# СОДЕРЖАНИЕ

**Том 101, номер 4, 2022**

Морфология личинок креветок рода *Birulia* (Decapoda, Thoridae) из восточной части Охотского моря
*Н. А. Седова* 363

New Faunistic and Taxonomic Data on Oribatid Mites (Acari, Oribatida) of Ethiopia
*S. G. Ermilov, U. Ya. Shtanchaeva, L. S. Subías* 378

Масштабирование органов чувств насекомых. 2. Сенсиллы. Обсуждение. Заключение
*А. А. Макарова, А. В. Дьякова, С. Ю. Чайка, А. А. Полилов* 386

Изменение структуры комплекса паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) в очаге осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae)
*И. В. Ермолаев, З. А. Ефремова, Ю. С. Куропаткина, Е. Н. Егоренкова* 409

Новые синонимы *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)
*М. Ю. Гильденков* 417

Современное распространение и особенности биологии жука-зерновки *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus 1839) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) в Восточном Причерноморье
*Т. В. Никулина, В. В. Мартынов* 424

Парадоксы ареалов некоторых видов уток в Северной Евразии
*В. П. Белик* 439

Сезонные миграции и флуктуации численности ушастой совы (*Asio Otus*, Strigiformes, Strigidae) по данным 60-летнего отлова и кольцевания в Восточной Прибалтике
*В. А. Паевский, А. П. Шаповал* 451

Преодоление водных преград мелкими млекопитающими лесной зоны (количественные характеристики)
*А. А. Калинин* 461

Экспериментальная гибридизация и интенсивность размножения домовых (*Mus musculus wagneri*) и курганчиковых (*Mus spicilegus*) мышей: влияние раннего опыта и материнской среды
*А. В. Амбарян, М. В. Некрасова, Е. В. Котенкова* 471

# Contents

**Volume 101, No 4, 2022**

Larval Morphology of the Shrimp Genus *Birulia* (Decapoda, Thoridae) from the Eastern Part of the Sea of Okhotsk
*N. A. Sedova* 363

New Faunistic and Taxonomic Data on Oribatid Mites (Acari, Oribatida) of Ethiopia
*S. G. Ermilov, U. Ya. Shtanchaeva, L. S. Subías* 378

Scaling of the Sense Organs of Insects. 2. Sensilla. Discussion. Conclusion
*A. A. Makarova, A. V. Diakova, S. Yu. Chaika, A. A. Polilov* 386

Changes in the Structure of the Parasitoid Complex (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) in an Outbreak Focus of the Aspen Leafminer (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae)
*I. V. Ermolaev, Z. A. Yefremova, Yu. S. Kuropatkina, E. N. Yegorenkova* 409

New Synonyms of *Coprophilus* (*Zonyptilus*) Reitteri Luze 1904 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)
*M. Yu. Gildenkov* 417

The Modern Distribution and Biological Peculiarities of the Bean Beetle, *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus 1839) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) in the Eastern Black Sea Region
*T. V. Nikulina, V. V. Martynov* 424

Paradoxes in the Distribution Areas of Some Duck Species in Northern Eurasia
*V. P. Belik* 439

Seasonal Migrations and Population Dynamics of the Long-Eared Owl (*Asio otus*, Strigiformes, Strigidae) Based on Sixty-Year Long Trapping and Ringing in the Eastern Baltic
*V. A. Payevsky, A. P. Shapoval* 451

Traversing Water Barriers by Small Mammals in the Forest Zone: Quantitative Characteristics
*A. A. Kalinin* 461

Experimental Hybridization and Breeding Intensity of House (*Mus muculus wagneri*) and Mound-Building (*Mus spicilegus*) Mice: Effects of Early Experience and Maternal Environment
*A. V. Ambaryan, M. V. Nekrasova, E. V. Kotenkova* 471

**EDN:** DQPISE
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 363–377*

*УДК 597-53:591.524.12+595.384.12*

# МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК КРЕВЕТОК РОДА *BIRULIA* (DECAPODA, THORIDAE) ИЗ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

**© 2022 г. Н. А. Седова***

*Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ), Петропавловск-Камчатский, 683003 Россия*

**e-mail: sedova67@bk.ru*

Поступила в редакцию 03.03.2021 г.
После доработки 24.05.2021 г.
Принята к публикации 07.06.2021 г.

Описаны зоэа II и зоэа III двух видов рода *Birulia* (семейство Thoridae) – *B. sachalinensis* и *B. kishinouyei* – из восточной части Охотского моря. Их личиночное развитие оказалось сходным с таковым у двух видов рода *Spirontocaris*. Личинки *Birulia*, в отличие от личинок других родов семейства Thoridae, имеют морфологические особенности карапакса, плеона и отдельных конечностей: супраорбитальные и птеригостомиальные шипы отсутствуют, шип на скафоцерите у зоэа III отсутствует; базиподит и коксоподит максиллулы вооружены бóльшим количеством щетинок. Наблюдается гетерохрония в развитии конечностей. Вылупление и развитие личинок данного рода происходят в мае–июле на внутреннем шельфе.

*Ключевые слова: Birulia sachalinensis*, *B. kishinouyei*, стадии зоэа, морфологические признаки, укороченное развитие

**DOI:** 10.31857/S0044513422040109

В уловах ихтиопланктонных сетей в восточной части Охотского моря над глубинами 15–76 м в первой половине лета 2014–2016 гг. обнаружены необычные личинки двух видов креветок семейства Thoridae. Личинки представлены II и III стадиями зоэа. Один из этих видов имеет необычные выросты в передней части карапакса и очень длинные шипы на плеональных сомитах. За двадцатилетний период наших исследований планктона прикамчатских вод подобные личинки были обнаружены несколько раз только в водах Западной Камчатки.

*Birulia* – редкие сублиторальные креветки. Биология их практически не изучена. *B. sachalinensis* Brazhnikov 1903 обнаружена в заливах Терпения и Анива, вдоль восточного побережья Сахалина и в Тауйской губе на глубинах не более 50 м (Бражников, 1907; Кобякова, 1936, 1955; Марин, 2013; Бандурин, Карпинский, 2015). *B. kishinouyei* (Yokoya 1930) распространена от северной части Охотского моря до северо-восточной части о-ва Хонсю на глубинах от 30 до 60 м (Кобякова, 1979; Марин, 2013). Эти виды обитают также в Японском море на глубинах от 3 до 200 м (Komai, Komatsu, 2009).

Зоэа II и зоэа III, не имеющие плеонарных шипов, а также выростов на карапаксе, были нами отнесены к виду *B. sachalinensis*, поскольку известно, что у зрелых эмбрионов этого вида шипы на плеонарных сомитах не развиты (Макаров, 1968). Взрослые особи данного вида обнаружены как в северной, так и в южной частях Охотского моря (Кобякова, 1962; Komai, Komatsu, 2009; Бандурин, Карпинский, 2015). Поскольку в дальневосточных морях обитает всего 2 вида рода *Birulia*, вторую серию личинок можно отнести к *B. kishinouyei*. Последний вид широко распространен в Охотском море (Марин, 2013).

Цель работы – описать особенности морфологии личинок креветок рода *Birulia*, обитающих в восточной части Охотского моря, и охарактеризовать их отличия от других представителей семейства Thoridae.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы планктона над глубинами 5–560 м, выполненные сотрудниками КамчатНИРО в восточной части Охотского моря в июне–июле 2014, 2015, и 2016 гг. (табл. 1). Орудие лова – ихтиопланктонная коническая сеть с диаметром входного отверстия 80 см и шагом ячеи 0.56 мм. Выполняли вертикальный тотальный лов в слое 500–0 м и от дна до поверхности при меньших глубинах. Места поимки личинок показаны на рис. 1.

**Таблица 1.** Использованный материал

| Вид | Стадия | Дата поимки | Глубина места, м | Количество, экз. |
|---|---|---|---|---|
| *B. kishinouyei* | II | 20.06.2014 | 37 | 1 |
| | III | 20.06.2014 | 17–37 | 3 |
| | | 25.06.2015 | 31 | 1 |
| | | 06.07.2015 | 18 | 1 |
| | | 18.06.2016 | 15 | 1 |
| *B. sachalinensis* | II | 09.06.2015 | 31 | 1 |
| | III | 07.06.2015 | 76 | 1 |
| | | 23.06.2015 | 25 | 1 |

Личинок, фиксированных в 4%-ном формалине, изучали под микроскопом при увеличении 32×, 56×, 120×. Изучали строение карапакса, плеона, тельсона и отдельных конечностей. На рисунках изображали только те щетинки и шипы, которые сохранились на имеющихся экземплярах. Часть длинных щетинок изображали обрезанными. Опушение щетинок в большинстве случаев на рисунке не показывали, чтобы не "загромождать" изображение. Общую длину личинки измеряли от конца рострума до заднего края тельсона с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм, длину карапакса – от основания рострума до заднего края карапакса.

Обозначения и сокращения: *A1* – антеннула, *A2* – антенна, *Cp* – карапакс, *GV* – общий вид личинки, *AP* – передняя часть, *Mx1* – максиллула, *Mx2* – максилла, *Md* – мандибулы, *Mp1–3* – первая–третья пары максиллипед, *P1–P5* – первая–третья пары переопод, *pl* – плеоподы, *T* – тельсон, *a.i.* – appendix interna. Прочерк – отсутствие данных.

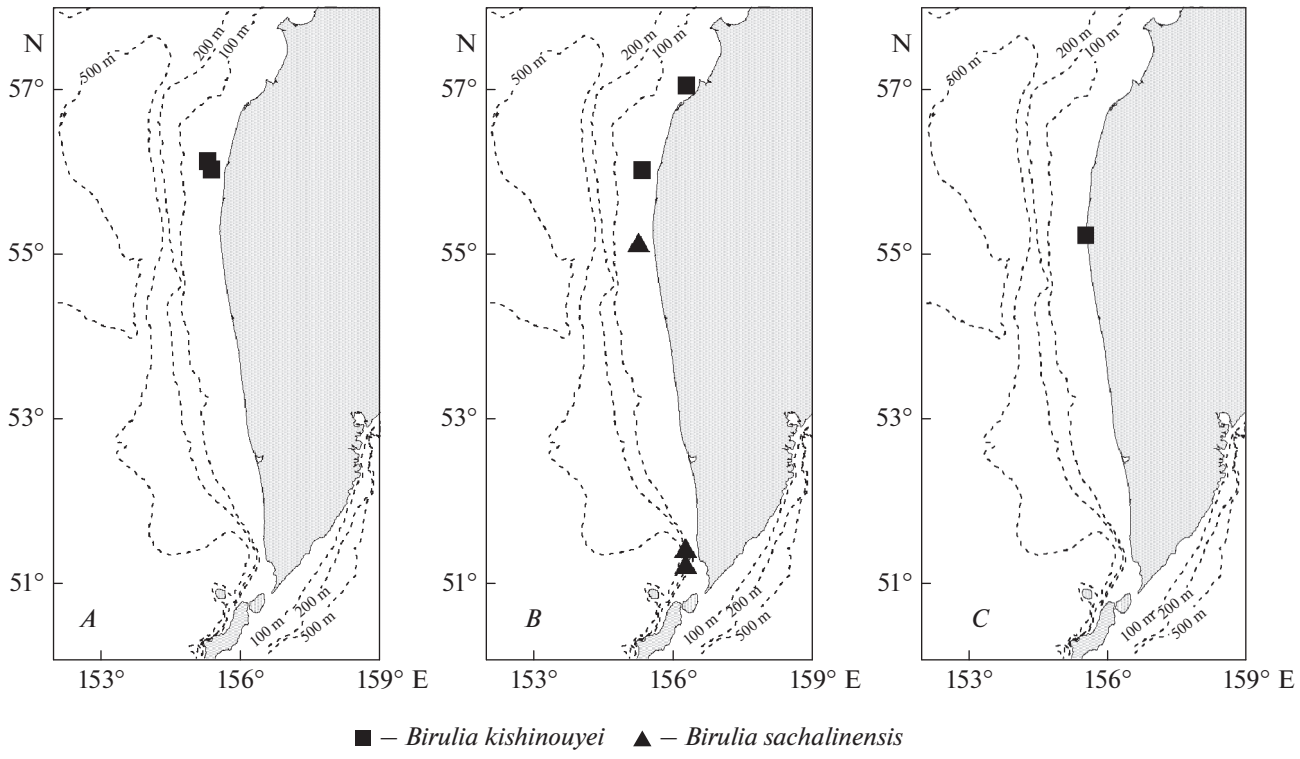


**Рис. 1.** Места поимок личинок *Birulia kishinouyei* и *B. sachalinensis* в восточной части Охотского моря: *A* – 2014 г., *B* – 2015 г., *C* – 2016 г.

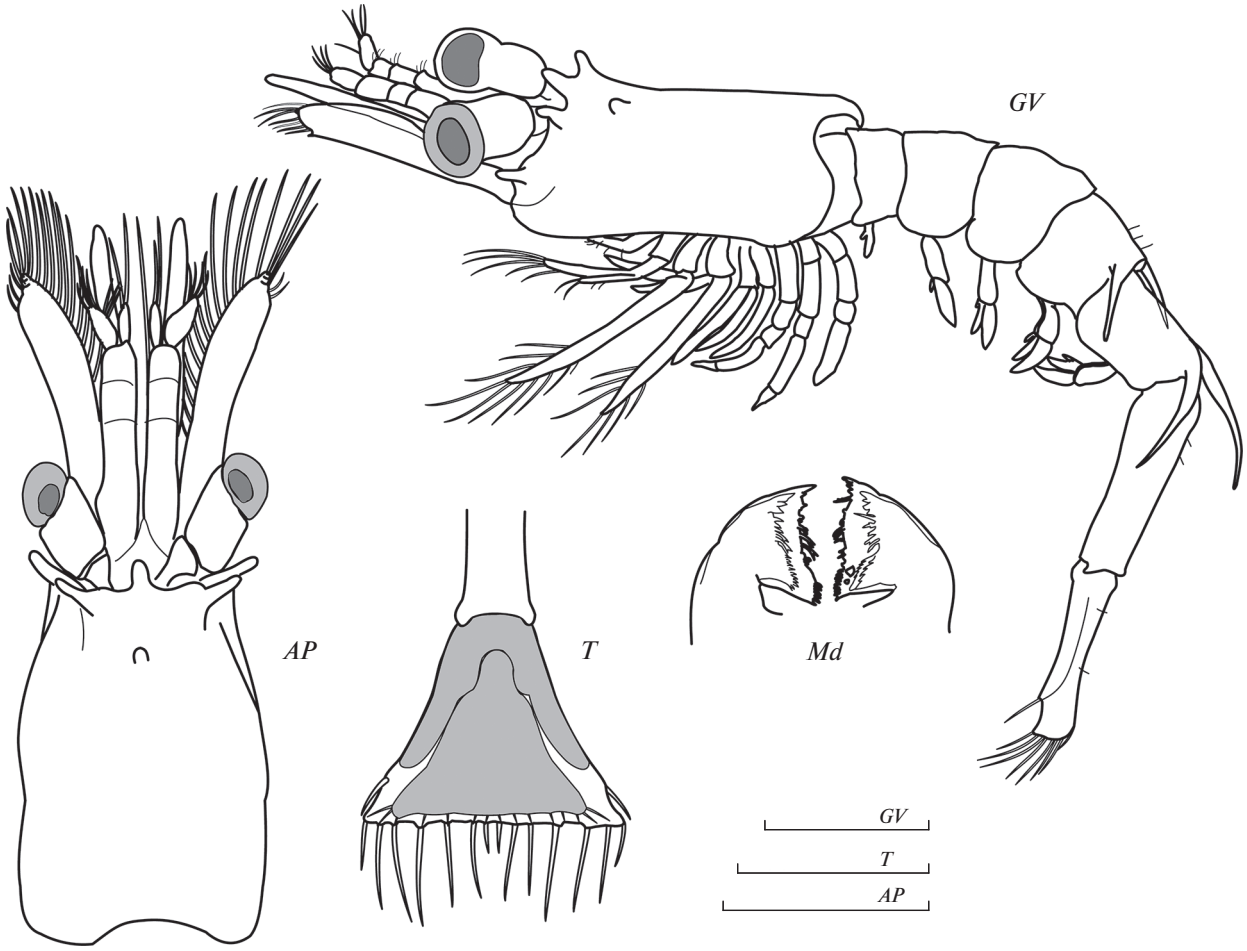


**Рис. 2.** Морфология тельсона, мандибул и общего вида II зоэа *Birulia kishinouyei*: *GV* – общий вид личинки, *AP* – передняя часть, *T* – тельсон, *Md* – мандибулы. Масштаб 1 мм.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### ***Birulia kishinouyei*** (Yokoya 1930)

### II стадия зоэа

Единственная личинка поймана 20.06.2014 на глубине 37 м в северной части района исследования. Общая длина личинки 6.7 мм, длина карапакса 1.8 мм.

Рострум короткий, закруглен на конце. На переднем конце карапакса расположены 4 выроста, направленных в стороны (рис. 2*GV*, 2*AP*). Супраорбитальные шипы отсутствуют. Птеригостомиальный шип отсутствует, антеровентральный край карапакса гладкий. Глаза цилиндрические.

Дорсолатеральные шипы на 4 и 5 плеональных сомитах очень длинные (рис. 2*GV*). Шипы на 5-м сомите в 2 раза длиннее, чем на 4-м. Тельсон отделен от анального сомита, без выемки на терминальном крае. На тельсоне 8 пар щетинок разной длины. Анальный шип отсутствует (рис. 2*T*). Уроподы отсутствуют.

Основание антеннулы трехсегментное. Экзоподит 5-сегментный, вооружен 4 рядами сенсорных щетинок и 1 апикальной щетинкой. Эндоподит несегментированный, с длинной апикальной щетинкой (рис. 3*A1*). Основание антенны состоит из двух сегментов. Жгутик антенны ненамного длиннее скафоцерита, на конце 2 очень маленькие щетинки. Основание жгутика отделилось. На конце скафоцерита отделено 2 узких членика, на внутренне-терминальном крае 25 опушенных щетинок. На внешнем крае 3 короткие щетинки. Шип на скафоцерите отсутствует (рис. 3*A2*).

Через кутикулу мандибул просвечивает следующая стадия (рис. 2*Md*). Коксоподит максиллулы несет 11 щетинок, базиподит – на одной максиллуле 16 щетинок, вторая конечность повреждена; эндоподит с 5 щетинками и коротким шипиком в основании. Коксоподит и базиподит максиллы (*Mx2*) двулопастные, вооружены колючими щетинками (рис. 3*Mx2*). Эндоподит несет, соответственно, 4, 2, 1 + 2, 1 + 3 щетинки. Экзоподит максиллы вооружен 28 опушенными щетинками.

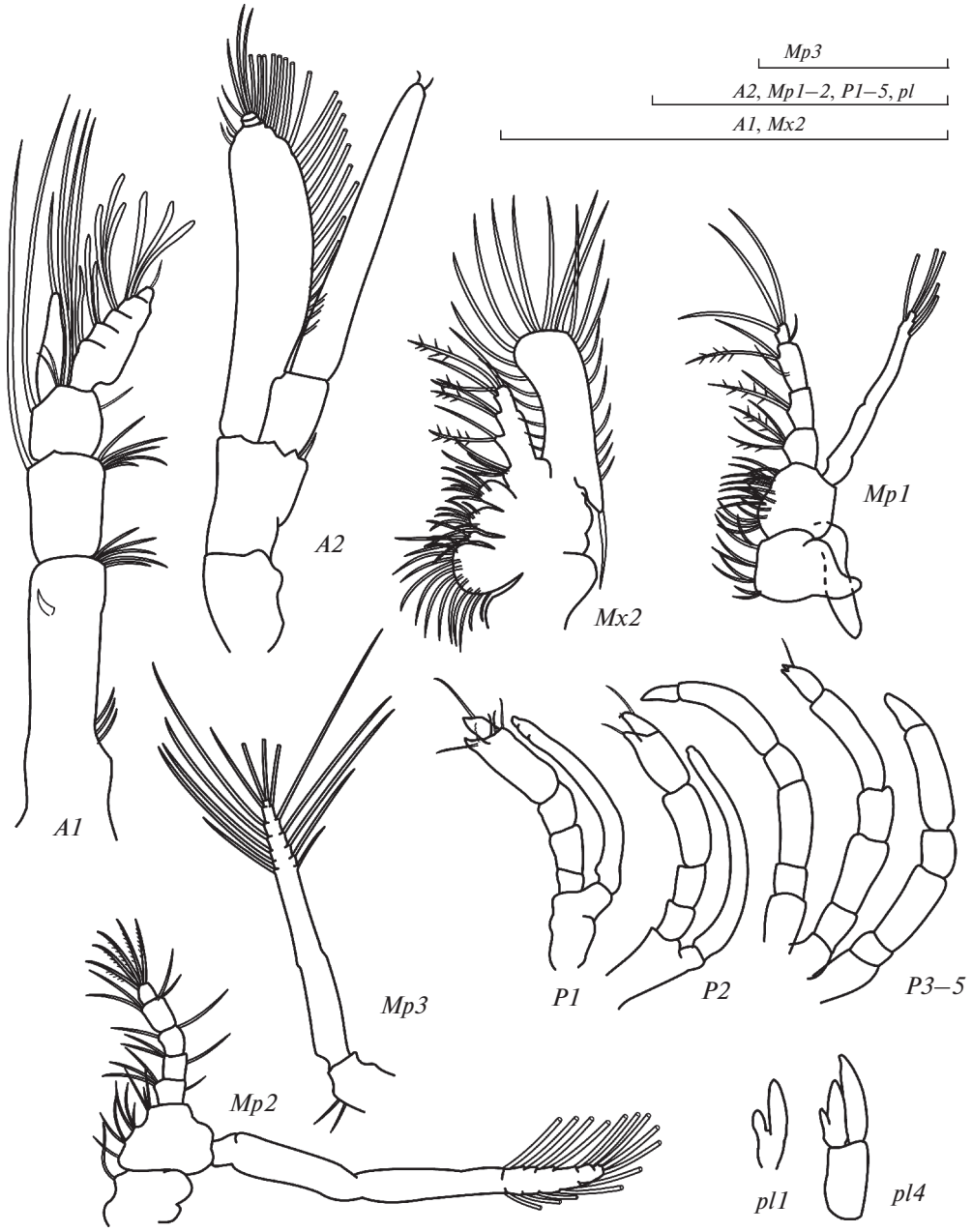


**Рис. 3.** Морфология конечностей II зоэа *Birulia kishinouyei*: *A1* – антеннула, *A2* – антенна, *Mx2* – максилла, *Mp1–3* – первая–третья пары максиллипед, *P1–P5* – первая–третья пары переопод, *pl1*– первый плеопод, *pl4* – четвертый плеопод. Масштаб 1 мм.

Эндоподит *Mp1* 4-члениковый, вооружен 4, 2, 3, 1 + 3 щетинками. Экзоподит нерасчлененный, несет 4 длинные терминальные и 1 субтерминальную щетинки с длинным опушением. Коксоподит с 4 парами щетинок. Базиподит с 16–17 колючими щетинками, расположенными в 4 ряда, и крупным эпиподитом (рис. 3*Mp1*). На экзоподите второй пары максиллипед 13–14 очень длинных щетинок. Эндоподит *Mp1* 5-члениковый, вооружен 1 + 3, 1 + 2, 1 + 1, 3, 1 + 5 щетинками. Коксоподит с 1 щетинкой, базиподит с 10 колючими щетинками, расположенными в 4 ряда, эпиподит отсутствует (рис. 3*Mp2*). На экзоподите третьей пары ногочелюстей (*Mp3*) 14 длинных щетинок (рис. 3 *Mp1–3*). На обеих *Mp3* отсутствовал базиподит и эндоподит (явная аномалия).

Первая и вторая пары переопод двуветвистые, без плавательных щетинок, с клешней. Третья–пятая пары переопод одноветвистые, членистые (рис. 3*P1*, 3*P2*, 3*P3–5*). Первая пара плеопод двуветвистая, намного меньше остальных плеопод, с неотделившимся протоподитом, вторая–пятая пары

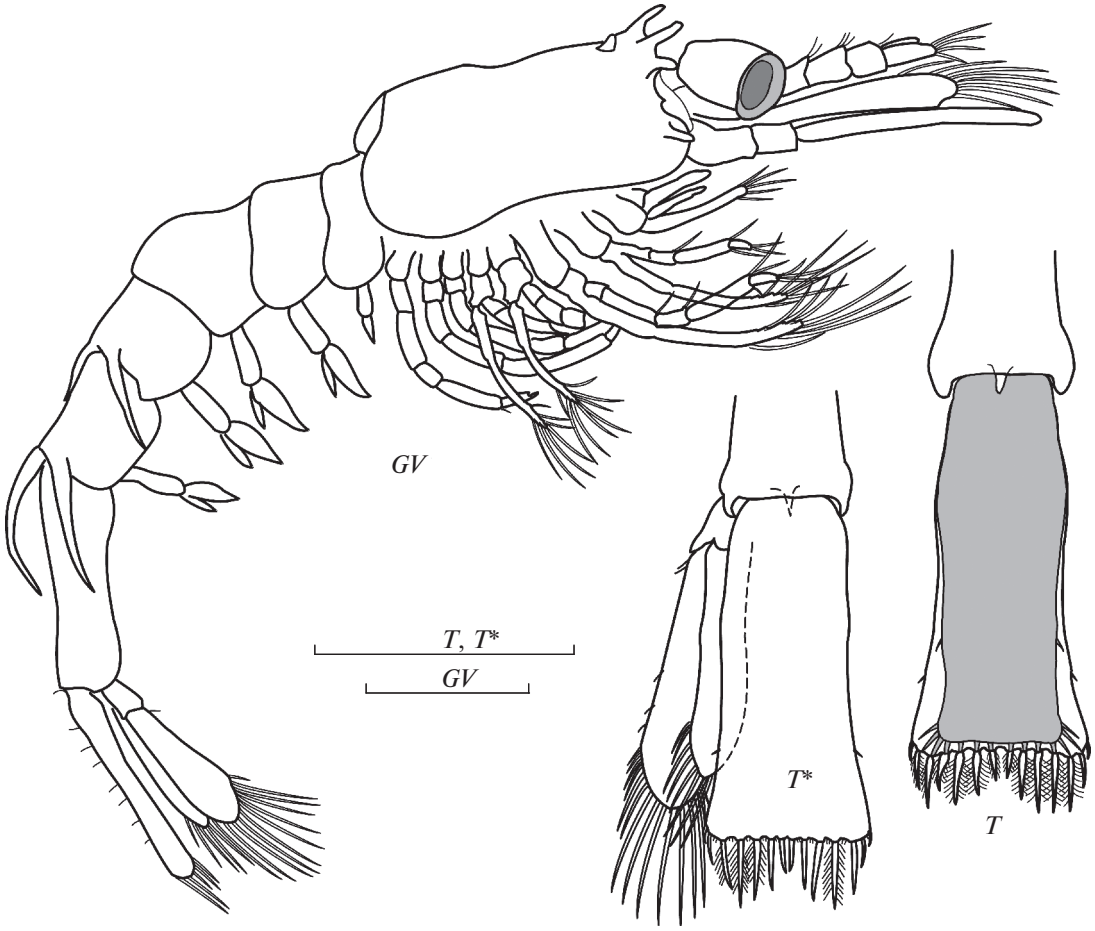


**Рис. 4.** Морфология тельсона и общего вида III зоэа *Birulia kishinouyei: GV* – общий вид личинки, *T* и *T**– варианты морфологии тельсона. Масштаб 1 мм.

плеопод двухветвистые без щетинок, но с отделенным протоподитом и зачатком *a.i.* (рис. 3 *pl1*, 3*pl4*).

### III стадия зоэа

6 экз. пойманы в северной части района в период с 18 июня по 6 июля над глубиной 15–37 м. Общая длина 7.5–8.0 мм. Карапакс 1.9–2.2 мм.

Морфология карапакса – как у предыдущей стадии. Дорсолатеральные шипы на 4 и 5 плеональных сомитах очень длинные (рис. 4*GV*). Шипы на 5-м сомите в 1.5 раза длиннее, чем на 4-м. Форма тельсона несколько различалась у отдельных экземпляров (рис. 4*T*, 4*T**). Тельсон у большинства экземпляров слегка расширяется к дистальному концу, с небольшой выемкой на заднем крае. На тельсоне 6 пар терминальных щетинок, 1 пара угловых шипов и 1 пара латеральных шипов (рис. 4*T*). Шип на экзоподите уропод отсутствует. Эндоподит уропод относительно крупный, как это характерно для IV стадии зоэа большинства каридных креветок, с 24 терминальными щетинками. Длина уропод у отдельных особей несколько различается. Через кутикулу трех личинок этой стадии можно увидеть следующую стадию зоэа с более узким тельсоном, с таким же количеством терминальных щетинок и с парой латеральных шипов. Следовательно, данный вид проходит в своем личиночном развитии не менее четырех стадий зоэа.

Основание антеннулы 3-сегментное, первый сегмент с длинным вентральным шипом. Экзоподит антеннулы состоит из 5 сегментов, эндоподит несегментированный. На конце эндоподита 1 длинная щетинка и 2–3 короткие (рис. 5*A1*). Конец скафоцерита несегментированный. На скафоцерите 26–30 щетинок. Шип на скафоцерите отсутствует. Шип в основании жгутика короткий. Жгутик антенны намного длиннее скафоцерита, с 2 короткими апикальными щетинками, конец закруглен (рис. 5*A2*).

Мандибулы имеют строение, характерное для зоэа семейства Thoridae (рис. 5*Md*). По количеству и форме зубцов III стадия почти не отличается от предыдущей стадии. Эндоподит максиллулы с 5 щетинками. Коксоподит максиллулы у

большей части экземпляров с 13 щетинками на обеих конечностях (у одного экземпляра на одной коксе было 11 щетинок, на другой – 13). Базиподит *Mx1* у половины пойманных экземпляров вооружен на одной конечности 17 щетинками, на другой конечности – 18 щетинками. У остальных личинок на одной максиллуле базиподит вооружен 18 щетинками, на другой максиллуле – 19. Экзоподит максиллы (скафогнатит) с 28–30 щетинками. Как правило, количество щетинок на левом и правом скафогнатите несколько различается. Эндоподит несет 4 + 1, 2, 3, 3 щетинки. Кокосоподит двулопастной, с 16–20 и 2 + 1 щетинками, соответственно. Каждая из двух лопастей базиподита вооружена 5 + 1 колючими щетинками (рис. 5*Mx2*).

*Mp1* с крупным эпиподитом и 5 длинными щетинками на экзоподите. Коксоподит вооружен 7 щетинками, базиподит несет 2, 5, 5 + 1, 3 + 1 щетинок. Эндоподит 4-члениковый, несет 4, 2, 1 + 2, 1 + 3 щетинки, соответственно (рис. 5*Mp1*). *Mp2* без эпиподита, с 13 длинными щетинками на экзоподите. Коксоподит вооружен 1 щетинкой, базиподит несет 1, 2, 3, 2 щетинок. Эндоподит 5-члениковый, несет 1 + 2, 1, 1, 1 + 5 щетинки, соответственно (рис 5*Mp2*). *Mp3* без эпиподита, с 14 длинными щетинками на экзоподите. Базиподит несет 3 щетинки. Эндоподит 5-члениковый, несет 2, 1 + 1, 1 + 1, 2 + 2, 1 + 4 щетинки, соответственно (рис. 5 *Mp3*).

В основании всех переопод и максиллипед имеются жабры. Экзоподит первой пары переопод (*P1*) с 8 щетинками, экзоподит *P2* с 6–8 плавательными щетинками. Клешня *P1* крупнее клешни *P2*. *P3–P5* членистые, одноветвистые, слегка раздвоенные на конце (рис. 5*P1–P5*). Плеоподы крупные, хорошо развитые, двуветвистые у половины особей с короткими шипами на обеих ветвях (у остальных эти шипики отсутствовали), с хорошо заметным *a.i.* на второй-пятой парах. Первая пара плеопод меньше по размеру, без *a.i.* (рис. 5*pl*). Анальный шип имеется.

### ***Birulia sachalinensis*** Brazhnikov 1903

#### II стадия зоэа

Обнаружен всего один экземпляр на юго-западном шельфе Камчатки 09.06.2015 над глубиной 31 м. Общая длина 7.5 мм. Карапакс 2.2 мм.

Рострум отсутствует. Птеригостомиальный шип отсутствует. В передней части антеровентрального края карапакса имеется 1 небольшой зубчик. Супраорбитальные шипы отсутствуют (рис. 6*GV*). Тельсон своеобразной формы, почти без выемки, с 7 парами терминальных щетинок и парой субтерминальных щетинок, отделен от анального сомита. Через покровы просвечивает следующая стадия зоэа с 7 парами терминальных щетинок и короткими латеральными шипами. Уроподы отсутствуют (рис. 6*T*).

Основание антеннулы трехсегментное. Экзоподит и эндоподит *A1* 5-члениковые, на конце эндоподита 2 короткие и 1 длинная щетинки (рис. 7*A1*). Основание антенны состоит из двух сегментов. Жгутик антенны 9-члениковый, почти в 2 раза длиннее скафоцерита, основание жгутика отделилось. Конец жгутика закруглен, с 2 маленькими апикальными щетинками. На скафоцерите 23–25 щетинок. Шип на скафоцерите отсутствует, на конце пластины отделено 3 членика (рис. 7*A2*).

Строение мандибул как у предыдущего вида. Коксоподит максиллулы с 11 щетинками, на одном базиподите 16 щетинок, на другом – 17. Эндоподит *Mx1* с 5 щетинками и коротким шипиком. Кокосоподит максиллы двулопастный, вооружен 16–17 и 2 колючими щетинками, соответственно. Базиподит двулопастной, с 9 колючими щетинками на каждой лопасти. Эндоподит несет, соответственно, 4, 2, 1 + 2, 1 + 3 щетинки. На скафогнатите одной максиллы 25 опушенных щетинок, на другой – 28 (рис. 7*Mx2*)

Экзоподит первой пары ногочелюстей нерасчлененный, несет 4 длинные терминальные и 1 субтерминальную щетинку. Эндоподит *Mp1* 4-члениковый, вооружен 3, 2, 2, 1+3 щетинками. Коксоподит с крупным эпиподитом и 7 щетинками. Базиподит с 18–19 колючими щетинками (рис. 7*Mp1*). На экзоподите *Mp2* 8–10 щетинок, эпиподит отсутствует. Эндоподит 5-члениковый, вооружен 1 + 3, 1, 1, 12, 1 + 3 щетинками. Коксоподит с 1 щетинкой, базиподит с 8 колючими щетинками (рис. 7*Mp2*). *Mp3* без эпиподита, с 13 длинными опушенными щетинками на экзоподите одной конечности и с 12 плавательными щетинками на экзоподите другой конечности (рис. 7*Mp3*). Коксоподит с 1 щетинкой, базиподит с 3 колючими щетинками. Эндоподит 5-члениковый, вооружен 2, 1, 0, 2 + 1, 1 + ? щетинками. Апикальные щетинки на эндоподите обломаны.

Переоподы членистые, хорошо развиты. *P1* и P2 с клешней, двуветвистые, без плавательных щетинок на экзоподитах. *P1–P3* одноветвистые (рис. 7*P1–P5*). В основании переоподов и максиллипед имеются жабры. Плеональные сомиты гладкие, без шипов и выростов. Анальный шип маленький. Плеоподы двуветвистые с отделившимся протоподитом. Первая пара плеопод без *a.i.* На второй–четвертой парах эта структура имеется в виде зачатка (рис. 7*pl1*, 7*pl4*).

#### III стадия зоэа

Один экземпляр пойман в южной части шельфа западной Камчатки 7.06.2015 над глубиной 76 м, второй – в центральной части района 23.06.2015 над глубиной 25 м. Общая длина 7.1–8.5 мм. Карапакс 2.1–2.4 мм.

