимально возможное генетически разнообразное потомство, неотягощенное последствиями инбридинга.

Предотвращение инбридинга и анализ отцовства

Скрещивания неродственных стерхов в современной искусственной популяции стерха с каждым годом осуществлять сложнее, поскольку в разведении используются уже три поколения

родственников. Из 30 птиц четыре пары (8 особей) скрещиваются самостоятельно — это одна пара основателей в Питомнике и три пары производителей из F1 и F2 в зоопарках. Остальные 22 особи содержатся в Питомнике парами, однако их скрещивают как между собой, так и перекрестно с помощью искусственного осеменения, вовлекая в этот процесс птиц из всех поколений. При этом для повышения успеха размножения каждую самку осеменяют многократно, используя сперму разных самцов-доноров. Такие меры вызваны малым количеством эякулята, часто недостаточным для осеменения самки, низкой продуктивностью (в норме один птенец за сезон размножения), сложным половым поведением, чувствительностью к внешним условиям и подверженностью стрессам, затрудняющим размножение у журавлей в целом, и у стерха в особенности (Gee, Mirande, 1996; Кашенцева и др., 2019).

Осеменение самок проводят весной в период размножения с периодичностью в 2–3 дня до получения нужного количества яиц для искусственной инкубации или насиживания родителями или приемными семьями. До внедрения молекулярно-генетических методов в процесс разведения стерха, при последовательном осеменении самки спермой разных доноров отцом птенца считался самец, чью сперму использовали за двое суток до откладки оплодотворенного яйца. Однако, поскольку сперматозоиды журавлей могут некоторое время сохранять жизнеспособность в

половых путях самки (переживание) (Максудов, 2006), установить отцовство у птенцов, полученных в результате множественного искусственного осеменения, можно только с помощью ДНК-анализа. Срок переживания сперматозоидов в половых путях самки, осемененной спермой одного самца, может достигать до шести суток, а в условиях конкуренции сперматозоидов, когда самку последовательно осеменяют спермой разных доноров, это время может достигать максимальных для журавлей сроков – 15 суток (Мудрик и др., 2016). С использованием микросателлитного анализа нами было установлено отцовство у 135 особей (птенцов и эмбрионов), полученных в результате искусственного осеменения.

Важность установления отцовства у потомков диктуется не только необходимостью внесения этой информации в племенную книгу. Главным образом это необходимо для понимания того, как использовать птиц для будущего размножения в неволе или для учета генетических линий, выпущенных в природу, в случае реинтродукции. Иногда в искусственном осеменении происходила ошибка, и в оплодотворении самок участвовала сперма родственников по вертикальной или горизонтальной линии. Как правило, потомки от таких близкородственных скрещиваний погибали на стадии эмбрионов или в ювенильном возрасте от тяжелых поражений опорно-двигательного аппарата вследствие нарушения обмена кальция (рахита) (Мудрик и др., 2015, 2016). В нескольких случаях инбредные птенцы выживали и внешне нормально развивались, однако таких особей не использовали для размножения и не выпускали в природу.

Молекулярно-генетическая диагностика пола

Определение пола является неотъемлемым элементом процесса разведения, особенно в отношении птиц без выраженного полового диморфизма, к которым относятся журавли. С помощью современных молекулярных маркеров, сцепленных с полом, мы устанавливаем пол стерхов на разных этапах развития, в том числе сразу после вылупления птенцов по ДНК из капиллярных сосудов аллантаоиса (Мудрик и др., 2013, 2013а). С целью уточнения полового статуса птенцов и взрослых птиц или первичного определения пола потомков искусственной популяции стерха мы провели диагностику пола у 233 особей. Из них впервые пол был установлен у 169 птенцов и эмбрионов, полученных в период 2010–2021 гг. Первичное соотношение (на момент оплодотворения) самок (81 особь) и самцов (89 особей) в этой выборке было равным и составило 1 : 1.09, соответственно. Также нами были показаны одинаковая смертность эмбрионов обоих полов и отсутствие отклонений во вторичном соотношении

(на момент вылупления) самцов и самок у стерха (Мудрик и др., 2015а), что является хорошим показателем воспроизводства этого редкого вида журавлей в искусственно созданных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование молекулярно-генетических маркеров качественно повышает возможности контроля процесса разведения стерха и позволяет получать нужную информацию о родственных связях размножающихся птиц, инбридинге, отцовстве и половой принадлежности потомков, в том числе ретроспективно. Так, в шестой выпуск МПК стерха (Kashentseva, Belterman, 2014) нами были внесены 16 исправлений отцовства и 15 исправлений пола для птиц, включенных в предыдущие издания МПК.

В целом, согласно нашим исследованиям, современное поголовье производителей первого и второго поколений в искусственной популяции стерха в России удалось сформировать таким образом, что в нем сохранился высокий уровень гетерозиготности, свойственный основателям, однако потери отдельных аллелей и генетическое родство в поколениях новых производителей постепенно увеличиваются. Обеднение аллельного разнообразия и возрастание уровня инбридинга отражаются на генетической структуре их потомков, реинтродуцируемых в места гнездования и пролета западной популяции стерха.

В результате естественной убыли и старения за последнее десятилетие поголовье основателей сократилось и стало менее продуктивным, а некоторые птицы 30–40-летнего возраста вовсе перестали размножаться. При этом новое поколение производителей еще не достигло пика своих репродуктивных возможностей и его потенциала может оказаться недостаточно для получения нужного количества жизнеспособных птенцов для реинтродукции и поддержания генофонда искусственной популяции стерха, хотя генетический контроль над размножением и усилия по повышению генетического качества потомства в имеющихся условиях предпринимаются постоянно. В связи с этим в настоящее время искусственная популяция стерха в России нуждается в обогащении генофонда за счет новых птиц из природы или неродственных особей из других центров разведения или зоопарков. В то же время проведенные исследования показали эффективность генетического мониторинга разведения стерхов, который нужно продолжать и в будущем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента Российской Федерации МК-1900.2014.4 (2014–2015 гг.), комплексной международной научно-

производственной программы Евроазиатской региональной ассоциации зоопарков и аквариумов “Сохранение журавлей Евразии” (2012–2019 и 2021 гг.) и проведена в рамках государственного задания Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН № 0112-2019-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арчибалд Д., 2021. Статус журавлей мира в 2021 г. // Журавли Евразии (распространение, биология). Вып. 6. С. 31–67.
- Кашенцева Т.А., 2005. Питомник редких видов журавлей: прошлое и настоящее / Окский заповедник (история, люди, природа). Рязань: Русское слово. С. 138–169.
- Кашенцева Т.А., 2006. Успешность разведения стерхов в неволе // Журавли Евразии (биология, охрана, разведение). Вып. 2. С. 221–233.
- Кашенцева Т.А., Роздина О.И., 2002. Вольерное разведение журавлей // Журавли Евразии (распределение, численность, биология). С. 271–277.
- Кашенцева Т.А., Постельных К.А., Постельных Т.В., Мудрик Е.А., 2019. Искусственное осеменение журавлей – путь к сохранению генетического разнообразия *ex situ* // Научные исследования в зоологических парках. № 34. С. 17–28.
- Максудов Г.Ю., 2006. Экологические аспекты длительного переживания сперматозоидов в половых путях самок журавлей // Журавли Евразии (биология, охрана, разведение). Вып. 2. С. 57–60.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В., 2011. Генетическое разнообразие и мультилокусное генотипирование стерха по микросателлитным локусам // Журавли Евразии (биология, распространение, миграции, управление). Вып. 4. С. 81–87.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А., Гаврикова Е.Ю., Политов Д.В., 2013. Неинвазивный метод идентификации пола птенцов журавлей по ДНК из капиллярных сосудов аллантаоиса // Онтогенез. Т. 44. № 5. С. 372–376.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А., Политов Д.В., 2013а. Определение пола у десяти видов журавлей с помощью ДНК-маркера EE0.6 // Генетика. Т. 49. № 12. С. 1254–1257.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Гамбург Е.А., Политов Д.В., 2014. Генетическая паспортизация и идентификация стерхов (*Grus leucogeranus* Pallas) в искусственно созданных условиях // Известия РАН. Серия биологическая. Т. 41. № 3. С. 219–227.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Постельных К.А., Носаченко Г.В., Политов Д.В., 2014а. Генетическое разнообразие и родство в разных поколениях искусственной популяции стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Генетика. Т. 50. № 11. С. 1345–1353.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В., 2015. Интеграция молекулярно-генетических подходов в программу создания резервного генофонда редкого вида журавлей стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Успехи современной биологии. Т. 135. № 2. С. 139–147.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Постельных К.А., Носаченко Г.В., Политов Д.В., 2015а. Соотношение полов в потомстве искусственной популяции стерха (*Grus leucogeranus* Pallas) // Генетика. Т. 51. № 12. С. 1439–1443.
- Мудрик Е.А., Кашенцева Т.А., Политов Д.В., 2016. Длительное сохранение сперматозоидов у стерха (*Grus leucogeranus* Pallas): анализ отцовства и родства при искусственном осеменении // Онтогенез. Т. 47. № 3. С. 131–137.
- Панченко В.Г., Кашенцева Т.А., 1995. Размножение журавлей в питомнике Окского заповедника // Научные основы охраны и рационального использования птиц. Рязань: Русское слово. С. 236–270.
- Сорокин А.Г., Маркин Ю.М., Панченко В.Г., Шилина А.П., 2000. Современное состояние и работы по сохранению западной и центральной популяций стерха // Научный вестник. Вып. 4. С. 74–84.
- Флинт В.Е., Кищинский А.А., 1975. Стерх (*Grus leucogeranus* Pallas, 1773) в Якутии // Зоологический журнал. Т. 54. № 8. С. 1197–1212.
- Bao W.B., Wu S.L., Zhang H.X., 2009. Sex identification of seven species of cranes in China by PCR // Journal of Animal and Veterinary Advances. V. 8. № 6. P. 1137–1140.
- BirdLife International, 2018. *Leucogeranus leucogeranus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22692053A134180990. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22692-053A134180990.en>
- Gee G.F., Mirande C.M., 1996. Special techniques, Part A: Crane artificial insemination // Cranes: their biology, husbandry, and conservation. P. 205–217.
- Hasegawa O., Ishibashi Y., Abe S., 2000. Isolation and characterization of microsatellite loci in the Red-crowned crane *Grus japonensis* // Molecular Ecology. V. 9. P. 1677–1678.
- Ivy J.A., Lacy R.C., 2010. Using molecular methods to improve the genetic management of captive breeding programs for threatened species // Molecular approaches in natural resource conservation and management. DeWoody J.A. et al., editors. Cambridge: Cambridge University Press. P. 267–295.
- Jones K.L., Henkel J.R., Howard J.J., Lance S.L., Hagen C., Glenn T., 2010. Isolation and characterization of 14 polymorphic microsatellite DNA loci for the endangered Whooping crane (*Grus americana*) and their applicability to other crane species // Conservation Genetic Resources. V. 2. № 1. P. 251–254.
- Kashentseva T.A., Belterman R., 2014. Siberian Crane – *Grus leucogeranus* International Studbook. Oka State Biosphere Nature Reserve. Russia. 184 p.
- Lacy R.C., 1994. Managing genetic diversity in captive populations of animals // Restoration of endangered species. Bowles M.L., Whelan C.J., editors. Cambridge: Cambridge University Press. P. 63–89.

- Meares K., Dawson D., Horsburgh G., Perrin M., Burke T., Taylor T.*, 2008. Characterisation of 14 blue crane *Grus paradisea* (Gruidae, AVES) microsatellite loci for use in detecting illegal trade // *Conservation Genetics*. V. 9. P. 1363–1367.
- Meine C.D., Archibald G.W.*, 1996. The cranes: status survey and conservation action plan. Gland, Cambridge: IUCN. 294 p.
- Mirande C., Ilyashenko E.I.*, 2019. Siberian crane (*Leucogeranus leucogeranus*) // Crane conservation strategy. *Mirande C.M., Harris J.T.*, editors. Baraboo, Wisconsin, USA: International Crane Foundation. P. 209–222.
- Peakall R., Smouse P.E.*, 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // *Bioinformatics*. V. 28. № 19. P. 2537–2539.
- Stewart J.M.*, 1987. The ‘lily of birds’: the success story of the Siberian white crane // *Oryx*. V. 21. № 1. P. 6–10.
- Queller D.C., Goodnight K.F.*, 1989. Estimating relatedness using genetic markers // *Evolution*. V. 43. № 2. P. 258–275.
- Walsh P.S., Metzger D.A., Higuchi R.*, 1991. Chelex-100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material // *Biotechniques*. V. 10. № 4. P. 506–513.
- Zou H.F., Dong H.Y., Kong W.Y., Ma J.H., Liu J.H.*, 2010. Characterization of 18 polymorphic microsatellite loci in the red-crowned crane (*Grus japonensis*), an endangered bird // *Animal Science Journal*. V. 81. № 4. P. 519–522.

GENETIC MONITORING OF THE CAPTIVE BREEDING AND REINTRODUCTION OF THE SIBERIAN CRANE, RUSSIA’S ENDEMIC SPECIES (*LEUCOGERANUS LEUCOGERANUS*, GRUIDAE)

E. A. Mudrik^{1, *}, T. A. Kashentseva^{2, **}, K. A. Postelnykh^{2, *}, D. V. Politov^{1, ****}**

¹*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

²*Oka Crane Breeding Center, Oka State Nature Biosphere Reserve, Brykin Bor, Ryazan Region, 391071 Russia*

*e-mail: mudrik@vigg.ru

**e-mail: tk.ocbc@mail.ru

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

****e-mail: dmitri.p17@gmail.com

A captive population of the Siberian Crane exists in Russia for over 40 years, at the moment counting 13 founders of natural origin and 17 breeders from the first and second generations, and mainly reproducing through artificial insemination. Since 2010, using molecular genetic markers, we have been monitoring the breeding and reintroduction of the Siberian Crane, analyzing the genetic diversity and relationship in different generations of the population; establishing paternity in chicks obtained as a result of multiple artificial insemination; and determining the sex in individuals at different stages of their development. A total of 304 Siberian Crane individuals have been genotyped by microsatellite loci. The group of breeders from the first and second generations appears to still retain high-level heterozygosity of the founders. However, there has been a loss of allelic diversity and an increased relatedness. Paternity has been established in 135 individuals, with sex identification carried out for 225 offspring. The primary (at the time of fertilization) and secondary (at the time of hatching) ratios of males to females in the offspring of the Siberian Crane in captivity have been shown to be close to 1 : 1 parity. We have completed the previously missing information on sex and paternity in the Siberian Crane International Studbook, including data on dead or released birds using specimens from the collection of allantoises. In general, in the modern livestock of first and second generation breeders in the captive population of the Siberian Crane in Russia, high genetic diversity is maintained. Yet because of the increased relatedness and inbreeding in the offspring, the aging and natural loss of founders, and an insufficient reproductive success of young breeders, it is necessary to enrich the gene pool of this population by new birds from the wild or unrelated individuals from other breeding centers or zoos.

Keywords: genetic diversity, gene pool, relatedness, inbreeding, artificial insemination, sex determination, sex ratio

УДК 599.426(571.6)

НОВЫЙ ВИД ЛЕТУЧЕЙ МЫШИ *EPTESICUS PACHYOMUS* (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) В ФАУНЕ РОССИИ

© 2022 г. М. П. Тиунов^{а, *}, А. А. Проскуракова^б, А. К. Батурина^б,
П. Л. Перельман^б, А. С. Графодатский^б

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

^бИнститут молекулярной и клеточной биологии СО РАН,
Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: tiunov@biosoil.ru

Поступила в редакцию 29.04.2022 г.

После доработки 15.06.2022 г.

Принята к публикации 16.06.2022 г.

Приведены сведения о летучей мыши, которая была отловлена на юге Приморья и которая оказалась новым видом для России. По данным сравнительно-морфометрического и молекулярно-генетического анализов по двум ключевым регионам митохондриальной ДНК (цитохром *b* и NADH дегидрогеназы), нами было выявлено, что летучая мышь принадлежит к виду *Eptesicus pachyomus*, ареал которого распространяется от Ирана до Кореи. Описываемая летучая мышь по данным генотипирования выделяется в отдельную ветвь внутри вида *E. pachyomus*. Сравнительно-морфометрический анализ показал, что полученный образец ближе к подвиду *E. p. pallens*, хотя для достоверного определения подвида требуется подробное филогеографическое исследование внутри вида *E. pachyomus*.

Ключевые слова: *Eptesicus pachyomus*, Chiroptera, молекулярно-генетический анализ, сравнительно-морфометрический анализ, цитохром *b*, NADH дегидрогеназа, Дальний Восток России

DOI: 10.31857/S004451342212011X

Глобальное потепление климата привело к обогащению фауны юга Дальнего Востока России. В 2019 г. на территории национального парка “Земля леопарда” (Приморский край, Россия) был зарегистрирован корейский водяной олень (*Hydropotes inermis argyropus* Heude 1884), расселившийся с Корейского п-ова (Дарман и др., 2019). В настоящее время в Хасанском р-не существует устойчивая группировка этого вида численностью около 170 особей (Дарман, Седаш, 2020). В 2015 г. на территории Дальневосточного морского заповедника впервые зарегистрирован залет питты-нимфы (*Pitta nympha* Temminck et Schlegel 1850) (Глушенко, Коробов, 2015). Ранее, при анализе видового состава обитающих в Приморье рукокрылых (Тиунов и др., 2021), было высказано предположение о вероятном появлении в ближайшее время на этой территории новых видов. В данной работе мы приводим сведения о морфологических и генетических особенностях отловленной на юге Приморья летучей мыши, оказавшейся новым видом для России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Тридцатого мая 2020 г. на п-ове Краббе (42°35'54" N, 130°54'13" E) сотрудником базы отдыха Е.А. Кравцовой была подобрана поранившая крыло летучая мышь. По фотографии (рис. 1А), летучая мышь была предварительно определена как *Eptesicus serotinus* (Schreber 1774). В районе базы отдыха каждый вечер наблюдали охотящихся летучих мышей. Второго июля здесь была отловлена самка этого же вида (рис. 1В). Образец был зафиксирован в 70% этаноле для дальнейшего камерального изучения. Предварительно были взяты пробы на молекулярный анализ.

Выделение ДНК проводили при помощи стандартного фенол-хлороформного метода (Higuchi et al., 1988; Maniatis et al., 1989). Для определения видовой принадлежности по сиквенсу были амплифицированы два участка митохондриальной ДНК, ранее использованные в исследованиях летучих мышей рода *Eptesicus* (Juste et al., 2013): фрагменты генов цитохрома *b* (CytB) и NADH дегидрогеназы (ND). Для амплификации этих последовательностей были использованы праймеры: ND-f (5'-CCTCGATGTTGGATCAGG-3') и



Рис. 1. Внешний вид *Eptesicus pachyomus*: *A* – *Eptesicus pachyomus*, пойманный 13.05.2020 г. (фото выполнено Е.А. Кравцовой); *B* – *Eptesicus pachyomus*, пойманный 02.07.2020 г. (фото выполнено М.П. Тиуновым).

ND-г (5'-GTATGGGCCCCGATAGCTT-3') (Mayer, von Helversen, 2001) и CytB-f (5'-ACTCTTTCTAGC-CATGCACTAC-3'), CytB-г (5'-ACCCGGTTTC-GTGTAAGAATAG-3'). Праймеры для цитохрома *b* были подобраны с использованием сервиса IDT. Ожидаемый размер ПЦР продукта для фрагмента гена NADH составлял 1427 п.н. и CytB 470 п.н.

Амплификацию регионов митохондриальной ДНК проводили помощью стандартной ПЦР. Амплификация проводилась по следующей схеме: денатурация в течение 5 мин при 95°C, 30 циклов амплификации (15 с при 95°C, отжиг праймеров 30 с при 55°C для ND и 53°C для CytB, 90 с при 72°C), финальная наработка продукта проводилась в течение двух минут при 72°C. Очистку полученных ПЦР-продуктов проводили с использованием стандартного набора ExoSAP-IT (Thermo-Fisher). С очищенным продуктом проводили реакцию с использованием стандартного набора BrightDye (Thermo-Fisher). Продукт реакции очищали с использованием BigDye XTerminator Purification Kit (Thermo Fisher) и далее производили секвенирование по Сэнгеру (капиллярный секвенатор 3500 Genetic Analyzer, Applied Biosystems).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для определения видовой принадлежности обнаруженного индивида был проведен молекулярно-генетический анализ образца по двум регионам митохондриальной ДНК: фрагментам генов цитохрома *b* (CytB) и NADH дегидрогеназы (ND). Полученные последовательности фрагментов генов ND (ON310507) и CytB (ON310508) сравнили с последовательностями других представителей рода *Eptesicus* (из базы данных GenBank): *E. seroti-*

nus turcomanus, *E. s. serotinus*, *E. pachyomus pallens*, *E. p. andersoni*, *E. p. pachyomus*, *E. ognevi*, *E. bottae omanensis*, *E. b. innesi* и *Myotis lucifugus*, *Myotis myotis*, *Vespertilio murinus*, *Rhynepptesicus nasutus matschiei*, *R. n. batinensis* в качестве внешней группы. Последовательности митохондриальных генов *Myotis lucifugus* взяты из работы Isidoro-Ayza et al., 2018 (MG851810, MG851800), остальные последовательности – из филогенетического исследования Juste et al., 2013. При помощи программы MEGA последовательности генов были выровнены и построено филогенетическое древо на основе объединенной последовательности двух генов (CytB и ND) методом присоединения соседей (Neighbor joining) после 1000 итераций (рис. 2).

На основе сравнения последовательностей ДНК можно утверждать, что описываемая нами летучая мышь принадлежит роду *Eptesicus* (рис. 2). Также на полученном филогенетическом древе изучаемый образец входит в ветвь вида *E. pachyomus* (поддержка 94).