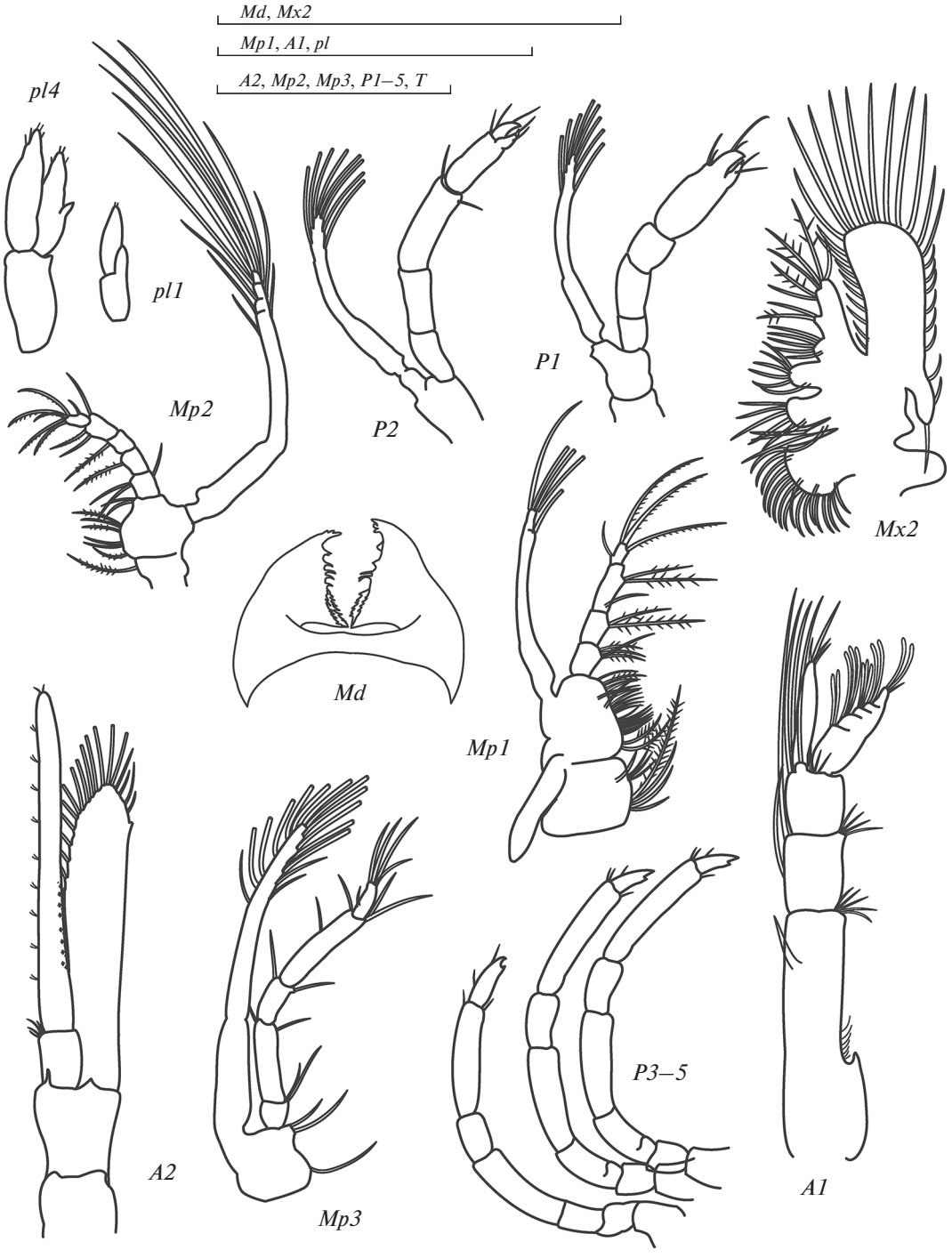


**Рис. 5.** Морфология конечностей III зоэа *Birulia kishinouyei.* Масштаб 1 мм. Обозначения как на рис. 2, 3.

Рострум отсутствует. Птеригостомиальный шип отсутствует. В передней части антеровентрального края карапакса у первого экземпляра обнаружен 1 зубчик, у второго экземпляра край карапакса гладкий. Супраорбитальные шипы отсутствуют (рис. 8*GV*). Тельсон своеобразной формы, почти без выемки, с 7 парами терминальных щетинок и парой очень коротких тонких латеральных шипов. Экзоподит уроподов без шипа. Эндоподит уроподов намного короче экзоподита, с большим количеством терминальных щетинок (рис. 8*T*).

Экзоподит и эндоподит антеннулы состоят из 5 сегментов. На конце эндоподита 1 длинная щетинка и 3 короткие (рис. 9 *A1*). На скафоцерите 24–26 щетинок, шип отсутствует. Шип в основа-

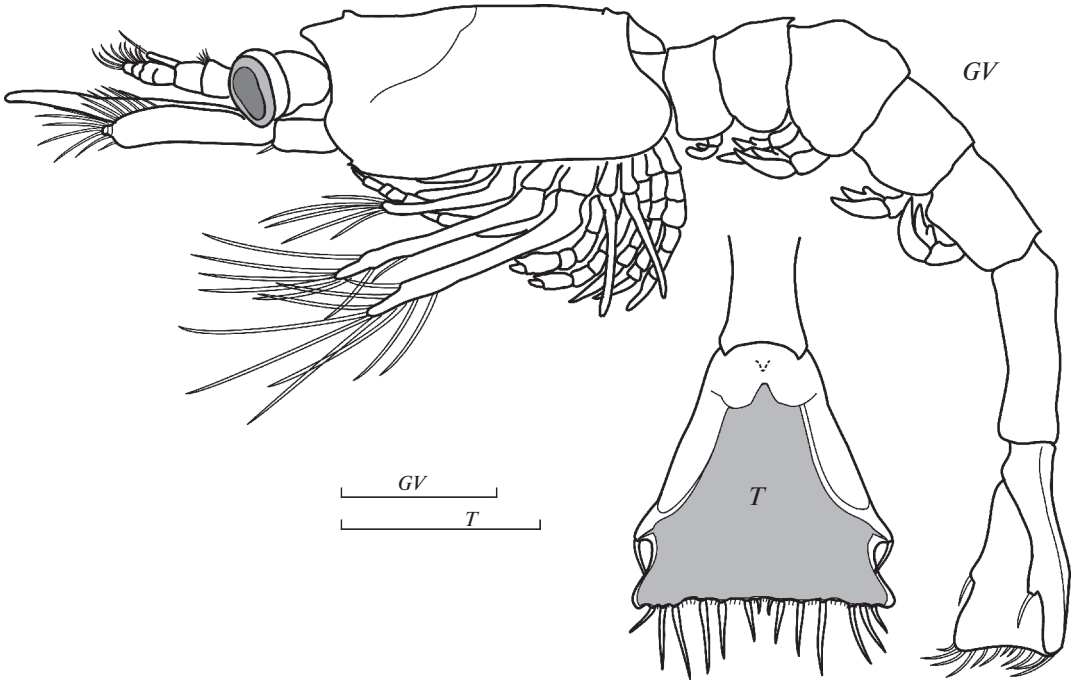


**Рис. 6.** Морфология общего вида и тельсона II зоэа *B. sachalinensis.* Масштаб 1 мм. Обозначения как на рис. 2, 3.

нии жгутика тонкий. Жгутик антенны намного длиннее скафоцерита, с 1 короткой субтерминальной щетинкой, конец закруглен. Основание жгутика с 3–4 короткими терминальными щетинками (рис. 9*A2*).

Мандибулы как у предыдущего вида. Коксоподит максиллулы с 11 щетинками на обеих конечностях. Базиподит максиллулы у первого экземпляра вооружен на одной конечности 17 щетинками, а на другой конечности – с 18. У второго экземпляра на одной максиллуле базиподит вооружен 18 щетинками, другой максиллуле – 19. Коксальный сегмент *Mx2* двулопастной, с 12 + 5 и 2 щетинками соответственно. Базиподит двулопастной, с 7 щетинками на каждой лопасти. Эндоподит с 3, 2, 1, 3 щетинками. Экзоподит максиллы (скафогнатит) с 24–26 щетинками (рис. 9*Mx2*).

*Mp1* с очень крупным эпиподитом, 4 терминальными и 1 субтерминальной щетинками на экзоподите. Коксоподит вооружен 7 колючими щетинками, базиподит несет 19–20 щетинок. Эндоподит 4-члениковый, несет 3, 2, 2, 1 + 3 щетинки, соответственно (рис 9*Mp1*). *Mp2* с маленьким эпиподитом в виде бугорка, с 12 длинными опушенными щетинками на экзоподите. Коксоподит *Mp2* вооружен 1 щетинкой, базиподит несет 9–10 щетинок, эндоподит 5-члениковый, несет 2, 1, 1, 1 + 5 щетинки соответственно. *Mp3* без эпиподита, с 13–14 щетинками на экзоподите. Базиподит несет 3 щетинки. Эндоподит 5-члениковый, вооружен 2, 1, 1 + 1, 2 + 1, 1 + 4 щетинками, соответственно.

Переоподы членистые, хорошо развиты. *P1* и *P2* с клешней, двуветвистые с 8 плавательными щетинками на экзоподитах. В основании всех переопод и максиллипед имеются жабры. Клешня *P1* намного крупнее клешни *P2*. *P3–P5* членистые, одноветвистые, слегка раздвоенные на конце (рис. 9*P1–*9*P5*).

Плеональные сомиты гладкие, без шипов и выростов. Анальный шип крупный. Плеоподы двуветвистые с отделившимся основанием и парой коротких апикальных шипов на каждой ветви. Первая пара плеопод без *a.i.* На второй–четвертой парах эта структура развита хорошо (рис. 9*pl1*, 9*pl4*).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В российских дальневосточных морях обитают представители 6 родов креветок семейства Thoridae: *Birulia*, *Eualus*, *Heptacarpus*, *Lebbeus*, *Latreutes*, *Spirontocaris* (Виноградов, 1947, 1950; Макаров, 1966; Марин, 2013). Описания личинок большинства тихоокеанских видов рода *Eualus* были сделаны хотя бы для младших зоэа (Williamson, 1957; Pike, Williamson, 1964; Иванов, 1971; Haynes, 1978, 1981; Squires, 1993; Yang et al., 2001; Yang, Kim, 2006). Имеются описания 6 видов личинок рода *Heptacarpus* (Needler, 1934; Yamashita, Hayashi, 1979, 1980, 1980a, 1984; Haynes, 1981; Yang, Kim, 2005). Из рода *Lebbeus* описаны личинки четырех

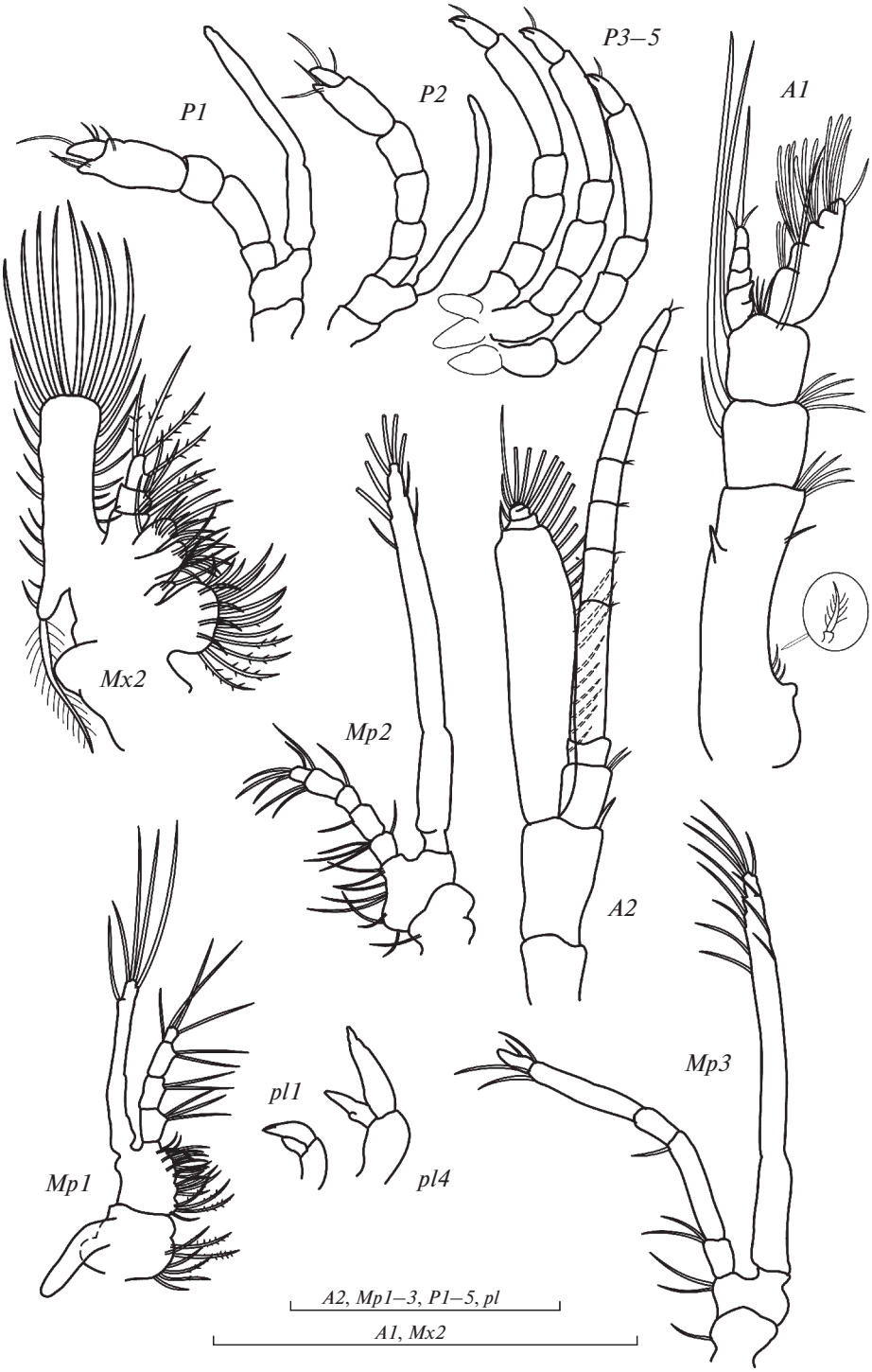


**Рис. 7.** Морфология конечностей II зоэа *B. sachalinensis.* Масштаб 1 мм. Обозначения как на рис. 2, 3.

видов (Иванов, 1971; Haynes, 1978, 1985; Squires, 1993; Yang, Okuno, 2004). Зоэа многих представителей рода *Spirontocaris* из дальневосточных морей хотя бы частично описаны (Stephensen, 1916; Pike, Williamson, 1961; Иванов, 1971; Hayashi, 1977; Haynes, 1981, 1984; Squires, 1993; Perkis, 1994; Седова, 2020). Существуют также описания зоэа трех видов рода *Latreutes* (Kim, Hong, 1999; Yang, Park, 2004; Yang, 2005, 2007). Род *Birulia* – единственный в этом списке, чьи личинки не описаны, поэтому обнаруженные зоэа были отнесены нами к данному роду.

При определении личиночной стадии исходили из того, что у I стадии зоэа антеннулы даже при

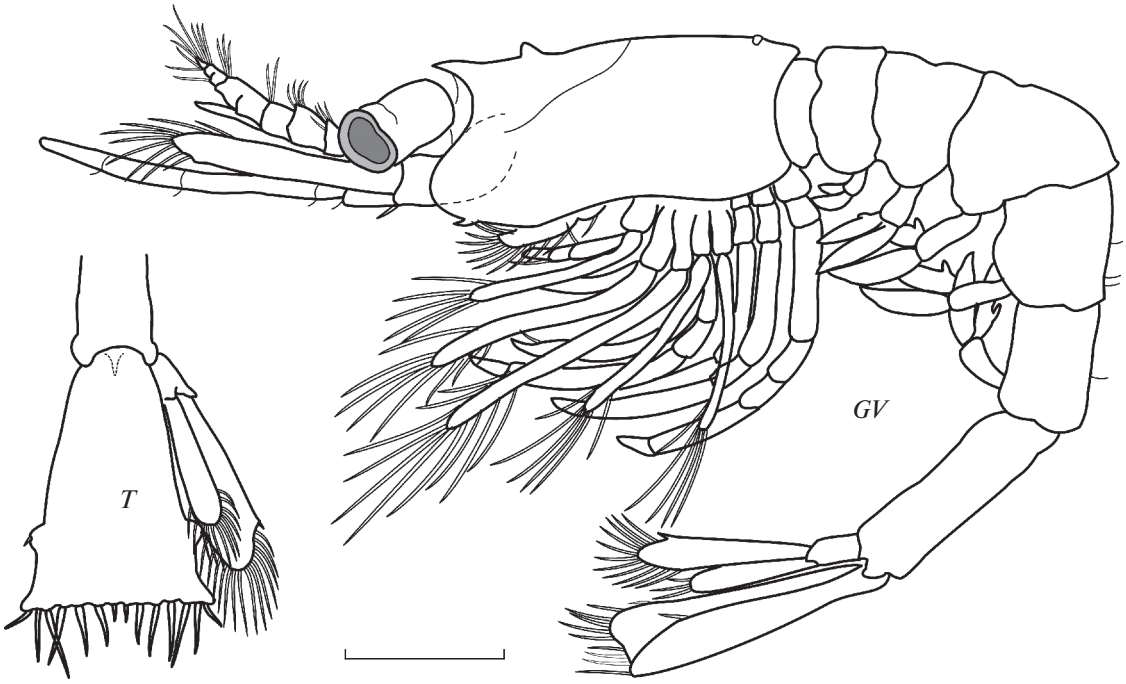


**Рис. 8.** Морфология общего вида и тельсона III зоэа *B. sachalinensis.* Масштаб 1 мм. Обозначения как на рис. 2, 3.

значительном укорочении развития, как у *Lebbeus* и *Argis*, должны иметь несегментированное основание, а количество терминальных щетинок на тельсоне, как правило, меньше по сравнению с последующими стадиями, на одну пару. II стадия зоэа не должна иметь свободных уроподов, основание антеннулы двух-, трехсегментное, на тельсоне 8–9 пар терминальных щетинок. На III стадии зоэа при незначительном укорочении развития появляются уроподы, эндоподит которых короче экзоподита (Седова, 2019). На последующих стадиях появляются латеральные шипы на тельсоне, ширина тельсона постепенно уменьшается, уроподы удлиняются, а строение антеннул, переоподов и плеоподов усложняется. Количество сегментов экзоподита и эндоподита антеннулы обычно у каждой следующей стадии увеличивается на один. Количество щетинок на скафогнатите и базиподите максиллулы увеличивается. Плеоподы развиваются так же постепенно.

У описанных ранее видов с сильно укороченным развитием I стадия зоэа имеет несегментированное основание. Например, у зоэа I *Lebbeus armatus* (Owen 1839) и *L. polaris* (Sabine 1821) – основание *A1* несегментированное (Иванов, 1971; Squires, 1993). Не имеет сегментации основание и у младших личинок родов *Argis*, *Sclerocrangon*, *Notocrangon* (Иванов, 1971; Макаров, 1973; Squires, 1993; Sedova, Grigorev, 2018). Исключение – виды, не имеющие пелагических планктотрофных личинок. Пример – *Sclerocrangon rex* Komai et Matsuzaki 2016, личинки которого остаются на плеоподах, где они заканчивают свой метаморфоз (Hibino et al., 2020). Эти личинки, по мнению данных авторов, лецитрофные. Уроподы у таких личинок развиваются не ранее чем на III стадии или отсутствуют на всех стадиях зоэа. Плеоподы развиты уже у зоэа I. Переоподы у этих видов членистые, имеют сформированные клешни, а во многих случаях – и плавательные щетинки на экзоподитах. Основание антеннулы у зоэа II трехсегментное.

В Охотском море 19 июня 1963 г. в центральной части западно-камчатского шельфа на станции с глубиной 20 м Макаровым (1968) была поймана личинка, морфология которой соответствует нашей *B. kishinouyei* II стадии. Макаров обозначил ее Hippolytidae № 1. Единственное отличие от нашего экземпляра – короткие щетинки на экзоподитах *P1* и *P2*. Поскольку у данной личинки отсутствовали уроподы при хорошо развитых антеннулах, переоподах и плеоподах (явная гетерохрония развития конечностей), Макаров предположил, что этот вид имеет сильно укороченное развитие. Эмбрионы, вынутые из яиц самки *B. sachalinensis* из коллекции Института океанологии АН СССР, оказались совершенно лишенными выростов на карапаксе и плеоне (Макаров, 1968). Макаров отмечает, что у этих эмбрионов развитие конечностей соответствовало типу личинок без укорочения развития, и поэтому данная личинка не может принадлежать к виду *B. sachalinensis*.

Младшие зоэа *Birulia*, пойманные в восточной части Охотского моря, по нашему мнению, не мо-

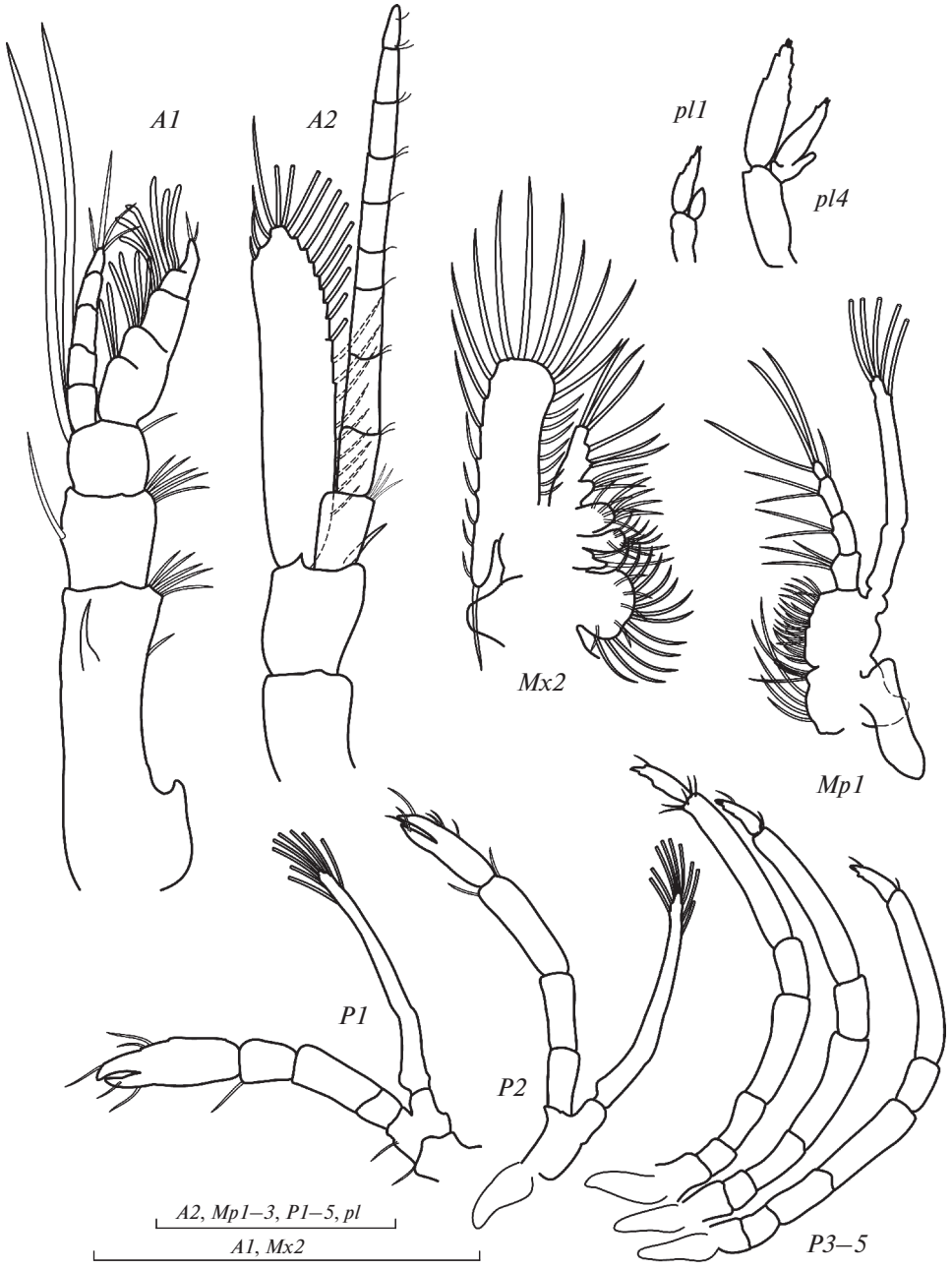


**Рис. 9.** Морфология конечностей III зоэа *B. sachalinensis.* Масштаб 1 мм. Обозначения как на рис. 2, 3.

гут быть отнесены к I стадии, как это предполагал Макаров (1968). У этих личинок основание антеннулы трехсегментное, а экзоподиты переоподов несут длинные щетинки. Оба обстоятельства не характерны для самых младших личинок каридных креветок даже с укороченным развитием.

Личиночное развитие креветок рода *Birulia* оказалось близким к двум видам рода *Spirontocaris* – *S. phippsi* и неидентифицированному виду из этого же рода (предположительно, *S. gurjanovae* Kobjakova 1955). По степени развития конечностей на соответствующих стадиях эти виды оказались похожими (табл. 2). Отличие *S. phippsi* и неидентифицированного вида *Spirontocaris* от большинства личинок каридных креветок – строение эндоподита уроподов на III стадии. В отличие от других видов, эндоподит у этих двух видов несет не 2, а 13–20 щетинок. У этих личинок имеется уже на II стадии зоэа крупная вполне сформированная клешня, двухветвистые плеоподы и 5-сегментный экзоподит *A1*. Эти признаки характерны и для зоэа *Birulia*. На II стадии зоэа *S. phippsi*, *B. sachalinensis* и *B. kishinouyei* имеют 4-сегментные экзоподиты антеннул, хорошо развитые

**Таблица 2.** Сравнение морфологии *B. sachalinensis*, *B. kishinouyei*, *S. phippsi* и *Spirontocaris* sp.

| Признак | Стадия | *B. sachalinensis* | *B. kishinouyei* | *S. phippsi* | *Spirontocaris* sp. |
|---|---|---|---|---|---|
| Длина, мм | II | 7.5 | 6.7 | 8.0–8.7 | 8.5 |
| | III | 7.1–8.5 | 7.5–8.0 | 9.5 | – |
| Рострум | II | Отсутствует | Короткий, тупой | До края глаз, острый | Длинный, острый |
| | III | Отсутствует | Короткий, тупой | Короче глаз | – |
| Количество зубчиков на карапаксе | II | 1 | Отсутствуют | Отсутствуют | 4 |
| | III | 1–0 | Отсутствуют | Отсутствуют | – |
| Количество щетинок на базиподите *Mx1* | II | 16(17) | 16 | 18–20 | 20–21 |
| | III | 17(18)–18(19) | 17(18)–18(19) | 24 | – |
| Супраорбитальные шипы | II | Отсутствуют | Отсутствуют | Имеются | Имеются |
| | III | Отсутствуют | Отсутствуют | Имеются | – |
| Птеригостомиальный шип | II | Отсутствуют | Отсутствуют | Имеется | Имеется |
| | III | Отсутствуют | Отсутствуют | Имеется | – |
| Количество щетинок на коксе *Mx1* | II | 11 | 11 | 10–11 | 13 |
| | III | 11 | 13 | 13 | – |
| Количество щетинок на скафогнатите | II | 25(28) | 28 | 31–32 | 28–30 |
| | III | 24–26 | 28–30 | 31 | – |
| Плеональные шипы | II | Отсутствуют | 4 и 5 сегмент | 4 и 5 сегмент | 4 и 5 сегмент |
| | III | Отсутствуют | 4 и 5 сегмент | 4 и 5 сегмент | 4 и 5 сегмент |
| Количество апикальных щетинок на эндоподите *A1* | II | 3 | 1 | 1 | 2 |
| | III | 2–3 | 2–3 | 1 | – |
| Конец скафоцерита | II | 3 членика | 2 членика | 1–2 членика | 2 членика |
| | III | Нерасчлененный | Нерасчлененный | 1 членик | – |
| Шип скафоцерита | II | Отсутствует | Отсутствует | Длинный | Длинный |
| | III | Отсутствует | Отсутствует | Длинный | – |

Прочерк – отсутствие данных.

плеоподы, 3-сегментное основание *A1* и развитые щетинки на экзоподитах переоподов. Самые младшие личинки вышеперечисленных видов имеют большое количество щетинок на скафогнатите и на коксоподите максиллулы. Эти признаки отличают описанных личинок от большинства представителей креветок семейства Thoridae.

У некоторых экземпляров зоэа III, отнесенных нами к *B. kishinouyei*, через покровы тельсона и других конечностей просвечивает следующая стадия, которая по всем признакам не может быть декаподитной. Следовательно, данный вид имеет не менее четырех стадий зоэа. *S. phippsi* в прикамчатских водах, как и в атлантических, имеет 4 стадии зоэа (Squires, 1993; Седова, 2020). Можно говорить о средней степени укорочения личиночного развития у этих видов. У некоторых видов с укорочением развития до трех стадий зоэа уроподы появляются не ранее III стадии, как у *Notocrangon antarcticus* (Pfeffer 1887) (Макаров, 1973). У других видов, как у *L. polaris*, уроподы отсутствуют на всех личиночных стадиях (Squires, 1993). У представителей рода *Argis*, имеющих факультативную третью стадию зоэа, уроподы тоже отсутствуют (Sedova, Grigorev, 2018). Тем не менее у всех вышеперечисленных видов имеется гетерохрония в развитии конечностей на первых стадиях, характерная для видов с укороченным развитием.

Вылупление личинок креветок рода *Birulia* происходит, вероятно, в районе внутреннего шельфа в местах с глубиной моря не более 100 м. Личинки *B. sachalinensis*, по нашим расчетам, начинают выходить в планктон южной части района исследования в начале мая, а в северной части – в конце мая. Продолжительность развития удалось определить предположительно – около двух месяцев. Оседать на грунт на малых глубинах, по нашим расчетам, эти креветки начинают в начале июля. В эти же сроки в данном районе развиваются личинки *Eualus belcheri* (Bell 1855) и *Mesocrangon intermedia* (Stimpson 1860) (Седова, 2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление степени дифференциации конечностей личинок и зоэа близких видов, описанных в данной работе, показало, что они соответствуют II и III стадиям. Пойманные в восточной части Охотского моря зоэа II и III отличались от личинок других родов семейства Thoridae морфологией карапакса, плеона и отдельных конечностей. Две серии пойманных личинок объединяет ряд признаков: отсутствие супраорбитальных шипов, отсутствие птеригостомиального шипа, базиподит максиллулы у зоэа II вооружен 16 (17) щетинками, у зоэа III – 17–18 (18–19) щетинками, коксоподит максиллулы вооружен 11 щетинками у зоэа II, наличие двух апикальных щетиночек и закругленного на конце жгутика антенны, отсутствие шипа на скафоцерите у старших личинок, практически прямой задний край тельсона, гетерохрония в развитии конечностей.

От представителей рода *Eualus* личинки *Birulia* отличаются наличием экзоподитов только на первых двух парах переоподов (у личинок *Eualus* они развиты на трех или четырех парах, но никогда – на двух), а также отсутствием шипа на скафоцерите у зоэа III.

От зоэа *Heptacarpus* наши личинки отличаются более ранним развитием плеоподов и переоподов. Экзоподиты переоподов у личинок *Heptacarpus,* в отличие от имеющихся у нас личинок, появляются сначала на первой паре, а у старших зоэа имеются уже на четырех парах переоподов. Жгутики у *Heptacarpus* намного короче скафоцерита до V–VI стадии зоэа, клешня формируется не ранее V стадии. У личинок *Birulia* клешня хорошо развита уже у младших личинок, а количество переоподов с экзоподитами остается неизменным.

К роду *Lebbeus* данных личинок не представляется возможным отнести из-за имеющихся на переоподах экзоподитов, которые отсутствуют у представителей рода *Lebbeus*, а также из-за отсутствия шипа на скафоцерите, развитого у всех видов *Lebbeus*.

По большинству наиболее важных признаков эти зоэа оказались близкими к представителям рода *Spirontocaris*. Главное отличие от личинок рода *Spirontocaris* – отсутствие супраорбитальных шипов и шипа на скафоцерите. Большинство других признаков сближает представленных личинок с зоэа рода *Spirontocaris*.

Род *Lathreutes* в прикамчатских видах не обитает. Кроме того, у личинок этого рода плеоподы появляются на поздних стадиях, а шип скафоцерита имеется уже на III стадии. Экзоподиты на переоподах у видов *Lathreutes* развиваются постепенно, на более поздних стадиях.

Расчеты показывают, что массовое вылупление *B. kishinouyei* происходит в первой половине июня и завершается через 50 дней в умеренные по тепловому балансу годы и через 40 дней – в теплые годы. Самые первые (ранние) личинки этого вида в планктоне, предположительно, появляются в середине мая. Их развитие происходит в течение 60–65 дней в умеренные годы и в течение 50–55 дней – в теплые годы. Оседание на грунт молоди *B. kishinouyei* должно происходить во второй половине июля.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность экипажам МРТК-316, НИС “Профессор Кизеветтер” и НИС “ТИНРО”, а также сотрудникам КамчатНИРО за сбор материала;

А.И. Варкентину – за любезно предоставленные планктонные пробы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бандурин К.В., Карпинский М.Г.*, 2015. Креветки северной части Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. 214 с.

*Бражников В.К.,* 1907. Материалы по фауне русских восточных морей, собранные шхуною “Сторож” в 1899–1902 гг. (Доложено в заседании Физ.-мат. отд-ния 15 дек. 1904 г.). Санкт-Петербург: тип. Имп. Акад. Наук. 185 с.

*Виноградов Л.Г.,* 1947. Десятиногие ракообразные Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 25. С. 67–124.

*Виноградов Л.Г.,* 1950. Определитель креветок, раков и крабов Дальнего востока // Известия ТИНРО. Т. 33. С. 179–358.

*Иванов Б.Г.*, 1971. Личинки некоторых дальневосточных креветок в связи с их систематическим положением // Зоологический журнал. Т. L. Вып. 5. С. 657–665.

*Кобякова З.И.*, 1936. Зоогеографический обзор фауны Decapoda Охотского и Японского моря // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. Т. 65. Вып. 2. С. 185–228.

*Кобякова З.И.,* 1955. Новые виды десятиногих раков из южной части Курило-Сахалинского региона // Труды Зоологического института Академии наук СССР. Т. 18. С. 235–242.

*Кобякова З.И.,* 1962. Новые или редкие виды десятиногих раков (Decapoda, Malacostraca) из района Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. № 8. С. 243–247.

*Кобякова З.И.,* 1979. Особенности распределения десятиногих раков (Decapoda, Crustacea) на шельфе Курильских островов // Биология шельфа Курильских островов. М.: Наука. С. 95–111.

*Макаров Р.Р.,* 1966. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение. М.: Наука. 164 с.

*Макаров Р.Р.,* 1968. Об укорочении личиночного развития у десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. Т. 47. Вып. 3. С. 348–359.

*Макаров Р.Р.,* 1973. Личиночное развитие антарктической креветки *Notocrangon antarcticus* (Decapoda, Crangonidae) // Зоологический журнал. Т. LII. Вып. 8. С. 1149–1155.

*Марин И.Н.*, 2013. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 145 с.

*Седова Н.А.*, 2019. Морфология и экология личинок каридных креветок морских вод Камчатки и Чукотки. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 180 с. ISBN 978-5-328-00391-9

*Седова Н.А.*, 2020. Особенности личиночного развития креветок рода *Spirontocaris* (Decapoda, Thoridae) из северо-западной части Тихого океана // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. Вып. 51. С. 73–82.

*Hayashi K.-I.,* 1977. Studies on the hippolytid shrimps from Japan – VI. The genus *Spirontocaris* Bate // The Journal of the Shimonoseki. University of Fisheries. V. 25 (3). P. 155–136.

*Haynes E.B.*, 1978. Description of larvae of a hippolytid shrimp, *Lebbeus groenlandicus*, reared in situ in Kachemak Bay, Alaska // Fishery Bulletin. V. 76 (2). P. 457–465.

*Haynes E.B.*, 1981. Early zoeal stages of *Lebbeus polaris, Eualus suckleyi, E. fabricii, Spirontocaris arcuata, S. ochotensis,* and *Heptacarpus camtschaticus* (Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae) and morphological characterization of zoeae of *Spirontocaris* and related genera // Fishery Bulletin. V. 79 (3). P. 421–440.

*Haynes E.B.,* 1984. Description of early stage zoeae of *Spirontocaris murdochi* (Decapoda, Hippolytidae) reared in the laboratory // Fishery Bulletin. V. 82 (3). P. 523–528.

*Haynes E.B.*, 1985. Morphological development, identification, and biology of larvae of Pandalidae, Hippolytidae, and Crangonidae (Crustacea, Decapoda) of the northern north Pacific Ocean // Fishery Bulletin. V. 83. P. 501–521.