Из четырех подвидов, выделяемых в составе *E. pachyomus* (*andersoni*, *pallens*, *pachyomus* и *hori-kawai*), в базе данных NCBI имеются последовательности фрагментов митохондриальной ДНК только для первых трех подвидов. Однако проведенные филогенетические построения не позволяют однозначно определить, к какому подвиду принадлежит исследуемый образец. На филогенетическом древе исследуемый нами образец *E. pachyomus* ssp. кластеризуется с поддержкой 98 *E. p. andersoni*, что указывает на принадлежность к подвидовому комплексу *andersoni* в рамках вида *E. pachyomus*. Интересно, что последовательности фрагмента гена цитохрома *b* исследуемой здесь летучей мыши имеет большое сходство

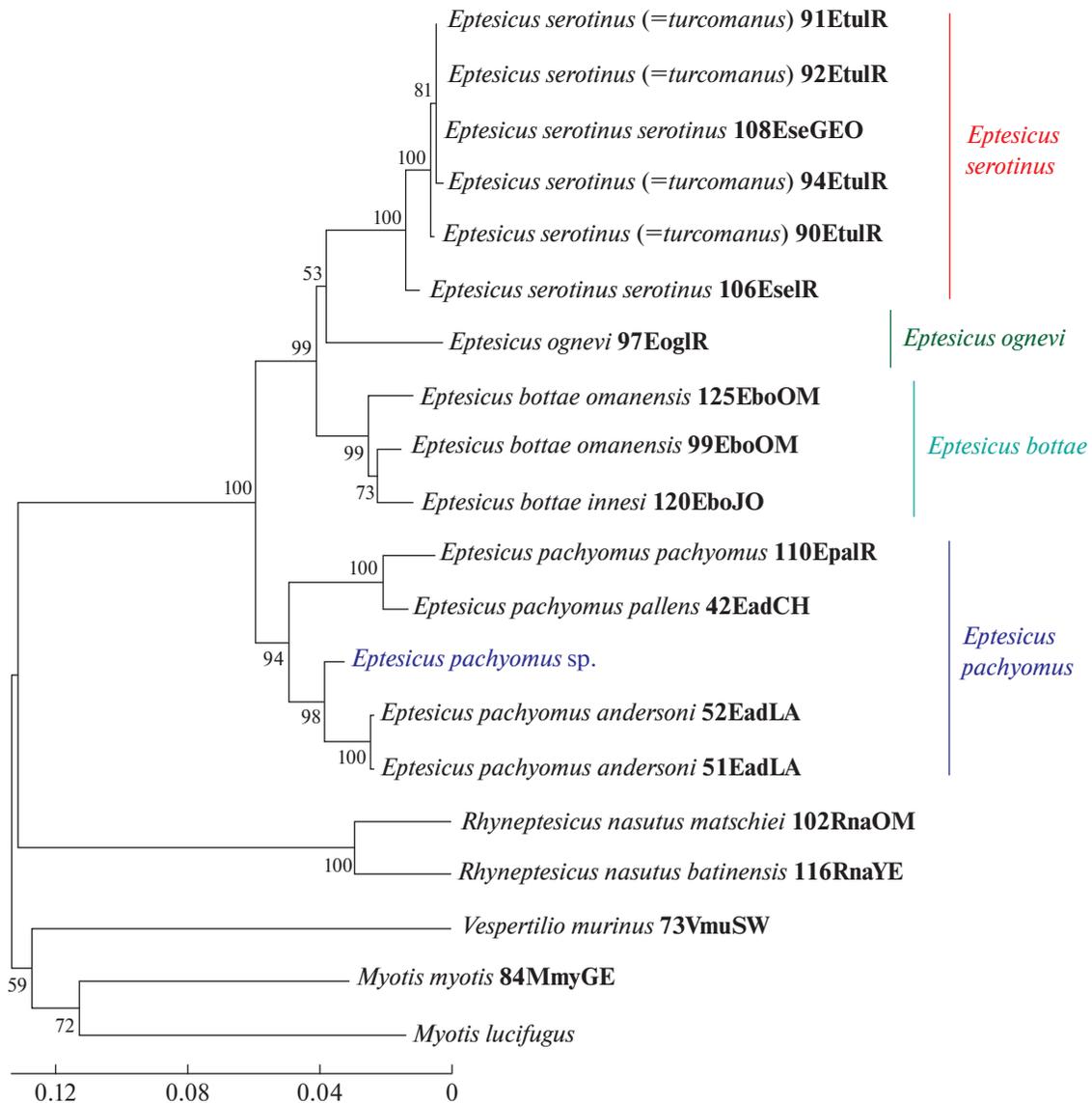


Рис. 2. Филогенетическое древо, построенное на основании сравнения конкатенированных последовательностей фрагментов генов NADH дегидрогеназы и цитохрома *b* методом присоединения соседей (Neighbor joining) при 1000 итераций. Исследуемый образец обозначен *Eptesicus pachyomus* sp. (выделен синим цветом). Последовательности митохондриальных генов других видов летучих мышей из базы данных GenBank: *Myotis lucifugus* из работы Isidoro-Ayza et al., 2019 (MG851810, MG851800), остальные последовательности из филогенетического исследования Juste et al., 2013, номера животных сохранены из оригинального исследования.

с последовательностями летучих мышей из Китая (MG570068.1) – 99.27% и Гонконга (KFBG_HZ0123, Ades et al., 2018) – 99.2%, однако при проведении филогенетического анализа исследованный нами экземпляр из Приморья и летучие мыши из Китая и Гонконга не образуют единой клады.

От близкого по размерам *Vespertilio sinensis* (Peters 1880), встречающегося на юге Дальнего Востока России в летний период, добытый нами экземпляр отличается, в первую очередь, строением козелка и более крупным черепом. У *V. sinensis* козелок короткий булавовидный, заметно расши-

ренный в предвершинной части. У рассматриваемого экземпляра козелок высокий и прямой, наиболее широк у основания.

Основные морфометрические параметры (мм) добытого экземпляра следующие: длина головы и тела 59.0, длина хвоста 47.8, длина предплечья 50.3, длина уха 14.6, длина козелка 5.7, длина ступни 11.9, наибольшая длина черепа 20.7, кондилобазальная длина черепа 19.6, межглазничная ширина 4.7, ширина мозговой капсулы 9.1, наибольшая ширина черепа 10.8, длина верхнего ряда зубов 7.4, длина нижнего ряда зубов 8.2, длина



Рис. 3. Череп и нижняя челюсть *Eptesicus pachyomus*. Шкала 5 мм.

нижней челюсти 15.3. В отличие от *V. sinensis*, у которого задний край передненёбной вырезки достигает линии, соединяющей передние грани больших переднекоренных зубов, у рассматриваемого экземпляра носовая вырезка небольшая, задний край передненёбной вырезки не достигает линии, соединяющей задние грани клыков (рис. 3).

В настоящее время считается, что на востоке Азии обитает *E. pachyomus* (Tomes 1857), ранее рассматривавшийся в качестве подвида или группы подвидов *E. serotinus* (Simmons, 2005) и признаваемый самостоятельным видом большинством современных авторов (Juste et al., 2013). При этом отдельные авторы считают, что его статус пока окончательно не определен, поскольку данные анализа яДНК противоречат данным митохондриальной филогении и больше поддержи-

вают гипотезу о существовании единого видового комплекса *E. serotinus* s. l. (Артюшин др., 2018).

В составе *E. pachyomus* выделяют четыре подвида — *E. p. pachyomus* (Tomes 1857), *E. p. andersoni* (Dobson 1871), *E. p. horikawai* (Kishida 1924) и *E. p. pallens* (Miller 1911) (Juste et al., 2013; Ruedi et al., 2018; Wilson, Mittermeier, 2019). К подвиду *Eptesicus p. pachyomus* относят кожанов, обитающих в Пакистане, Индии, Непале, Иране и, возможно, в Мьянме (Smith, Xie, 2008; Benda et al., 2012; Juste et al., 2013; Ades et al., 2018), к подвиду *E. p. horikawai* — кожанов, встречающихся на Тайване (Smith, Xie, 2008; Huang et al., 2020), к подвиду *E. p. andersoni* — кожанов, распространенных в Лаосе. А также в южных и юго-восточных провинциях Китая (Smith, Xie, 2008; Juste et al., 2013), к подвиду *E. p. pallens* — кожанов, обитающих в Корее, северо-восточных и центральных провинциях Китая (Smith, Xie, 2008; Jo et al., 2018).

По однотонной светло-каштановой окраске шерстного покрова (Allen, 1938), размерам тела и черепа (рис. 1, 3) добытая нами особь ближе к подвиду *E. p. pallens*.

Обнаруженный нами *E. pachyomus*, вероятно, мог появиться на территории России, прилетев с территории КНДР или северных провинций Китая (Хэйлунцзян, Цзилинь). Основной рельеф полуострова представляет собой холмогорье с луговой растительностью, рединами и кустарником. Места летних убежищ у этого вида связаны обычно с постройками человека, но на полуострове подобных мест не обнаружено и, возможно, здесь местами укрытия в дневной период могут являться расщелины и гроты в скальных обрывах на морском побережье.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность О.В. Уфыркиной за помощь при взятии образцов для генетического анализа.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000153-7) и при частичной финансовой поддержке РНФ № 19-14-00034-П и РФФИ 20-04-60212 Вирусы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюшин И.В., Крускоп С.В., Лебедев В.С., Банникова А.А., 2018. Молекулярная филогения кожанов (Mammalia, Chiroptera, *Eptesicus*) с акцентом на исторической эволюции и таксономии видовой группы *E. serotinus* // Известия РАН (Серия биологическая). № 5. С. 527–536.
- Глуценко Ю.Н., Коробов Д.В., 2015. Питта-нимфа *Pitta nupha* — представитель нового для фауны России семейства птиц // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Экспресс-вып. 1154. С. 2084–2086.