*Hibino M., Matsuzaki K., Konishi K.*, 2020. First stage larva of the deep-sea giant shrimp *Sclerocrangon rex* (Decapoda, Caridea, Crangonidae) under laboratory conditions // Crustacean Research. V. 49. P. 9–14. https://doi.org/10.18353/crustacea.49.0_9

*Kim J.N., Hong S.Y.,* 1999. Larval Development of *Latreutes laminirostris* (Decapoda: Hippolytidae) reared in the laboratory // Journal of Crustacean Biology. V. 19 (4). P. 762–781.

*Komai T., Komatsu H.,* 2009. Deep-sea Shrimps and Lobsters (Crustacea: Decapoda) from Northern Japan, Collected during the Project “Research on Deep-sea Fauna and Pollutants off Pacific Coast of Northern Japan” // Fujita T. (Ed.) Deep-sea Fauna and Pollutants off Pacific Coast of Northern Japan. National Museum of Nature and Science Monographs. V. 39. P. 495–580.

*Needler A.B.*, 1934. Larvae of some British Columbia Hippolytidae // Contributions to Canadian Biology. V. 8. P. 237–242.

*Perkis H.C.*, 1994. Larvae of Caridean Shrimp (Crustacea, Decapoda) from Sheepscot Bay, Main // Main Naturalist. V. 2. № 2. P. 81–90.

*Pike R.B., Williamson D.I.*, 1961. The larvae of *Spirontocaris* and related genera (Decapoda, Hippolytidae) // Crustaceana. V. 2. P. 187–207.

*Pike R.B., Williamson D.I.*, 1964. The larvae of some species of Pandalidae (Decapoda) // Crustaceana. № 6. P. 265–284.

*Sedova N.A., Grigoryev S.S.,* 2018. Morphological features of larvae of the genus *Argis* Kroyer 1842 (Decapoda, Crangonidae) from coastal Kamchatka and adjacent waters // Zoosystematica Rossica. V. 27 (1). P. 11–33.

*Squires H.J.*, 1993. Decapod Crustacean Larvae from Ungava Bay // Journal of Northwest Atlantic Fishery Sciens. V. 15. 168 p.

*Stephensen K.*, 1916. Zoogeographical investigations of certain fjords in Southern Greenland, vith special reference to Crustacea, Pycnogonida, and Echinodermata // Medd. om Grønland. V. LIII. P. 232–238.

*Williamson D.I.*, 1957. Crustacea: Decapoda: Larvae V. Caridea Family Hippolytidae // The sea: International Council for the Exploration of Fiches D'Identification du Zooplankton. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. Fiche V. 68. P. 1–5.

*Yamashita K., Hayashi K.,* 1979. Larvae of Decapoda, Macrura in the vicinity of Miyazima aquarium, Miyazima, the Seto Inland Sea I. *Heptacarpus rectirostris* (Stimpson) (Caridea, Hippolytidae) // Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology. V. 17. P. 45–51. [In Japanese]

*Yamashita K., Hayashi K.*, 1980. Larvae of Decapoda, Macrura in the vicinity of Miyazima aquarium, Miyazima, the Seto Inland Sea II. *Heptacarpus pandaloides* (Stimpson) and *H. geniculatus* (Stimpson) (Caridea, Hippolytidae) // Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology. V. 19. P. 16–23. [In Japanese]

*Yamashita K., Hayashi K.,* 1980a. Larvae of Decapoda, Macrura in the vicinity of Miyazima aquarium, Miyazima, the Seto Inland Sea II. *Heptacarpus pandaloides* (Stimpson) and *H. geniculatus* (Stimpson) (Caridea, Hippolytidae) // Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology. V. 19. P. 16–23. [In Japanese]

*Yamashita K., Hayashi K.,* 1984. Larvae of Decapoda, Macrura in the vicinity of Miyazima aquarium, Miyazima, the Seto Inland Sea III. *Eualus leptognathus* (Stimpson) (Caridea, Hippolytidae) // Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology. V. 28. P. 19–28. [In Japanese]

*Yang H.J.,* 2005. Larval development of *Latreutes anoplonix* reared in the laboratory // Journal of Crustacean Biology. V. 25 (3). P. 462–479.

*Yang H.J.,* 2007. Larval development of *Latreutes acicularis* Ortmann (Crustacea:Decapoda: Hippolytidae) reared in the laboratory // Integrative Biosciences. V. 11. P. 79–92.

*Yang H.J., Kim C.H.*, 2005. Zoeal stages of *Hectacarpus futilirostris* (Decapoda, Crustacea. Hippolytidae) reared in the laboratory // Crustaceana. V. 78 (5). P. 543–564.

*Yang H.-J., Kim W.*, 2006. First Zoeas of *Eualus leptognathus* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) Hatched in the Laboratory // The Korean Society of Systematic Zoology. V. 22. Issue 2. P. 117–120.

*Yang H.J., Ko H.S., Kim C.H.,* 2001. The first zoeal stage of *Eualus sinensis* (Yu, 1931) (Decapoda, Caridea, Hippolytidae), with a key to the known hippolytid first zoeae of Korea and adjacent waters // Crustaceana. V. 74 (1). P. 1–9.

*Yang H.J., Okuno J.,* 2004. First larvae of *Lebbeus comanthi* and *Thor amboinensis* (Decapoda: Hippolytidae) hatched in the laboratory // Korean Journal of Biological Sciences. V. 8. № 1. P. 19–25. https://doi.org/10.1080/12265071.2004.9647729

*Yang H.J., Park J.B.,* 2004. Redescription of the first zoea of *Latreutes laminirostris* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) // J. Natu Sci, Silla Univ. V. 13. P. 43–47.

# LARVAL MORPHOLOGY OF THE SHRIMP GENUS *BIRULIA* (DECAPODA, THORIDAE) FROM THE EASTERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

**N. A. Sedova***

*Kamchatka State Technical University (KamchatGTU), Petropavlovsk-Kamchatsky, 683003 Russia*
**e-mail: sedova67@bk.ru*

Zoeal stages II and III of two species of the genus *Birulia*, *B. sachalinensis* and *B. kishinouyei*, are described the from the eastern part of the Sea of Okhotsk. The morphological features of *Birulia* larvae are compared to those of other species of the family Thoridae. The larval development of *Birulia* appears to be close to that of two species of the genus *Spirontocaris*, differing in the morphology of the carapace, pleon, and some legs. The main distinguishing features of the larvae of *Birulia* lie in the absence of supraorbital spines; of a pterygostomial spine; and of a spine on the scaphocerite in zoea III; the basipodite and coxopodite of the maxillula are armed with a large number of setae; and there is heterochrony observed in leg development. The larvae of this genus hatch and develop in an inner shelf area in May to July.

*Keywords: Birulia sachalinensis*, *B. kishinouyei*, zoeal stages, morphological features, shortened development

**EDN:** XJVWPK
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 378–385*

*УДК 595.4*

# NEW FAUNISTIC AND TAXONOMIC DATA ON ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) OF ETHIOPIA

**© 2022 S. G. Ermilov[a], *, U. Ya. Shtanchaeva[b], **, L. S. Subías[b], ***

[a] *Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia*
[b] *Complutense University, Madrid, 28040 Spain*
**e-mail: ermilovacari@yandex.ru*
***e-mail: umukusum@mail.ru*
****e-mail: subias@bio.ucm.es*

Received March 8, 2021
Revised April 7, 2021
Accepted April 9, 2021

The present study is based on the oribatid mite material collected from the Borena-Sayint National Park in Ethiopia. We present a list of identified taxa, which includes 41 species from 34 genera and 24 families; this list contains some mite records that are new to the Ethiopian fauna and the Afrotropical Region. One new species of the genus *Ramusella* is described; *R. rybalovi* sp. n. differs from *R. paraarcuata* Ermilov et Starý 2018 in its smaller body size, the presence of prodorsal costulae and epimeral tubercles, and in having longer notogastral setae.

*Keywords:* acarofauna, *Ramusella*, taxonomy, morphology, Afrotropical Region
**DOI:** 10.31857/S0044513422040043

The Ethiopian oribatid mite (Acari, Oribatida) fauna has been studied insufficiently (e.g., Ermilov et al., 2012; Ermilov, 2014; Ermilov, Rybalov, 2019). Our work is based on material collected in the Borena-Sayint National Park (southern part of Ethiopia) during 2018. The primary goal of our paper is to present a list of the identified taxa, with notes on the new mite findings. A secondary goal of our paper is to describe and illustrate a newly discovered species. In particular, during the taxonomic identification, we found one new species belonging to the genus *Ramusella* Hammer 1962 (family Oppiidae Sellnick 1937). This genus comprises six subgenera and 86 species, all of which have a cosmopolitan distribution (Subías, 2020). Prior to this work, only two *Ramusella* species have been recorded from Ethiopia (Ermilov, Rybalov, 2013, 2018): *Ramusella* (*Insculptoppia*) *fusiformis* (Wallwork 1961) and *Ramusella* (*Rectoppia*) *ginchiensis* Ermilov et Rybalov 2013.

## MATERIAL AND METHODS

Specimens. Substrate samples (litter) containing oribatid mites were collected using a stainless-steel frame (50 × 50 cm) with a sieve (mesh size 2 × 2 cm) from two localities in the Ethiopian Borena-Sayint National Park: 1) BSNP-1, 20 km WNW of Mega, deciduous woodland with *Aloe* sp., on a valley slope, 04°08′37.6″ N, 038°04′59.0″ E, 1766 m a.s.l., 28.11.2018 (collected by L.B. Rybalov); 2) BSNP-2, same location as BSNP-1, except the woodland was dominated by *Ficus sycomorus* trees. The mites were extracted from the litter samples into 75% ethanol using Berlese's funnels with the help of electric lamps in laboratory conditions in the course of seven days. Presently, the specimens are distributed among two institutions: the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany (SMNH); and the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia (TSUMZ).

Observation and documentation. Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. The body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster. Notogastral width refers to the maximum in dorsal aspect. Lengths of body setae were measured in lateral aspect. All body measurements are presented in micrometers. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter–femur–genu–tibia–tarsus (famulus included). Formulas for leg solenidia are given in square brackets according to the sequence genu–tibia–tarsus. Drawings were made with a camera lucida using a Leica transmission light microscope "Leica DM 2500".

Terminology and conventions. Morphological terminology used in this paper mostly follows that of F. Grandjean: see Travé and Vachon

(1975) for references, Norton (1977) for leg setal nomenclature, and Norton and Behan-Pelletier (2009) for overview.

Abbreviations and notations. Prodorsum: *cos* = costula; *tcos* = transcostula; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial, and exobothridial seta, respectively; *exv* = vestige of second exobothridial seta; *pt* = postbothridial tubercle; *lc* = lateral carina. Notogaster: *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* = notogastral setae; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = notogastral lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. Gnathosoma: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; *d*, *l*, *sup*, *inf*, *cm*, *ul*, *su*, *vt*, *lt* = palp setae; ω = palp solenidion; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ. Epimeral and lateral podosomal regions: *1a–c*, *2a*, *3a–c*, *4a–c* = epimeral setae; *vt* = epimeral (ventrosejugal) tubercle; *lt* = lateral tubercle; *lr* = lateral ridge; *PdI* = pedotectum I; *dis* = discidium. Anogenital region: *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal, and adanal seta, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *po* = preanal organ. Legs: *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = leg trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; ω, φ, σ = leg solenidia; ε = leg famulus; *d*, *l*, *v*, *bv*, *ev*, *ft*, *tc*, *it*, *p*, *u*, *a*, *s*, *pv*, *pl* = leg setae.

## LIST OF IDENTIFIED TAXA

Ptyctimous mites (not identified). Localities: BSNP-1 (1 ex.), BSNP-2 (6 ex.).

**Brachychthoniidae**

*Brachychthonius impressus* Moritz 1976. Locality: BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Palaearctic Region. New record of the species in the Afrotropical Region.

*Brachychthonius pauliani* Balogh et Mahunka 1966. Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Congo. New record of the species in Ethiopia.

*Liochthonius latus* Mahunka 1982. Locality: BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

**Cosmochthoniidae**

*Cosmochthonius lanatus* (Michael 1885). Locality: BSNP-2 (19 ex.). Distribution: Cosmopolitan.

*Cosmochthonius* sp. Locality: BSNP-2 (1 ex.).

**Sphaerochthoniidae**

*Sphaerochthonius splendidus* (Berlese 1904). Localities: BSNP-1 (4 ex.), BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Tropical and Subtropical Regions.

**Trhypochthoniidae**

*Trhypochthonius tectorum* (Berlese 1896). Locality: BSNP-1 (1 ex.). Distribution: Semicosmopolitan.

**Malaconothridae**

*Tyrphonothrus ensifer* (Mahunka 1982). Locality: BSNP-2 (2 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

**Nothridae**

*Nothrus crassisetus* Mahunka 1982. Locality: BSNP-2 (3 ex.). Distribution: Ethiopia.

**Hermanniellidae**

*Hermanniella spiniseta* Mahunka et Mahunka-Papp 2007. Locality: BSNP-2 (6 ex.). Distribution: Afrotropical Region. New record of the species in Ethiopia.

**Gymnodamaeidae**

*Jacotella frondeus* (Kulijev 1979). Locality: BSNP-2 (2 ex.). Distribution: southern Palaearctic Region. New record of the species in the Afrotropical Region.

**Aleurodamaeidae**

*Aleurodamaeus recenfesevpi* Ermilov et Rybalov 2012. Localities: BSNP-1 (2 ex.), BSNP-2 (2 ex.). Distribution: Ethiopia.

**Damaeidae**

*Belba* sp. Locality: BSNP-2 (1 ex.). New record of the genus in the Afrotropical Region.

*Metabelba glabriseta* Mahunka 1982. Locality: BSNP-2 (5 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

**Eremulidae**

*Eremulus arabicus* Mahunka 2009. Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Yemen. New record of the species in Ethiopia.

*Eremulus* sp. Locality: BSNP-2 (1 ex.).

**Dameolidae**

*Fosseremus laciniatus* (Berlese 1904). Locality: BSNP-2 (10 ex.). Distribution: Cosmopolitan.

**Oppiidae**

*Arcoppia* cf. *rugosa* (Mahunka 1974). Locality: BSNP-2 (4 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

*Helioppia sol* (Balogh 1959). Locality: BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Afrotropical Region, Vietnam. New record of the species in Ethiopia.

*Lasiobelba* (*Antennoppia*) *heterosa* (Wallwork 1964). Locality: BSNP-2 (10 ex.). Distribution: Afrotropical and southern Palaearctic Regions.

*Neoamerioppia csabai* Mahunka et Mahunka-Papp 2007. Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Afrotropical Region. New record of the species in Ethiopia.

*Neoamerioppia extrusa* (Mahunka 1983). Locality: BSNP-2 (14 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

*Oxyoppia complicata* Mahunka 1986. Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

*Ramusella rybalovi* sp. n. Locality: BSNP-2 (7 ex.). New record of the nominate subgenus in Ethiopia.

**Teratoppiidae**

*Teratoppia ciliata* Wallwork 1961. Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

**Suctobelbidae**

*Suctobelbella* (*Flagrosuctobelba*) *kontschani* (Mahunka et Mahunka-Papp 2007). Locality: BSNP-2 (4 ex.). Distribution: Afrotropical Region.

*Suctobelbella* (*Flagrosuctobelba*) sp. Locality: BSNP-2 (1 ex.).

*Suctobelbella* (*Ussuribata*) *spirochaeta* Mahunka 1983. Locality: BSNP-2 (2 ex.). Distribution: Afrotropical Region, Japan.

**Tectocepheidae**

*Tectocepheus velatus* (Michael 1880). Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Cosmopolitan.

**Eremaeozetidae**

*Eremaeozetes costulatus* Mahunka 1977. Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Oriental Region. New record of the family and genus in Ethiopia; new record of the species in the Afrotropical Region.

**Microzetidae**

*Berlesezetes glaber* Mahunka 1982. Locality: BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Ethiopia.

**Phenopelopidae**

*Eupelops* cf. *acromios* (Hermann 1804). Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Semicosmopolitan.

**Punctoribatidae**

*Afroleius valerieae* Coetzee 2014. BSNP-2 (2 ex.). Distribution: South Africa. New record of the genus and species in Ethiopia.

**Caloppiidae**

*Zetorchella nortoni* Ermilov, Sidorchuk et Rybalov 2010. Localities: BSNP-1 (8 ex.), BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Ethiopia.

**Oribatulidae**

*Zygoribatula contracta* Grobler 1994. Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: South Africa. New record of the species in Ethiopia.

**Scheloribatidae**

*Scheloribates pallidulus* (Koch 1841). Locality: BSNP-2 (2 ex.). Distribution: Cosmopolitan. New record of the species in Ethiopia.

*Scheloribates* sp. Locality: BSNP-2 (1 ex.).

*Perscheloribates ethiopicus* (Mahunka 1986). Locality: BSNP-2 (1 ex.). Distribution: Tanzania. New record of the species in Ethiopia.

**Haplozetidae**

*Haplozetes vindobonensis* (Willmann 1935). Locality: BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Afrotropical and Palaearctic Regions, Mexico, Vietnam.

*Vilhenabates* cf. *reductus* Mahunka et Mahunka-Papp 2008. Locality: BSNP-2 (2 ex.). Distribution: Kenya. New record of the species in Ethiopia.

**Galumnidae**

*Galumna breviseta* Mahunka et Mahunka-Papp 2009. Localities: BSNP-1 (19 ex.), BSNP-2 (>20 ex.). Distribution: Afrotropical Region. New record of the species in Ethiopia.

The list includes 41 species (of these, five are unidentified) from 34 genera and 24 families. Eleven species (*Sellnickochthonius pauliani*, *Hermanniella spiniseta*, *Eremulus arabicus*, *Helioppia sol*, *Neoamerioppia csabai*, *Afroleius valerieae*, *Zygoribatula contracta*, *Scheloribates pallidulus*, *Perscheloribates ethiopicus*, *Vilhenabates* cf. *reductus*, *Galumna breviseta*), one subgenus (*Ramusella* (*Ramusella*)), two genera (*Eremaeozetes*, *Afroleius*) and one family (Eremaeozetidae) are recorded for the first time in Ethiopia. Three species (*Brachychthonius impressus*, *Jacotella frondeus*, *Eremaeozetes costulatus*) and one genus (*Belba*) are recorded for the first time in the Afrotropical Region.

## TAXONOMY

### *Ramusella* (*Ramusella*) *rybalovi*
Ermilov, Shtanchaeva et Subías sp. n.
(Figs 1–3)

Material. Holotype (♂) and four paratypes (3♂♂, 1♀): Ethiopia, Borena-Sayint National Park, 20 km WNW of Mega, deciduous woodland with *Ficus sycomorus*, on a valley slope, 04°08′37.6″ N, 038°04′59.0″ E, 1766 m a.s.l., litter, 28.11.2018 (collected by L.B. Rybalov).

The holotype is deposited in the SMHM; four paratypes are deposited in the TSUMZ. Additional material (two adults): personal collection of S.G. Ermilov. All specimens are preserved in ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body size: 223–257 × 116–140. Costulae and transcostulae present, separated. Prodorsal setae well developed, setiform, barbed; *le* shortest. Bothridial setae long, pectinate, unilaterally with three long, barbed branches. Notogastral setae long, setiform, sparsely barbed (except *c* represented by alveoli). Ventrosejugal region with one pair of epimeral tubercles. Epimeral and anogenital setae short, setiform, roughened to sparsely barbed.

Description. *Measurements*. Body length: 232 (holotype), 223–257 (paratypes); notogaster width: 124 (holotype), 116–140 (paratypes). Female larger than males: 257 × 140 *versus* 223–232 × 116–132.

*Integument*. Body color light brown. Body surface microporose (visible only under high magnification in dissected specimens, × 1500). Lateral parts of body between bothridia and acetabula I–III densely tuberculate (diameter of tubercles up to 2).

*Prodorsum* (Figs 1*a*, 1*c*). Rostrum rounded. Costulae and transcostula present, separated; costulae very thin, transcostula thickened. Rostral (24–28), lamellar (10), interlamellar (22–26), and exobothridial (12–16) setae setiform, barbed, inserted on microtubercles. Lamellar setae located behind transcostula. Bothridial setae (53–57) pectinate, unilaterally with three long, barbed branches. Interbothridial region with three pairs of muscle sigillae. Interlamellar tubercles absent. Postbothridial tubercles present. Longitudinal rows, comprising several muscle sigillae, present in front of the bothridia. Lateral prodorsal carinae slightly developed, arch-like.

*Notogaster* (Figs 1*a*, 1*c*). Anterior border convex medially. Nine pairs of notogastral setae (*la*, *lm*, *lp*, $h_1$–$h_3$, 32–36; $p_1$–$p_3$, 20–24) setiform, sparsely

**Fig. 1.** *Ramusella rybalovi* sp. n., adult: *a* – dorsal view, *b* – ventral view (gnathosoma and legs not shown), *c* – lateral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μm.

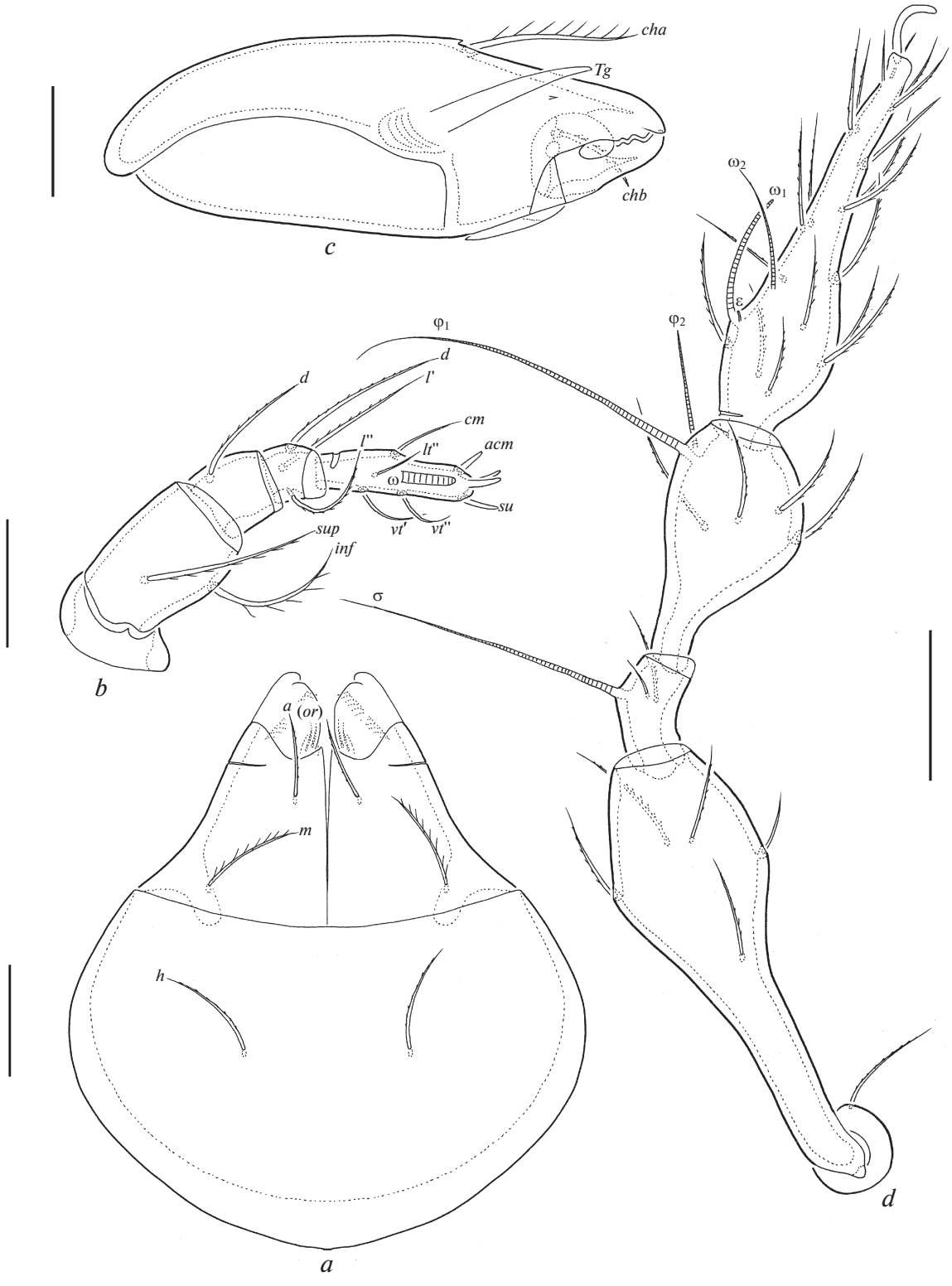


**Fig. 2.** *Ramusella rybalovi* sp. n., adult: *a* – subcapitulum, ventral view; *b* – palp, right, antiaxial view; *c* – chelicera, left, paraxial view; *d* – leg I, right, antiaxial view. Scale bar (μm): *a*–*c* – 10; *d* – 20.

**Fig. 3.** *Ramusella rybalovi* sp. n., adult: *a* – leg II, without tarsus, right, antiaxial view; *b* – leg III, without tarsus, left, antiaxial view; *c* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar 20 μm.

barbed; setae *c* represented by alveoli. Notogastral lyrifissures, opisthonotal gland openings, circumgastric scissure, and circumgastric sigillar band slightly visible.

*Gnathosoma* (Figs 2*a*–2*c*). Subcapitulum longer than wide (53–57 × 41). Subcapitular setae setiform, *a* (8) and *h* (12) slightly barbed, *m* (12) shortly ciliate. Adoral setae (4) setiform, thin, smooth. Palps (32) with setation 0-2-1-3-8(+1ω). Solenidion of palptarsi short, bacilliform, located in distal part. Postpalpal setae (4) spiniform, smooth. Chelicerae (53–57) with two setiform setae, *cha* (16) shortly ciliate dorsally, *chb* (10) barbed.

*Epimeral and lateral podosomal regions* (Figs 1*b*, 1*c*). Ventrosejugal region with one pair of epimeral tu-

**Table 1.** Leg setation and solenidia of adult *Ramusella rybalovi* sp. n.

| Leg | *Tr* | *Fe* | *Ge* | *Ti* | *Ta* |
|---|---|---|---|---|---|
| I | *v*' | *d*, (*l*), *bv*", *v*' | (*l*), σ | (*l*), (*v*), $\varphi_1$, $\varphi_2$ | (*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), *l*", *v*', (*pl*), ε, $\omega_1$, $\omega_2$ |
| II | *v*' | *d*, (*l*), *bv*", *v*' | (*l*), σ | (*l*), (*v*), φ | (*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), *l*", $\omega_1$, $\omega_2$ |
| III | *l*', *v*' | *d*, *l*', *ev*' | *l*', σ | *l*', (*v*), φ | (*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*) |
| IV | *v*' | *d*, *ev*' | *d*, *l*' | *l*', (*v*), φ | *ft*", (*tc*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*) |

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

bercles. Epimeral borders IV well developed, semi-oval. Epimeral setal formula: 3-1-3-3; setae setiform, *1a*, *2a*, *3a* (8) and *1b*, *1c*, *4a*, *4b* (12) sparsely roughened, others (16) sparsely barbed. Lateral ridge between bothridia and acetabula IV slightly developed, distally expanded to form a tubercle, which is located posteriorly to bothridia. Discidia triangularly pointed.

*Anogenital region* (Figs 1*b*, 1*c*). Five pairs of genital (6), one pair of aggenital (8), three pairs of adanal (8), and two pairs of anal (8) setae setiform, sparsely roughened. Adanal setae $ad_1$ inserted on semi-oval ridge. Adanal lyrifissures distinct.

*Legs* (Figs 2*d*, 3*a*–2*c*). Leg claws smooth. Trochanters III with two or three posterior teeth. Formulas of leg setation and solenidia: I (1-5-2-4-20) [1-2-2], II (1-5-2-4-16) [1-1-2], III (2-3-1-3-15) [1-1-0], IV (1-2-2-3-12) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Solenidia $\omega_1$ on tarsi I, $\omega_1$ and $\omega_2$ on tarsi II and σ on genua III slightly bacilliform, other solenidia setiform.

R e m a r k s. *Ramusella rybalovi* sp. n. is morphologically most similar to *Ramusella paraarcuata* Ermilov et Starý 2018 from Vietnam (Ermilov, Starý, 2018) in having pectinate bothridial setae with a few (about three) distinctly barbed branches. However, the new species differs from *R. paraarcuata* in: 1) smaller body size (223–257 × 116–140 *versus* 415–464 × 232–249 in *R. paraarcuata*), 2) presence of prodorsal costulae (*versus* costulae absent in *R. paraarcuata*), 3) presence of epimeral tubercles (*versus* tubercles absent in *R. paraarcuata*), and 4) having comparatively long notogastral setae (longer than exobothridial setae) (*versus* notogastral setae short, similar in length to exobothridial setae in *R. paraarcuata*).

E t y m o l o g y. The species name is dedicated to our friend and colleague, soil zoologist Dr. Leonid B. Rybalov (A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr. Leonid B. Rybalov (A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia), who collected the oribatid mite material in Ethiopia for our study; two anonymous reviewers for valuable comments; and Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing. The work was performed within the framework of Joint Russian-Ethiopian Biological Expeditions, financially supported by the Russian Academy of Sciences.

## REFERENCES

*Ermilov S.G.*, 2014. Oribatid mites (Acari, Oribatida) of Ethiopia // Problems of soil zoology. Materials of the 12th Russian Conference on soil zoology. Moscow–Syktyvkar. P. 94.

*Ermilov S.G., Rybalov L.B.*, 2013. Two new species and new records of oribatid mites (Acari: Oribatida) from Ethiopia // Annales Zoologici. V. 63. № 1. P. 45–55.

*Ermilov S.G., Rybalov L.B.*, 2018. New faunistic and taxonomic data on oribatid mites (Acari, Oribatida) of Ethiopia // Systematic and Applied Acarology. V. 23. № 9. P. 1827–1837.

*Ermilov S.G., Rybalov L.B.*, 2019. Oribatid mites from the vicinities of Dhati-Walal National Park, Ethiopia (Acari, Oribatida) // Spixiana. V. 42. № 2. P. 235–252.

*Ermilov S.G., Sidorchuk E.A., Rybalov L.B.*, 2012. Oribatid mites (Acari: Oribatida) of Ethiopia // Zootaxa. V. 3208. № 1. P. 27–40.

*Norton R.A.*, 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // Dindal D.L., ed. Biology of oribatid mites. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.

*Norton R.A., Behan-Pelletier V.M.*, 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.

*Subías L.S.*, 2020. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). 15ª actualización. Online version accessed in January 2020, 527 p. http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf

*Travé J., Vachon M.*, 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // Acarologia. V. 17. № 1. P. 1–19.

# НОВЫЕ ФАУНИСТИЧЕСКИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩАХ (ACARI, ORIBATIDA) ЭФИОПИИ

**С. Г. Ермилов[1, *], У. Я. Штанчаева[2, **], Л. С. Субиас[2, ***]**

*[1]Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия*

*[2]Университет Комплутенсе, Мадрид, 28040 Испания*

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

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

****e-mail: subias@bio.ucm.es*

Настоящее исследование базируется на материале, собранном в национальном парке Борена-Сайнт в Эфиопии. Представлены перечень идентифицированных таксонов, включающий 41 вид из 34 родов и 24 семейств, и новые находки для фауны Эфиопии и Афротропической области. Описан один новый вид рода; *R. rybalovi* sp. n. отличается от *R. paraarcuata* Ermilov et Starý 2018 меньшими размерами тела, а также наличием продорсальных костул, эпимеральных туберкул и более длинных нотогастральных щетинок.

*Ключевые слова:* акарофауна, *Ramusella*, таксономия, морфология, Афротропическая область

**EDN:** WAEEHR
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 386–408*

*УДК 595.7*

# МАСШТАБИРОВАНИЕ ОРГАНОВ ЧУВСТВ НАСЕКОМЫХ. 2. СЕНСИЛЛЫ. ОБСУЖДЕНИЕ. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**© 2022 г. А. А. Макарова[a], *, А. В. Дьякова[a], С. Ю. Чайка[a], А. А. Полилов[a]**

[a]*Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия*

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

Поступила в редакцию 30.08.2020 г.
После доработки 25.10.2021 г.
Принята к публикации 14.11.2021 г.

Вторая часть обзора включает систематизацию литературных данных о масштабировании антенналь сенсорной системы насекомых и аллометрический анализ количественных данных по 483 видам из 21 отряда. Установлено, что у насекомых число сенсилл на антенне положительно коррелирует с размером тела. При сравнении данного параметра у крупных и мельчайших насекомых разброс величин составил три порядка. Выявлена корреляция линейных размерных характеристик механорецепторных хетоидных сенсилл с размером тела, разброс значений составил один порядок. Достоверная корреляция числа типов сенсилл, а также длины и диаметра кутикулярных отделов обонятельных базиконических сенсилл с размерами тела не обнаружена. По-видимому, сложность строения элементарных сенсорных единиц органов чувств ограничивает уменьшение их размеров, вследствие чего оптимизация размещения сенсорного аппарата при миниатюризации насекомых происходит в первую очередь за счет уменьшения количества сенсорных единиц (омматидиев, сенсилл). Ультраструктура миниатюрных сложных глаз уже достаточно хорошо изучена. Работ, посвященных миниатюризации рецепторного аппарата антенн, почти нет. Анализ данных, полученных в течение нескольких десятилетий, позволяет выявить некоторые закономерности масштабирования сенсорных систем насекомых.

*Ключевые слова:* миниатюризация, антенны, сенсиллы
**DOI:** 10.31857/S0044513422040079

Исследование сенсилл представителей самых разных групп и размерных классов насекомых ведется давно, и с появлением и распространением новых возможностей и техник в микроскопии количество и качество подобных работ возрастает. В литературе имеется огромное количество информации о сенсиллах, зачастую авторы описывают такие характеристики, как количество сенсилл, их морфологию и типы, морфометрические параметры (Amornsak et al., 1998; Chiappini et al., 2001). При этом работы, посвященные изучению масштабирования сенсиллярного аппарата, крайне малочисленны. Среди работ по насекомым среднего и крупного размерного класса только одна работа содержит межвидовой аллометрический анализ морфометрических параметров (Symonds, Elgar, 2013), в то время как еще три исследования посвящены внутривидовой вариации (Tschinkel et al., 2003; Smallegange et al., 2008; van der Woude, Smid, 2016). Данные о крайней миниатюризации сенсиллярного аппарата содержатся в некоторых работах нашей группы (Polilov, 2015; Diakova et al., 2018; Diakova, Polilov, 2020, Diakova, Polilov, 2021). В итоге, несмотря на большое количество работ, посвященных сенсиллам насекомых, проблема масштабирования рецепторного аппарата сенсилл и его миниатюризации почти не изучена.

## Сенсиллы

### *Общая характеристика сенсилл и краткий обзор основных работ*

Тело насекомых покрыто большим числом кутикулярных чувствительных органов – сенсилл. Они зачастую состоят из небольшого числа рецепторных клеток, но последние могут быть весьма многочисленны и могут обладать высокой чувствительностью. Сенсиллы особенно разнообразны и хорошо изучены на антеннах. Разные типы сенсилл расположены также на ногах, придатках ротового аппарата, крыльях, половых придатках (Hallberg et al., 2003). Внутренние хордотональные сенсиллы, гомологичные поверхностным сенсиллам, воспринимают движения и положения тела и его придатков, а группы высокоспециализированных хордотональных органов функ-

ционируют в качестве органов слуха (Field, Matheson, 1998).

В результате исследования сенсорных систем насекомых получено большое количество данных, обобщение и систематизацию которых можно найти во многих обзорах и монографиях.