- Дарман Ю.А., Седаш Г.А., 2020. Корейский водяной олень (*Hydropotes inermis argyropus* Heude, 1884): очерк для включения нового вида в Красную книгу Российской Федерации // Редкие виды биоты. № 3. С. 35–40.
- Дарман Ю.А., Сторожук, В.Б., Седаш Г.А., 2019. *Hydropotes inermis* (Cervidae) — новый вид для фауны России из национального парка “Земля леопарда” (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 4. № 3. С. 127–129.
- Тиунов М.П., Крускоп С.В., Орлова М.В., 2021. Рукокрылые Дальнего Востока России и их эктопаразиты. М.: Перо. 191 с.
- Ades G.W.J., Zhang G., Crow P., Ki W.Y., Fok W.L., 2018. A new locality record for the asian serotine bat *Eptesicus pachyomus* // Kadoorie Farm and Botanic Garden (KFBG), Publication Series № 15.
- Allen G.M., 1938. The mammals of China and Mongolia (Natural History of Central Asia, V. 11) (W. Granger, ed.). Central Asiatic Expeditions of the American Museum of Natural History, New York. Part 1. 620 p.
- Benda P., Faizolachi K., Andreas M., Obuch J., Reiter A., Sevcik M., Uhrin M., Vallo P., Ashrafi S., 2012. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Pt 10. Bat fauna of Iran // Acta Soc. Zool. Bohem. V. 76. P. 163–582.
- Higuchi R., von Beroldingen C.H., Sensabaugh G.F., Erlich H.A., 1988. DNA typing from hairs // Nature. V. 332. P. 543–546.
- Huang J.C.-C., Ho Y.-Y., Kuo H.-C., 2020. Illustrated field keys to the bats (Mammalia: Chiroptera) of Taiwan // Journal of Threatened Taxa. V. 12. № 6. P. 15675–15710.
<https://doi.org/10.11609/jott.5485.12.6.15675-15710>
- Isidoro-Ayza M., Jones L., Dusek R.J., Lorch J.M., Landsberg J.H., Wilson P., Graham S., 2019. Mortality of Little Brown Bats (*Myotis lucifugus carissima*) Naturally Exposed to Microcystin-LR. // J. Wildl. Dis. V. 55. Issue 1. P. 266–269.
<https://doi.org/10.7589/2018-02-047>
- Jo Y.-S., Baccus J.T., Koprowski J.L., 2018. Mammals of Korea: a review of their taxonomy, distribution and conservation status // Zootaxa. V. 4522. № 1. 216 p.
- Juste J., Benda P., Garcia-Mudarra J.L., Ibáñez C., 2013. Phylogeny and systematics of Old World serotine bats (genus *Eptesicus*, Vespertilionidae, Chiroptera): an integrative approach // Zoologica Scripta. V. 42. Issue 5. P. 441–457.
- Maniatis T., Fritsh E.F., Sambrook J., 1989. Molecular Cloning: A Laboratory Manual, 2nd edn. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press. 1659 p.
- Mayer F., von Helversen O., 2001. Cryptic diversity in European bats. Proceedings of the Royal Society of London, Series B — Biological Sciences. V. 268. Issue 1478. P. 1825–1832.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1744>
- Ruedi M., Eger J.L., Lim B.L., Csorba G., 2018. A new genus and species of vespertilionid bat from the Indomalayan Region // Journal of Mammalogy. V. 99. Issue 1. P. 209–222.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx156>
- Simmons N.B., 2005. Order Chiroptera. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference, 3rd ed. 1. Baltimore: John Hopkins University Press. P. 312–529.
- Smith A.T., Xie Y., 2008. A guide to the mammals of China. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 543 p.
- Wilson D.E., Mittermeier R.A., 2019. Handbook of the mammals of the world. V. 9. Bats. Barcelona: Lynx Ediciones. 1008 p.

A SPECIES OF BAT, *EPTESICUS PACHYOMUS* (TOMES 1857) (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), NEW TO THE FAUNA OF RUSSIA

M. P. Tiunov¹, *, A. A. Proskuryakova², A. K. Baturina², P. L. Perelman², A. S. Graphodatsky²

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

²Institute of Molecular and Cellular Biology Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

*e-mail: tiunov@biosoil.ru

Based on comparative morphometrics and molecular genetic analysis for two regions of mitochondrial DNA (cytochrome *b* and NADH dehydrogenase), a bat captured in the south of the Primorye Province, Russian Far East, was identified as belonging to a species new to Russia: *Eptesicus pachyomus*, which ranges from Iran to Korea. According to genetic data, the bat forms a separate branch within the species, whereas morphometry showed it to be closer to the subspecies *E. p. pallens*. A detailed phylogeographic study within the species *E. pachyomus* is required to accurately determine the subspecies.

Keywords: molecular genetic analysis, comparative morphometric analysis, cytochrome *b*, NADH dehydrogenase, Russian Far East

УДК 599.742.71

THE SURVIVABILITY OF INDIVIDUALS WITHIN A TIGER (*PANTHERA TIGRIS*) SUBPOPULATION IN THE LAZOVSKY NATURE RESERVE AND ZOV TIGRA NATIONAL PARK, RUSSIAN FAR EAST

© 2022 г. G. P. Salkina^{a, *}, N. Ya. Poddubnaya^b, S. A. Kolchin^c, V. S. Kolesnikov^d^aFGBU “Joint Directorate, L.G. Kaplanov Lazovsky State Nature Reserve and “Zov Tigra National Park”, Lazo, 692980 Russia^bCherpovents State University, Cherpovents, 162600 Russia^cInstitute of Water and Ecology Problems, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, 680000 Russia^dTiger Protection Society, Lazo, 692980 Russia

*e-mail: tpsrus@mail.ru

Received May 17, 2022

Revised August 5, 2022

Accepted August 6, 2022

From 2011 to 2020, tigers were recorded using camera traps in the Lazovsky Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Southeast of the Sikhote-Alin Mountains. Sixty-seven adult or subadult individuals were identified. On average each year, 14 individuals were photographed in the Nature Reserve, and 8 were photographed in the National Park. The number of tigers recorded in the Nature Reserve appears to be declining, but there are no significant trends of this sort observed in the National Park. The tigers' survival rate was calculated for 10 one-year intervals. The analysis included 32 males and 27 females from the group of adults and subadults, whose disappearances were unlikely to be connected with natural dispersal. The vast majority were detected for just 1–2 years. The survival rate for tigers of both sexes decreased across the 10 time intervals, particularly sharply between the first and second. In years 4–6, the survival rate for the females was lower, with a sharp decline observed at the start of the fourth year. During the observation period, at least seven deaths of tigers have been reported on the research site and in the vicinity (Lazovsky district in the Primorsky Krai region), six of which were killed by poachers. This unnatural turnover of adult and subadult tigers within this group in protected areas can be explained by poaching in the neighboring, unprotected areas. The creation of an extensive buffer zone with a ban on hunting around the Nature Reserve and National Park has been proposed to address threats from poaching.

Keywords: Amur tiger, *Panthera tigris altaica*, photo-registration, mortality, poaching, survival rate, turnover

DOI: 10.31857/S0044513422120108

At the International Tiger Summit, held in 2010 in St Petersburg, the leaders of countries with extant tiger populations pledged to double tiger numbers by 2022 (Global ..., 2010). In order to achieve such a goal, it is important to assess the survival rate of the individuals in the population, which determines its size and the potential for future growth.

In recent years, digital camera traps have been widely used to study the ecology of tigers and other mammals (Karanth, Nichols, 1998, 2002; Soutyrina et al., 2013; Riley et al., 2017; Salkina et al., 2019, etc.). Thanks to the ability to identify specific tigers from photographs, researchers are able to track the fate of individuals over many years and study the turnover of tigers within a particular group. By turnover, we mean the disappearance of some tigers and the appearance of others. Obviously, this process is primarily regulat-

ed by reproduction and mortality of resident tigers along with the dispersal of younger ones.

We use mortality as an indicator to reflect the number of deaths of individual tigers in a group over a certain period of time (Chernova, Bylova, 1981). The survival rate is the proportion of animals that are still alive after a certain period. In population ecology, in order to study patterns of mortality (and accordingly, survival), cohort and static tables of survival are compiled (Bigon et al., 1989). To analyze the data in such tables, it is necessary to know the ages of the individuals. To compile the cohort tables, you need to determine the proportion of individuals that have died in each age group. For static tables, data is needed on the number of individuals in each age group of the overall group being studied. In the wild, it is difficult to obtain the necessary data for populations of certain animals, such

as tigers and especially the Amur subspecies (*P. t. altaica* Temminck 1844), whose population density in the north of their species range is naturally low. The photo-registration of tigers makes it possible to study the turnover of individuals in particular groups across certain time intervals. During each of these intervals, some individuals disappear while others remain. In the survival tables for this type of analysis, it is not the age of the individuals that is taken in consideration, but the time interval in which an individual either disappeared or continued to be recorded. Analysis of these tables provides an estimated survival rate (Khalafyan, 2007).

The survival rate of the Amur tiger population has been poorly studied. To determine the survival rate in the groups chosen for study, it has been necessary to identify individuals and to exclude those tigers who may have disappeared for reasons other than death, as well as to study the differences in the survival rates of males and females. To implement all this, we conducted a photo-registration of tigers on the territory of the Lazovsky Reserve and the Zov Tiger National Park from 2011 to 2020. According to the photographs recorded, 67 adult and subadult individuals were identified and their presence in reserves was determined. Based on the data documenting turnover of individuals, the survival rate of tigers was calculated and measures for further tiger conservation were proposed.

MATERIALS AND METHODS

Study area. The research was carried out in the Southeast of the Sikhote-Alin Mountains, specifically in the Lazovsky Reserve, Zov Tigra National Park, and in the vicinity of these sites around the basins of neighboring rivers (Fig. 1). The Lazovsky Reserve was established in 1935 and currently encompasses 1210 km². Zov Tigra National Park was created in 2007 on an area 833 km² in size. Both sites are comprised of typical Amur tiger habitat (mountainous Korean pine – broadleaved forests) and together they form the main reproductive core of the Amur tiger population in the southeastern Sikhote-Alin Mountains. In these protected areas, hunting, logging, mining, and any other activity that harms wildlife habitat, is prohibited.

There are no protective buffer zones around the Lazovsky Reserve and Zov Tigra National Park. There are four hunting grounds in the immediate vicinity of the Reserve and five around the National Park (Atlas ..., 2004). Along the border of the Reserve, vast fields of crops are grown to attract animals from the protected areas. Due to the sharply indented borders of the Reserve, the fields run deep into these territories. These cultivated fields are visited by wild boars (*Sus scrofa* L. 1758), sika deer (*Cervus nippon* Temminck 1838), red deer (*Cervus elaphus* L. 1758), roe deer (*Capreolus capreolus* L. 1758), Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*

G. Cuvier 1823) brown bears (*Ursus arctos* L. 1758), and tigers. Numerous hunting towers have been built in these fields (Salkina, Kolesnikov, 2010; Salkina, 2013), and bait is laid out to attract ungulates, bears, and tigers. Thus, the animals from the reserves become the target of hunting and poaching.

Photo-registration and survival rate of the tigers.

In the Lazovsky Reserve, the photo-registration of tigers was carried out between 2011–2020 and, in the Zov Tigra National Park, between 2015–2020. Cameras were installed at a minimum of every 50 km² in places the tigers were most likely to frequent: focused on trees and rocks often used by tigers for scent-marking (Salkina et al., 2017). Of the cameras deployed from December to May, 30–40% of them worked all year round. Individuals were identified using the pattern of stripes and spots on their flanks, which are unique to each tiger (Karant, Nichols, 1998). The subadult tigers were difficult to distinguish from the adults, so these two categories were combined into one age group. Tiger cubs under the age of one differ significantly in body size from individuals in the older age group.

In addition to the camera survey, any tigers that died in the vicinity of the study area (the Lazovsky District of the Primorsky Krai) were identified and recorded. The pattern of spots and stripes on the bodies or the pelts were compared with the images of the tigers that were available in our archive. The authors were involved as experts and witnesses in criminal cases relating to the confiscation of skins and other tiger derivatives, trophy photographs, and the wounding and subsequent deaths of tigers. In a number of cases where our archive lacked photographs of certain tigers that had been killed, the location of the tigers' deaths was established using the trophy photographs, in which recognizable elements of the landscape had been captured.