Обобщение ранних работ, посвященных исследованию антенн, обонятельным антеннальным сенсиллам и эволюции сенсилл, можно найти в работе Каллахана (Callahan, 1975). Монография "Руководство по физиологии органов чувств насекомых" посвящена строению и функциям органов чувств и содержит главы о механорецепции и слухе, хеморецепции, восприятии температуры и влажности, а также реакции насекомых на электрические и магнитные поля (Мазохин-Поршняков, 1983). Обзор работ, посвященный внутренним хордотональным сенсиллам и хордотональным органам, можно найти в монографии Филда и Матесона (Field, Matheson, 1998). Морфологии и функционированию сенсорных систем членистоногих посвящена монография Иванова "Органы чувств насекомых и других членистоногих" (2000). Сенсорная система чешуекрылых рассмотрена в монографии "Lepidoptera, Moths and Butterflies" (Hallberg et al., 2003). Обзор, включающий ряд современных исследований хордотональных органов, содержится в работе Як (Yack, 2004). Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых описывает разнообразие хеморецепторных органов с акцентом на наиболее характерные типы сенсилл, свойственные представителям основных отрядов (Синицина, Чайка, 2006). Обзор биомеханики сенсорных систем насекомых приведен в статье Сэйна и МакГенри (Sane, McHenry, 2009). Раздел, посвященный строению и функционированию сенсилл и хордотональных органов, содержится в монографии Чайки (2010). Разнообразие антеннальных сенсилл паразитических наездников и связь количества и морфофункциональных типов сенсилл с паразитическим образом жизни рассмотрены в обзорах (van Baaren et al., 2007; Romani et al., 2010).

Антенны имеются у большинства взрослых насекомых и играют важную роль в восприятии сенсорной информации об окружающей среде (Schneider, 1964; Callahan, 1975). Антеннальная сенсорная система представляет собой высокочувствительный мультимодальный орган, не имеющий аналогов в природе. Антеннальные рецепторы выполняют такие разнообразные функции, как механочувствительность (в том числе проприоцепция), термо- и гигрорецепция, вкусовая и обонятельная рецепция, а также слух. Восприятие воздушных потоков и гравитации, осуществляется Джонстоновым и центральным органами – хордотональными органами, расположенными внутри антенны. На одной антенне может находиться до ста тысяч поверхностных сенсилл (Shields, Hildebrand, 2001), а число различных морфофункциональных типов антеннальных сенсилл может достигать семнадцати (Di Giulio et al., 2012). Рецепторы антенн поставляют информацию для осуществления таких ключевых и сложных процессов, как полет, питание, размножение, в том числе поиск полового партнера, избегание неблагоприятных условий среды, конспецифическая коммуникация, и многое другое.

Сенсиллы всех модальностей содержат биполярные рецепторные клетки, а также три вспомогательные или обкладочные клетки – тормогенную, трихогенную и текогенную (рис. 1*А*), выполняющие опорные, трофические и другие функции, в том числе осуществляющие секрецию кутикулы сенсиллы (Иванов, 2000). Вспомогательные клетки формируют внеклеточную полость сенсиллы, заполненную отличающейся по составу от гемолимфы жидкостью. Антеннальные сенсиллы чрезвычайно разнообразны морфологически, что зачастую затрудняет выделение морфофункциональных типов и определение гомологических связей типов сенсилл у различных групп насекомых. Как правило, для описания сенсилл используются детали внешней морфологии, такие, как общая форма и скульптура кутикулярной поверхности. Особенное значение в характеристике сенсилл несут параметры, косвенно указывающие на их функции. Так, отсутствие пор указывает на механочувствительность либо термо/гигрорецепцию, наличие апикальных пор свидетельствует о вкусовой чувствительности, наличие пор на всей поверхности кутикулярного отдела сенсиллы – об обонятельной чувствительности (Елизаров, Чайка, 1972). Наличие рельефа на кутикулярной поверхности (бороздок, выростов и прочее) и значимой разницы в размерах также, как правило, рассматривается исследователями как достаточное основание для выделения отдельного морфофункционального типа сенсилл. Наиболее показательным для определения функции сенсилл и их гомологических связей с точки зрения морфологии является исследование их иннервации, однако такие работы встречаются значительно реже, чем описание внешней морфологии.

Подавляющую часть работ представляют исследования внешней морфологии сенсилл, выполненные с применением сканирующего электронного микроскопа и посвященные антеннальным сенсиллам. Наибольшее количество работ выполнено на представителях отрядов Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Orthoptera, основательно изучены Hemiptera и Trichoptera. Работы по остальным отрядам малочисленны. Сенсорный аппарат антенн насекомых часто используется для видовой диагностики и различе-

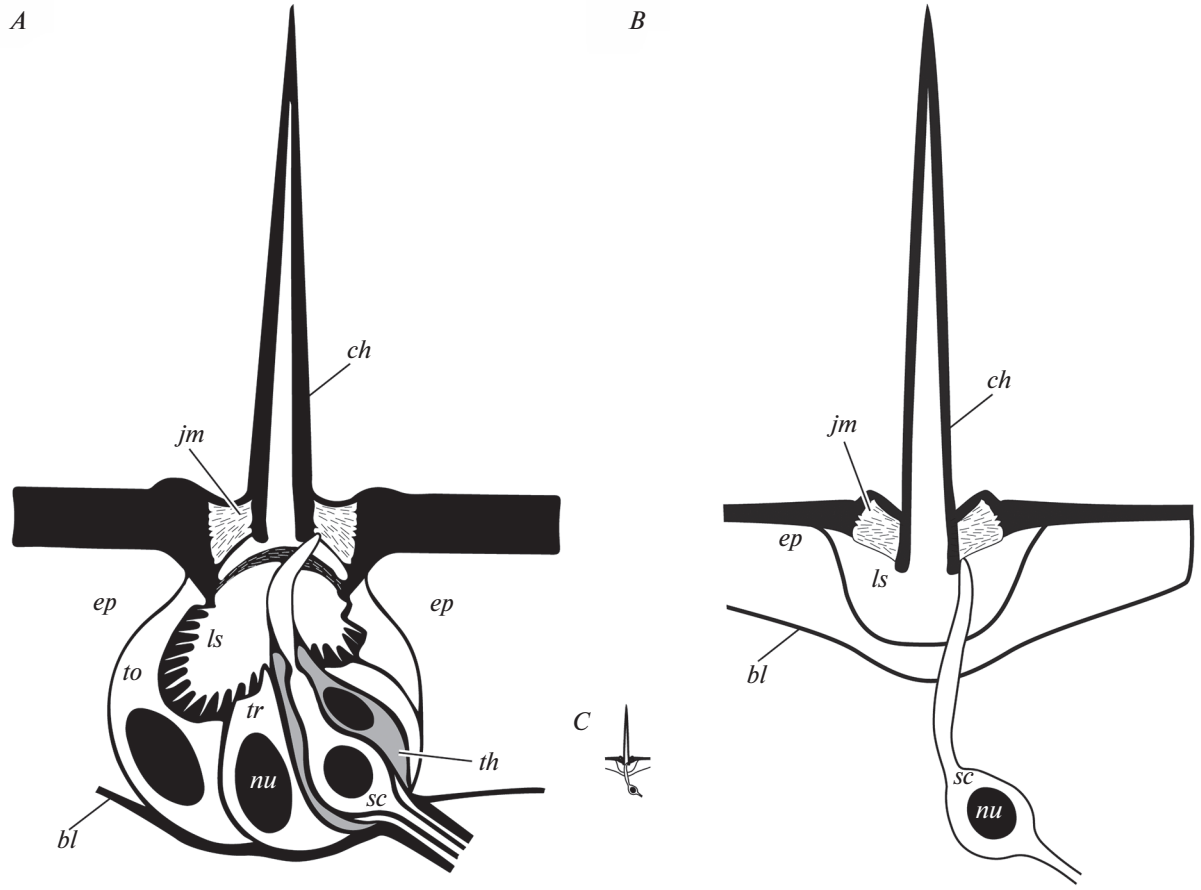


**Рис. 1.** Схема строения механорецепторной сенсиллы. *A* – крупные насекомые (рисунок адаптирован из Keil, 1997a); *B* – мельчайшие насекомые на стадии имаго (на примере *Megaphragma*). *bl* – базальная мембрана, *ch* – кутикулярный волосок, *ep* – эпителий, *jm* – соединительная мембрана, *ls* – внеклеточная полость, *nu* – клеточное ядро, *sc* – чувствительный нейрон, *th* – текогенная клетка, *to* – тормогенная клетка, *tr* – трихогенная клетка. *C* – схема сенсиллы мельчайшего насекомого (на примере *Megaphragma*) в едином масштабе со схемой крупных насекомых (на примере средних размеров механорецепторной сенсиллы у насекомых с длиной тела 2–3 см).

ния полов, особенно у миниатюрных форм. Многие исследования выполнены на экономически значимых видах и вредителях (Greenwood, Chapman, 1984; Ochieng et al., 1998).

Внутреннее строение сенсилл в большинстве случаев исследуют с применением трансмиссионной электронной микроскопии. На основании серий поперечных срезов авторы реконструируют ультраструктуру сенсилл, что позволяет с высокой точностью определять их функциональную специализацию. Нередки описания сенсилл смешанного типа, совмещающих в себе несколько модальностей, например хемо- и механорецепцию, что не позволяет с точностью установить их функцию лишь по внешнему строению сенсиллы (Chiappini et al., 2001). Детальные морфологические исследования посвящены онтогенезу антеннальных сенсилл (Kuhbandner, 1985; Blöchl, Selzer, 1988). Исследование ультраструктуры позволяет определить количество нейронов, иннервирующих каждый тип сенсилл. Благодаря этому становится возможным приблизительно оценить уровень их чувствительности и сравнить его с уровнем чувствительности у близких видов с другой жизненной стратегией (Ranieri et al., 2016). Количество нейронов, в совокупности с особенностями строения кутикулярного отдела, в некоторых случаях позволяет точнее определить специализацию сенсиллы; так, термо-/гигрорецептор с тремя чувствительными нейронами, как правило, чувствителен к холоду, сухости и влажности (Yokohari, 1999).

Новым и активно развивающимся направлением является изучение генов, вовлеченных в функционирование сенсилл. Гены одорант-связывающих белков обонятельных и вкусовых сенсилл были выявлены в геноме *Drosophila melanogaster* (Diptera, Drosophilidae) (Galindo, Smith, 2001). Анализ генов, вовлеченных в хеморецепцию у *Tribolium castaneum* (Coleoptera, Tenebrionidae),

показал отсутствие полового диморфизма и наличие широкого спектра вкусовых и обонятельных рецепторов, необходимых для длительного выживания особи (вплоть до двух лет во взрослом состоянии) (Dippel et al., 2016). Исследование обонятельных рецепторов в мембране дендритов миниатюрного паразитического наездника *Megaphragma amalphitanum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) выявило сохранение консервативных хеморецепторных участков и появление новых уникальных рецепторов (Sharko et al., 2019). Происхождение и эволюция обонятельных рецепторов насекомых рассмотрены в работе Миссбах и соавторов (Missbach et al., 2014). Многие работы фокусируются на связи экологии вида и специализации рецепторов, а также на влиянии среды на чувствительность антенны к специфическим запахам (Farhadian et al., 2012; Rinker et al., 2013).

В ходе исследований иннервации антенн выявлено большое количество разнообразных афферентных путей, передающих сенсорную информацию в центральные отделы нервной системы. Изучение иннервации обонятельных сенсилл жесткокрылого *T. castaneum* показало, что в то время как информация, полученная от антеннальных сенсилл, обрабатывается в долях дейтоцеребрума, отростки хеморецепторных сенсилл ротового аппарата достигают других нейропилей, и их сигналы обрабатываются отдельно (Dippel et al., 2016). Помимо работ, посвященных изучению поверхностных сенсилл, много работ, посвященных иннервации Джонстонова органа, расположенного внутри второго членика антенны (Kamikouchi et al., 2006; Ai et al., 2007; Boekhoff-Falk, Eberl, 2014).

Физиологические исследования посвящены выявлению сигналов, воспринимаемых сенсиллами, и определению пределов их чувствительности (Klein et al., 1988; Dreller, Kirchner, 1995). Значительная часть работ затрагивает восприятие половых феромонов и других аттрактантов (Anderson et al., 2000), в том числе насекомыми-вредителями. Представленные в этих работах данные позволяют создать базу для биологического контроля численности насекомых-вредителей и производства феромонных ловушек (Malo et al., 2004; Park, Hardie, 2004).

Так как антеннальная сенсорная система играет главенствующую роль в важнейших аспектах жизни насекомых, исследование антеннальных сенсилл тесно связано с исследованием экологии и поведения. Сравнение морфологии антенн и антеннальных сенсилл у насекомых различных экологических групп позволяет выявить значимые характеристики сенсилл (типы, количество, морфология), способствующие выживанию и сохранению приспособленности видов. Примером подобной работы может быть исследование антеннальных сенсилл у клептопаразитических и непаразитических видов пчел (Wcislo, 1995). Детально исследована внутривидовая коммуникация, осуществляемая при помощи антеннальных сенсилл, в особенности ее роль в половом поведении (Bin et al., 1989; Piersanti et al., 2017). Во многих работах рассматривается значение антеннальных сенсилл для паразитических видов насекомых. Обширное исследование вариативности сенсорного аппарата антенн самок паразитических наездников выявило взаимосвязь между расположением сенсилл и их участием в обнаружении и оценке потенциальных хозяев (van Baaren et al., 2007). Было показано использование проприоцептивных сенсилл паразитическим наездником *Trichogramma minutum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) для оценки пригодности яйца хозяина для заражения (Schmidt, Smith, 1986).

### *Обзор работ, посвященных масштабированию сенсилл насекомых*

Размер тела насекомых значительно влияет на размерные и количественные характеристики антенн и антеннальных сенсилл. Морфологический анализ 126 видов паразитических наездников Chalcidoidea показал наличие корреляции между размером тела и площадью антенн (Symonds, Elgar, 2013). При этом длина тела видов, паразитирующих на представителях отряда Hemiptera, оказалась в большинстве случаев меньше длины тела видов, паразитирующих на представителях других отрядов, а площадь их антенн была больше относительно размера тела. Более узкая специализация в плане выбора хозяев и паразитирование на представителях отряда Coleoptera оказались ассоциированы с крупным размером тела (Symonds, Elgar, 2013).

Исследования особей одного вида с различной длиной тела, разброс значений которой может быть значительным у некоторых видов насекомых, освещают вопрос масштабирования антенн с позиции внутривидовой вариации. Одна из таких работ посвящена обонятельной системе паразитического наездника *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera, Trichogrammatidae), размеры тела которого значительно изменяются в зависимости от размера яйца хозяина, в котором он развивался. Было установлено, что число и длина обонятельных антеннальных сенсилл, а также число гломерул в антеннальных долях зависят от размера тела особи. При этом была выявлена корреляция между абсолютными и относительными размерами гломерул и длиной тела (van der Woude, Smid, 2016). Значительный разброс размеров тела наблюдается у *Musca domestica* (Diptera, Muscidae): имаго из популяции с высокой плотностью содержания личинок в 1.5 раза меньше имаго из популяции личинок с низкой плотностью. Было

установлено, что размер антенн у *M. domestica* положительно коррелирует с размером тела. Также наблюдалась корреляция с количеством сенсилл; антенны крупных и мелких мух были оснащены одинаковыми типами сенсилл, однако на антеннах крупных мух их было обнаружено почти в 2 раза больше (Smallegange et al., 2008). Предметом еще одного исследования стало изучение размерных характеристик рабочих муравьев вида *Solenopsis invicta* (Hymenoptera, Formicidae). Было установлено, что с увеличением размеров тела антенны становятся короче относительно длины тела, при этом наибольший вклад в это относительное укорочение вносит булава (Tschinkel et al., 2003).

### *Экстремальная миниатюризация*

Хотя органы чувств многих насекомых изучены достаточно подробно, изучение сенсорной системы миниатюрных насекомых и связанных с миниатюризацией ее особенностей началось сравнительно недавно, и работы в данной области малочисленны. За последние годы были опубликованы всего три работы, посвященные исследованию влияния экстремальной миниатюризации на антеннальные сенсиллы трех видов паразитических наездников рода *Megaphragma* (длина тела около 0.2 мм) (Diakova et al., 2018; Diakova, Polilov, 2021) и мельчайшего свободноживущего насекомого, жесткокрылого *Scydosella musawasensis* (Coleoptera, Ptiliidae) (длина тела 0.3 мм) (Diakova, Polilov, 2020). Несмотря на крайне маленький размер тела, паразитический образ жизни требует сохранения чувствительности антенн на уровне, сравнимым с таковым у крупных паразитических наездников, имеющих в сотни раз более длинные антенны. Число и расположение сенсилл были одинаковы у особей одного вида и пола, следовательно, их антеннальная сенсорная система устроена максимально эффективно и экономично. Сравнительный анализ антеннальных сенсилл у *Megaphragma* и у крупных паразитических наездников показал, что миниатюризация приводит к значительному уменьшению количества этих структур. Представители рода *Megaphragma* имеют 39–49 антеннальных сенсилл (в зависимости от вида и пола), в то время как антенны крупных паразитических наездников несут до 9000 сенсилл (Das et al., 2011). Тем не менее корреляция между размерами тела и количеством типов сенсилл не была обнаружена. Изученные виды имеют 8 типов сенсилл, в то время как у некоторых значительно более крупных видов паразитических наездников их только 4. Длина и диаметр сенсилл (сравнение размеров проводилось для хетоидных, базиконических и проприоцептивных сенсилл) также почти не зависели от изменения размера тела (Diakova et al., 2018).

При исследовании ультраструктуры антенн *M. amalphitanum* было обнаружено отсутствие у плакоидных сенсилл трихогенной, тормогенной и текогенных клеток (рис. 1*B*) (Diakova, Polilov, 2021). При этом эпителиальные клетки распластаны по всей внутренней поверхности кутикулы и охватывают большую площадь; так, в педицеллуме было обнаружено всего лишь 4 эпителиальные клетки. При этом малое количество эпителиальных клеток, обладающих к тому же небольшим объемом цитоплазмы, дополнительно увеличивает доступное пространство внутри миниатюрных антенн.

В связи с отсутствием информации относительно развития сенсилл в онтогенезе мельчайших насекомых пока неизвестны источники формирования структурных элементов сенсиллы, таких как ее рецепторная клетка, кутикулярный отдел и сочленовная мембрана. У насекомых и других членистоногих более крупных размеров процессы формирования сенсилл хорошо изучены и отражены в сводках (Иванов, 2000; Леонович, 2005). Поскольку все элементы сенсилл формируются из прегиподермальных клеток, то эти клетки после дифференцировки в разные типы обкладочных клеток и выполнения сенсиллогенной функции, вероятно, подверглись полной редукции, как и “избыточные” обкладочные клетки на стадии раннего развития сенсилл (Martini, Schmidt, 1983). В ряде работ выявлена редукция обкладочных клеток: трихогенной – в макрохете *Calliphora vicina* (Keil, 1978), а также тормогенной – в базиконической сенсилле *Calliphora erythrocephala* (Diptera, Calliphoridae) (Kuhbandner, 1984). Но не менее вероятен и путь преобразования обкладочных клеток в гиподермальные. В пользу такого мнения свидетельствуют выявленные факты внедрения обкладочных клеток после секреции кутикулярных отделов сенсиллы в гиподермальный пласт (Lee, Altner, 1985; Keil, 1997). Примером коренной смены функции клетками гиподермальной природы в органах чувств иной модальности может служить преобразование корнеагенных клеток в фасеточном глазу насекомых. Корнеагенные клетки, выполнив функцию секреции кутикулы роговицы, заполняются пигментными гранулами и приобретают статус главных пигментных клеток. Однако функционирование сенсилл, лишенных обкладочных клеток не ясно. Ведь сохранение последних у большинства насекомых обусловлено их участием в формировании внутренней сенсиллярной полости, состав рецепторно-лимфатической жидкости которой отличается от состава гемолимфы.

### *Аллометрический анализ основных количественных характеристик антеннальных сенсилл насекомых*

Количественные характеристики сенсиллярного аппарата имеются во многих публикациях, большинство из которых посвящено антеннам. Нами проанализированы основные характеристики сенсилл антенн по данным из 169 работ, охватывающих 483 вида из 21 отряда: Odonata (Slifer, Sekhon, 1972; Rebora et al., 2009; Piersanti et al., 2010); Ephemeroptera (Gaino, Rebora, 1998; Rebora et al., 2009a); Dermaptera (Slifer, 1967; Al-Dosary, 2009); Plecoptera (Slifer, 1979; Kapoor, 1985; Rebora et al., 2016; Piersanti et al., 2017); Orthoptera (Riegert, 1960; Greenwood, Chapman, 1984; Bland, 1994; Ochieng et al., 1998; Chen et al., 2003; Li et al., 2007; Schneider, Römer, 2016; Faucheux, 2017; Kuřavová et al., 2017; Fea et al., 2019); Mantodea (Holwell et al., 2007; Faucheux, 2008; Carle et al., 2014); Notoptera (Pritchard, Scholefield, 1978; Drilling, Klass, 2010); Embioptera (Slifer, 1975); Phasmida (Monteforti et al., 2002); Blattodea (Schaller, 1978; Ramaswamy, Gupta, 1981; Yanagawa et al., 2009); Thysanoptera (Ding et al., 2010; De Facci et al., 2011; Li, Feng, 2013; Zhu et al., 2017; Wang et al., 2019; Hu et al., 2020); Hemiptera (Le Rü et al., 1995; Liang, 2001; Carbajal-de-la-Fuente, Catalá, 2002; Fu et al., 2012; Gonzaga-Segura et al., 2013; Ahmad et al., 2016; Ranieri et al., 2016; Zhang et al., 2016; Wang et al., 2018; Wang et al., 2018; Nowińska, Brożek, 2019); Psocoptera (Slifer, Sekhon, 1979; Hu et al., 2009); Phthiraptera (Cicchino, Abrahamovich, 1988; Clarke, 1990; Baker, Chandrapatya, 1992; Cruz, 1996; Arya, Singh, 2012; Ahmad et al., 2014); Hymenoptera (Bromley et al., 1980; Barlin et al., 1981; Cave, Gaylor, 1987; Butterfield, Anderson, 1994; van Baaren et al., 1996, 1999; Amornsak et al., 1998; Consoli et al., 1999; Chiappini et al., 2001; Tschinkel et al., 2003; Bleeker et al., 2004; Marques-Silva et al., 2006; da Rocha et al., 2007; Gao et al., 2007; Crook et al., 2008; Onagbola, Fadamiro, 2008; Dweck, 2009; Li et al., 2009; Shang et al., 2010; Xi et al., 2010, 2011; Das et al., 2011; Zhou et al., 2011, 2013; Galvani et al., 2012; Zhang et al., 2012; Suwannapong et al., 2012; Zhou et al., 2013; Jun et al., 2013; Wang, 2013; Barsagade et al., 2013; Fialho et al., 2014; Namikawa, Amornsak, 2016; Yang et al., 2016; Diakova et al., 2018; Polidori et al., 2020); Neuroptera (Slifer, 1979a; Juan et al., 2017; Randolf et al., 2017); Strepsiptera (Derr, Cook, 2005); Coleoptera (Moeck, 1967; Borden, 1968; Payne et al., 1973; Dyer, Seabrook, 1975; Harbach, Larsen, 1977; Kim, Yamasaki, 1996; Skilbeck, Anderson, 1996; Merivee et al., 2002; Saïd et al., 2003; Di Giulio et al., 2012; Oliva, 2012; Pérez-González, Zaballos, 2013; Ali et al., 2016; Polilov, 2016; Zauli et al., 2016; Handique et al., 2017); Trichoptera (Valuyskiy et al., 2017; Melnitsky et al., 2018); Lepidoptera (Nieukerken, Dop, 1987; Davis, 1994; Shields, Hildebrand, 2001; Castrejón-Gómez et al., 2003; Malo et al., 2004; Faucheux, 2006; Castrejón-Gómez, Carrasco, 2008; Faucheux, Gibbs, 2008; Yang et al., 2009; Frank et al., 2010; Jiang et al., 2010; Sun et al., 2011; Chang et al., 2015; Roh et al., 2016; da Silva et al., 2019; Weedon et al., 2020); Diptera (McIver, 1969, 1980; Mercer, McIver, 1973; Chu-Wang et al., 1975; Henderson, Wellington, 1982; Honda et al., 1983; Giannakakis, Fletcher, 1985; Ross, Anderson, 1987; Dickens et al., 1988; Felippe-Bauer et al., 1989; Sutcliffe et al., 1990; Blackwell et al., 1992; Ross, 1992; Giangiuliani et al., 1994; Lee et al., 1994; Parashar et al., 1994; Cribb, 1996; Rahal et al., 1996; Riesgo-Escovar et al., 1997; Kline, Axtell, 1999; Ilango, 2000; Pitts, Zwiebel, 2006; Sukontason et al., 2007; Arzuffi et al., 2008; Chen, Fadamiro, 2008; Freitas Fernandes et al., 2008; Smallegange et al., 2008; Castrejón-Gómez, Rojas, 2009; Freitas Fernandes, Linardi et al., 2009; Freitas Fernandes, Pimenta et al., 2009; Hu et al., 2010; Bisotto-de-Oliveira et al., 2011; Faucheux, Gibernau, 2011; Liu et al., 2013; Wang et al., 2014; Li et al., 2015; Zhang et al., 2015; Keyan et al., 2016; Liu et al., 2016; Hempolchom et al., 2017).

В результате анализа было установлено, что число сенсилл коррелирует с размером тела и достоверно увеличивается с ростом размера тела, как у насекомых в целом ($113.2x^{1.38}$ (OLS – $317.6x^{0.87}$)), так для всех выборок по отдельности ($b$ 1.36–3.02 × × (OLS – 0.70–1.29)) (рис. 2*A*, 2*C*), а также для исследованных представителей отрядов Orthoptera ($19.50x^{2.63}$), Hemiptera ($17.66x^{1.48}$), Coleoptera ($358.1x^{1.31}$), Lepidoptera ($55.083x^{1.82}$), Hymenoptera ($420.7x^{1.33}$), Diptera ($103.9x^{1.53}$) (рис. 2*E*). Достоверной разницы по коэффициенту пропорциональности и аллометрическому показателю не обнаружено при сравнении самцов и самок (рис. 2*A*), но обнаружено при сравнении насекомых с неполным и полным превращением ($a$ = 38.28 и 197.7 соответственно, $p < 0.05$) (рис. 2*C*), а крупные и мелкие насекомые достоверно различаются коэффициентом и показателем ($a$ = 42.3 и 480.8, $b$ = 1.69 и 3.02 соответственно, $p < 0.05$). Среди представителей отрядов Hymenoptera и Coleoptera значительно превосходят Diptera и Lepidoptera по коэффициенту пропорциональности, и все вместе значительно превосходят Hemiptera и Orthoptera ($p < 0.001$). По аллометрическому показателю исследованные представители Orthoptera и Lepidoptera значительно превосходят всех остальных ($p < 0.05$). Наименьшее число антеннальных сенсилл (17) обнаружено у *Philaenus spumarius* (Hemiptera, Aphrophoridae) с длиной тела 6 мм (Ranieri et al., 2016), наибольшее (100000) – у *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) с длиной тела 45 мм (Shields, Hildebrand, 2001).

Уменьшение количества антеннальных сенсилл при уменьшении размера тела ранее было показано для паразитических наездников (Diakova et al., 2018) и мельчайших жесткокрылых (Dia-

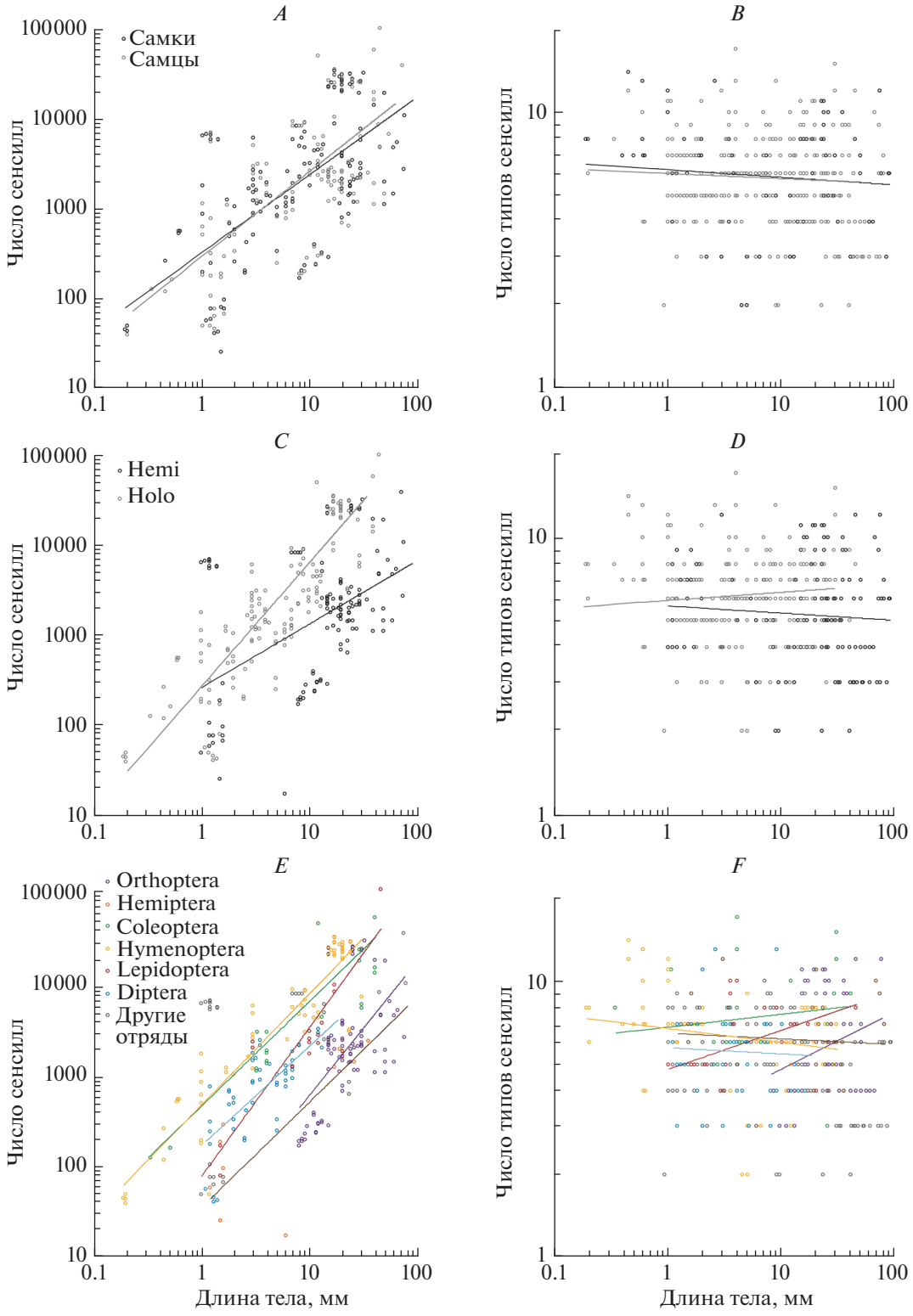


**Рис. 2.** Зависимость основных характеристик антеннальных сенсилл от размера тела насекомых. *A* – число сенсилл, *B* – число типов сенсилл, *C* – число сенсилл для насекомых с полным и неполным превращением, *D* – число типов сенсилл для насекомых с полным и неполным превращением, *E* – число сенсилл для отдельных отрядов, *F* – число типов сенсилл для отдельных отрядов.

kova, Polilov, 2020), при этом вариативность в количестве сенсилл снижалась с уменьшением размера тела. При исследовании крупных и мелких особей *T. evanescens* (van der Woude, Smid, 2016) и *M. domestica* (Smallegange et al., 2008) также была выявлена корреляция между размерами тела и числом антеннальных сенсилл. При учете факторов, влияющих на количество сенсилл, необходимо также принимать во внимание особенности биологии исследуемых видов насекомых. В зависимости от чувствительности антенны, необходимой для поддержания приспособленности вида, изменяется количество сенсилл, что особенно заметно на примере хеморецепторных сенсилл. Так, у кровососущего клопа *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae), вынужденного многократно искать хозяина в течение жизни, в 18 раз больше хеморецепторных сенсилл, чем у постельного клопа *Cimex lectularius* (Hemiptera, Cimicidae), обитающего рядом с хозяином (Чайка, 1980). Часто количество обонятельных сенсилл значительно больше у самцов, чем у самок того же вида, что связано с половым поведением и поиском полового партнера (Nieukerken, Dop, 1987; Ivanov, Melnitsky, 2011).

По числу типов сенсилл на антеннах корреляции с размерами тела не обнаружено, аллометрические показатели для насекомых в целом ($10.28x^{-0.29}$ (OLS $6.09x^{-0.02}$)) и для всех выборок не демонстрируют достоверных отличий от 0 (рис. 2*B*, 2*D*, 2*F*). При попарном сравнении выборок наблюдаются достоверные различия по коэффициенту пропорциональности между насекомыми с неполным и полным превращением, мелкими и крупными насекомыми ($a$ = 11.38 и 3.76, 5.83 и 12.42 соответственно, $p < 0.05$). Наибольшее количество типов сенсилл (17) описано у *Paussus favieri* (Coleoptera, Carabidae) с длиной тела 4 мм, наименьшее (2) – у двух видов Hymenoptera, одного вида Plecoptera, двух видов Ephemeroptera, одного вида Blattodea и одного вида Strepsiptera (Schaller, 1978; Kapoor, 1985; Gaino, Rebora, 1998; Derr, Cook, 2005; Fialho et al., 2014).

Отсутствие корреляции между размером тела и количеством типов антеннальных сенсилл было ранее установлено для паразитических наездников (Diakova et al., 2018). Несмотря на разницу в 45 раз в размере тела между самым мелким (*Megaphragma carribea* (Hymenoptera, Trichogrammatidae)) и самым крупным (*Microplitis croceipes* (Hymenoptera, Braconidae)) видами, вошедшими в анализ, количество типов сенсилл у них составляет 8 и 6 соответственно. При исследовании внутривидовой изменчивости *M. domestica* вариации в количестве типов сенсилл также не было обнаружено (Smallegange et al., 2008). По всей видимости, количество типов сенсилл зависит от потребности вида в разнородной и разнообразной информации об окружающей среде, которая в свою очередь не зависит от размера организма.

Длина и диаметр основания хетоидных сенсилл (ChS) достоверно увеличиваются с ростом размеров тела как для насекомых в целом (для длины $13.18x^{0.653}$ (OLS $24.27x^{0.279}$), для диаметра $0.96x^{0.537}$ (OLS $1.22x^{0.385}$)) (рис. 3*A*, 3*B*), так и для отдельных выборок ($b$ для длины 0.506–0.764 (OLS 0.193–0.341), для диаметра 0.462–0.676 (OLS 0.323–0.438)). При этом для всех выборок аллометрический показатель не только достоверно больше 0, но и достоверно меньше 1 ($p < 0.001$), следовательно, несмотря на то, что сенсиллы становятся крупнее с ростом размеров тела, их размеры относительно размеров тела при этом уменьшаются. При попарном сравнении выборок диаметра наблюдаются достоверные различия по коэффициенту пропорциональности между насекомыми с неполным и полным превращением, мелкими и крупными насекомыми ($a$ = 0.89 и 0.98, 1.33 и 0.67 соответственно, $p < 0.05$). У Diptera наблюдается противоположный характер аллометрии ($231.2x^{-0.876}$ (OLS $106.7x^{-0.352}$)), достоверно отличающийся от других насекомых ($p < 0.001$). Наибольшей длины (300 мкм) ChS достигают у *Culicoides nubeculosus* (Diptera, Ceratopogonidae) с длиной тела 4 мм (Blackwell et al., 1992), наименьшая длина (6.3 мкм) описана у *Megaphragma carribea* длиной 0.19 мм (Diakova et al., 2018). Наибольший диаметр ChS (8 мкм) зафиксирован у *Monochamus notatus* и *Monochamus scutellatus* (Coleoptera, Cerambycidae) длиной тела 29 и 40 мм соответственно (Dyer, Seabrook, 1975), а также у *Eugaster powysi* (Orthoptera, Tettigoniidae) длиной тела 45 мм (Faucheux, 2017). Наименьший диаметр ChS (0.6 мкм) описан у *S. musawasensis* длиной тела 0.34 мм (Diakova, Polilov, 2020).

В нашем предыдущем исследовании в анализе размерных характеристик ChS паразитических наездников, сделанном на основе литературных данных, наблюдалась слабая корреляция длины ChS с длиной тела, а зависимость между диаметром ChS и длиной тела не была обнаружена (Diakova et al., 2018). Можно предположить, что объем данных, приведенных в литературе для Parasitica, был недостаточным для получения достоверных результатов регрессионного анализа, и дополнение базы данных по перепончатокрылым размерами сенсилл Aculeata позволило выявить аллометрические тренды, менее заметные на меньшей выборке.

Длина и диаметр основания базиконических мультипоровых сенсилл (MB) не демонстрируют достоверной корреляции с размерами тела (рис. 3*C*, 3*D*); их аллометрические показатели достоверно не отличаются от 0, как для насекомых в целом (для длины $33.81x^{-0.561}$ (OLS $14.09x^{-0.029}$), для диаметра $1.11x^{0.401}$ (OLS $2.03x^{0.036}$)), так и для отдель-

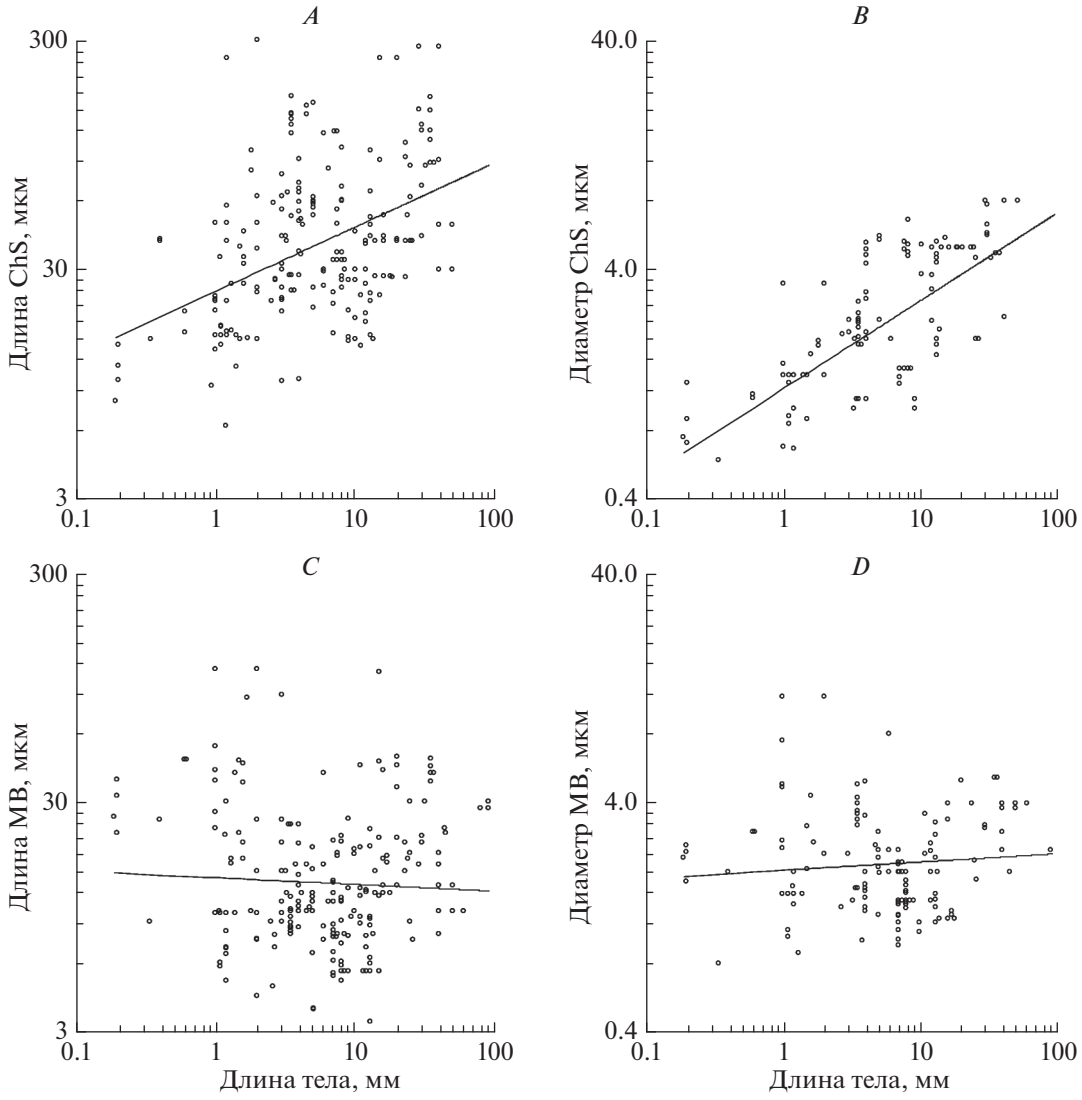


**Рис. 3.** Зависимость линейных размеров сенсилл от размеров тела насекомых. *A* – длина механорецепторных сенсилл (ChS), *B* – диаметр основания механорецепторных сенсилл (ChS), *C* – длина обонятельных сенсилл (MB), *D* – диаметр основания обонятельных сенсилл (MB).

ных выборок. При попарном сравнении выборок диаметра наблюдаются достоверные различия по коэффициенту пропорциональности между исследованными насекомыми с неполным и полным превращением, а также мелкими и крупными насекомыми ($a$ = 1.19 и 3.92, 2.87 и 0.70 соответственно, $p < 0.05$). Наибольшей длины (113 мкм) и диаметра (11.6 мкм) MB достигают у *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera, Pteromalidae) с длиной тела 1.5 мм (Onagbola, Fadamiro, 2008), наименьшая длина (3.3 мкм) описана у самок *Hypoderma lineatum* (Diptera, Oestridae) длиной 13 мм (Li et al., 2015). Наименьший диаметр MB (0.8 мкм) зафиксирован у *S. musawasensis* (Diakova, Polilov, 2020).

Полученные результаты согласуются с ранее проведенным анализом длин и диаметров MB паразитических наездников, в результате которого не было установлено корреляции размерных характеристик MB и длины тела (Diakova et al., 2018). При этом исследование внутривидовой вариации у *T. evanescens* показало наличие зависимости длины обонятельных антеннальных сенсилл от размера тела особи (van der Woude, Smid, 2016), но было сделано на выборках искусственно сформированного разброса размеров тела. Таким образом, размеры MB не коррелируют с размерами тела между видами, но, возможно, могут зависеть от длины тела особей конкретного вида.

Ранее была показана выраженная корреляция размерных характеристик механорецепторных проприоцептивных сенсилл (TS2-AP, щетинки Бёма) и размеров тела у паразитических наездни-

ков (Diakova et al., 2018). Разрозненность выводов, полученных из аллометрических анализов длин и диаметров ChS, TS2-AP и MB (первые и вторые, механорецепторные, зависят от длины тела, третьи, обонятельные, – не зависят), может свидетельствовать о том, что масштабирование сенсилл напрямую зависит от их функции. Можно предположить, что механорецепторные сенсиллы, кутикулярные отделы которых контактируют с субстратом, уменьшаются или увеличиваются вместе с размером тела, в то время как размеры обонятельных сенсилл, ввиду совершенно отличного механизма рецепции, не зависят от размера тела.

## Общие принципы масштабирования органов чувств

### *Сравнительный аллометрический анализ*

В ходе обширного сравнительного анализа было установлено, что число индивидуальных функциональных единиц как в сложном глазу, так и в антеннальной сенсорной системе коррелирует с размером тела у насекомых. При этом разброс количества единиц составляет три порядка и для сенсилл, и для омматидиев, и наблюдается значительная величина аллометрического показателя. В целом для насекомых аллометрический показатель для количества сенсорных единиц сходен и равен 1.46 для числа фасеток и 1.38 для числа сенсилл. Коэффициент пропорциональности для числа фасеток у мелких и крупных насекомых (121.9 и 20.46, $p < 0.001$ для *a*, $p < 0.05$ для *b*) достоверно ниже, чем коэффициент пропорциональности для числа сенсилл (480.8 и 42.3, $p < 0.05$).

Зависимость линейных размеров функциональных единиц от размера тела несколько менее выражена. Размерные характеристики омматидия обнаруживают разброс в 15 раз по длине омматидия среди всех изученных насекомых и в среднем в 5 раз по диаметру фасеток у мельчайших и крупных видов. В отдельных отрядах этот разброс существенно выше. Так, диаметр фасеток у крупных жесткокрылых (один из самых крупных – *Titanus giganteus* (Coleoptera, Cerambycidae) (Dvořáček et al., 2020)) в 30 раз больше, чем у мельчайших (*S. musawasensis* (Makarova et al., 2019)). Разница в длине ChS у мельчайших и крупных видов среди исследованных представителей составляет всего 48 раз, в диаметре – примерно 13 раз. Это видно и по величине аллометрического показателя, который для размерных характеристик заметно (иногда в разы) меньше, чем для количественных (аллометрический показатель для диаметра фасеток: 0.32; длины сенсилл ChS: 0.653; диаметра сенсилл ChS: 0.537). В то же время, длина и диаметр MB не обнаружили достоверной корреляции с размерами тела, и, если для некоторых отрядов аллометрический показатель был близок к нулю, для других он являлся отрицательным. Причиной, по которой размерные характеристики омматидиев и сенсилл не изменяются так же сильно при масштабировании, как их число, является, по-видимому, сложность их внутреннего устройства, а в случае сенсилл – еще и морфологическая ригидность конструкции. Более заметное изменение размеров омматидиев и сенсилл, вероятно, привело бы к критическому уменьшению их чувствительности. В случае механорецепторных ChS сенсилла представляет из себя кутикулярный вырост с подходящим к нему отростком чувствительного нейрона (Жантиев, 1969) и может, по всей видимости, в некоторой степени масштабироваться за счет уменьшения длины и диаметра кутикулярного выроста без изменения размеров нейрона. В то же время, в обонятельных MB отростки нейронов располагаются внутри кутикулярного выроста (Chiappini et al., 2001), и его уменьшение неминуемо повлияет либо на их количество, либо на их размеры, от которых будет зависеть чувствительность сенсиллы. Вероятно, именно этот фактор препятствует корреляции размеров MB и размеров тела. Подобная ситуация наблюдается и для омматидиев, размер линзы которых с одной стороны ограничен ее чувствительностью, с другой стороны – влиянием дифракции (Barlow, 1952; Land, 1981). Линза должна быть достаточного размера, чтобы пропустить необходимое количество света, и достаточной силы, чтобы сфокусировать его на вершине рабдома. Необходимость размещения клеточных компонентов омматидия и субклеточных элементов (ядра, митохондрии, пигментные гранулы) также ограничивает масштабирование всей конструкции.

Баланс между числом и размером рецепторов индивидуален для каждой группы насекомых. И там, где у одних миниатюризация выражается в сокращении числа рецепторов, но сохранении их большего размера, у других, напротив, число рецепторов имеет приоритет. Подобным примером могут служить два вида из семейства Trichogrammatidae: *T. evanescens* (длина тела 0.3–0.4 мм) имеет 128 фасеток, средний диаметр которых 6.39 мкм (Fischer et al., 2010), в то время как *M. mymaripenne* (длина тела 0.2 мм) имеет всего 29 омматидиев при среднем диаметре фасетки 8.1 мкм (Makarova et al., 2015). Несколько похожая картина наблюдается и при сравнении сенсилл на антеннах этих паразитоидов. Число сенсилл существенно варьирует у видов родов *Megaphragma* и *Trichogramma* и достоверно зависит от размера тела, в то время как индивидуальный размер сенсилл не показывает строгой корреляции с размером тела. Наряду с этим, для трех видов рода *Megaphragma* показан больший относительный диаметр сен-

силл по сравнению с большинством более крупных хальцидоидов (Diakova et al., 2018).

Ранее было показано отсутствие корреляции между числом типов антеннальных сенсилл и размерами тела у наездников-яйцеедов (Diakova et al., 2018). В выполненном анализе этот вывод был подтвержден в гораздо большем масштабе для остальных насекомых. Число морфофункциональных типов говорит в первую очередь о разнообразии сенсорной информации, получаемой насекомым. Даже подтипы сенсилл, различающиеся небольшими морфологическими деталями, будут воспринимать немного разную информацию. Так, длина кутикулярного отдела механорецепторной сенсиллы влияет на то, насколько близко необходимо находиться предмету для тактильного ощущения его насекомым, а наиболее мелкие механорецепторы специализированы в качестве проприоцептивных сенсилл, ощущающих не посторонние предметы, а соседние членики антенны или конечности (Иванов, 2000). Однопоровые сенсиллы, имеющие кутикулярный кратер, будут сочетать в себе функции вкусового и тактильного рецептора, не имеющие кратера воспринимать тактильную информацию не будут (Жантиев, 1969). Таким образом, малое количество типов и подтипов сенсилл говорит о небольшом разнообразии воспринимаемой сенсорной информации, как правило, включающей в себя тактильную информацию и ощущение температуры и влажности (Kapoor, 1985; Gaino, Rebora, 1998; Derr, Cook, 2005; Fialho et al., 2014). Насекомые с большим количеством типов сенсилл, вне зависимости от размера тела, демонстрируют весь возможный спектр рецепторов: механорецепторы, контактные и дистантные хеморецепторы, термо/гигрорецепторы и проприоцепторы. В таком случае именно образ жизни насекомого определяет высокое разнообразие рецепторов, что можно увидеть, например, у таких паразитов и паразитоидов, как *Trichogramma australicum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) (размер тела 0.45 мм, количество типов антеннальных сенсилл – 14) (Amornsak et al., 1998) и *Forcipomyia townsuillensis* (Diptera, Ceratopogonidae) (размер тела 2.6 мм, количество типов антеннальных сенсилл – 13) (Cribb, 1996).

Можно предположить, что строение сенсилл и омматидиев даже у крупных насекомых уже в высокой степени оптимизировано и не содержит элементов, от которых можно было бы легко отказаться в пользу масштабирования. Энергетические и метаболические затраты на образование и поддержание функциональности органов чувств очень значительны (Howard et al., 1987; Niven, Laughlin, 2008). Вероятно, и у крупных насекомых в составе сенсилл и омматидиев наблюдаются только необходимые и оптимизированные по размеру элементы, так как излишние расходы энергии делают вид менее приспособленным эволюционно.

### *Сравнительный ультраструктурный анализ*

Масштабирование омматидиев и сенсилл ограничено структурными и функциональными пределами и может различаться в органах чувств разных модальностей. Фоторецепторы насекомых признаны эволюционно отличными от сенсилл (Merritt, 2006). Омматидии не обнаруживают морфологического сходства с сенсиллой: сенсорные нейроны фоторецепторов ацилиарные и рабдомерные, а остальные клетки омматидия не гомологичны обкладочным клеткам сенсилл в отношении их морфологии или функции. Тем не менее генетические исследования развития показывают общую потребность в пронейральном гене (atonal) для фоторецепторов и хордотональных органов (Jarman et al., 1994).

Несмотря на отсутствие гомологичных структур, общие законы масштабирования одинаково влияют на сложные глаза и сенсорный аппарат антенн насекомых. Морфологические адаптации, обнаруженные у мельчайших насекомых, по большей части представляют собой структурные перестройки функциональных единиц сложных органов чувств. Однако сами клеточные реорганизации и редукции, обнаруженные в случаях экстремальной миниатюризации, будут различны для органов чувств разных модальностей и в разных группах насекомых и будут определяться происхождением органа. В отличие от омматидиев, клеточный состав которых в целом сохраняет такой же общий план строения, как у крупных насекомых, организация сенсилл демонстрирует редукции клеточного состава у экстремально миниатюрных насекомых. Отсутствие у *M. amalphitanum* вспомогательных клеток в составе сформировавшихся сенсилл может быть свидетельством уникальной адаптации к миниатюризации.

Количество и размер клеток, составляющих сложный орган чувств (сложные глаза, хордотональный орган), должны ограничивать миниатюризацию аналогично тому, что наблюдается в центральной нервной системе.

### *Сравнительный анализ масштабирования центральной и периферической нервной системы*

Экстремальное уменьшение размера тела оказывает влияние почти на все аспекты биологии животных, включая строение и функции нервной системы и органов чувств. Масштабирование органов чувств неразрывно связано с изменениями в центральной нервной системе. Пределом миниатюризации для структур ЦНС является размер ядра и минимальный диаметр аксонов. Размер ядра ограничен размером генома, и у мельчайших на-

секомых уменьшается за счет увеличения степени копактизации хроматина (Polilov, 2015). Наименьший расчетный диаметр аксона не должен превышать 0.08 мкм (иначе возникнут шумовые помехи и нарушится работа ионных каналов) (Faisal et al., 2005). Однако у перепончатокрылого *Encarsia formosa* (Aphelinidae) длиной тела 0.6 мм имеются аксоны и меньшего диаметра – 0.045 мкм (Hustert, 2012). Значительное увеличение относительного объема центральной нервной системы у мелких форм, в сравнении с крупными (Eberhard, Wcisclo, 2011; Polilov, 2015; Polilov, Makarova, 2017 и другие), является распространенным аллометрическим паттерном, известным как правило Халлера (Rensch, 1948). Это правило требует радикальных структурных изменений и колоссальных энергетических затрат от видов с малым размером тела, необходимых для производства и поддержания непропорционального количества нервной ткани. Сенсорная обработка занимает часть общего энергопотребления нервной системы и, следовательно, ограничена как общим энергетическим бюджетом животного, так и распределением энергетических затрат в нервной системе (Niven, Laughlin, 2008). Подобно центральной нервной системе, миниатюрные органы чувств сталкиваются с двумя основными проблемами при обработке информации: шумом в ионных каналах и потреблением энергии (Niven, Farris, 2012). Меньший размер или большее число органов чувств увеличивают шум, влияя на обработку и передачу информации. Нервная ткань, включая афферентные волокна различных органов чувств, очень затратна в метаболическом плане (Laughlin et al., 1998; Niven, Laughlin, 2008). Так, около 10% от общего энергетического баланса (потребления кислорода сетчаткой) в состоянии покоя расходуется на поддержание фоторецепторов (Howard et al., 1987).

Учитывая, что степень развития зрения и количество омматидиев в сложном глазу коррелирует с размером оптических долей (Power, 1943; Rein et al., 1999; Gronenberg, Hölldobler, 1999), а размерные характеристики сложных глаз у некоторых насекомых успешно используются для оценки важности зрения (Gronenberg, Hölldobler, 1999), рост эволюционной значимости конкретной сенсорной модальности также может быть оценен через увеличение объема соответствующих нейропилярных центров нижнего и высшего порядка (Stöckl et al., 2016). Таким образом, изменение относительных объемов нейропилярных центров любой сенсорной модальности может привести к изменению работы этого анализатора, и будет во многом определять адаптацию животного к условиям микромира.

Помимо многократного увеличения относительного объема ЦНС и мозга, для микронасекомых отмечена значительная олигомеризация и концентрация ЦНС, изменение формы мозга, которое часто сопровождается асимметрией (Макарова, Полилов, 2013, 2013а, 2017, 2017а; Polilov, Makarova, 2017). Нервная система подвергается сокращению числа и размеров структурных элементов (нейронов, омматидиев в составе глаз, сенсилл на антеннах) при многократном уменьшении размера тела. А в экстремальных случаях миниатюризации наблюдаются уникальные адаптации. Так, одной из уникальных особенностей *Megaphragma* является строение ее центральной нервной системы, которая характеризуется лизисом 95% ядер нервных клеток (Polilov, 2012). Интересно, что наряду с почти безъядерной центральной нервной системой, все клетки рецепторных аппаратов органов чувств (сложных глаз, Джонстонова органа) сохраняют ядра. Учитывая энергопотребление сенсорных органов, нефункциональные органы не должны возникать в природе из-за снижения приспособленности ввиду потраченной энергии независимо от размера животного (Niven, Laughlin, 2008). Определить минимальную энергетическую потребность какого-либо органа практически невозможно, так как даже “простая” информация, несмотря на свою “дороговизну” с точки зрения метаболизма, может быть необходима для успешного воспроизводства и обеспечения выживания вида. Возможно, поддержание полнофункциональной сенсорной системы может иметь даже больший приоритет, чем сохранение ряда морфологических или функциональных свойств нервной системы.

### *Пределы уменьшения размеров органов чувств*

Пределы масштабирования органов чувств определяются комплексной системой взаимозависимых параметров. Структурные и количественные параметры, такие как число и размер омматидиев в составе сложного глаза, сенсилл на антеннах насекомого, размер диоптрического аппарата, длина и ширина рабдома, будут определять функциональные пределы масштабирования и контролироваться физическими законами. Так, масштабирование звукоизлучающих структур будет регулироваться законами акустики (Sanborn, Phillips, 1995; Bennet-Clark, 1998), зрение – законами оптики (Kirschfeld, 1976; Land, 1997), обоняние – процессами диффузии и броуновского движения (Beebe et al., 2002), а чувствительность рецептора будет зависеть от его размера.

Наименьший известный диаметр фасетки составляет порядка 6 мкм и не ограничен дифракцией (Fischer et al., 2010). Малое число фасеток в составе сложного миниатюрного глаза (25–30), ниже экспериментально подтвержденного числа, необходимого для сохранения способности к на-

вигации (50–60 по: McLeman et al., 2002). Однако, такого небольшого числа, все же достаточно для активного полета, способность к которому сохраняют почти все мельчайшие насекомые, многие из которых при этом обладают выдающимися летными способностями (Farisenkov et al., 2020). Число фасеток должно обеспечивать достаточное разрешение, а диаметр линз должен быть такого размера, чтобы пропускать достаточное количество света. Диоптрический аппарат должен быть способен сфокусировать свет на вершине рабдома, а рабдом должен быть настолько велик, чтобы поглотить достаточное количество фотонов для генерации сигнала. При этом в омматидии заданного размера должно быть достаточно места для органелл, необходимых для функционирования клеток. Все эти факторы зависят друг от друга, и ни один из них не может быть оптимизирован без влияния на другой.

Количество морфофункциональных типов сенсилл определяет набор сенсорных модальностей, воспринимаемых насекомым. При этом сенсиллы одной модальности, но разной морфологии, по всей видимости, увеличивают разнообразие сенсорной информации об окружающей среде. Если рассмотреть виды, обладающие наименьшим количеством типов антеннальных сенсилл, можно обнаружить, что их всего два, и, как правило, это механорецепторы и термо/гигрорецепторы (Kapoor, 1985; Gaino, Rebora, 1998; Derr, Cook, 2005; Fialho et al., 2014). Вероятно, наиболее необходимая информация о среде для насекомых (из модальностей, воспринимаемых сенсиллами) – тактильная, а также информация о температуре и влажности. Это предположение косвенно подтверждает тот факт, что даже у самого маленького насекомого, экстремально миниатюризованного самца *Dicopomorpha echmepterygis* (Hymenoptera, Mymaridae), не имеющего ни глаз, ни рта, есть по одной механорецепторной сенсилле на каждой антенне (Mockford, 1997). При этом у миниатюрных паразитических наездников *Megaphragma*, которые всего лишь в 1.1–1.4 раза больше, наблюдается уже 6/8 типов антеннальных сенсилл в зависимости от пола, необходимость в которых обусловлена паразитическим образом жизни (Diakova et al., 2018). Таким образом, минимальный предел количества типов сенсилл задается необходимостью насекомого в получении разнообразной сенсорной информации из окружающей среды и даже в самых экстремальных случаях требует наличия как минимум механорецепторов.

Предел уменьшения числа сенсилл косвенно связан с количеством их типов, так как модальность задает минимальное количество сенсилл каждого типа, необходимое для выполнения соответствующей функции. Так, для термо-/гигрорецепции может быть достаточно одной сенсиллы на антенну, что наблюдается, например, у миниатюрных наездников *Megaphragma* (Diakova et al., 2018). Сенсиллы других модальностей, как правило, представлены в большем количестве. Например, у пенницы *Philaenus spumarius* (Hemiptera, Aphrophoridae), обладающей наименьшим числом антеннальных сенсилл среди вошедших в анализ видов, на каждой антенне расположены три обонятельные базиконические сенсиллы, восемь целоконических сенсилл с двойной стенкой (предположительно также обонятельные) и четыре целоконические сенсиллы с одинарной стенкой (предположительно термо/гигрорецепторы) (Ranieri et al., 2016). Вероятно меньшее количество обонятельных сенсилл настолько снизит чувствительность антенны к запахам, что их наличие на антенне уже не будет иметь функционального смысла. По всей видимости, оптимизация количества сенсилл ограничена необходимостью сохранения чувствительности антенны к специфическим раздражителям, с одной стороны, и разнообразия этих раздражителей – с другой.

Пределы миниатюризации сенсилл определяются как минимум двумя факторами. Первый – это сохранение функциональности сенсилл. В случае с механорецепторными сенсиллами длина кутикулярного отдела напрямую влияет на их радиус восприятия стимулов, так как для этого необходим непосредственный контакт предметов со стенкой кутикулярного отдела сенсиллы. Таким образом, неудивительно, что самые короткие ChS наблюдаются у экстремально миниатюрных *M. carribea*, живущих в условиях микромира (Diakova et al., 2018). У них же обнаружена и наименьшая описанная на данный момент механорецепторная сенсилла, составляющая всего 0.48 мкм в длину и 0.32 мкм в диаметре. Эта сенсилла относится к проприоцептивным сенсиллам, которые находятся на сочленениях антенны *Megaphragma* и регистрируют движение сочленений относительно друг друга. В данном случае именно миниатюрные размеры члеников антенны позволяют ей сохранять функциональность даже при таких размерах.

Вторым фактором, ограничивающим миниатюризацию сенсилл, является сложность их ультраструктурной организации. Так, обонятельные сенсиллы содержат многократно ветвящиеся отростки множества чувствительных нейронов (Chiappini et al., 2001). Даже специализированные плакоидные сенсиллы на антенне миниатюрной *Megaphragma* имеют по 11–12 отростков на каждую сенсиллу (Diakova, Polilov, 2021).

Нейроны, содержащие специфические белковые обонятельные рецепторы, а также их проекции и гломерулы антеннальной доли составляют сложную систему с одотопической организацией (Gao et al., 2000), плохо поддающуюся оптимизации и миниатюризации. Вероятно, именно слож-

ность внутреннего устройства ограничивает оптимизацию обонятельных МВ, следствием чего является отсутствие корреляции между их размерными характеристиками и размерами тела.

Количество и размер клеток, составляющих рецепторный аппарат сложного органа чувств, должны ограничивать миниатюризацию аналогично тому, что наблюдается в центральной нервной системе. Значение имеют и метаболические затраты, и физические свойства. Одним из важных факторов, лимитирующих миниатюризацию нейронов и рецепторных клеток, по-видимому, является соотношение объемов ядра и цитоплазмы (Polilov, 2015). Изначально оценка данного параметра была основана на определении площади срезов, и соотношение составляло 90% (Полилов, 2008). Позднее эта оценка была уточнена на основании волюметрических исследований, и, согласно новым данным, соотношение объема ядра и цитоплазмы в нейронах и рецепторных клетках микронасекомых составляет от 50 (Fischer et al., 2018, 2019) до 77% (наши неопубл. д).

Предел масштабирования органов чувств любой модальности будет всегда определяться чувствительностью данного органа, которая зависит от размера и функциональности каждой структурной единицы органа (омматидия, сенсиллы). Баланс между сокращением числа и размера структурных элементов сложных органов чувств и важность той или иной модальности для биологии животного будет определять пределы масштабирования анализатора. Экстремальное уменьшение размера структурных единиц сложных органов чувств (сложные глаза, Джонстонов орган) сопровождается клеточными реорганизациями и даже редукциями, уменьшением размера клеточных компонентов и субклеточными перестройками, которые, тем не менее, не нарушают базовой конструкции, свойственной крупным насекомым.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Размеры тела существенно влияют на организацию органов чувств насекомых. Анализ всех доступных данных позволил нам выделить общие принципы масштабирования органов чувств у насекомых. Число структурных единиц (сенсилл и омматидиев) сложных органов чувств сильно зависит от размеров тела и многократно изменяется вместе с изменениями размеров тела насекомых. Наряду с этим, размеры, структура и разнообразие отдельных единиц демонстрируют меньшую зависимость от размера тела или вовсе не зависят от него. По всей видимости, при уменьшении размера тела, адаптации, направленные на оптимизацию функционирования органов чувств, значительно ограничены поддержанием необходимого уровня функциональности органа.

Наибольший интерес для изучения масштабирования представляют предельные значения размеров тела. Органы чувств наиболее крупных насекомых детально не изучены. Мельчайшие насекомые изучены гораздо подробнее, и у них наблюдается ряд уникальных особенностей строения органов чувств, связанных с миниатюризацией.

Несмотря на общие принципы масштабирования, конструкция органов чувств разной модальности по-разному реагирует на экстремальное уменьшение размера тела: одни органы сохраняют клеточный состав структурных элементов (сложные глаза), свойственный крупным насекомым, у других обнаруживаются редукции целых групп клеток (например, трихогенной, тормогенной и текогенной клеток у *M. amalphitanum*). Обнаруженные у мельчайших насекомых уникальные морфологические адаптации (дистальное положение ядер фоторецепторных клеток, сокращение числа вторичных пигментных клеток, сокращение слоя трахеального тапетума и редукция рабдомеров у части фоторецепторов, утрата вспомогательных клеток рецепторного аппарата сенсилл и другие) демонстрируют, насколько эволюционно пластичны органы чувств насекомых. Функциональность органов чувств во многом определяется строением и размерами их структурных элементов, они же и ограничивают миниатюризацию. Для омматидиев это диаметр линзы, длина диоптрического аппарата, а также длина и диаметр рабдома. Для сенсилл – размеры чувствительных элементов рецепторов.

Разностороннее исследование организации органов чувств насекомых, в том числе и их масштабирования, – не только значительный шаг в изучении масштабирования у животных, но и интересный материал для технических решений при разработке сенсорных устройств в робототехнике. Результаты изучения сложных глаз уже позволяют делать общие заключения о принципах их масштабирования, однако часть направлений анализа данных по сенсиллам носит скорее предварительный характер и требует дальнейшего изучения. Также в литературе практически отсутствуют данные о строении органов чувств гигантов из мира насекомых. Проблема гигантизма также может стать перспективным направлением изучения масштабирования органов чувств, так как увеличение таких сложных структур тоже имеет свои пределы.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-14-50621.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ


*Елизаров Ю.А., Чайка С.Ю.,* 1972. Ультраструктурная организация обонятельных сенсилл антенн и пальп комаров *Culex pipiens molestus* (Diptera, Culicidae) // Зоологический журнал. Т. 11. Вып. 51. С. 1665–1674.

*Жантиев Р.Д.,* 1969. Ультраструктурная организация механорецепторных сенсилл насекомых // Журнал общей биологии. Т. 30. С. 224–231.

*Иванов В.П.*, 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука. 279 с.

*Леонович С.А.*, 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. СПб.: Наука. 235 с.

*Мазохин-Поршняков Г.А.* (Ред.), 1983. Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М.: Изд-во Моск. ун-та. 262 с.

*Макарова А.А., Полилов А.А.*, 2013. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. I. Мельчайшие жесткокрылые – жуки-перокрылки (Coleoptera, Ptiliidae) // Зоологический журнал. Т. 92. С. 523–533.

*Макарова А.А., Полилов А.А.*, 2013а. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. II. Мельчайшие перепончатокрылые (Hymenoptera, Mymaridae, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 92. С. 695–706.

*Макарова А.А., Полилов А.А.*, 2017. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. III. Сеноеды (Psocoptera, Liposcelididae) // Зоологический журнал. Т. 96. С. 275–288.

*Макарова А.А., Полилов А.А.*, 2017а. Особенности строения и ультраструктуры головного мозга насекомых, связанные с миниатюризацией. IV. Трипсы (Thysanoptera, Thripidae) // Зоологический журнал. Т. 96. С. 410–417.

*Полилов А.А.*, 2008. Анатомия мельчайших жесткокрылых – жуков-перистокрылок трибы Nanosellini (Coleoptera, Ptiliidae) и пределы миниатюризации насекомых // Зоологический журнал. Т. 87. № 2. С. 181–188.

*Синицина Е.Е., Чайка С.Ю.*, 2006. Атлас электронно-микроскопической морфологии хеморецепторных органов насекомых. М.: Типография Россельхозакадемии. 289 с.

*Чайка С.Ю.,* 1980. Ультраструктура антеннальных сенсилл клопа *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae) // Паразитология. Вып. 4. С. 486–491.

*Чайка С.Ю.*, 2010. Нейроморфология насекомых. М.: Типография Россельхозакадемии. 396 с.

*Ahmad A., Gupta N., Gupta D.K., Saxena A.K.*, 2014. Scanning electron microscopy of antennal sensilla of *Goniocotes* species infesting Helmeted guinea fowl, *Numida meleagris* (Galliformes: Numididae) // Researcher. V. 6. P. 155–167.

*Ahmad A., Parveen S., Brozek, J., Dey D.,* 2016. Antennal sensilla of phytophagous and predatory pentatomids (Hemiptera: Pentatomidae): A comparative study of four genera // Zoologischer Anzeiger. Bd. 261. S. 48–55.

*Ai H., Nishino H., Itoh T.,* 2007. Topographic organization of sensory afferents of Johnston's organ in the honeybee brain // Journal of Comparative Neurology. V. 502. P. 1030–1046.

*Al-Dosary M.M.,* 2009. Morphological characterization of the antennal sensilla of the earwig *Anisolabis maritima* (Dermaptera: Carcinophoridae) with reference to their probable functions // Saudi Journal of Biological Sciences. V. 16. P. 17–22.

*Ali S.A.I., Diakite M.M., Ali S., Wang M.Q.*, 2016. Effects of the antennal sensilla distribution pattern on the behavioral responses of *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae) // Florida Entomologist. V. 99. P. 52–59.

*Amornsak W., Cribb B., Gordh G.*, 1998. External morphology of antennal sensilla of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 27. P. 67–82.

*Anderson P., Hallberg E., Subchev M.*, 2000. Morphology of antennal sensilla auricillica and their detection of plant volatiles in the Herald moth, *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera: Noctuidae) // Arthropod Structure & Development. V. 29. P. 33–41.

*Arya S., Singh S.K.*, 2012. Antennal sensilla of head of poultry shaft louse, *Menopon gallinae* (Phthiraptera, Insecta, Menoponidae, Amblycera) // Journal of Applied and Natural Science. V. 4. P. 196–199.

*Arzuffi R., Robledo N., Valdez J.*, 2008. Antennal sensilla of *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae) // Florida Entomologist. V. 91. P. 669–673.

*van Baaren J., Barbier R., Nénon J.P.*, 1996. Female antennal sensilla of *Epidinocarsis lopezi* and *Leptomastix dactylopii* (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoids of pseudococcid mealybugs // Canadian Journal of Zoology. V. 74. P. 710–720.

*van Baaren J., Boivin G., Bourdais D., Roux O.*, 2007. Antennal sensilla of hymenopteran parasitic wasps: variations linked to host exploitation behavior // Modern Research and Educational Topics in Microscopy. V. 1. P. 345–352.

*van Baaren J., Boivin G., Le Lannic J., Nénon J.P.*, 1999. Comparison of antennal sensilla of *Anaphes victus* and *A. listronoti* (Hymenoptera, Mymaridae), egg parasitoids of Curculionidae // Zoomorphology. V. 119. P. 1–8.

*Baker G.T., Chandrapatya A.*, 1992. Sensilla on the mouthparts and antennae of the elephant louse, *Haematomyzus elephantis* Piaget (Phthiraptera: Haematomyzidae) // Journal of Morphology. V. 214. P. 333–340.

*Barlin M.R., Vinson S.B., Piper G.L.*, 1981. Ultrastructure of the antennal sensilla of the cockroach-egg parasitoid, *Tetrastichus hagenowii* (Hymenoptera: Eulophidae) // Journal of Morphology. V. 108. P. 97–108.

*Barlow H.B.*, 1952. The size of ommatidia in apposition eyes // Journal of Experimental Biology. V. 29. P. 667–674.

*Barsagade D.D., Tembhare D.B., Kadu S.G.*, 2013. Microscopic structure of antennal sensilla in the carpenter ant *Camponotus compressus* (Fabricius) (Formicidae: Hymenoptera) // Asian Myrmecology. V. 5. P. 113–120.

*Beebe D.J., Mensing G.A., Walker G.M.*, 2002. Physics and applications of microfluidics in biology // Annual Review of Biomedical Engineering. V. 4. P. 261–286.

*Bennet-Clark H.C.*, 1998. Size and scale effects as constraints in insect sound communication // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. V. 353. P. 407–419.

*Bin F., Colazza S., Isidoro N., Solinas M., Vinson S.B.*, 1989. Antennal chemosensilla and glands, and their possible meaning in the reproductive behaviour of *Trissolcus basalis* (Woll.) (Hym.: Scelionidae) // Entomologica. V. 24. P. 65–79.

*Bisotto-de-Oliveira R., Redaelli L.R., Santana J.*, 2011. Morphometry and distribution of sensilla on the antennae of *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) // Neotropical Entomology. V. 40. P. 212–216.