The data was processed using Statistica 10 software, specifically, the Survival Analysis module (Statsoft, 2010). This module allows you to use, not only the data relating to the individuals that have disappeared (“complete data”), but also the data on the individuals that continue to be recorded (“incomplete data”). One calendar year was used as the time interval and a total of 10 intervals were studied (from 2011 to 2020). In 2011, observations were not carried out for the full year and in 2012, only a limited number of camera traps were deployed. Therefore, these years were not taken into account when calculating the total annual number of tigers recorded. Naturally, the six-month period cameras were predominantly operational affected the number of tigers detected. However, detection of resident individuals and their survival, which is of greatest interest, was not significantly affected.

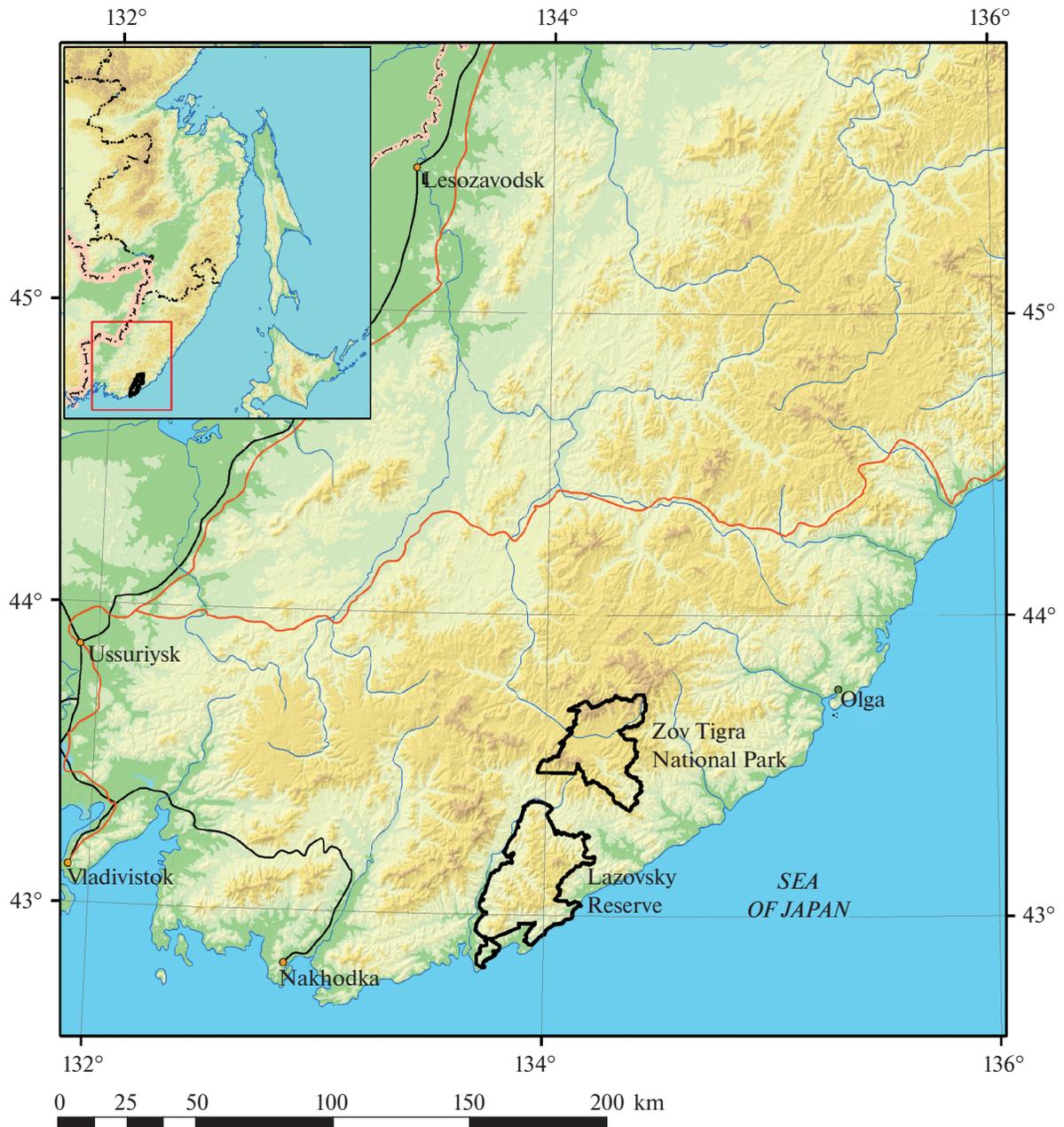


Fig. 1. Study area.

The analysis of survival excluded cubs that were under a year old, as well as any cubs that became sub-adults and disappeared at this age. This is because the factors that lead to the disappearances of these tigers (infant death, natural dispersal, etc.) can differ significantly from individuals in the adult group.

Using the Survival Analysis module, the number and proportion of “living” and “disappeared” individuals were calculated for each of the time intervals (Table 1). The table includes the following columns: “number exposed” is the number of studied individuals or number of individuals that were “living” at the

beginning of the time interval under consideration, minus half of the disappeared, “proportion of disappearances”, which is the ratio of the number individuals that disappeared during a given interval to the total number of individuals being studied during that interval (if there are no disappeared individuals in this time interval, then the number 0.5 is divided by the number of studied individuals. This procedure is necessary in order for the evaluation of the survival function to be continuous); the “proportion of those that remain” is equal to one, minus the proportion of disappearances; the “cumulative proportion of those that remain” is

Table 1. Survival rates of tigers in the Lazovsky Reserve and Zov Tigra National Park between 2011–2020

Interval in years	Number of individuals recorded at start of interval	Number exposed	Number of individuals that disappeared during given interval	Proportion of disappearances	Proportion of those remaining	Cumulative proportion of those remaining (surviving)	Standard error cumulative survival
1	59	56.0	18	0.321429	0.678571	1.000000	0.000000
2	35	32.5	8	0.246154	0.753846	0.678571	0.062409
3	22	20.5	4	0.195122	0.804878	0.511538	0.069588
4	15	15.0	3	0.200000	0.800000	0.411726	0.071706
5	12	9.5	1	0.105263	0.894737	0.329381	0.071407
6	6	4.5	0	0.111111	0.888889	0.294709	0.071816
7	3	3.0	0	0.166667	0.833333	0.261964	0.077339
8	3	3.0	0	0.166667	0.833333	0.218303	0.085620
9	3	3.0	1	0.333333	0.666667	0.181919	0.085423
10	2	1.5	1	0.666667	0.333333	0.121280	0.075463

the cumulative proportion of those that remain at the start of the corresponding interval (Khalafyan, 2007). Since the probabilities of survival (and not “disappearing”) are considered independent for each interval, the cumulative proportion is equal to the product of the proportion of individuals that survive (remain) across all previous intervals. The resulting value as a function of time is also called “survival”, or the “survival function”. The survival function is an estimate of the probability that an individual will “survive” during a given interval (Khalafyan, 2007).

To compare the survival rates of the males and females, the Gehan-Wilcoxon test, Cox-F test, Cox-Mantal test, Peto generalised Wilcoxon test, and the log-rank test were used.

RESULTS

Within the study area, a total of 67 adult and subadult tigers and 44 tiger cubs were identified from photographs. Some of the animals initially detected as cubs and subadults were classified as adults as they aged in subsequent years. Every year in the Reserve (since 2013), between 11 and 18 adults and subadults were photographed, an average of 14; in the National Park (since 2015), between 5 and 10 were photographed, an average of 8 (Fig. 2). The number of individuals registered annually did not depend on the number of camera traps used. Some of the tigers were sighted in both areas during similar time intervals. The analysis of the survival rates did not include 7 cubs that transitioned into the subadult group, but who were detected for no more than around 3 years. Their disappearance could be associated with natural dispersal. The analysis included 3 full-grown tiger cubs that had been registered for over 3 years; at this age, young ti-

gers can transition into the category of resident tigers, as they go on to establish their own home ranges.

Thus, the survival analysis included 59 adults and subadults, including 32 males and 27 females. Individuals from this group were detected for between 1 to 10 years, the average duration being 2.5 years. In the Reserve between 1 and 7 individuals disappeared each year (failed to appear the following year), and in the National Park, between 0 and 5. Most of the individuals were recorded for only 1–2 years (Tabl. 1; Fig. 3).

Males were observed for, on average, 2.2 years, and females, for 3.3 years. The probabilities from all five of the tests through which the survival rates of the males and females were compared were much higher than the 0.05 significance level used by us. This means there is no significant difference between survival rates for $p < 0.05$. Furthermore, for some time intervals, the survival rate of the females was even lower than that of males (Fig. 4).

From 2011 to 2020 at the study site and in its vicinity (the Lazovsky District of the Primorsky Krai) at least 7 adult and subadult tigers died, 6 at the hand of poachers (2 females, 1 male, 3 presumed males), and 1 male that drowned. As part of the criminal investigation, we examined five different tigers, using the skins of two tigers provided by the police and trophy photographs containing images of three tigers that had been killed, including an adult female and a male that had been living in the Lazovsky Reserve. Another tiger, probably a male, had been killed adjacent to the Reserve. In another case, a subadult female had been wounded by a poacher at the border of the Reserve and subsequently died.

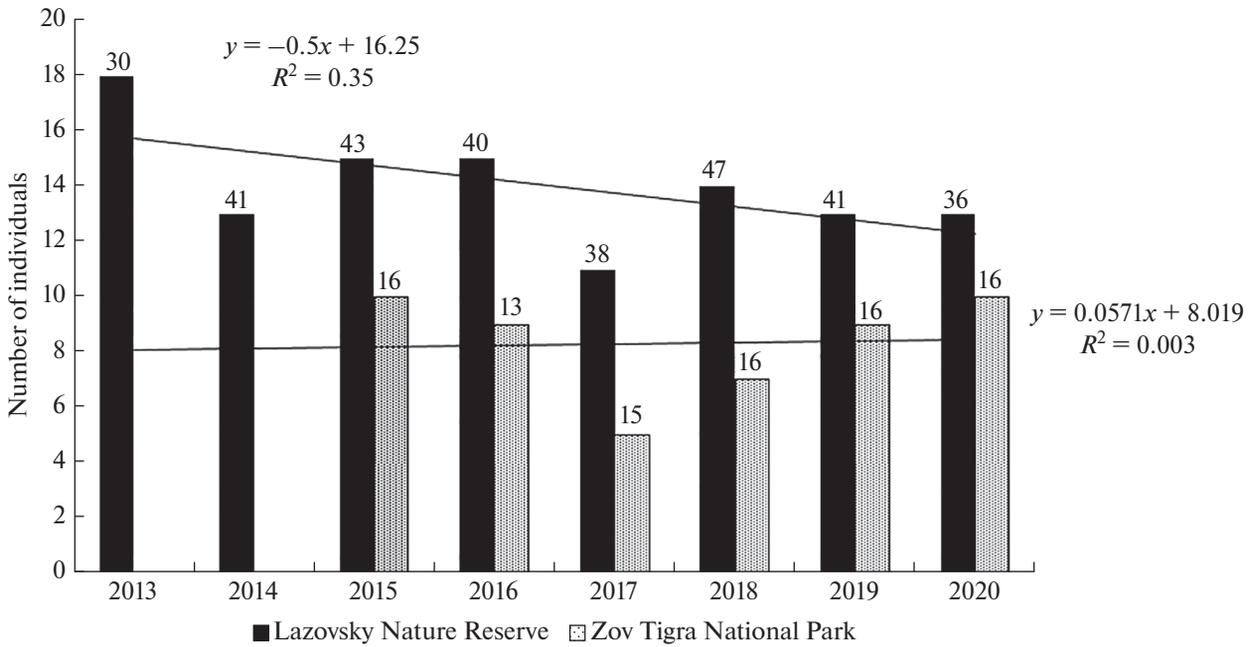


Fig. 2. The number of adult and subadult tigers photographed in the Lazovsky Reserve and Zov Tigra National Park from 2013 to 2020 and the linear trends of this indicator. The numbers above the columns indicate the number of camera traps.

DISCUSSION

The number of tiger cubs we photographed turned out to be undercount, which was determined by counting their tracks in winter (Salkina, Kolesnikov, 2010; Kerley, Borisenko, 2017). The fact is that female tigers with litters stay within a limited area, often avoiding travel corridors used by other adult tigers. Accordingly, cubs are not always detected by camera traps (Kolchin, Soutyrina, 2012; Soutyrina et al., 2013; Matiukhina et al., 2016; Lukarevskiy et al., 2021). Moreover, not all cubs in a litter are reliably photographed, even when they are travelling in a line, one after the other. This is due to periodic pauses between exposures when camera traps take more than one image. Most of the cubs were detected in their first year of life and then less often in their second, due to the nature of tiger reproduction and sociality, and to the mortality rates of tiger cubs. Tigers enter independence at 20–22 months of age (Yudin, Yudina, 2009). At this time, the young begin to separate and resettle themselves and, with few exceptions, leave the mother’s home range. A female tiger has a new offspring 2+ years after the birth of the previous litter, if the cubs of the first litter survived.

Certainly, the mortality rate of tiger cubs is high for natural reasons (Yudin, Yudina, 2009). The disappearance of subadult tiger cubs may be connected with death or dispersal. First of all, cubs are vulnerable to risks specific to their size and age, but we do not have enough data to analyze this. Secondly, in terms of the survival (mortality) rate, those individuals that have

disappeared due to dispersal cannot be taken into account. For these reasons, we did not include any young tigers in our analysis that were recorded less than three years after their birth.

In the Lazovsky Reserve, the number of tigers photographed annually trended downwards over the course of our study; in the Zov Tigra National Park there are no significant trends apparent (Fig. 2). Over the same period, the indicator of the relative abundance of tigers (track density) in the reserve did not show a significant downward trend, although the amplitude of its fluctuations has increased in recent years (Salkina et al., 2018). This indicates instability in this

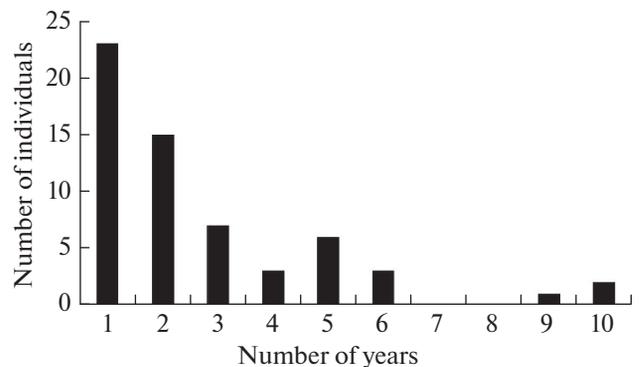


Fig. 3. Duration of recording (calendar years) of adult and subadult tigers in the Lazovsky Reserve and Zov Tigra National Park between 2011–2020.

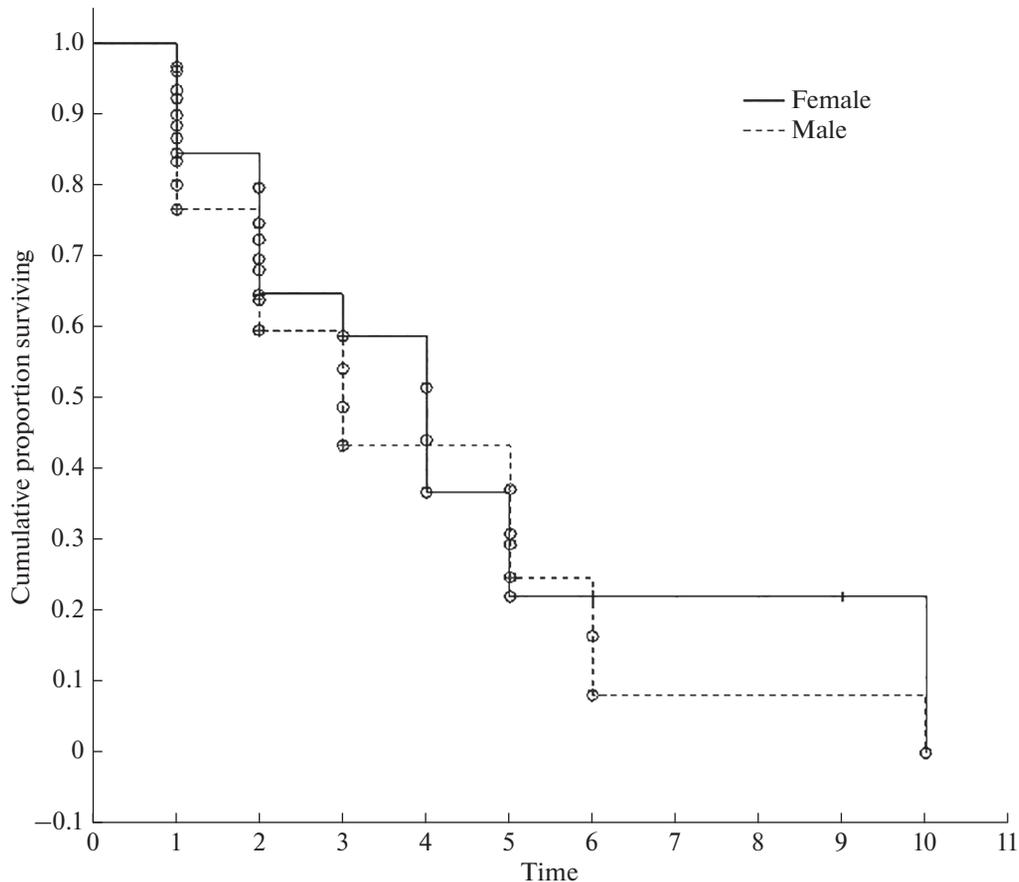


Fig. 4. Survival curves of female and male tigers in the Lazovsky Reserve and Zov Tigr National Park between 2011–2020 (The circles indicate the individuals that have disappeared, and the plus-signs stand for those that have remained).

tiger group, which is, most likely, related to the frequent turnover of individual tigers.

Undoubtedly, not all tigers visiting the study areas throughout the year can be recorded with the camera traps. During the snow-free part of the year only a limited number of cameras were used and the probability of detecting tigers depends on their location (Salkina et al., 2017). Therefore, camera traps likely undercount the total number of tigers that have visited the Reserve and the National Park. This is particularly true in relation to transient tigers that only visit the study areas temporarily.

The survival function of the tigers drops sharply from the first to the second year of their being detected in the reserves (Table 1). This indicator decreases more gradually in subsequent years. The standard errors of the estimates of this function turned out to be smaller than for the estimates themselves, indicating their reliability. Survival estimates are based on the proportion of surviving and disappeared individuals. However, the disappearance of individuals may not always be connected with their deaths. Transient individuals could be detected in a given year, for example,

However, it is unlikely that there are many of these types of individuals within the population. In Chitwan National Park (Nepal), long-term studies have shown that transient individuals accounted for 7% of the total number of tigers living there, including cubs (Barlow et al., 2009).

Over the course of a 1–2-year period, subadults born in the Reserve or National Park who eventually disperse may be observed, but it may be that the cameras did not detect them when they were living with their mother, or they may have been born outside of the study areas. The photo registration of the tigers showed that, when resident individuals disappear, neighboring tigers begin to visit the vacant territories (our unpublished data). Such tigers can be observed visiting the territories at different intervals over the following 1–2 years, sometimes disappearing for a year or more. Their further disappearance could be connected with the arrival and establishment of new resident tigers. Thus, the actual survival rate of tigers in the period under consideration, specifically for the first two years, is likely to be higher than our estimate.

It is likely tigers that established home ranges, then disappeared in their first or second year of being in the reserves, probably died. The subsequent appearance of neighboring tigers in the vacated areas, rather than the appearance of new individuals, may indicate that the most likely reason for the disappearance of the tigers was death rather than territorial conflicts and expulsion by conspecifics. In the Sikhote-Alin Reserve, changes in territory occurred mainly after the death of a resident tiger, usually as a result of poaching. In this area, the displacement of a resident tiger by an immigrant individual has not been observed (Goodrich et al., 2010). In the Lazovsky Reserve, such incidents are known (our unpublished data), but similar cases elsewhere are rare. In Nepal, resident females did not use vacated territories as part of their home ranges (Smith et al., 1987), although females with cubs did expand their territories (McDougal, 1977). In this region, vacant territories were inhabited by young individuals who had either dispersed there or who had remained close to their maternal home range (Smith et al., 1987; Smith, 1993). Based on this, and taking into account the fact that the proportion of transient tigers in the population may be small, we can conclude that if we are underestimating the survival rate of the tigers at all during the initial 1–2-year intervals, it is not by much.

The survival rate of the tigers in the intervals after the second year of being detected, which also shows a trend of steady decline, in our opinion, accurately reflects the situation in terms of mortality for individuals in the study areas (Table 1). There are only two tigers (a male and a female) that have been recorded in the Reserve for 10 years, though there is another female who is 9 years old. In the wild, the maximum known age of an Amur tiger is 19 years (Yudin, Yudina, 2009). The home ranges of long-lived tigers include the Sea of Japan coastline, which has practically no border with the adjacent hunting territory comprising vast fields of crops (Salkina et al., 2019). The long-lived male's home range covered around half of the area of the Reserve. As mentioned above, in 2018, a new male appeared here, and the old one moved to the center of the Reserve. According to our data, the long-lived females, unlike the other female tigers in the Reserve, gave birth to offspring almost every two years. Thus, the survival rate and reproductive output in these females turned out to be higher than for female tigers living near hunting areas. In any case, the home ranges of almost all of the tigers extended beyond the borders of the protected areas.

The period that females remained in the Reserve and in the National Park was, on average, longer than that of males. Within most time intervals, the female survival rate was also higher (Fig. 4). However, the differences in survival rate have not been statistically confirmed. Moreover, for the intervals between 4–6 years,

the survival rate for males was higher, while the survival rate for females for this period decreased sharply. Female Amur tigers become sexually mature at the age of 3.5 years (Yudin, Yudina, 2009). It is most likely that a sharp decrease in their survival rate, upon reaching 4 years of age, is associated with their first mating and litter. Females travel long distances during estrus in search of mates (our unpublished data). According to V.G. Yudin and E.V. Yudina (2009), females also often move before parturition, and are restless in the den with tiger cubs. Females become more vulnerable, including to poachers, because they are more likely to engage with a person for a longer period of time, trying to protect their cubs. In addition, feeding tiger cubs requires females to move more often and visit anthropogenic landscapes, which may increase the risk of encountering poachers. Having gone through a critical period of a tiger's life cycle, rearing their first litter, the female tigers have acquired valuable experience that increases their chances of survival when rearing future litters. The early deaths of females significantly slows down the reproductive output for the tiger population overall.