*Blackwell A., Mordue J.A., Mordue W.*, 1992. Morphology of the antennae of two species of biting midge: *Culicoides impunctatus* (Goetghebuer) and *Culicoides nubeculosus* (Meigen) (Diptera, Ceratopogonidae) // Journal of Morphology. V. 103. P. 85–103.

*Bland R.G.*, 1994. External morphology and abundance of antennal sensilla in australian Gryllacrididae // Journal of Morphology. V. 18. P. 252–270.

*Bleeker M.A. K., Smid H.M., Van Aelst A.C., Van Loon J.J.A., Vet L.E.M.*, 2004. Antennal sensilla of two parasitoid wasps: A comparative scanning electron microscopy study // Microscopy Research and Technique. V. 63. P. 266–273.

*Blöchl R., Selzer R.*, 1988. Embryogenesis of the connective chordotonal organ in the pedicel of the American cockroach: Cell lineage and morphological differentiation // Cell and Tissue Research. V. 252. P. 669–678.

*Boekhoff-Falk G., Eberl D.F.*, 2014. The *Drosophila* auditory system // Wiley Interdisciplinary Reviews: Developmental Biology. V. 3. P. 179–191.

*Borden J.H.*, 1968. Antennal morphology of *Ips confusus* (Coleoptera: Scolytidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 61. P. 10–13.

*Bromley A.K., Dunn J.A., Anderson M.*, 1980. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids // Cell and Tissue Research. V. 205. P. 493–511.

*Butterfield A., Anderson M.*, 1994. Morphology and ultrastructure of antennal sensilla of the parasitoid, *Trybliographa rapae* (Westw.) (Hymenoptera: Cynipidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 23. P. 11–20.

*Callahan P.S.*, 1975. Insect antennae with special reference to the mechanism of scent detection and the evolution of the sensilla // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 4. P. 381–430.

*Carbajal-de-la-Fuente A.L., Catalá S.,* 2002. Relationship between antennal sensilla pattern and habitat in six species of Triatominae // Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz. V. 97. P. 1121–1125.

*Carle T., Toh Y., Yamawaki Y., Watanabe H., Yokohari F.*, 2014. The antennal sensilla of the praying mantis *Tenodera aridifolia*: A new flagellar partition based on the antennal macro-, micro- and ultrastructures // Arthropod Structure & Development. V. 43. P. 103–116.

*Castrejón-Gómez V.R., Carrasco J.V.*, 2008. Morphological characteristics of antennal sensilla in *Talponia batesi* (Lepidoptera: Tortricidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 101. P. 181–188.

*Castrejón-Gómez V.R., Nieto G., Valdes J., Castrejón F., Rojas J.C.*, 2003. The antennal sensilla of *Zamagiria dixolophella* Dyar (Lepidoptera: Pyralidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 96. P. 672–678.

*Castrejón-Gómez V.R., Rojas J.C.*, 2009. Antennal sensilla of *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 102. P. 310–316.

*Cave R.D., Gaylor M.J.*, 1987. Antennal sensilla of male and female *Telenomus reynoldsi* Gordh and Coker (Hymenoptera: Scelionidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 16. P. 27–39.

*Chang X.Q., Zhang S., Lv L., Wang M.Q.*, 2015. Insight into the ultrastructure of antennal sensilla of *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae) // Journal of Insect Science. V. 15. P. 1–8.

*Chen H.H., Zhao Y.X., Kang L.*, 2003. Antennal sensilla of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in relation to food preferences and habits // Journal of Biosciences. V. 28. P. 743–752.

*Chen L., Fadamiro H.Y.*, 2008. Antennal sensilla of the decapitating phorid fly, *Pseudacteon tricuspis* (Diptera: Phoridae) // Micron. V. 39. P. 517–525.

*Chiappini E., Solinas C., Solinas M.*, 2001. Antennal sensilla of *Anagrus atomus* (L.) (Hymenoptera: Mymaridae) female and their possible behavioural significance // Entomologica. V. 35. P. 51–76.

*Chu-Wang I.W., Axtell R.C., Kline D.L.*, 1975. Antennal and palpal sensilla of the sand fly *Culicoides furens* (Poey) (Diptera: Ceratopogonidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 4. P. 131–149.

*Cicchino A.C., Abrahamovich A.H.*, 1988. Contribution to the knowledge of the cepahalic sensilla and the water-uptake system of adults and nymphs of *Vernoniella bergi* (Kellogg 1906) (Insecta; Phthiraptera: Ischnocera) // Microscopia Electronica y Biologia Celular. V. 12. P. 121–148.

*Clarke A.R.*, 1990. External morphology of the antennae of *Damalinia ovis* (Phthiraptera: Trichodectidae) // Journal of Morphology. V. 203. P. 203–209.

*Consoli F.L., Kitajima E.W., Parra J.R.P.*, 1999. Sensilla on the antenna and ovipositor of the parasitic wasps *Trichogramma galloi* Zucchi and *T. pretiosum* Riley (Hym., Trichogrammatidae) // Microscopy Research and Technique. V. 324. P. 313–324.

*Cribb B.W.*, 1996. Antennal sensilla of the female biting midge: *Forcipomyia* (*Lasiohelea*) *townsvillensis* (Taylor) (Diptera: Ceratopogonidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 25. P. 405–425.

*Crook D.J., Kerr L.M., Mastro V.C.*, 2008. Sensilla on the antennal flagellum of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 101. P. 1094–1102.

*Cruz M.D.S.*, 1996. Antennal sense organs of Phthiraptera (Insecta). Scanning electron microscopy of the "Pit Organs" of several species of Anoplura // Micron. V. 27. P. 11–15.

*da Rocha L., Moreira G.R.P., Redaelli L.R.*, 2007. Morphology and distribution of antennal sensilla of *Gryon gallardoi* (Brèthes) (Hymenoptera: Scelionidae) females // Neotropical Entomology. V. 36. P. 721–728.

*da Silva K.B., da Silva C.B., Ribeiro Júnior K.A.L., de Freitas J.M.D., de Freitas J.D. et al.*, 2019. Morphology and distribution of antennal sensilla of *Automeris liberia* (Lepidoptera: Saturniidae) // Micron. V. 123. P. 71–89.

*Das P., Chen L., Sharma K.R., Fadamiro H.Y.*, 2011. Abundance of antennal chemosensilla in two parasitoid wasps with different degree of host specificity may explain sexual and species differences in their response to host-related volatiles // Microscopy Research and Technique. V. 74. P. 900–909.

*Davis D.R.,* 1994. New leaf-mining moths from Chile, with remarks on the history and composition of Phyllocnistinae (Lepidoptera: Gracillariidae) // Tropical Lepidoptera. V. 5. P. 65–75.

*De Facci M., Wallén R., Hallberg E., Anderbrant O.*, 2011. Flagellar sensilla of the eusocial gall-inducing thrips *Kladothrips intermedius* and its kleptoparasite, *Koptothrips dyskritus* (Thysanoptera: Phlaeothripinae) // Arthropod Structure & Development. V. 40. P. 495–508.

*Derr D.P., Cook J.L.*, 2005. Morphology of the antenna of *Caenocholax fenyesi* pierce (Strepsiptera: Myrmecolacidae) based on scanning electron microscopy // Proceedings of the Entomological Society of Washington. V. 107. P. 762–769.

*Di Giulio A., Maurizi E., Rossi Stacconi M.V., Romani R.*, 2012. Functional structure of antennal sensilla in the myrmecophilous beetle *Paussus favieri* (Coleoptera, Carabidae, Paussini) // Micron. V. 43. P. 705–719.

*Diakova A.V., Makarova A.A., Polilov A.A.*, 2018. Between extreme simplification and ideal optimization: antennal sensilla morphology of miniaturized *Megaphragma* wasps (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // PeerJ. V. 6. e6005.

*Diakova A.V., Polilov A.A.*, 2020. Sensation of the tiniest kind: the antennal sensilla of the smallest free-living insect *Scydosella musawasensis* (Coleoptera: Ptiliidae) // PeerJ. V. 8. e1040.

*Diakova A.V., Polilov A.A.*, 2021. Porous or non-porous? The challenge of studying unusual placoid sensilla of *Megaphragma* wasps (Hymenoptera, Trichogrammatidae) with electron microscopy // Journal of Hymenoptera Research. V. 84. P. 69–73.

*Dickens J.C., Hart W.G., Light D.M., Jang E.B.*, 1988. Tephritid olfaction: morphology of the antennae of four tropical species of economic importance (Diptera: Tephritidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 81. P. 325–331.

*Ding Y.H., Zhu G.P.P., Wang M.Q., Zhang, G.A.*, 2010. Observation of antennal sensilla of *Frankliniella occidentalis* with scanning electron microscopy // Chinese Bulletin of Entomology. V. 47. P. 165–171.

*Dippel S., Kollmann M., Oberhofer G., Montino A., Knoll C. et al.*, 2016. Morphological and transcriptomic analysis of a beetle chemosensory system reveals a gnathal olfactory center // BMC Biology. V. 14. P. 65–77.

*Dreller C., Kirchner W.H.*, 1995. The sense of hearing in honeybees // Bee World. V. 76. P. 6–17.

*Drilling K., Klass K.D.*, 2010. Surface structures of the antenna of Mantophasmatodea (Insecta) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 249. S. 121–137.

*Dvořáček J., Sehadova H., Weyda F., Tomčala A., Hejníková M., Kodrík D.*, 2020. First comprehensive study of a giant among the insects, *Titanus giganteus*: basic facts from its biochemistry, physiology, and anatomy // Insects. V. 11. P. 1–22.

*Dweck H.K.M.*, 2009. Antennal sensory receptors of *Pteromalus puparum* female (Hymenoptera: Pteromalidae), a gregarious pupal endoparasitoid of *Pieris rapae* // Micron. V. 40. P. 769–774.

*Dyer L.J., Seabrook W.D.,* 1975. Sensilla on the antennal flagellum of the sawyer beetles *Monochamus notatus* (Drury) and *Monochamus scutellatus* (Say) (Coleoptera: Cerambycidae) // Journal of Morphology. V. 146. P. 513–531.

*Eberhard W.G., Wcislo W.T.*, 2011. Grade changes in brain-body allometry: morphological and behavioural correlates of brain size in miniature spiders, insects and other invertebrates // Advances in Insect Physiology. *Casas J.* (Ed.). Burlington: Academic Press. P. 154–214.

*Faisal A.A., White J.A., Laughlin S.B.,* 2005. Ion-channel noise places limits on the miniaturization of the brain's wiring // Current Biology. V. 15. Issue 12. P. 1143–1149.

*Farhadian S.F., Suárez-Fariñas M., Cho C.E., Pellegrino M., Vosshall L.B.*, 2012. Post-fasting olfactory, transcriptional, and feeding responses in *Drosophila* // Physiology and Behavior. V. 105. P. 544–553.

*Farisenkov S.E., Lapina N.A., Petrov P.N., Polilov A.A.*, 2020. Extraordinary flight performance of the smallest beetles // PNAS. V. 117. № 40. P. 24643-24645.

*Faucheux M.J.*, 2006. Antennal sensilla of male *Lophocorona pediasia* Common 1973 and their phylogenetic implications (Lepidoptera: Lophocoronidae) // Annales de La Societe Entomologique de France. V. 42. P. 113–118.

*Faucheux M.J.*, 2008. Antennal sensilla of the male praying mantid *Oxyothespis maroccana* Bolivar, 1908 (Insecta: Mantodea: Mantidae): distribution and functional implications // Bulletin de l'Institut Scientifique. V. 20. P. 29–36.

*Faucheux M.J.*, 2017. Antennal sensilla of the armoured ground cricket, *Eugaster powysi* Kirby, 1891 (Orthoptera, Tettigoniidae, Hetrodinae) // Bulletin de l'Institut Scientifique. V. 39. P. 1–17.

*Faucheux M.J., Gibbs G.W.*, 2008. Antennal sensilla in the endemic New Zealand moth family Mnesarchaeidae: morphology and phylogenetic implications (Lepidoptera: Mnesarchaeoidea) // Bulletin de l'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie. V. 78. P. 123–133.

*Faucheux M.J., Gibernau M.*, 2011. Antennal sensilla in five Psychodini moth flies (Diptera: Psychodidae: Psychodinae) pollinators of *Arum* spp. (Araceae) // Annales de La Societe Entomologique de France. V. 47. P. 89–100.

*Fea M.P., Mark C.J., Holwell G.I.*, 2019. Sexually dimorphic antennal structures of New Zealand Cave Wētā (Orthoptera: Rhaphidophoridae) // New Zealand Journal of Zoology. V. 46. P. 124–148.

*Felippe-Bauer M.L., Bauer P.G., Silva Filho F.C.*, 1989. Scanning electron microscopy of the antennal sensilla in female *Culicoides paraensis* (Diptera: Ceratopogonidae) // Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz. V. 84. P. 463–469.

*Fialho M.D.C.Q., Guss-Matiello C.P., Zanuncio J.C., Campos L.A.O., Serrão J.E.,* 2014. A comparative study of the antennal sensilla in corbiculate bees // Journal of Apicultural Research. V. 53. P. 392–403.

*Field L.H., Matheson T.*, 1998. Chordotonal Organs of Insects // Advances in Insect Physiology. V. 27. Elsevier. 230 p.

*Fischer S., Lu Z., Meinertzhagen I.A.*, 2019. Three-dimensional ultrastructural organization of the ommatidium of the minute parasitoid wasp *Trichogramma evanescens* // Arthropod Structure & Development. V. 48. P. 35–48.

*Fischer S., Müller C.H.G., Meyer-Rochow V.B.*, 2010. How small can small be: The compound eye of the parasitoid wasp *Trichogramma evanescens* (Westwood, 1833) (Hymenoptera, Hexapoda), an insect of 0.3- to 0.4-mm total body size // Visual Neuroscience. V. 28. P. 295–308.

*Fischer S., Lu Z., Meinertzhagen I.A.*, 2018. From two to three dimensions: the importance of the third dimension for evaluating the limits to neuronal miniaturization in insects // Journal of Comparative Neurology. V. 526. № 4. P. 653–662.

*Frank D.L., Leskey T.C., Bergh J.C.,* 2010. Morphological characterization of antennal sensilla of the Dogwood Borer (Lepidoptera: Sesiidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 103. P. 993–1002.

*Fernandes F.F., de Bahia-Nascimento A.C., Pinto L.C., Sousa Leal C., de Secundino N.F.C., Pimenta P.F.P.*, 2008. Fine structure and distribution pattern of antennal sensilla of *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) sand flies // Journal of Medical Entomology. V. 45. P. 982–990.

*Fernandes F.F., Linardi P.M., Chiarini-Garcia H.*, 2002. Morphology of the antenna of *Dermatobia hominis* (Diptera: Cuterebridae) based on scanning electron microscopy // Journal of Medical Entomology. V. 39. P. 36–43.

*Fernandes F.F., de Pimenta P.F.P., Linardi P.M.*, 2009. Antennal sensilla of the New World screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax* (Diptera: Calliphoridae) // Journal of Medical Entomology. V. 41. P. 545–551.

*Fu B.X., Bellis G.A., Hong J., Wang J.R., Wu Q. et al.*, 2012. Morphology, distribution, and abundance of antennal sensilla of male and female macropterous and brachypterous small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén) (Hemiptera: Delphacidae) // Microscopy Research and Technique. V. 75. P. 1492–1512.

*Gaino E., Rebora M.,* 1998. Ultrastructure of the antennal sensilla of the mayfly *Baetis rhodani* (Pictet) (Ephemeroptera: Baetidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 27. P. 143–149.

*Galindo K., Smith D.P.*, 2001. A large family of divergent *Drosophila* odorant-binding proteins expressed in gustatory and olfactory sensilla // Genetics. V. 159. P. 1059–1072.

*Galvani G.L., González A., Roig-Alsina A.H., Settembrini B.P.*, 2012. Distribution and morphometric studies of flagellar sensilla in Emphorini bees (Hymenoptera, Apoidea) // Micron. V. 43. P. 673–687.

*Gao Q., Yuan B., Chess A.*, 2000. Convergent projections of *Drosophila* olfactory neurons to specific glomeruli in the antennal lobe // Nature Neuroscience. V. 3. P. 780–785.

*Gao Y., Luo L.Z., Hammond A.*, 2007. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae) // Micron. V. 38. P. 684–693.

*Giangiuliani G., Lucchi A., Vinson S.B., Bin F.*, 1994. External anatomy of adult antennal sensilla of the fly, *Trichopoda pennipes* F. (Diptera: Tachinidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 23. P. 105–113.

*Giannakakis A., Fletcher B.S.*, 1985. Morphology and distribution of antennal sensilla of *Dacus tryoni* (Froggat) (Diptera: Tephritidae) // Journal of the Australian Entomological Society. V. 31–35. P. 110–129.

*Gonzaga-Segura J., Valdéz-Carrasco J., Castrejón-Gómez V.R.*, 2013. Sense organs on the antennal flagellum of *Leptoglossus zonatus* (Heteroptera: Coreidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 106. P. 510–517.

*Greenwood M., Chapman R.F.*, 1984. Differences in numbers of sensilla on the antennae of solitarious and gregarious *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acrididae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 13. P. 295–301.

*Gronenberg W., Hölldobler B.*, 1999. Morphologic representation of visual and antennal information in the ant brain // Journal of Comparative Neurology. V. 412. P. 229–240.

*Hallberg E., Hansson B.S., Lofsted C.*, 2003. Sensilla and proprioceptors // Lepidoptera, Moths and Butterflies. N.P. Kristensen (Ed.). V. 2: Morphology, Physiology, and Development. Berlin: De Gruyter. P. 265–278.

*Handique G., Bhattacharyya B., Baruah A.A.L.H., Boruah R.*, 2017. Antenna morphology and sensilla microstructure of the male and female scarab beetle, *Lepidiota mansueta* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae) // Invertebrate Reproduction and Development. V. 61. P. 200–205.

*Harbach R.E., Larsen J.R.*, 1977. Fine structure of antennal sensilla of the adult mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 6. P. 41–60.

*Hempolchom C., Yasanga T., Wijit A., Taai K., Dedkhad W. et al.*, 2017. Scanning electron microscopy of antennal sensilla of the eight *Anopheles* species of the Hyrcanus Group (Diptera: Culicidae) in Thailand // Parasitology Research. V. 116. P. 143–153.

*Henderson D.E.H., Wellington W.G.*, 1982. Antennal sensilla of some aphidophagous Syrphidae (Diptera): fine structure and electroantennogramme study // Canadian Journal of Zoology. V. 60. P. 3172–3186.

*Holwell G.I., Barry K.L., Herberstein M.E.*, 2007. Mate location, antennal morphology, and ecology in two praying mantids (Insecta: Mantodea) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 91. P. 307–313.

*Honda I., Ishikawa Y., Matsumoto Y.*, 1983. Morphological studies on the antennal sensilla of the onion fly, *Hylemya antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae) // Applied Entomology and Zoology. V. 18. P. 170–181.

*Howard J., Blakeslee B., Laughlin S.B.*, 1987. The intracellular pupil mechanism and photoreceptor signal-noise ratios in the fly *Lucilia cuprina* // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. V. 231. P. 415–435.

*Hu F., Zhang G.-N., Jia F.-X., Dou W., Wang J.-J.*, 2010. Morphological characterization and distribution of antennal sensilla of six fruit flies (Diptera: Tephritidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 103. P. 661–670.

*Hu F., Zhang G.N., Wang J.J.*, 2009. Antennal sensillae of five stored-product psocids pests (Psocoptera: Liposcelididae) // Micron. V. 40. P. 628–634.

*Hu Q., Li W., Feng J.*, 2020. Morphology, distribution, ultrastructure, and possible function of the external sensilla on antennae and mouthparts of *Echinothrips americanus* Morgan (Thysanoptera: Thripidae) // Journal of Asia-Pacific Entomology. V. 23. P. 599–605.

*Hustert R.*, 2012. Giant and dwarf axons in aminiature insect, *Encarsia formosa* (Hymenoptera, Calcididae) // Arthropod Structure & Development. V. 41. Issue 6. P. 535–543.

*Ilango K.*, 2000. Morphological characteristics of the antennal flagellum and its sensilla chaetica with character displacement in the sandfly *Phlebotomus argentipes* Annandale and Brunetti sensu lato (Diptera: Psychodidae) // Journal of Biosciences. V. 25. P. 163–172.

*Ivanov V.D., Melnitsky S.I.*, 2011. Structure and morphological types of the antennal olfactory sensilla in Phryganeidae and Limnephilidae (Insecta: Trichoptera) // Zoosymposia. V. 5. P. 210–234.

*Jarman A.P., Grell E.H., Ackerman L., Jan L.Y., Jan Y.N.*, 1994. Atonal is the proneural gene for *Drosophila* photoreceptors // Nature. V. 369. P. 398–400.

*Jiang N., Li Q., Zhou J.H., Xiao Y.B.*, 2010. Observation of antennal sensilla of *Stomphastis thraustica* with scanning electron microscope // Chinese Bulletin of Entomology. V. 47. P. 355–359.

*Juan W., Hong Y.C., Meng Q.W., Chen X.L., Li S.Z.*, 2017. Scanning electron microscopy (SEM) observations of antennal sensilla of *Chrysopa pallens* Rambur (Neuroptera: Chrysopidae) // Plant Diseases & Pests. V. 8. P. 1–19.

*Jun L., Qiang G., Shi C.H., Lu J., Guang W.L.*, 2013. Types, morphologies and distributions of antennal sensilla of *Quadrastichus erythrinae* (Hymenptera: Eulophidae) // Florida Entomologist. V. 96. P. 1288–1297.

*Kamikouchi A., Shimada T., Ito K.*, 2006. Comprehensive classification of the auditory sensory projections in the brain of the fruit fly *Drosophila melanogaster* // The Journal of Comparative Neurology. V. 499. P. 317–356.

*Kapoor N.N.*, 1985. External morphology and distribution of the antennal sensilla of the stonefly, *Paragnetina media* (Walker) (Plecoptera: Perlidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 14. P. 273–280.

*Keil T.A.,* 1978. Die Makrochaeten auf dem Thorax von *Calliphora vicina* Robineau-Disvoidy (Calliphoridae, Diptera) // Zoomorphologie. Bd 90. S. 151-180.

*Keil T.A.,* 1997. Comparative morphogenesis of sensilla: A review // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 26. P. 151-160.

*Keil T.A.,* 1997a. Functional Morphology of Insect Mechanoreceptors // Microscopy Research and Technique. V. 39. P. 506–531.

*Keyan Z.S., Wang Y., Li D., Liu Y., Li X.J., Cheng W.N.*, 2016. Morphology, ultrastructure and possible functions of antennal sensilla of *Sitodiplosis mosellana* Géhin (Diptera: Cecidomyiidae) // Journal of Insect Science. V. 16. P. 71–87.

*Kim J.L., Yamasaki T.*, 1996. Sensilla of *Carabus* (*Isiocarabus*) *fiduciarius saishutoicus* Csiki (Coleoptera: Carabidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 25. P. 153–172.

*Kirschfeld K.*, 1976. The Resolution of Lens and Compound Eyes // Neural Principles in Vision. *Zettler F., Weiler R.* (Eds). Berlin–Heidelberg: Springer. P. 354–370.

*Klein U., Bock C., Kafka W.A., Moore T.E.*, 1988. Antennal sensilla of *Magicicada cassini* (Fisher) (Homoptera: Cicadidae): Fine structure and electrophysiological evidence for olfaction // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 17. P. 153–167.

*Kline D.L., Axtell R.C.*, 1999. Sensilla of the antennae and maxillary palps of *Culicoides hollensis* and *C. melleus* (Diptera: Ceratopogonidae) // Journal of Medical Entomology. V. 36. P. 493–502.

*Kuhbandner B.*, 1984. Ultrastructure and ontogeny of the hair sensilla on the funicle of *Calliphora erythrocephal*a (Insecta, Diptera) I. The basiconical sensilla // Zoomorphology. V. 104. P. 373–385.

*Kuhbandner B.*, 1985. Ultrastructure and ontogeny of the double-walled sensilla on the funicle of *Calliphora erythrocephala* Meigen (Diptera: Calliphoridae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 14. P. 227–242.

*Kuřavová K., Wahab R.A., Kočárek P.*, 2017. External morphology of the antennae and sense organs of the groundhopper *Discotettix belzebuth* (Orthoptera, Tetrigidae) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 266. S. 120–128.

*Land M.F.*, 1981. Optics and vision in invertebrates // In Handbook of Sensory Physiology. Autrum H. (Ed.). Vol. 7/6C. Berlin, Germany: Springer Verlag. P. 471–592.

*Land M.F.*, 1997. Visual Acuity in Insects // Annual Review of Entomology. V. 42. P. 147–177.

*Laughlin S.B., de Ruyter van Steveninck R.R., Anderson J.C.*, 1998. The metabolic cost of neural information // Nature Reviews Neurosciences. V. 1. P. 36–41.

*Lee J.K., Altner H.*, 1985. Sensory cell degeneration in the ontogeny of the chemosensitive sensilla in the labial palp-pit organs of the butterfly, *Pieris rapae* L. (Insecta, Lepidoptera) // Cell and Tissue Research. V. 242. P. 279–288.

*Lee W., Chang J., Hwang Y., Lin T.*, 1994. Morphology of the antennal sensilla of the oriental fruit fly, *Dacus dorsalis* Hendel (Diptera: Tephritidae) // Zoological Studies. V. 33. P. 65–71.

*Li N., Ren B.Z., Liu M.*, 2007. The study on antennal sensilla of eight Acrididae species (Orthoptera: Acridoidea) in Northeast China // Zootaxa. V. 1544. P. 59–68.

*Li W., Feng J.,* 2013. Ultrastructure of antennal sensilla in three species of *Frankliniella* Karny (Thysanoptera: Thripidae) // Acta Entomologica Sinica. V. 56. P. 1088–1097.

*Li X.Y., Liu X.H., Ge Y.Q., Zhang D.*, 2015. Scanning electron microscopy of antennal sensory organs of the cattle grub, *Hypoderma lineatum* (Diptera: Oestridae) // Parasitology Research. V. 114. P. 3865–3871.

*Li Z., Yang P., Peng Y., Yang D.*, 2009. Ultrastructure of antennal sensilla of female *Ceratosolen solmsi marchali* (Hy-

menoptera: Chalcidoidea: Agaonidae: Agaoninae) // The Canadian Entomologist. V. 141. P. 463–477.

*Liang A.P.,* 2001. Morphology of antennal sensilla in *Achilixius sandakanensis* Muir (Hemiptera: Fulgoromorpha: Achilixiidae) with comments on the phylogenetic position of the Achilixiidae // Raffles Bulletin of Zoology. V. 49. P. 221–225.

*Liu X.H., Liu J.J., Li X.Y., Zhang D.*, 2016. Antennal sensory organs of *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Scathophagidae): ultramorphology and phylogenetic implications // Zootaxa. V. 4067. P. 361–372.

*Liu X.H., Zhang M., Shi J., Li K., Zhang D.*, 2013. Ultrastructure of antennal sensilla of a parasitoid fly, *Pales pavida* Meigen (Diptera: Tachinidae) // Micron. V. 55. P. 36–42.

*Makarova A.A., Meyer-Rochow V.B., Polilov A.A.*, 2019. Morphology and scaling of compound eyes in the smallest beetles (Coleoptera: Ptiliidae) // Arthropod Structure & Development. V. 48. P. 83–97.

*Makarova A.A., Polilov A.A., Fischer S.*, 2015. Comparative morphological analysis of compound eye miniaturization in minute hymenoptera // Arthropod Structure & Development. V. 44. P. 21–32.

*Malo E.A., Castrejón-Gómez V.R., Cruz-López L., Rojas J.C.*, 2004. Antennal sensilla and electrophysiological response of male and female *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) to conspecific sex pheromone and plant odors // Annals of the Entomological Society of America. V. 97. P. 1273–1284.

*Martini R., Schmidt K.*, 1983. Cell degeneration during early development of hymenopteran olfactory sensilla // Tissue and Cell. V. 15. P. 823-827.

*Marques-Silva S., Matiello-Guss C.P., Delabie J.H.C., Mariano C.S.F., Zanuncio J.C., Serrão J.E.*, 2006. Sensilla and secretory glands in the antennae of a primitive ant: *Dinoponera lucida* (Formicidae: Ponerinae) // Microscopy Research and Technique. V. 69. P. 885–890.

*McIver S.B.,* 1969. Antennal sense organs of female *Culex tarsalis* (Diptera: Culicidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 62. P. 1455–1461.

*McIver S.B.*, 1980. Sensory aspects of mate-finding behavior in male mosquitoes (Diptera: Culicidae) // Journal of Medical Entomology. V. 17. P. 54–57.

*McLeman M.A., Pratt S.C., Franks N.R.*, 2002. Navigation using visual landmarks by the ant *Leptothorax albipennis* // Insectes Sociaux. V. 49. P. 203–208.

*Melnitsky S.I., Ivanov V.D., Valuyskiy M.Y., Zueva L.V., Zhukovskaya M.I.*, 2018. Comparison of sensory structures on the antenna of different species of Philopotamidae (Insecta: Trichoptera) // Arthropod Structure & Development. V. 47. P. 45–55.

*Mercer K.L., McIver S.B.*, 1973. Studies on the antennal sensilla of selected blackflies (Diptera: Simuliidae) // Canadian Journal of Zoology. V. 51. P. 729–734.

*Merivee E., Ploomi A., Rahi M., Bresciani J., Ravn H.P. et al.*, 2002. Antennal sensilla of the ground beetle *Bembidion properans* Steph. (Coleoptera, Carabidae) // Micron. V. 33. P. 429–440.

*Merritt D.J.*, 2006. The organule concept of insect sense organs: sensory transduction and organule evolution // Advances in Insect Physiology. *Simpson S.J.* (Ed.). Oxford, U.K.: Academic Press. V. 33. P. 192–241.

*Missbach C., Dweck H.K.M., Vogel H., Vilcinskas A., Stensmyr M.C. et al.*, 2014. Evolution of insect olfactory receptors // ELife. V. 20. P. 1–22.

*Mockford E.L.*, 1997. A new species of *Dicopomorpha* (Hymenoptera: Mymaridae) with diminutive, apterous males // Annals of the Entomological Society of America. V. 90. P. 115–120.

*Moeck A.*, 1967. Electron microscopic studies of antennal sensilla in the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Scolytidae) // Canadian Journal of Zoology. V. 46. P. 30–45.

*Monteforti G., Angeli S., Petacchi R., Minnocci A.*, 2002. Ultrastructural characterization of antennal sensilla and immunocytochemical localization of a chemosensory protein in *Carausius morosus* Brünner (Phasmida: Phasmatidae) // Arthropod Structure & Development. V. 30. P. 195–205.

*Namikawa S.K., Amornsak W.*, 2016. Antennal sensilla morphology of *Theocolax elegans* (Westwood) (Hymenoptera: Pteromalidae), a larval parasitoid of the maize weevil, *Sitophilus zeamais* (Motschulsky) (Coleoptera: Curculionidae) // Agriculture and Natural Resources. V. 50. P. 374–379.

*Nieukerken E.J.V., Dop H.*, 1987. Antennal sensory structures in Nepticulidae (Lepidoptera) and their phylogenetic implications // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 25. P. 104–126.

*Niven J.E., Farris S.M.*, 2012. Miniaturization of nervous systems and neurons // Current Biology. V. 22. P. R323–R329.

*Niven J.E., Laughlin S.B.*, 2008. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems // Journal of Experimental Biology. V. 211. P. 1792–1804.

*Nowińska A., Brożek J.,* 2019. Antennal sensory structures in water bugs of Nepoidea (Insecta: Hemiptera: Nepomorpha), their morphology and function // Zoomorphology. V. 138. P. 307–319.

*Ochieng S.A., Hallberg E., Hansson B.S.*, 1998. Fine structure and distribution of antennal sensilla of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae) // Cell and Tissue Research. V. 291. P. 525–536.

*Oliva A.,* 2012. The antennal sensilla of *Oxelytrum erythrurum* (Blanchard) and *Oxelytrum apicale* (Brullé) (Coleoptera: Silphidae) // Neotropical Entomology. V. 41. P. 395–403.

*Onagbola E.O., Fadamiro H.Y.*, 2008. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Pteromalus cerealellae* (Hymenoptera: Pteromalidae) // Micron. V. 39. P. 526–535.

*Parashar B.D., Chauhan R.S., Prakash S.*, 1994. Mechanotactile and olfactory antennal sensilla in four species of female tabanids (Diptera) // Bolletino di Zoologia. V. 61. P. 121–128.

*Park K.C., Hardie J.,* 2004. Electrophysiological characterisation of olfactory sensilla in the black bean aphid, *Aphis fabae* // Journal of Insect Physiology. V. 50. P. 647–655.

*Payne T.L., Moeck H.A., Willson C.D., Coulson R.N., Humphreys W.J.*, 1973. Bark beetle olfaction-II. Antennal morphology of sixteen species of Scolytidae (Coleoptera) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 2. P. 177–192.

*Pérez-González S., Zaballos J.P.*, 2013. Antennal morphology of the endogean carabid genus Typhlocharis (Coleoptera: Carabidae: Anillini): Description of sensilla and taxonomic implications // Journal of Morphology. V. 274. P. 809–823.

*Piersanti S.R.M., Rebora M., Gaino E.*, 2010. A scanning electron microscope study of the antennal sensilla in adult Zygoptera // Odonatologica. V. 39. P. 235–241.

*Piersanti S.R.M., López-Rodríguez M.J., Tierno de Figueroa J.M.*, 2017. A comparison between the adult antennal sensilla of the cavernicolous stonefly *Protonemura gevi* and other epigean *Protonemura* species (Plecoptera: Nemouridae) in a biological context // Annales de La Societe Entomologique de France. V. 53. P. 47–54.

*Pitts R.J., Zwiebel L.J.*, 2006. Antennal sensilla of two female anopheline sibling species with differing host ranges // Malaria Journal. V. 5. P. 1–12.

*Polidori C., Jorge A., Ornosa C.*, 2020. Antennal morphology and sensillar equipment vary with pollen diet specialization in *Andrena* bees // Arthropod Structure & Development. V. 57. P. 112–130.

*Polilov A.A.*, 2012. The smallest insects evolve anucleate neurons // Arthropod Structure & Development. V. 41. P. 29–34.

*Polilov A.A.*, 2015. Small Is Beautiful: Features of the Smallest Insects and Limits to Miniaturization // Annual Review of Entomology. V. 60. P. 103–121.

*Polilov A.A.*, 2016. At the Size Limit – Effects of Miniaturization in Insects. Cham: Springer. 325 p.

*Polilov A.A., Makarova A.A.*, 2017. The scaling and allometry of organ size associated with miniaturization in insects: A case study for Coleoptera and Hymenoptera // Scientific Reports. V. 7. P. 1–7.

*Power M.E.*, 1943. The effect of reduction in numbers of ommatidia upon the brain of *Drosophila melanogaster* // Journal of Experimental Zoology. V. 94. P. 33–71.

*Pritchard G., Scholefield P.*, 1978. Observations on the food, feeding behaviour, and associated sense organs of *Grylloblatta campodeiformis* (Grylloblattodea) // The Canadian Entomologist. V. 110. P. 205–212.

*Rahal Y., Barry P., Hawlitzky N., Renou M.*, 1996. Antennal olfactory sensilla of the parasitoid fly, *Pseudoperichaeta nigrolineata* Walker (Diptera: Tachinidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 25. P. 145–152.

*Ramaswamy S.B., Gupta A.P.*, 1981. Sensilla of the antennae and the labial and maxillary palps of *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae): Their classification and distribution // Journal of Morphology. V. 168. P. 269–279.

*Randolf S., Zimmermann D., Aspöck U.*, 2017. Head anatomy of adult *Coniopteryx pygmaea*: Effects of miniaturization and the systematic position of Coniopterygidae (Insecta: Neuroptera) // Arthropod Structure & Development. V. 46. P. 304–322.

*Ranieri E., Ruschioni S., Riolo P., Isidoro N., Romani R.*, 2016. Fine structure of antennal sensilla of the spittlebug *Philaenus spumarius* L. (Insecta: Hemiptera: Aphrophoridae). I. Chemoreceptors and thermo-/hygroreceptors // Arthropod Structure & Development. V. 45. P. 432–439.

*Rebora M., Figueroa J.M.T., de Piersanti S.*, 2016. Antennal sensilla of the stonefly *Dinocras cephalotes* (Plecoptera: Perlidae) // Arthropod Structure & Development. V. 45. P. 552–561.