In the Primorsky Krai region between 1972 and 1992, out of the 55 adult tigers found dead, there were twice as many males as females (Nikolaev, Yudin, 1993). Between 1983 and 2009, males also dominated the overall number of adult and subadult tigers that died in the Primorsky and Khabarovsk regions (Salkina, 2010). This phenomenon must be assessed with the sex ratio within the tiger population taken into account. According to the winter track records data in Amur tiger range, on average, the proportion of adult and subadult females is higher than that of males. However, according to the data of our long-term photographic registration, the sex ratio was practically equal, although in some years it can change slightly. Obviously, the sex of the tigers can be determined more accurately from photographs than from tracks. In any case, males accounting for twice the number dead individuals compared to females indicates a higher mortality rate among males in the Amur tiger population.

The heightened mortality of males can be explained by their ecology and behavior. Young female tigers are more philopatric than males and, after separation from their mother, may still occupy part of the maternal home range (Smith, 1993; Goodrich et al., 2008). Males establish themselves within home ranges that are two or more times larger than the home ranges of females (Salkina, 1993; Salkina, Solomkina, 2005), and during dispersal they can travel considerable distances from their birth site. They walk further, show less caution, hunt domestic animals more often and, accordingly, are involved in conflict situations with humans more often (Salkina, 2011). In the Sikhote-Alin Reserve, the annual survival rate of adult females

was higher than that of adult males (Goodrich et al., 2008).

From looking at survival rates, any bias in mortality towards males in the group of tigers in our study is not quite as apparent. Females are less likely to attack domestic animals and, therefore, are less likely to interact with humans. However, when seeking ungulates, female tigers are known to actively visit the cultivated fields bordering protected areas. In addition, we found meat laid out in these areas to attract Asiatic black bears, brown bears, and tigers. The meat was typically carcasses of wild and domestic animals or parts thereof. Shooting animals in these fields is carried out from numerous hunting towers. Two female tigers were killed by poachers directly on the fields baited with meat. In 2021, a group of poachers specializing in shooting tigers and selling their derivatives on the Chinese black market was detained in the Lazovsky District of the Primorsky Krai.

The cases of tiger deaths during our research were recorded mainly in territory adjacent to the Lazovsky Reserve. Between 1947 and 2009, due to human actions, 44 of 56 (79%) tigers died in the Lazovsky District of Primorsky Krai, and half of these were poached (Salkina, 2010). In the past decade, of the eight reported tiger deaths in this area, only one has died of natural causes while the other seven died as a result of poaching.

A study by Skidmore (2021) showed that tightening up criminal penalties in the Russian Federation for killing tigers or manipulating their derivatives did not decrease levels of tiger poaching. The shift in the law only changed the nature of illegal derivatives trading. It moved it underground, strengthening the ties between those involved and, as a result, the activity actually became more covert and efficient. Thus, poaching is still the main cause of death for the Amur tiger across its entire range in Russia. We, therefore, associate the disappearance of the majority of the resident tigers in the study area with this activity.

The frequency of turnover of individuals in the groups of tigers in the Lazovsky Reserve and in Zov Tigra National Park is unnatural and indicates high mortality and instability within the population. These characteristics have recently been confirmed by analysis of the tiger tracks recorded during the winter census of Amur tigers (our unpublished data). A similar situation was observed in the Sikhote-Alin Reserve, however, the unstable nature of that group was connected to a decrease in population (Soutyrina et al., 2014). The most intense rate of change of individuals occurred in the southern part of Sikhote-Alin Reserve, where human impact is greater. The frequent turnover of tigers in our study area is associated with poaching in adjacent areas and, accordingly, with the inadequacy of protective measures. Of particular concern is the

high mortality rate of the females that have reached reproductive age.

According to paragraph 3, Article 78 of the Land Code of the Russian Federation: “The use of agricultural land permits the implementation of hunting activities, unless otherwise stated by this Code.” However, in paragraph 4 of this article it states: “Land plots from agricultural land located at a distance of no more than thirty kilometers from the borders of rural settlements cannot be used for purposes that are unrelated to agriculture.” Since almost all agricultural fields bordering the Lazovsky Reserve and Zov Tigra National Park are located at a distance of less than 30 km from rural settlements, their use by hunting groups is illegal. To prevent further harm to the group of tigers studied, as well as to fulfill the obligations of the Russian Federation in preserving and increasing the population of this species, it is necessary to create extensive buffer zones around protected areas with a ban on hunting.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the Russian Geographical Society for supporting our research. For assisting with our work, we are also grateful to the staff of the Lazovsky Reserve and Zov Tigra National Park, members of the Tiger Protection Society, in particular P. Suyong. We also express our gratitude to Dr. V.G. Yudin and L.L. Kerley. Special thanks to M. Balandina, M.D. Riley and C. Mitchell for the English proof-reading.

REFERENCES

- Atlas of the Hunter and Fisherman of the Primorsky Territory, 2004. Vladivostok: Besan. 181 p. [in Russian].
- Barlow A.C.D., McDougal S., Smith J.L.D., Gurung B., Bhatta S.R., Kumal S., Mahato B., Tamang D.B., 2009. Temporal variation in tiger (*Panthera tigris*) population and its implication for monitoring // *J. Mammal.* V. 90. P. 472–478.
- Bigon M., Harper J., Townsend K., 1989. Ecology: Individuals, Populations and Communities. M.: Mir. 667 p. [in Russian].
- Chernova N.M., Bylova A.M., 1981. Ecology. Moscow: Prosveshcheniye. 255 p. [in Russian].
- Global Tiger Recovery Program, 2010–2022 (St. Petersburg Declaration on Tiger Conservation at the International Tiger Forum (“Tiger Summit”), held in St. Petersburg, Russia, on November 21–24, 2010), 2010. Washington: Global Tiger Initiative Secretariat. 59 p.
- Goodrich J.M., Kerley L.L., Smirnov E.N., Miquelle D.G., McDonald L., Quigley H.B., Hornocker M.G., McDonald T., 2008. Survival rates and causes of mortality of Amur tigers on and near Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik // *J. Zool.* V. 276. P. 323–329.
- Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N., Kerley L.L., Quigley H.B., Hornocker M.G., 2010. Spatial structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sik-

- hote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia // *J. Mammal.* V. 91. P. 737–748.
- Karanth K.U., Nichols J.D., 1998. Estimating tiger densities in India from camera trap data using photographic captures and recaptures // *Ecology*. V. 79. P. 2852–2862.
- Karanth K.U. and Nichols J.D., 2002. Monitoring tigers and their prey: A manual for researcher, managers and conservationists in tropical Asia. Center for wildlife studies, India. P. 193.
- Kerley L.L., Borisenko M.M., 2017. Survival of the Amur tigers and their movement between the Lazovsky Reserve and Zov Tigra National Park // XII Far Eastern Conference of Nature Conservation Problems: Materials of the Scientific Conference in Birobidzhan, October 10–13, 2017, edited by E.Ya. Frisman. Birobidzhan: ICARP FEB RAS. P. 87–89. [in Russian].
- Khalafyan A.A., 2007. STATISTICA 6. Statistical data analysis. M.: Binom-Press. 512 p. [in Russian].
- Kolchin S.A., Soutyrina S.V., 2012. Mark trees and indirect communication between bears (*Ursus arctos*, *Ursus thibetanus*) and tigers (*Panthera tigris*) in the Sikhote-Alin // *Bulletin of Game Biology*. V. 9 (1). P. 5–16. [in Russian].
- Lukarevskiy V.S., Lukarevskiy S.V., Kolchin S.A., Oleynikov A.Yu., 2021. Population structure and spatial distribution of the tiger (*Panthera tigris*, Felidae, Carnivora) in Southwestern Primorye (Russian Far East) // *Ecologica Montenegrina*. V. 43. P. 1–15.
- Matiukhina D.S., Vitkalova A.V., Rybin A.N., Aramilev V.V., Shevtsova E.I., Miquelle D.G., 2016. Camera-trap monitoring of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in Southwest Primorsky Krai // *Nature Conservation Research*. V. 1. Is. 3. P. 36–43.
- McDougal S., 1977. The face of the tiger. London: Rivington Books. 180 p.
- Nikolaev I.G., Yudin V.G., 1993. Tiger and man in conflict situations // *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*. V. 98. Is. 3. P. 23–36 [in Russian].
- Riley M., Soutyrina S., Miquelle D., Hayward G., Goodrich J., Buskirk S., 2017. Comparison of methods for estimating Amur tiger abundance // *Wildlife Biology*: wlb.00253
- Salkina G.P., 1993. The Current state of the tiger population in south Sikhote-Alin // *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*. V. 98. Is. 3. P. 45–53. [in Russian].
- Salkina G.P., 2010. Poaching as the main factor in the mortality of the Amur tiger // *The Amur tiger in Northeast Asia: Conservation Problems in the XXI Century: Intern. Conf.*, March 15–18, 2010, Vladivostok. Vladivostok: Dalnauka. P. 143–146.
- Salkina G., 2011. The Tiger and its relations with other species in South Sikhote-Alin. Germany: Lambert Academic Publishing. 161 p.
- Salkina G.P., 2013. Problems of conservation of the tiger in the Lazo Nature Reserve // *Environmental Protection and Nature Management*. V. 1. P. 73–75. [in Russian].
- Salkina G.P., Kolesnikov V.S., 2010. Changes in the number of tigers in the Lazovsky Reserve in 2005–2010 // *The status of specially protected areas of the Far East (Materials of the conference dedicated to the 75th anniversary of the Lazovsky Reserve, Lazo, September 28–29, 2010)*. 2010. Vladivostok: Russkiy Ostrov. P. 186–191. [in Russian].
- Salkina G.P., Kolesnikov V.S., Eryomin D.Yu., 2018. Population dynamics of the Amur tiger and the ungulates in Lazovsky Zapovednik // *Modern Science: actual problems of theory and practice. Natural and technical sciences*. V. 7. P. 25–34. [in Russian].
- Salkina G.P., Kolesnikov V.S., Goryushin Yu.A., Pasyukov O.I., 2017. Experience of tiger photo census in the Lazovsky Reserve // XII Far Eastern Conference of Nature Conservation Problems: Materials of the Scientific Conference in Birobidzhan, October 10–13, 2017, edited by E.Ya. Frisman. Birobidzhan: ICARP FEB RAS. P. 109–111. [in Russian].
- Salkina G.P., Poddubnaya N.Ya., Kolesnikov V.S., Kolchin S.A., 2019. Turnover of individuals in the tiger population (*Panthera tigris* L., 1758) of the Lazovski Reserve and Zov Tiger National Park // *Ecology and Evolution: New Challenges: Proceedings of the International Symposium dedicated to the celebration of 100th anniversary of RAS Academician S.S. Shwartz (April 1–5, 2019, Ekaterinburg, Russia)*. Ekaterinburg: Liberal Arts University – University for Humanities. P. 91–94. [in Russian].
- Salkina G.P., Solomkina N.V., 2005. Identification of Amur tigers using dogs // *State of Specially Protected Areas (Materials of the conference dedicated to the 70th anniversary of the Lazovsky Reserve, Lazo, April 19–20, 2005)*. Vladivostok: Russkiy Ostrov. P. 147–150. [in Russian].
- Skidmore A., 2021. Using crime script analysis to elucidate the details of Amur tiger poaching in the Russian Far East // *Crime Sci*. V. 10 (16). P. 1–25.
- Smith J.L.D., 1993. The role of dispersal in structuring the Chitwan tiger population // *Behaviour*. V. 124. P. 165–195.
- Smith J.L.D., McDougal C., Sunquist M.E., 1987. Female land tenure system in tigers // *Tigers of the World: The Biology, Biopolitics, Management and Conservation of an Endangered and Species*, ed. R.L. Tilson, U.S. Seal. New Jersey: Noyes Publication. P. 97–109.
- Soutyrina S.V., Riley M.D., Goodrich D.M., Seryodkin I.V., 2013. A population estimate of Amur tigers using camera traps. Vladivostok: Dalnauka. 156 p.
- Soutyrina S.V., Seryodkin I.V., Mikell D.G., 2014. Change in the composition of the Amur tiger group in the Sikhote-Alin Reserve according to photo records // *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. V. 16. № 1(4). P. 1176–1179. [in Russian].
- Statsoft.Statistica, 2010 edition. Kernel release 5.5 A. <https://www.statistica.com>
- Yudin V.G., Yudina E.V., 2009. The Tiger of the Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka. 485 p. [in Russian].
- Yudin V.G., Yudina E.V., 2009. The Tiger of the Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka. 485 p. [in Russian].