*Rebora M., Piersanti S., Gaino E.*, 2009. A comparative investigation of the antennal sensilla in adult Anisoptera // Odonatologica. V. 38. P. 329–340.

*Rebora M., Piersanti S., Gaino E.,* 2009a. The antennal sensilla of adult mayflies: *Rhithrogena semicolorata* as a case study // Micron. V. 40. P. 571–576.

*Rein K., Zöckler M., Heisenberg M.*, 1999. A quantitative three-dimensional model of the *Drosophila* optic lobes // Current Biology. V. 9. Issue 2. P. 93–96.

*Rensch B.*, 1948. Histological changes correlated with evolutionary changes of body size // Evolution. V. 2. P. 218–230.

*Riegert P.W.*, 1960. The humidity reactions of *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera, Acrididae): antennal sensilla and hygro-reception // The Canadian Entomologist. V. 92. P. 561–570.

*Riesgo-Escovar J.R., Piekos W.B., Carlson J.R.*, 1997. The *Drosophila* antenna: ultrastructural and physiological studies in wild-type and lozenge mutants // Journal of Comparative Physiology. V. 180. P. 151–160.

*Rinker D.C., Pitts R.J., Zhou X., Suh E., Rokas A., Zwiebel L.J.*, 2013. Blood meal-induced changes to antennal transcriptome profiles reveal shifts in odor sensitivities in *Anopheles gambiae* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. V. 110. P. 8260–8265.

*Roh H.S., Park K.C., Oh H.W., Park C.G.*, 2016. Morphology and distribution of antennal sensilla of two tortricid moths, *Cydia pomonella* and *C. succedana* (Lepidoptera) // Microscopy Research and Technique. V. 79. P. 1069–1081.

*Romani R., Isidoro N., Bin F.*, 2010. Antennal Structures Used in Communication by Egg Parasitoids // Egg Parasitoids in Agroecosystems with Emphasis on Trichogramma. *Consoli F.L., Parra J.R.P., Zucchi R.A.* (Eds). Berlin: Springer. P. 57–96.

*Ross K.T.A., Anderson M.*, 1987. Morphology of the antennal sensilla of the cabbage root fly, *Delia radicum* L. (Diptera: Anthomyiidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 16. P. 331–342.

*Ross K.T.A.,* 1992. Comparative study of the antennal sensilla of five species of root maggots: *Delia radicum* L., *D. floralis* F., *D. antiqua* Mg., *D. platura* Mg. (Diptera: Anthomyiidae) and *Psila rosae* F. (Diptera: Psilidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 21. P. 175–197.

*Saïd I., Tauban D., Renou M., Mori K., Rochat D.*, 2003. Structure and function of the antennal sensilla of the palm weevil *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera, Curculionidae) // Journal of Insect Physiology. V. 49. P. 857–872.

*Sanborn A.F., Phillips P.K.*, 1995. Scaling of sound pressure level and body size in cicadas (Homoptera: Cicadidae; Tibicinidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 88. P. 479–484.

*Sane S.P., McHenry M.J.*, 2009. The biomechanics of sensory organs // Integrative and Comparative Biology. V. 49. P. 8–23.

*Schaller D.*, 1978. Antennal sensory system of *Periplaneta americana* L. // Cell and Tissue Research. V. 191. P. 121–139.

*Schmidt J.M., Smith J.J.B.*, 1986. Correlations between body angles and substrate curvature in the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: a possible mechanism of host radius measurement // Journal of Experimental Biology. V. 125. P. 271–285.

*Schneider D.*, 1964. Insect Antennae // Annual Review of Entomology. V. 9. P. 103–122.

*Schneider E.S., Römer H.*, 2016. Sensory structures on the antennal flagella of two katydid species of the genus Mecopoda (Orthoptera, Tettigonidae) // Micron. V. 90. P. 43–58.

*Shang L., Wang Y., Wang P., Wang S., Ren B.*, 2010. Application of rough set analysis in species and caste discrimination of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus) based on antennal sensilla // Annals of the Entomological Society of America. V. 103. P. 654–660.

*Sharko F.S., Nedoluzhko A.V., Lê B.M., Tsygankova S.V., Boulygina E.S. et al.*, 2019. A partial genome assembly of the miniature parasitoid wasp, *Megaphragma amalphitanum* // PLOS ONE. V. 14. P. 1–18.

*Shields V.D.C., Hildebrand J.G.*, 2001. Recent advances in insect olfaction, specifically regarding the morphology and sensory physiology of antennal sensilla of the female sphinx moth *Manduca sexta* // Microscopy Research and Technique. V. 55. P. 307–329.

*Skilbeck C.A., Anderson M.*, 1996. The ultrastructure, morphology and distribution of sensilla on the antennae of the adult parasitoids *Aleochara bilineata* Gyll. and *Aleochara bipustulata* L. (Coleoptera: Staphylinidae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 25. P. 261–280.

*Slifer E.H.*, 1967. Sense organs on the antennal flagella of earwigs (Dermaptera) with special reference to those of *Forficula auricularia* // Journal of Morphology. V. 122. P. 63–79.

*Slifer E.H.*, 1975. Sense organs on the antennal flagellum of two species of Embioptera (Insecta) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 4. P. 467–475.

*Slifer E.H.*, 1979. Sense organs on the antennal flagellum of a stonefly (Plecoptera, Insecta) // Journal of Morphology. V. 160. P. 50–65.

*Slifer E.H.*, 1979a. Sense organs on the antennal flagella of four species of *Chrysopa* (Neuroptera: Chrysopidae) // Journal of Morphology. V. 160. P. 14–25.

*Slifer E.H., Sekhon S.S.*, 1972. Sense organs on the antennal flagella of damselflies and dragonflies (Odonata) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 1. P. 289–300.

*Slifer E.H., Sekhon S.S.*, 1979. Sense organs on the antennal flagellum of Psocids (Insecta, Psocoptera) // Journal of Morphology. V. 160. P. 78–89.

*Smallegange R.C., Kelling F.J., Den Otter C.J.*, 2008. Types and numbers of sensilla on antennae and maxillary palps of small and large houseflies, *Musca domestica* (Diptera, Muscidae) // Microscopy Research and Technique. V. 71. P. 880–886.

*Stöckl A., Heinze S., Charalabidis A., El Jundi B., Warrant E., Kelber A.*, 2016. Differential investment in visual and olfactory brain areas reflects behavioural choices in hawk moths // Scientific Reports. V. 6. P. 1–10.

*Sukontason K.L., Methanitikorn R., Chaiwong T., Kurahashi H., Vogtsberger R.C., Sukontason K.L.*, 2007. Sensilla of the antenna and palp of *Hydrotaea chalcogaster* (Diptera: Muscidae) // Micron. V. 38. P. 218–223.

*Sun X., Wang M.Q., Zhang G.*, 2011. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae) // Microscopy Research and Technique. V. 74. P. 113–121.

*Sutcliffe J.F., Kokko E.G., Shipp J.L.*, 1990. Transmission electron microscopic study of antennal sensilla of the female black fly, *Simulium arcticum* (IIL-3; 11s-10.11) (Diptera: Simuliidae) // Canadian Journal of Zoology. V. 68. P. 1443–1455.

*Suwannapong G., Noiphrom J., Benbow M.*, 2012. Ultramorphology of antennal sensilla in thai single open nest honeybees (Hymenoptera: Apidae) // The Journal of Tropical Asian Entomology. V. 30. P. 31–42.

*Symonds M.R.E., Elgar M.A.*, 2013. The evolution of body size, antennal size and host use in parasitoid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea): a phylogenetic comparative analysis // PLoS One. V. 8. e78297.

*Tschinkel W.R., Mikheyev A.S., Storz S.R.*, 2003. Allometry of workers of the fire ant, *Solenopsis invicta* // Journal of Insect Science. V. 3. P. 1–11.

*Valuyskiy M.Y., Melnitsky S.I., Ivanov V.D.*, 2017. Structure of antennal sensilla in the caddisfly genus *Rhyacophila pictet* (Trichoptera, Rhyacophilidae) // Entomological Review. V. 97. P. 703–722.

*van der Woude E., Smid H.M.*, 2016. How to escape from Haller's rule: Olfactory system complexity in small and large *Trichogramma evanescens* parasitic wasps // Journal of Comparative Neurology. V. 524. P. 1876–1891.

*Wang Q.K., Liu X.H., Lu P.F., Zhang D.*, 2014. Ultrastructure of antennal sensilla in *Hydrotaea armipes* (Fallén) (Diptera: Muscidae): New evidence for taxonomy of the genus *Hydrotaea* // Zootaxa. V. 3790. P. 577–586.

*Wang R.R., Liu J.J., Li X.Y., Liang A.P., Bourgoin T.*, 2018. Relating antennal sensilla diversity and possible species behaviour in the planthopper pest *Lycorma delicatula* (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoridae) // PLoS One. V. 13. Issue 3. e0194995.

*Wang X., Xie Y., Zhang Y., Liu W., Xiong Q.,* 2018a. Antennal Sensilla of *Didesmococcus koreanus* Borchsenius (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae) in different instars // Zoologischer Anzeiger. Bd. 274. S. 103–114.

*Wang X.S., Shaukat A., Han Y., Yang B., Tang L.D., Wu J.H.*, 2019. Morphology and distribution of the antennal sensilla of two species, *Megalurothrips usitatus* and *Thrips palmi* (Thysanoptera: Thripidae) // Insects. V. 10. P. 35–46.

*Wang Z.*, 2013. Morphology and ultrastructure of antennal sensilla of *Macrocentrus cingulum* Brischke (Hymenoptera: Braconidae) and their probable functions // Micron. V. 35. P. 56–70.

*Wcislo W.T.*, 1995. Sensilla numbers and antennal morphology of parasitic and non-parasitic bees (Hymenoptera: Apoidea) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 24. P. 63–81.

*Weedon S., Porch N., Symonds M.R.E.*, 2020. Evolution of male antennal size in moths (Lepidoptera): a comparative test of potential trade-offs and correlated growth

in Australian species // Austral Entomology. V. 59. P. 156–166.

*Xi Y.Q., Yin X.M., Li H.J., Zhu C.D., Zhang Y.Z.*, 2010. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Braconidae) // Acta Entomologica Sinica. V. 53. P. 936–942.

*Xi Y.Q., Yin X.M., Zhu C.D., Guerrieri E., Zhang Y.Z.*, 2011. Scanning electron microscopy studies of antennal sensilla of *Ooencyrtus phongi* (Hymenoptera: Encyrtidae) // Microscopy Research and Technique. V. 74. P. 936–945.

*Yack J.E.*, 2004. The structure and function of auditory chordotonal organs in insects // Microscopy Research and Technique. V. 63. P. 315–337.

*Yanagawa A., Shimizu S., Noma K., Nishikawa M., Kazumasa O., Yokohari F.*, 2009. Classification and distribution of antennal sensilla of the termite *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) // Sociobiology. V. 54. P. 327–349.

*Yang H., Yan S.C., Liu D.*, 2009. Ultrastructural observations on antennal sensilla of *Coleophora obducta* (Meyrick) (Lepidoptera: Coleophoridae) // Micron. V. 40. P. 231–238.

*Yang S.Y., Zhong Y.Z., Zhang J.P., Wang X.P., Zhang F.*, 2016. A Comparative Scanning Electron Microscopy Study on Antennal Sensilla of *Trissolcus japonicus* and *Trissolcus plautiae*, Egg Parasitoids of Stink Bugs (Pentatomidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 109. P. 112–120.

*Yokohari F.*, 1999. Atlas of Arthropod Sensory Receptors: Dynamic Morphology in Relation to Function. *Eguchi E., Tominaga Y.* (Eds). Berlin: Springer. P. 191–210.

*Zauli A., Maurizi E., Carpaneto G.M., Chiari S., Svensson G.P., Giulio A.D.*, 2016. Antennal fine morphology of the threatened beetle *Osmoderma eremita* (Coleoptera: Scarabaeidae), revealed by scanning electron microscopy // Microscopy Research and Technique. V. 79. P. 178–191.

*Zhang C., Pan L., Lu Y., Dietrich C., Dai W.*, 2016. Reinvestigation of the antennal morphology of the white-backed planthopper *Sogatella furcifera* (Horváth) (Hemiptera: Delphacidae) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 262. S. 20–28.

*Zhang D., Liu X.H., Li X.Y., Cao J., Chu H.J., Li K.*, 2015. Ultrastructural investigation of antennae in three cutaneous myiasis flies: *Melophagus ovinus, Hippobosca equina*, and *Hippobosca longipennis* (Diptera: Hippoboscidae) // Parasitology Research. V. 114. P. 1887–1896.

*Zhang S., Zhang Z., Kong X., Wang H., Zhou G., Yu J.*, 2012. External morphology of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera: Trichogrammatidae) organ and ultrastructure of the sensilla // Microscopy Research and Technique. V. 75. P. 1513–1521.

*Zhou H., Wu W.J., Niu L.M., Fu Y.G.*, 2013. Antennal sensilla of female *Encarsia guadeloupae* Viggiani (Hymenoptera: Aphelinidae), a nymphal parasitoid of the spiraling whitefly *Aleurodicus dispersus* (Hemiptera: Aleyrodidae) // Micron. V. 44. P. 365–372.

*Zhou H., Wu W.J., Zhang F.P., Fu Y.G.*, 2013a. Scanning Electron Microscopy Studies of the Antennal Sensilla of *Metaphycus parasaissetiae* Zhang & Huang (Hymenoptera: Encyrtidae) // Neotropical Entomology. V. 42. P. 278–287.

*Zhou H., Wu W.J., Zhnag Z.F., Zhnag Y.*, 2011. Antennal sensilla of *Apanteles cypris* Nixon (Hymenoptera: Braconidae), a larval endoparasitoid of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae) // Microscopy Research and Technique. V. 74. P. 1199–1208.

*Zhu W., Zhou S., Wang S., Han D., Chen J., Fu Y.*, 2017. Ultrastructure and distribution of antennal sensilla of the chilli thrips *Scirtothrips dorsalis* Hood (Thysanoptera: Thripidae) // Microscopy Research and Technique. V. 80. P. 1283–1296.

# SCALING OF THE SENSE ORGANS OF INSECTS. 2. SENSILLA. DISCUSSION. CONCLUSION

**A. A. Makarova[1, *], A. V. Diakova[1], S. Yu. Chaika[1], A. A. Polilov[1]**

[1]*Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia*

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

The second part of the review systematizes the published evidence of the scaling of the insect antennal sensory system and provides an allometric analysis of quantitative data from 483 species from 21 orders. The number of antennal sensilla is found to positively correlate with body size in insects and is significantly decreased with a decreasing body size. A comparison of these parameters in larger and the smallest insects shows that the values differ by up to three orders of magnitude. The linear size characteristics of the mechanoreceptor sensilla chaetica also show a correlation with body size, with the values differing by up to one order of magnitude. At the same time, neither the number of the types of sensilla nor the length, nor the diameter of the olfactory basiconic sensilla reveal a significant correlation with body size. The complexity of the structure of the composite sense organs seems to limits the decrease in the size parameters of individual sensory units, so that the optimization of the sensory apparatus in insects occurs during miniaturization primarily due to a decrease in the number of structural elements (ommatidia and sensilla). The fine structure of miniature compound eyes is already well known, but there are almost no studies on the miniaturization of the receptor apparatus of the antennae. Structuring the information obtained over several decades and our scaling analysis based on the data make it possible to reveal some patterns in the scaling of insect sensory systems.

*Keywords:* miniaturization, antennae, sensilla

**EDN:** GRDQVM
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 409–416*

*УДК 595.792:595.782*

# ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСА ПАРАЗИТОИДОВ (HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE) В ОЧАГЕ ОСИНОВОЙ МОЛИ-ПЕСТРЯНКИ (*PHYLLONORYCTER APPARELLA*, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

**© 2022 г. И. В. Ермолаев[a], *, З. А. Ефремова[b], **, Ю. С. Куропаткина[c], Е. Н. Егоренкова[d]**

[a]*Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, 620130 Россия*

[b]*Стейнхардт Музей Естественной истории, Тель-Авивский университет, Тель-Авив, 69978 Израиль*

[c]*Удмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия*

[d]*Ульяновский государственный педагогический университет, Ульяновск, 432071 Россия*

**e-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

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

Поступила в редакцию 10.03.2021 г.
После доработки 06.11.2021 г.
Принята к публикации 11.11.2021 г.

Исследован комплекс паразитоидов осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*) (Lepidoptera, Gracillariidae) в хроническом очаге минера близ г. Ижевска. Выявлено 26 видов Eulophidae и Braconidae, восемь из них (*Pnigalio mediterraneus*, *Sympiesis dolichogaster*, *Zagrammosoma variegatum*, *Chrysocharis longitarsus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis cuprifrons* и *N. formosus*) впервые указаны в качестве паразитоидов минера. В 2014–2017 гг. развитие комплекса было связано с ежегодным увеличением числа входящих в него видов (6, 9, 16, 19 соответственно) и сменой доминантных видов ((*Pholetesor circumscriptus*) – (*Closterocerus trifasciatus* + *Minotetrastichus frontalis*) – (*Cirrospilus pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Chrysocharis pentheus*) соответственно). В 2014–2016 гг. смертность *Ph. apparella* была обусловлена преимущественно фактором неизвестной природы. В 2017 г. ведущим фактором смертности минера стали паразитоиды (до 69.8 ± 4.8%), в результате чего очаг прекратил свое существование. Изменение структуры комплекса паразитоидов было основано на мультитрофических взаимодействиях между видами.

*Ключевые слова:* взаимодействие хозяина и паразитоида, смертность хозяина, динамика заражения

**DOI:** 10.31857/S0044513422040055

Исследование паразитоидов в очаге насекомого-филлофага чаще всего сводится к однократной оценке видовой структуры комплекса паразитоидов и зараженности хозяина. Крайне редкие многолетние стационарные работы позволили выявить два динамичных процесса, согласованно развивающихся в системе “филлофаг–паразитоиды”: усложнение видовой структуры комплекса паразитоидов и рост показателя зараженности паразитоидами последующих генераций хозяина. Например, роль паразитоидов в очагах серой лиственничной листовертки (*Zeiraphera griseana* Hbn.) в Восточной Саяне резко возрастала в районах, где очаги листовертки существовали на ограниченной территории в течение 2–3 лет подряд (Плешанов, 1982). При этом зараженность паразитоидами выросла с 25.6 до 61.6% (Плешанов, 1982). Изучение очага дубовой зеленой листовертки (*Tortrix viridana* L.) в Крымском заповеднике (Буковский, 1940) показало, что в 1932 г. (первый год существования очага) общая смертность филлофага составила 20%, в 1933 и 1934 гг. – около 40 и до 80%, соответственно. Выявлено, что наиболее важным фактором смертности *T. viridana* были паразитоиды. Число паразитированных куколок с 1932 по 1934 гг. росло с течением времени: 10, 20, 64% (Буковский, 1940). Схожие данные были получены в очаге *T. viridana* в Воронежском заповеднике в 1952–1954 гг. При этом наблюдали как увеличение числа видов паразитоидов, с 10 до 25, так и усиление зараженности листовертки паразитоидами с 1.2 до 68% (Смирнов, 1960). Условиями таких структурных и функциональных изменений комплекса паразитоидов являются не инвазионное происхождения филлофага и отсутствие значительной антропогенной трансформации в исследуемой экосистеме. К сожалению, причины и механизмы изменения видовой структуры паразитоидов в очаге фитофага и изменения функциональной роли отдельных

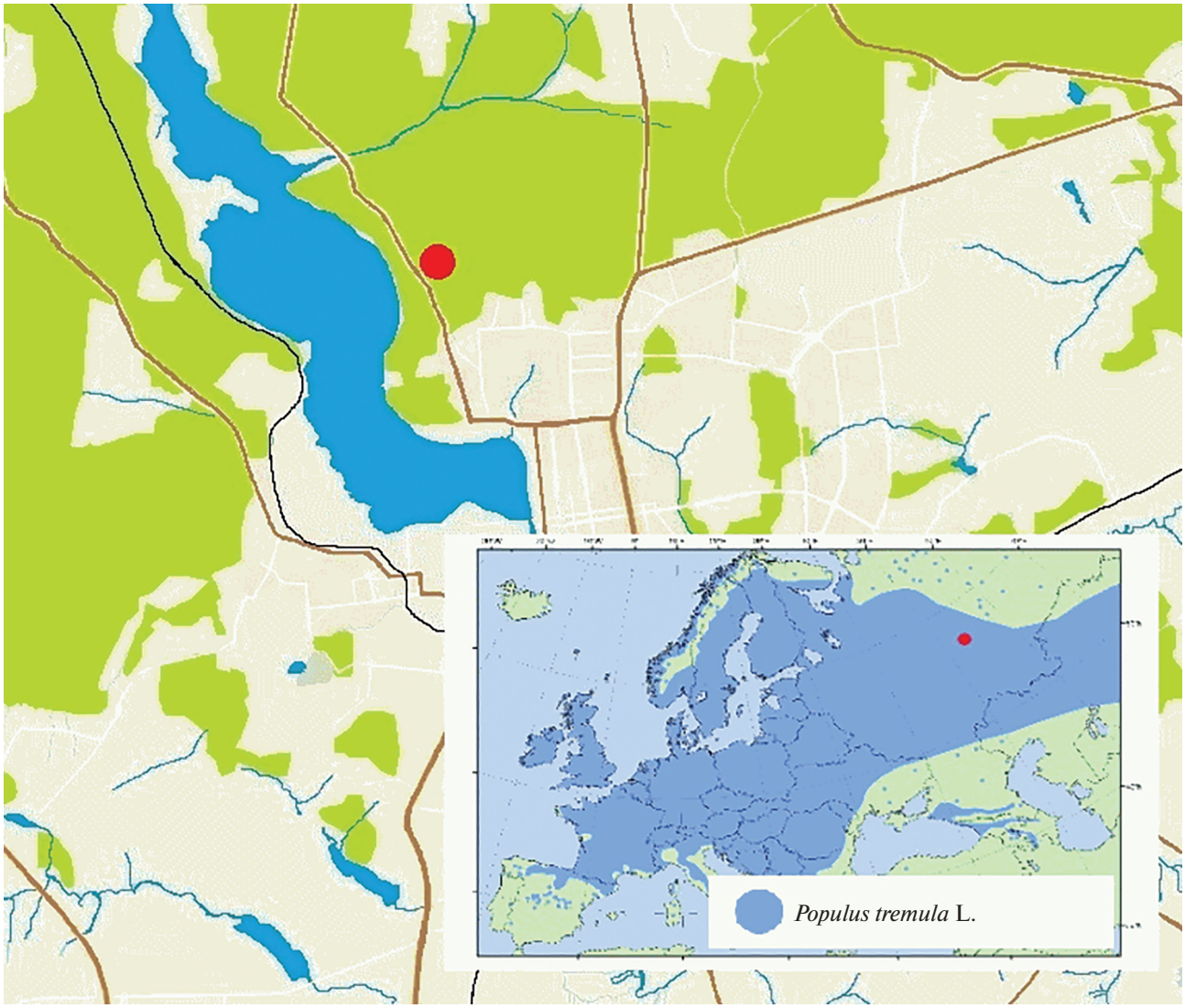


**Рис. 1.** Место проведения исследования. Очаг *Ph. apparella* близ г. Ижевск (2014–2018 гг.) обозначен красной точкой.

видов паразитоидов со временем были практически не выявлены.

Цель представленной работы – исследовать изменение структуры комплекса паразитоидов в очаге осиновой моли-пестрянки (*Ph. apparella*) близ г. Ижевска.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Стационарное исследование комплекса паразитоидов *Ph. apparella* было проведено в 2014–2018 гг. в г. Ижевске в хроническом очаге минера. С этой целью в молодом осиннике (*Populus tremula* L.) была заложена одна пробная площадь 0.5 га (56°88′ с.ш., 53°17′ в.д.) (рис. 1). Описание древостоя пробной площади было дано ранее (Ермолаев и др., 2019). Осинник граничил со злаково-луговохвощевым липняком с участием ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). В липняке функционировал хронический очаг инвазионного вида липовой моли-пестрянки (*Ph. issikii* (Kumata 1963)).

Работу проводили на 40 постоянных модельных деревьях осины. Ежегодно в период окукливания *Ph. apparella* (первая декада июля) на трех ветвях первого порядка нижнего яруса северной экспозиции каждого дерева проводили учеты плотности заселения минером. С этих же ветвей собрали 70–80 листьев. Мины вырезали ножницами и помещали в пластиковые боксы с номером модельного дерева. Выход молей и паразитоидов фиксировали ежедневно в условиях полевой лаборатории биостанции Удмуртского государственного университета “Сива”. Пластиковые боксы с вырезанными минами хранили до лета следующего года в натурных условиях.

За время исследования было вырезано 13343 мин, выведено 5800 экз. *Ph. apparella* и 2649 экз. паразитоидов. Правильность определения *Ph. apparella* была подтверждена С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН).

Выведенные паразитоиды из семейств паразитических перепончатокрылых были определены З.А. Ефремовой. При определении видов рода *Chrysocharis* и *Achrysocharoides* использованы ключи для Палеарктических видов (Hansson, 1985, 1985a), видов рода *Minotetrastichus* – ключ для европейских видов Tetrastichinae (Graham, 1987), представителей семейства Braconidae – ключ для видов рода *Pholetesor* (Whitfield, 2006).

В работе были использованы карты "Удмуртская Республика. Атлас. Масштаб 1 : 100000", составленные ФГУП "Уралаэрогеодезия" (2009) и "*Populus tremula* Distribution Map" электронного ресурса "European Forest Genetic Resources Programme" (2020).

Схема взаимосвязей в комплексе паразитоидов в очаге *Ph. apparella* построена на основании материалов базы данных Universal Chalcidoidea Database (2020).

Рассчитывали следующие показатели:

$R = M/L$, где $R$ – плотность заселения индивидуального модельного дерева, $M$ – общее число мин на трех модельных ветвях нижнего яруса кроны, $L$ – общее число листьев на этих ветвях.

$V = B/N \times 100$, где $V$ – выживаемость куколок *Ph. apparella* на индивидуальном модельном дереве, $B$ – число вышедших из мин бабочек, $N$ – общее число собранных мин.

$P = W/N \times 100$, где $P$ – зараженность паразитоидами гусениц и куколок *Ph. apparella* на индивидуальном модельном дереве, $W$ – общее число экземпляров паразитоидов, $N$ – общее число собранных мин.

$K = D - S$, где $K$ – смертность от факторов неизвестной природы (причина смерти особи затруднена для идентификации, например, смертность при индуцированной реакции на повреждение дерева-хозяина, смертность от ряда патогенов, смертность от дополнительного питания паразитоидов, смертность от внутривидовой конкуренции гусениц), $D$ – общая смертность гусениц и куколок, $S$ – смертность гусениц и куколок от паразитоидов.

Во всех случаях повторность наблюдений составила 40. Статистическую обработку материала проводили стандартными методами (Ивантер, Коросов, 2011), в тексте приведены значения средней арифметической и ее ошибки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эруптивные (более 1 мины на лист) (Auerbach et al., 1995) плотности *Ph. apparella* на территории Удмуртской Республики были отмечены авторами в 2007–2020 гг. в Увинском, Можгинском, Алнашском, Завьяловском, Воткинском и ряде других районов преимущественно в молодых осинниках. Очаги носили локальный характер, их местоположение не зависело от наличия и степени антропогенной нагрузки. Внутри очага все деревья были заселены минером. Особенности жизненного цикла *Ph. apparella* в Удмуртии были описаны нами ранее (Ермолаев и др., 2019).

Исследуемый очаг *Ph. apparella* (площадью около 2 га) просуществовал с 2014 по 2017 гг. В 2014 г. плотность заселения осины на пробной площади составила $4.3 \pm 0.4$, в 2015, 2016 и 2017 гг. – $7.4 \pm 0.4$, $7.8 \pm 0.4$ и $1.0 \pm 0.1$ мин на лист, соответственно. В 2018 г. на месте очага не было найдено ни одной мины *Ph. apparella*.

В период существования очага выживаемость генерации минера падала. Если в 2014 г. этот показатель составил $66.9 \pm 3.2\%$, то в 2015, 2016, 2017 гг. – $63.2 \pm 1.7$, $25.2 \pm 1.4$ и $0\%$, соответственно. При этом только в 2014 г. показатель положительно и достоверно был связан с плотностью заселения дерева-хозяина ($r = 0.46$, $P < 0.05$), во всех других случаях связь была не достоверна. В течение 2014–2016 гг. выход молей из куколок происходил во второй декаде июля. При этом в период с 15 по 20 июля в 2014 г. вышло 91.8, в 2015 и 2016 гг. – 68.6 и 98.3% всех бабочек соответственно.

В 2014–2016 гг. смертность *Ph. apparella* была обусловлена главным образом факторами неизвестной природы, значение которых со временем возрастало. Если в 2014 г. смертность минера составляла $25.7 \pm 2.2$, то в 2015 и 2016 гг. – уже $28.1 \pm 1.7$ и $55.2 \pm 2.1\%$ соответственно. В 2017 г. роль смертности от факторов неизвестной природы стала второстепенной и составила $30.2 \pm 4.8\%$. Связь смертности, вызванной неизвестными факторами, с плотностью заселения дерева в 2014 и 2016 гг. была достоверно отрицательной ($r = -0.37$ и $r = -0.33$, $P < 0.05$), в 2015 г. отсутствовала, а в 2017 г. была достоверно положительной ($r = 0.43$, $P < 0.05$).

Динамика смертности гусениц и куколок *Ph. apparella* от паразитоидов представлена на рис. 2. Если в 2014–2015 гг. значения показателя были сопоставимы ($7.4 \pm 1.4$ и $8.7 \pm 0.9$), то в 2016–2017 гг. наблюдали их стремительный рост – $19.6 \pm 1.6$ и $69.8 \pm 4.8\%$ соответственно. В 2014 и в 2017 гг. смертность от паразитоидов падала при росте плотности заселения дерева минером ($r = -0.48$ и $r = -0.43$, $P < 0.05$), в 2015 и 2016 гг. связь была не достоверна. Выход паразитоидов происходил в июле на протяжении трех и более недель: в 2014 г. – с 9 по 30 (с максимумом 13 июля), в 2015

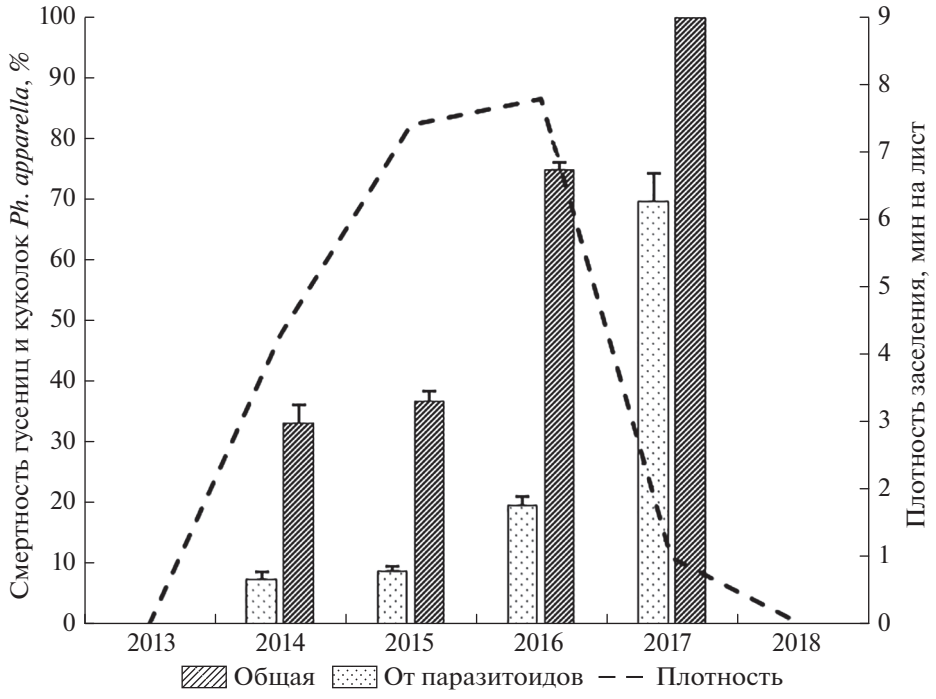


**Рис. 2.** Динамика плотности и смертности *Ph. apparella* в очаге минера близ г. Ижевск.

и 2016 гг. – с 4 по 30 (с максимумом 21 июля) и с 8 по 30 (с максимумом 15 июля), соответственно. Большинство паразитоидов, проходивших развитие на *Ph. apparella* 2017 г., вышло на следующий год.

За четыре года существования очага из мин *Ph. apparella* было выведено 26 видов паразитоидов. Комплекс включает 25 видов Eulophidae и 1 вид Braconidae (табл. 1). Из них восемь видов (*Pnigalio mediterraneus* Ferriere et Delucchi 1957, *Sympiesis dolichogaster* Ashmead 1888, *Zagrammosoma variegatum* (Masi 1907), *Chrysocharis longitarsus* Hansson 1985, *Ch. phryne* (Walker 1839), *Ch. pubicornis* (Zetterstedt 1838), *Neochrysocharis cuprifrons* Erdős 1954 и *N. formosus* (Weswood 1833)) впервые указаны в качестве паразитоидов этой моли.

В течение 2014–2017 гг. в комплексе паразитоидов *Ph. apparella* отмечено ежегодное увеличение количества входящих в него видов (6, 9, 16, 19 соответственно) и смена доминантных видов ((*P. circumscriptus*) – (*C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*C. pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Ch. pentheus*), соответственно) (табл. 1).

Корреляция между плотностью заселения дерева *Ph. apparella* и степенью зараженности доминирующим видом паразитоида ежегодно варьировала. Если в 2014 г. этот показатель для пары "*Ph. apparella*–*P. circumscriptus*" был достоверно отрицательным ($r = -0.32$, $P < 0.05$), то в 2015 г. для пары "*Ph. apparella*–*C. trifasciatus*" и "*Ph. apparella*–*M. frontalis*" такой связи не было. Если в 2016 г. корреляция для пары "*Ph. apparella*–*C. trifasciatus*" была достоверно положительной ($r = 0.39$, $P < 0.05$), то для пар "*Ph. apparella*–*C. pictus*" и "*Ph. apparella*–*M. frontalis*" связь была недостоверной. В 2017 г. показатель зараженности минера *Ch. pentheus* достоверно падал с ростом плотности заселения дерева *Ph. apparella* ($r = -0.43$, $P < 0.05$).