ВЫЖИВАЕМОСТЬ ОСОБЕЙ В ГРУППИРОВКЕ ТИГРА (*PANTHERA TIGRIS*) ЛАЗОВСКОГО ЗАПОВЕДНИКА И НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “ЗОВ ТИГРА” (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

Г. П. Салькина¹*, Н. Я. Поддубная², С. А. Колчин³, В. С. Колесников⁴

¹ФГБУ “Объединённая дирекция Лазовского государственного заповедника имени Л.Г. Капанова и национального парка “Зов тигра”, Лазо, 692980 Россия

²Череповецкий государственный университет, Череповец, 162600 Россия

³Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск, 680000 Россия

⁴Общество защиты тигра, Лазо, 692980 Россия

*e-mail: tpsrus@mail.ru

В 2011–2020 гг. в Лазовском заповеднике и национальном парке “Зов тигра” (юго-восток Сихотэ-Алиня) проводили регистрацию тигров с помощью фотоловушек. Были идентифицированы 67 взрослых и полувзрослых особей. В течение каждого года в объективы фотоловушек в заповеднике попадали в среднем 14 особей, в национальном парке – 8. Количество тигров, регистрируемых в заповеднике, снижалось; в национальном парке значимых трендов в динамике этого показателя выявлено не было. Выживаемость тигра оценивали на 10 временных интервалах, каждый из которых включал один календарный год. В анализ были включены 32 самца и 27 самок из группы взрослых и полувзрослых самостоятельных особей (если происходит исчезновение особей из этой половозрастной группы, то вероятнее всего оно не связано с естественным расселением). Большинство особей отмечалось всего 1–2 года. Выживаемость тигров (как самок, так и самцов) на протяжении каждого из 10 временных интервалов снижалась, особенно резко в конце первого – в начале второго года жизни. В возрасте 4–6 лет выживаемость самок оказалась ниже, с резким снижением в начале четвертого года жизни. За рассматриваемый период на участке исследований и в его окрестностях (Лазовский район Приморского края) установлена гибель не менее семи тигров, шесть из которых были убиты браконьерами. Неестественно частая сменяемость взрослых и полувзрослых особей в группировке тигров на охраняемых территориях можно объяснить браконьерством на сопредельных с ними участках. Предложено создать обширные буферные зоны вокруг заповедника и национального парка с запретом охоты.

Ключевые слова: амурский тигр, *Panthera tigris altaica*, Лазовский заповедник, национальный парк “Зов тигра”, фоторегистрация, оценка выживаемости, смертность, сменяемость, браконьерство

**ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
“ЗООЛОГИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ КАК ИСТОЧНИК
ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ МИРОВОЙ ФАУНЫ – КЛАССИЧЕСКИЕ
И СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ИХ ИЗУЧЕНИЮ, ХРАНЕНИЮ
И ИСПОЛЬЗОВАНИЮ” 22–23 ИЮНЯ 2022 г.**

© 2022 г. В. М. Гнездилов^{а, *}, И. В. Доронин^{а, **}

^аЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^{*}e-mail: vladimir.gnezdilov@zin.ru

^{**}e-mail: igor.doronin@zin.ru

DOI: 10.31857/S0044513422120042

С 21 по 24 июня 2022 г. в Санкт-Петербурге прошел Первый научный форум “Генетические ресурсы России” под эгидой Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС) (Хлесткина и др., 2022). В рамках форума с 22 по 23 июня в Зоологическом институте Российской академии наук (ЗИН РАН) состоялась Всероссийская конференция “Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию”, приуроченная к 190-летию института и объединившая зоологов широкого профиля в обсуждении вопросов коллекционного дела, а также методов изучения и использования зоологических материалов.

На конференции было заслушано 27 докладов на восьми сессиях, с параллельной демонстрацией постеров. В течение двух сессионных дней в работе конференции приняли участие более 80 человек из научных учреждений и высших учебных заведений РФ. К началу работы конференции были изданы программа и тезисы докладов и постерных сообщений (Санкт-Петербург, 2022, 43 стр., ред. В.М. Гнездилов, сост. И.В. Доронин). В подготовке тезисов приняли участие 101 автор и более 30 учреждений из 16 городов России, Республики Беларусь, Норвегии и Канады.

Значительная часть выступлений была посвящена обзору состояния зоологических коллекций России, истории их формирования и использованию в современных научных исследованиях: Н.Б. Ананьева и М.В. Саблин (Санкт-Петербург) о герпетологической и териологической коллекциях ЗИН РАН, Е.Д. Васильева (Москва) об ихтиологической коллекции Зоологического музея МГУ, Н.Н. Винокуров (Якутск) об энтомологической коллекции ИБПК СО РАН, А.А. Легалов (Новосибирск) о коллекции Сибирского зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН, С.А. Царин

(Севастополь) о коллекции гидробионтов Мирового океана ИнБЮМ и др. К.Г. Михайлов (Москва) обратил внимание на существование крупных частных арахнологических коллекций (около 500 000 экз.) и необходимость их передачи в государственные учреждения, гарантирующие их длительное хранение.

Целый ряд выступлений был посвящен использованию зоологических коллекций, в частности материалов, собранных в XIX веке, и палеоматериалов, в молекулярно-генетических исследованиях – Т.В. Петрова (Санкт-Петербург) о генотипировании образцов грызунов из сборов Н.М. Пржевальского, Г.И. Радде и Н.А. Северцова, С.Ю. Бодров (Санкт-Петербург) об истории популяций песца (*Vulpes lagopus*) по данным полногеномного секвенирования позднеплейстоценовых и голоценовых образцов, Н.М. Поверенный (Саратов) о генетическом анализе скорпионов из сборов А.А. Бялыницкого-Бирули и др. Значение зоологических собраний в исследованиях по цитогенетике паразитических перепончатокрылых было продемонстрировано В.Е. Гохманом (Москва). Разработка молекулярно-генетических библиотек насекомых – вредителей древесных растений – была освещена Н.И. Кириченко (Красноярск). Об изучении и мониторинге фауны короедов России рассказал М.Ю. Мандельштам (Санкт-Петербург). О результатах использовании коллекционных материалов в генетических исследованиях в Республике Беларусь доложил А.А. Волнистый (Минск). Доклад Б.А. Лёвина (Санкт-Петербург) был посвящен генетическим аспектам изучения адаптивной радиации карповых рыб в Эфиопии. Вопросы использования коллекций при анализе филогенетической структуры отдельных видов грызунов были затронуты Н.Ю. Феоктистовой (Москва). Е.А. Сивопляс (Москва) представила результаты

использования коллекции дрозофил для проведения генетических экспериментов по экспрессии протоонкогенов. А.С. Рябинин (Новосибирск) представил результаты работ по выявлению бактерий рода *Wolbachia* в коллекции муравьев, а С.А. Чекрыгин (Санкт-Петербург) охарактеризовал работу с крупнейшей в Европе коллекцией культур инфузорий и их симбионтов в Ресурсном центре “Культивирование микроорганизмов” СПбГУ.

На закрытии конференции было отмечено, что обширные материалы, представляющие собой собрание генофонда мировой фауны, сосредоточенные в российских коллекциях, должны рассматриваться в качестве национального культурного и научного достояния с получением соответствующего статуса и уровня финансирования, а постепенное генотипирование типовых материалов зоологических коллекций является одной из приоритетных задач на ближайшую перспективу. Важно, что Россия удерживает лидерство в части экспертизы отдельных таксономических групп животных, которая традиционно была представлена и работала на преемственной основе во всех учреждениях РАН, так как мировая практика систематики (таксономии) требует постоянного притока молодых специалистов и поддержания существующих таксономических школ. Последнее будет служить обеспечению надлежащего

уровня исследований биологического разнообразия и принятия мер по его сохранению и рациональному использованию.

Конференция проведена в рамках выполнения гранта в форме субсидии из федерального бюджета на реализацию отдельных мероприятий Федеральной научно-технической программы развития генетических технологий на 2019–2027 годы (II очередь. Биоресурсные коллекции), номер соглашения: 075-15-2021-1069, “Развитие крупнейшей биоресурсной коллекции России на базе Уникальной фондовой коллекции Зоологического института РАН: изучение, рациональное использование и ответственное хранение генетических ресурсов мировой фауны”.

Вся информация о проведенном мероприятии (видеозапись заседаний, программа, тезисы докладов и постерных сообщений) доступна на сайте конференции: https://www.zin.ru/conferences/brc_zoo_collections_2022/.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Хлесткина Е.К., Захарова М.В., Нижников А.А., Гельтман Д.В., Чернецов Н.С., Михайлова Н.А., Готов А.С., Хлесткин В.К., Заварзин А.А., Мохов А.А., Тихонович И.А., 2022. Первый научный форум “Генетические ресурсы России” – о правовом регулировании в сфере биоресурсов и биологических коллекций // Биотехнология и селекция растений. 5 (2). С. 48–54.

ALL-RUSSIA CONFERENCE “ZOOLOGICAL COLLECTIONS AS A SOURCE OF GENETIC RESOURCES OF THE WORLD FAUNA – CLASSICAL AND MODERN APPROACHES TO ITS STUDY, STORAGE AND USE” 22–23 JUNE 2022

V. M. Gnezdilov^{1, *}, I. V. Doronin^{1, **}

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

**e-mail: vladimir.gnezdilov@zin.ru*

***e-mail: igor.doronin@zin.ru*