Как видно из табл. 1, в первый год существования очага *Ph. apparella* (2014 г.) гусениц и куколок минера атаковали шесть видов паразитоидов. Это *Cirrospilus pictus*, *Sympiesis gordius*, *S. sericeicornis*, *Chrysocharis laomedon*, *Neochrysocharis formosus* и *Pholetesor circumscriptus*. Первых пять видов были отмечены в этом биотопе ранее, поскольку они входили в комплекс паразитоидов *Ph. issikii* (Ермолаев и др., 2011, 2018). Видовая структура комплексов паразитоидов представителей рода *Phyllonorycter* близка (Askew, Shaw, 1974, 1979; Rott, Godfray, 2000; Ефремова и др., 2009). Это позволяет использовать компоненты одной ассоциации (*Ph. issikii*) при построении другой (*Ph. apparella*). Несмотря на это, среди видов абсолютно доминировал первичный эндопаразитоид *P. circumscriptus***.** Этот вид тесно связан с *Ph. apparella* в Западной Сибири, например в Новосибирской (Криволуцкая, 1962), Томской (Коломиец, 1965), Кемеровской (Криволуцкая, 1962; Тобиас, 1971) областях и Красноярском крае (Криволуцкая, 1962). Увеличение плотности *Ph. apparella* способствовало росту численности, прежде всего,

**Таблица 1.** Видовая структура комплекса паразитоидов осиновой моли-пестрянки (*Ph. apparella*) на пробной площади

| Вид паразитоида, показатель | Доля от общего числа особей, % | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 2014 | 2015 | 2016 | 2017 |
| Eulophidae | | | | |
| *Cirrospilus pictus* (Nees 1834)* • | 0.2 ± 0.2 | 0 | **13.6 ± 2.3** | 0 |
| *C. vittatus* Walker 1838* • | 0 | 0 | 0.1 ± 0.1 | 0.1 ± 0.1 |
| *Hyssopus geniculatus* (Hartig 1838)* • | 0 | 0 | 0.6 ± 0.3 | 0.1 ± 0.1 |
| *Pnigalio mediterraneus* Ferrière et Delucchi 1957* + | 0 | 0.2 ± 0.2 | 0 | 0 |
| *P. pectinicornis* (Linnaeus 1758)* • | 0 | 0 | 0 | 0.1 ± 0.1 |
| *P. soemius* (Walker 1839)* • | 0 | 0 | 0.6 ± 0.2 | 0 |
| *Sympiesis acalle* (Walker 1848)* • | 0 | 0 | 1.0 ± 0.4 | 0 |
| *S. dolichogaster* Ashmead 1888* • + | 0 | 0 | 1.5 ± 0.5 | 0 |
| *S. gordius* (Walker 1839)* • | 1.6 ± 1.6 | 0.3 ± 0.2 | 7.8 ± 1.7 | 0.5 ± 0.3 |
| *S. sericeicornis* (Nees 1834)* • | 3.1 ± 3.1 | 4.1 ± 1.7 | 5.4 ± 1.1 | 2.5 ± 0.8 |
| *Zagrammosoma variegatum* (Masi 1907)* + | 0 | 0 | 0 | 0.1 ± 0.1 |
| *Achrysocharoides* sp. | 0 | 0 | 0.9 ± 0.4 | 0 |
| *Chrysocharis amanus* (Walker 1839) • | 0 | 0 | 0 | 1.9 ± 0.5 |
| *Ch. laomedon* (Walker 1839) • | 1.8 ± 1.1 | 1.6 ± 0.7 | 6.4 ± 1.1 | 5.4 ± 1.2 |
| *Ch. longitarsus* Hansson 1985+ | 0 | 0 | 0 | 2.3 ± 1.0 |
| *Ch. nephereus* (Walker 1839) • | 0 | 0 | 2.7 ± 0.7 | 0.6 ± 0.3 |
| *Ch. pentheus* (Walker 1839) • | 0 | 0.5 ± 0.4 | 0 | **64.4 ± 3.9** |
| *Ch. phryne* (Walker 1839) • + | 0 | 0 | 1.8 ± 0.5 | 0 |
| *Ch. pubicornis* (Zetterstedt 1838) • + | 0 | 0 | 0 | 2.5 ± 0.6 |
| *Ch. viridis* (Nees 1834) | 0 | 0 | 2.0 ± 0.6 | 1.8 ± 0.7 |
| *Closterocerus trifasciatus* Westwood 1833 | 0 | **20.5 ± 3.6** | **33.4 ± 2.7** | 0.8 ± 0.3 |
| *Neochrysocharis cuprifrons* Erdős 1954 • + | 0 | 0 | 0 | 0.4 ± 0.2 |
| *N. formosus* (Westwood 1833) • + | 0.9 ± 0.8 | 12.8 ± 2.5 | 0 | 1.7 ± 0.5 |
| *Baryscapus* sp. | 0 | 0 | 0 | 9.1 ± 3.2 |
| *Minotetrastichus frontalis* (Nees 1834)* • | 0 | **45.1 ± 5.0** | **12.5 ± 2.2** | 1.6 ± 0.6 |
| Braconidae | | | | |
| *Pholetesor circumscriptus* (Nees 1834) | **92.4 ± 3.7** | 14.9 ± 3.6 | 9.7 ± 1.4 | 4.1 ± 1.7 |
| Число экз. | 228 | 312 | 782 | 1327 |

Примечания. * – эктопаразитоид. • – паразитоид, выявленный у местной популяции *Ph. issikii*. + – указан впервые как паразитоид *Ph. apparella*. Жирным шрифтом выделены доли доминирующих видов.

первичного паразитоида *P. circumscriptus*. Потенциально *S. gordius*, *S. sericeicornis*, *C. pictus*, *Ch. laomedon* могли проявить себя и как первичные паразитоиды *Ph. apparella*, и как вторичные паразитоиды *Ph. circumscriptus* (рис. 3).

В 2015 г. общее число видов в комплексе паразитоидов выросло до девяти. При этом произошла смена доминирующих видов. Наиболее заметным среди них становится грегарный эктопаразитоид личинок и куколок *Minotetrastichus frontalis*. Увеличение численности этого доминирующего в комплексе паразитоидов *Ph. issikii* вида произошло на фоне роста плотности минера (Ермолаев и др., 2018). Появление *M. frontalis* в комплексе *Ph. apparella* потенциально могло произойти как в результате первичного, так и вторичного паразитизма на *Ph. circumscriptus* (рис. 3). Субдоминант – эндопаразитоид *Closterocerus trifasciatus* – ранее был отмечен нами в Ижевске в комплексе тополевой моли-пестрянки *Ph. populifoliella* (Ermolaev et al., 2016). В фундаментальном исследовании паразитоидов насекомых-минеров Британии (Askew, Shaw, 1974) показано, что *C. trifasciatus* при взаимодействии с представителями рода *Phyllonorycter* в большинстве случаев проявил себя именно как вторичный паразитоид.

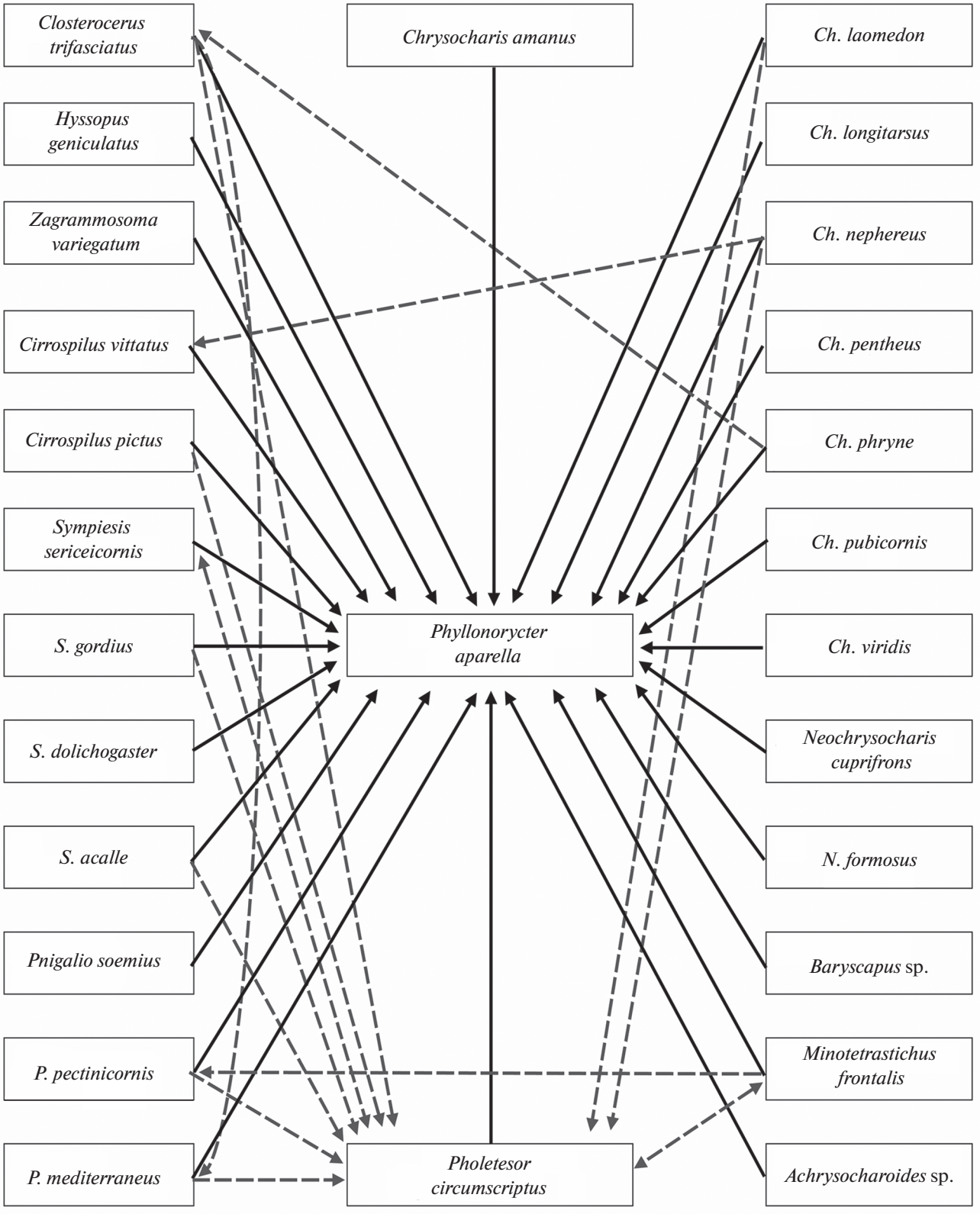


**Рис. 3.** Схема известных взаимосвязей в комплексе паразитоидов *Ph. apparella*. Сплошной стрелкой показан первичный паразитизм, пунктирной – гиперпаразитизм. Схема построена на основании материалов базы данных Universal Chalcidoidea Database (2020).

При этом вид потенциально мог атаковать как *Ph. circumscriptus*, так и другого представителя комплекса *Ph. populifoliella* (Ermolaev et al., 2016) – *Pnigalio mediterraneus* (рис. 3).

В 2016 г. комплекс паразитоидов *Ph. apparella* состоял из 16 видов. К прежним доминантам добавился эктопаразитоид *Cirrospilus pictus*. При этом доля *M. frontalis* падала, доля *C. trifasciatus* росла. Расширение разнообразия существующих в очаге связей "минер–паразитоиды" создало возможности для появления новых случаев гиперпаразитизма. Примером может служить появление в комплексе *Chrysocharis phryne* благодаря возможности атаковать *C. trifasciatus* или *Ch. nephereus* при паразитировании на *C. vittatus* (рис. 3).

В 2017 г. общее количество видов паразитоидов в комплексе *Ph. apparella* выросло до 19. При этом доминировал эндопаразитоид *Ch. pentheus*. Особенность этого вида заключается в том, что он обычно нападает на гусениц старшего возраста (Mafi, Ohbayashi, 2010). Предположительно вид проявил себя как вторичный паразитоид: атаковал виды, доминировавшие в 2016 г. (*Cirrospilus pictus*, *Closterocerus trifasciatus*, *Minotetrastichus frontalis*), ушел в диапаузу и появился из мин *Ph. apparella* только в 2018 г.

Изменение структуры комплекса паразитоидов в очаге *Ph. apparella* основано на мультитрофических взаимодействиях между видами. Увеличение количества видов может происходить двумя путями: за счет усиления конкуренции за минера первичных паразитоидов и за счет появления новых случаев гиперпаразитизма.

Косвенным свидетельством увеличения роли гиперпаразитизма со временем в очаге *Ph. apparella* является динамика численности основного первичного паразитоида *Ph. circumscriptus*. Если в 2014 г. его доля в комплексе составляла 92.4 ± ± 3.7%, то в 2015, 2016 и 2017 гг. – 14.9 ± 3.6, 9.7 ± ± 1.4 и 4.1 ± 1.7% соответственно. Не исключено, что *Ph. circumscriptus* выполняет здесь роль своеобразного эдификатора. Вид создает будущее для других, но сам в этом будущем участия не принимает.

Результаты работы позволяют сформулировать следующие выводы:

1. В многолетней динамике комплекса паразитоидов *Ph. apparella* наблюдается как увеличение числа видов паразитоидов, так и ежегодная смена доминирующих видов.

2. Ежегодное увеличение зараженности приводит к тому, что паразитоиды становятся ведущим фактором смертности в популяции *Ph. apparella*. Если в 2014–2016 гг. в очаге минера преобладала смертность от факторов неизвестной природы, то в 2017 г. основной вклад внесли паразитоиды (69.8 ± 4.8%), в результате чего очаг *Ph. apparella* прекратил свое существование.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН) за проверку правильности определения видовой принадлежности минера. Благодарим С.Ю. Синева (Зоологический институт РАН) и А.В. Селиховкина (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет) за поддержку работы на разных этапах ее реализации.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Буковский В.И.*, 1940. Население беспозвоночных преимущественно вредителей листвы дуба в Крымском заповеднике // Труды Крымского госзаповедника. Симферополь. Вып. 2. С. 39–162.

*Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Ижболдина Н.В.*, 2011. Паразитоиды как фактор смертности липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 1. С. 24–32.

*Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Домрачев Т.Б.*, 2018. О влиянии паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) на выживаемость липовой моли-пестрянки (*Phyllonorycter issikii*, Lepidoptera, Gracillariidae) в Удмуртии // Зоологический журнал. Т. 97. № 4. С. 401–407.

*Ермолаев И.В., Ефремова З.А., Рублёва Е.А., Куропаткина Ю.С.*, 2019. Паразитоиды (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) как фактор смертности осиновой моли-пестрянки (*Phyllonorycter apparella*, Lepidoptera, Gracillariidae) в очаге минера в Удмуртии // Зоологический журнал. Т. 98. № 5. С. 525–534.

*Ефремова З.А., Краюшкина А.В., Мищенко А.В.*, 2009. Комплексы паразитоидов (Hymenoptera, Eulophidae) молей-пестрянок рода *Phyllonotycter* (Lepidoptera, Gracillariidae) в Среднем Поволжье // Зоологический журнал. Т. 88. № 10. С. 1213–1221.

*Ивантер Э.В., Коросов А.В.*, 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 302 с.

*Коломиец Н.Г.*, 1965. Паразиты вредных насекомых Сибири // Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Доклады симпозиума 17–20 ноября 1964 г. Новосибирск: Наука. Вып. 2. С. 63–77.

*Криволуцкая Г.О.*, 1962. Осиновая минирующая моль (*Lithocolletis apparella* H.-S.) в лесах Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Труды биологического института СО АН СССР. Вып. 8. С. 180–188.

*Плешанов А.С.*, 1982. Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 209 с.

*Смирнов Б.А.*, 1960. Паразиты дубовой листовертки и их значение в подавлении очага // Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Изд-во Воронежского университета. Вып. 9. С. 81–87.

*Тобиас В.И.*, 1971. Обзор наездников-браконид (Hymenoptera, Braconidae) фауны СССР // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Паразитиче-

ские насекомые-энтомофаги. Л.: Наука. Т. 54. С. 156–268.

Удмуртская Республика. Атлас, 2009. Масштаб 1 : 100 000. ФГУП “Уралаэрогеодезия”. 124 с.

*Askew R.R., Shaw M.R.*, 1974. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitising leaf-mining insects of deciduous trees in Britain // Biological Journal of the Linnean Society. V. 6. P. 289–335.

*Askew R.R., Shaw M.R.*, 1979. Mortality factors affecting the leaf-mining stages of *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) on oak and birch. 2. Biology of the parasite species // Zoological Journal of Linnean Society. V. 67. P. 51–64.

*Auerbach M.J., Connor E.F., Mopper S.*, 1995. Minor miners and major miners: population dynamics of leaf-mining Insects // Population dynamics. New Approaches and Synthesis. *N. Cappuccino, P. Price* (ed.). New York: Academic Press. P. 83–110.

*Graham M.W.R. de V.*, 1987. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera // Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology). V. 55. № 1. 392 p.

*Ermolaev I.V., Yefremova Z.A., Trubitsyn A.V.*, 2016. Parasitoids of *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) on *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) in western European Russia (Lepidoptera: Gracillariidae) // SHILAP Revista de lepidopterología. V. 44. P. 303–312.

*Hansson C.*, 1985. The entedontine genera *Achrysocharoides* Girault, *Chrysocharis* Forster and *Kratoysma* Boucek (Hymenoptera: Eulophidae) in the Oriental region // Entomologica Scandinavica. V. 16. P. 217–226.

*Hansson C.*, 1985a. Taxonomy and biology of the Palaearctic species of *Chrysocharis* Forster, 1856 (Hymenoptera: Eulophidae) // Entomologica Scandinavica (supplement). V. 26. P. 1–130.

*Mafi Sh., Ohbayashi N.*, 2010. Biology of *Chrysocharis pentheus*, an endoparasitoid wasp of the citrus leafminer *Phyllocnistis citrella* Stainton // Journal of Agricultural Science and Technology. V. 12. P. 145–154.

*Noyes J.*, 2020. Universal Chalcidoidea Database – World Wide Web electronic publication. html (accessed 6 October 2020). Available from: http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index

Populus tremula Distribution Map. European Forest Genetic Resources Programme, 2020. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.euforgen.org/distribution-maps Дата обновления: 05.03.2021.

*Rott A.S., Godfray H.C.J.*, 2000. The structure of a leafminer-parasitoid community // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 274–389.

*Whitfield J.B.*, 2006. Revision of the Nearctic species of the genus *Pholetesor* Mason (Hymenoptera: Braconidae) // Zootaxa. № 1144. 94 p.

# CHANGES IN THE STRUCTURE OF THE PARASITOID COMPLEX (HYMENOPTERA, EULOPHIDAE, BRACONIDAE) IN AN OUTBREAK FOCUS OF THE ASPEN LEAFMINER (*PHYLLONORYCTER APPARELLA*, LEPIDOPTERA, GRACILLARIIDAE)

**I. V. Ermolaev[1, *], Z. A. Yefremova[2, **], Yu. S. Kuropatkina[3], E. N. Yegorenkova[4]**

[1]*Botanic Garden Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130 Russia*

[2]*The Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv University, Tel Aviv, 69978 Israel*

[3]*Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia*

[4]*Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, 432071 Russia*

**e-mail: ermolaev-i@yandex.ru*

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

The assemblage of hymenopteran parasitoids associated with the aspen leafminer, *Phyllonorycter apparella* (Lepidoptera, Gracillariidae), that develops on aspen, *Populus tremula* L., was studied near the town of Izhevsk, Russia. Twenty-six species (Hymenoptera, Eulophidae, Braconidae) were reared from *Ph. apparella*, eight of them (*Pnigalio mediterraneus*, *Sympiesis dolichogaster*, *Zagrammosoma variegatum*, *Chrysocharis longitarsus*, *Ch. phryne*, *Ch. pubicornis*, *Neochrysocharis cuprifrons* and *N. formosus*) representing the first records as parasitoids of this pest. The development of the parasitoid complex in a persistent outbreak focus of *Ph. apparella* during 2014–2017 was marked by an annual increase in the number of species (first from 6 to 9, later to 16, and ultimately up to 19), a change in the composition of dominants: (*Pholetesor circumscriptus*) – (*Closterocerus trifasciatus* + *Minotetrastichus frontalis*) – (*Cirrospilus pictus* + *C. trifasciatus* + *M. frontalis*) – (*Chrysocharis pentheus*). In 2014–2016, the mortality of *Ph. apparella* was mainly due to a factor of unknown nature. In 2017, parasitoids became the leading factor in the miner mortality rate (up to 69.8 ± 4.8%). As a result, the *Ph. apparella* outbreak focus ceased to exist. Changes in the structure of the parasitoid complex were based on multitrophic interactions between the species.

*Keywords:* host-parasitoid interaction, host mortality, infestation dynamics

**EDN:** SGVGUG
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 417–423*

*УДК 595.763.33*

# НОВЫЕ СИНОНИМЫ *COPROPHILUS* (*ZONYPTILUS*) *REITTERI* LUZE 1904 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE)

**© 2022 г. М. Ю. Гильденков***

*Смоленский государственный университет, Смоленск, 214000 Россия*

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

Поступила в редакцию 21.02.2021 г.
После доработки 21.03.2021 г.
Принята к публикации 23.03.2021 г.

Представлены результаты изучения типовых материалов для четырех видов рода *Coprophilus* Latreille 1829 и серийных материалов для *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904 из Казахстана, Кыргызстана, Таджикистана, Пакистана, Индии и Непала. Установлено, что *C.* (*Z.*) *burphuensis* Champion 1925, *C.* (*Z.*) *longicollis* Cameron 1941 и *C.* (*Z.*) *talassicus* Kastcheev 2003 являются младшими синонимами *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904.

*Ключевые слова:* Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae, *Coprophilus*, синонимия, распространение

**DOI:** 10.31857/S0044513422040067

В исследованиях использованы стандартные методы по таксономии насекомых. Препарирование, измерения и рисунки выполнены с использованием микроскопа МБС-10, снабженного окуляр-микрометром и мерной сеткой. Препараты гениталий обработаны 10% KOH и зафиксированы в эупарале. Этикетки приведены в оригинальной транскрипции, знак "|" обозначает конец строки. Фотографии получены на Canon EOS 5D Mark III с объективом Canon MP-E 65 mm, использована технология extended focus. В описании используются размеры (мм), которые обозначаются следующим образом: LB – общая длина тела от основания верхней губы до вершины брюшка, LH – длина головы от основания верхней губы до перетяжки шеи по средней линии головы, WH – максимальная ширина головы с глазами, LP – длина переднеспинки, WP – максимальная ширина переднеспинки, LE – длина надкрылий от плеча до заднего края; WE – максимальная ширина надкрылий.

Места хранения материала обозначены следующим образом: BNHM – Британский музей естествознания, Лондон, Великобритания (Natural History Museum); cAK – личная коллекция Александра Колова, Алматы, Казахстан (private collection of Alexandr Kolov, Almaty); cMG – личная коллекция автора, Смоленск, Россия (private collection of Mikhail Gildenkov, Smolensk); cMSch – личная коллекция Михаэля Шульке, Берлин, Германия (private collection of Michael Schülke, Berlin); cMT – личная коллекция Марка Транке, Молитг-ле-Бен, Франция (private collection of Marc Tronquet, Molitg-les-Bains, France); cVA – личная коллекция Фолкера Ассинга, Ганновер, Германия (private collection of Volker Assing, Hannover); DUISB – Институт биологической систематики Даугавпилсского университета, Латвия (Daugavpils University Institute of Systematic Biology); HNHM – Венгерский Музей естествознания, Будапешт, Венгрия (Hungarian Natural History Museum); MNHUB – Музей естествознания университета Гумбольдта, Берлин, Германия (Museum für Naturkunde der Humboldt Universitaet); NKME – Музей естествознания Эрфурта, Германия (Naturkundemuseum Erfurt); SMNS – Государственный музей естествознания, Штутгарт, Германия (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart); ZIN – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия (Zoological Institute, Russian Academy of Science, St.-Petersburg).

*Coprophilus reitteri* Luze 1904 был описан (Luze, 1904: 69) в подроде *Zonyptilus* (в оригинале *Zonoptilus*) по единственной самке (рис. 1*а*) с юга Казахстана (рис. 2*а*; 4). В 1908 г. Бернхауер (Bernhauer, 1908: 330) свел этот вид в синоним к *Coprophilus schubertii* (Motschulsky 1860). При этом Бернхауер однозначно указывает (Bernhauer, 1908: 329), что *C. schubertii* ему известен по конкретному экземпляру: "Von dieser Art liegt mir ein unzweifelhaftes Stück (Coll. Reitter) aus Aulie Ata (Turkestan) vor, welches von Luze als *C.Reitteri* beschrieben wurde.", т.е. по голотипу (монотипия) *C. reitteri*. Однако Бернхауер не изучал типовых материалов для *C. schubertii* (Гильденков, 2015а) и на основании чего он синонимизировал *C. reitteri* – остается не-

**Рис. 1.** Внешний вид дорсально: *a* – *C.* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904, голотип; *b* – *C.* (*Z.*) *burphuensis* Champion 1925, голотип; *c* – *C.* (*Z.*) *longicollis* Cameron 1941, голотип.

известным. После публикации Бернхауера (Bernhauer, 1908) появилось неверное утверждение о распространении *C. schubertii* не только в европейской части России (по первоописанию), но и в Средней Азии ("Turkestan"), основанное на голотипе *C. reitteri*. Бернхауер ошибался, что стало понятным после изучения Ласло Тотом голотипа *C. reitteri* и обозначения им лектотипа *C. schubertii* (Tóth, 1988: 198, 200). Статус *C. reitteri* как валидного вида был восстановлен. С того времени *C. reitteri* оставался малоизвестным видом (Herman, 2001: 1316; Schülke, Smetana, 2015: 767). На это указывает и то, что описанные позднее из Индии (Champion, 1925: 106; Cameron, 1941: 145) виды *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *burphuensis* Champion 1925 и *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *longicollis* Cameron 1941 (рис. 1*b*, 1*c*; 2*b*, 2*c*; 4) не сравнивались с *C. reitteri*. При этом *C. longicollis* вовсе не сравнивается с другими видами, а *C. burphuensis* сравнивается размерами и окраской с *Coprophilus piceus* Solsky 1866: "More elongate and Blacker than *C. piceus* Solsky.". Даже *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *talassicus* Kastcheev 2003 (рис. 2*a*), описанный сравнительно недавно (Кащеев, 2003: 128) из Казахстана, из заповедника Аксу-Джабаглы, который находится всего в 80 км юго-западнее Тараза (типового места для *C. reitteri*) (рис. 4), не сравнивается с *C. reitteri*. Зато В.А. Кащеев сравнивал его с *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *subplagiatus* Cameron 1928, описанным из Китая, с Тибета, с территории Джелеп-ла, которая вклинивается между индийским штатом Сикким и Бутаном, располагаясь рядом с типовым местом (Западная Бенгалия) для *C. longicollis* (рис. 4). Однако сравнение с *C. longicollis* и *C. burphuensis*, описанным из высокогорных районов штата Уттаракханд (рис. 4), территория которого заметно ближе к Казахстану, чем Джелеп-ла и Западный Бенгал, при описании *C. talassicus* также не было проведено.

Ранее мы уже неоднократно обсуждали значительную внутривидовую изменчивость в роде *Coprophilus* Latreille 1829, что определяет высокое таксономическое значение строения гениталий самцов (Гильденков, 2015, 2015а, 2019, 2019а, 2020, 2020а; Gildenkov, 2016, 2017, 2017а).

Нами изучены типовые материалы для всех указанных выше видов и, кроме того, многочис-

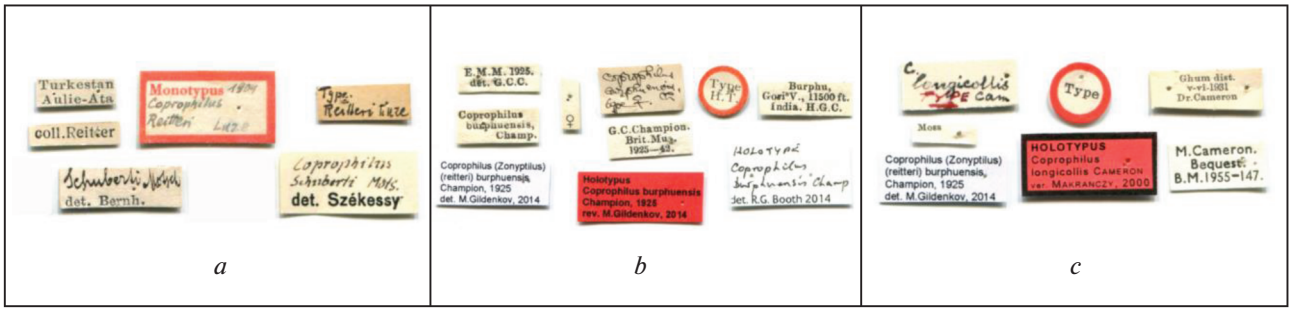


**Рис. 2.** Этикетки: *a* – *C.* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904, голотип; *b* – *C.* (*Z.*) *burphuensis* Champion 1925, голотип; *c* – *C.* (*Z.*) *longicollis* Cameron 1941, голотип.

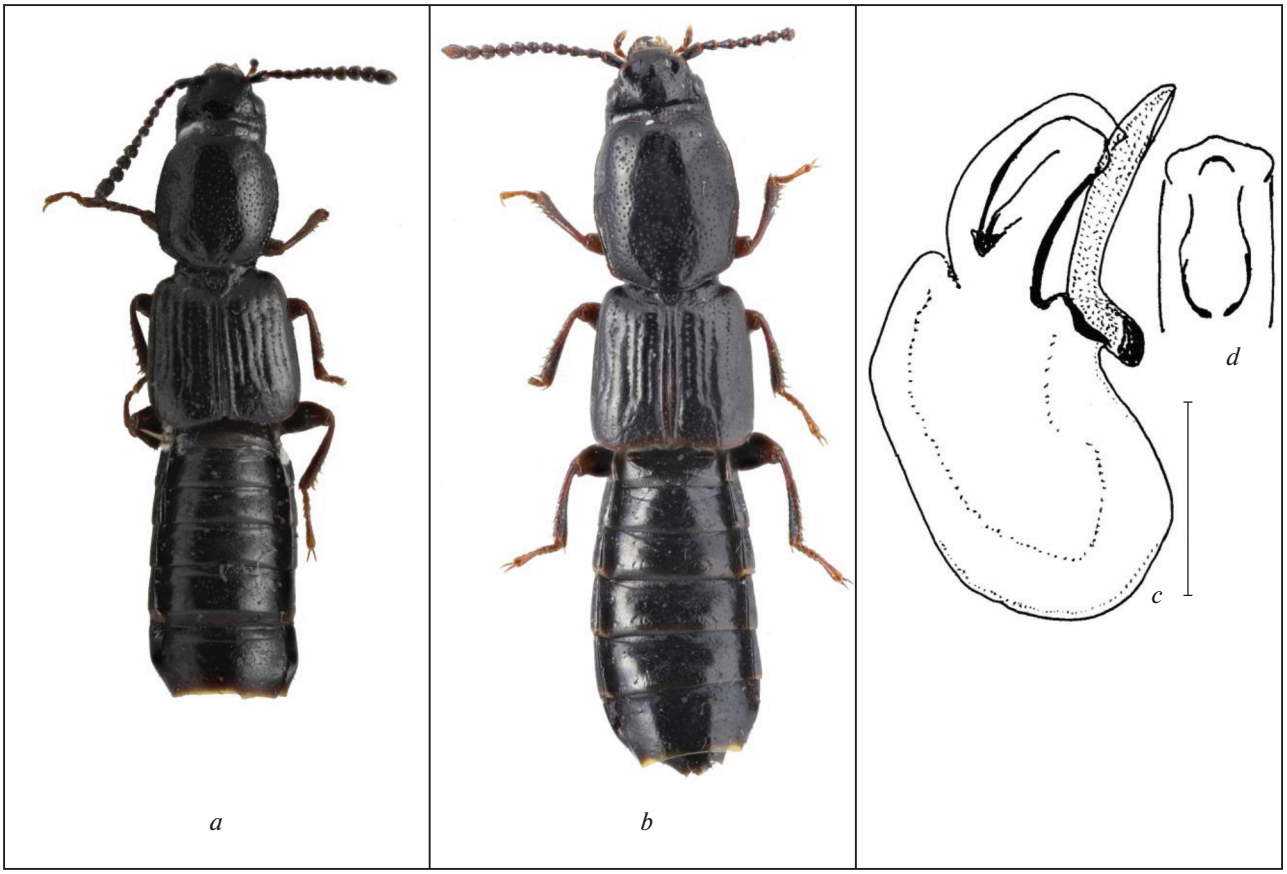


**Рис. 3.** *Coprophilus* spp.: *a* – *C.* (*Zonyptilus*) *talassicus* Kastcheev 2003, внешний вид дорсально, голотип; *b* – *C.* (*Z.*) *reitteri* Luze 1904, внешний вид дорсально, самец, Таджикистан; *c* – *C.* (*Z.*) *reitteri*, Таджикистан, эдеагус латерально; *d* – *C.* (*Z.*) *reitteri*, Таджикистан, вершина эдеагуса дорсально. Масштаб: *c*, *d* – 0.25 мм.

ленные экземпляры *Coprophilus* из Казахстана, Кыргызстана, Таджикистана, Пакистана, Индии и Непала, что позволило придти к правильному пониманию вида *C. reitteri*.

***Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri*** Luze 1904

(рис. 1*a*–1*c*; 2*a*–2*c*; 3*a*–3*d*; 4)

*Coprophilus* (*Zonoptilus*) *reitteri* Luze 1904: 69

= *Coprophilus burphuensis* Champion 1925, **syn. n.**

= *Coprophilus* (*Zonoptilus*) *longicollis* Cameron 1941, **syn. n.**

= *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *talassicus* Kastcheev 2003, **syn. n.**

Материал типовой. *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904 (рис. 1*a*; 2*a*; 4): Голотип (по монотипии) самка [LB = 5.7 – LH = 0.63 – WH = = 0.87 – LP = 1.07 – WP = 1.17 – LE = 1.56 – WE =

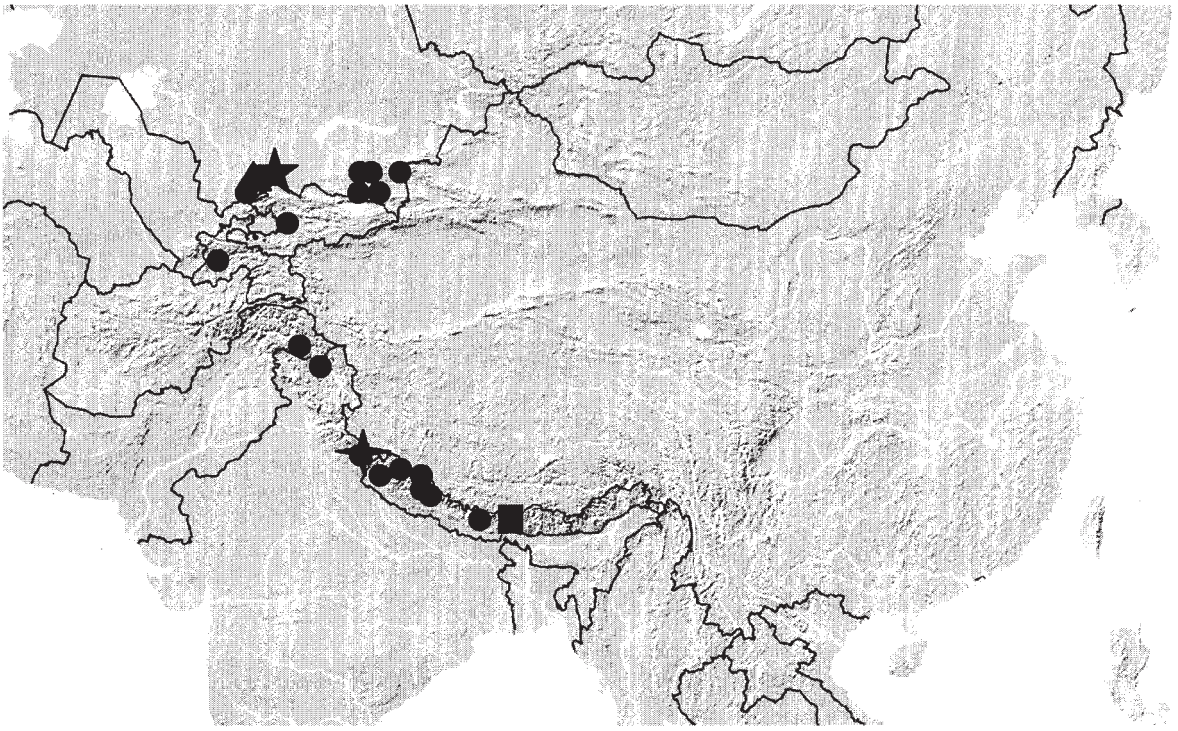

**Рис. 4.** Карта распространения *C.* (*Zonyptilus*) *reitteri*: пятиконечная звездочка – голотип *C. reitteri*, четырехконечная звездочка – голотип *C. burphuensis*, квадрат – голотип *C. longicollis*, треугольник – голотип *C. talassicus*, кружки – серийный материал *C. reitteri*.

= 1.47], Казахстан, Тараз "Turkestan | Aulie-Ata" "Type. *Reitteri* Luze" "coll. Reitter" "Monotypus 1904 *Coprophilus Reitteri* Luze" "*shuberti* Motsch | det. Bernh." "*Coprophilus schuberti* Mots. | det. Székessy" "*Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze, 1904 | det. M. Gildenkov, 2016" (HNHM).

*Coprophilus* (*Zonyptilus*) *burphuensis* Champion 1925 (рис. 1*b*; 2*b*; 4): Голотип (по монотипии) самка [LB = 5.3 – LH = 0.57 – WH = 0.79 – LP = 1.00 – – WP = 1.03 – LE = 1.30 – WE = 1.24], Инди, Уттаракханд "♀" "Burphu, Gori V., 11500 ft. India. H.G.C." "Type" "*Coprophilus burphuensis* Champ." "E.M.M. 1925 | det. G.C.C." "G.C. Champion. Brit. Mus. 1925–42." "*Coprophilus burphuensis* Ch ♀" "Holotype *Coprophilus burphuensis* Champ. det. R.G. Booth 2014" "Holotypus *Coprophilus burphuensis* Champion, 1925 | rev. M. Gildenkov, 2014" "*Coprophilus* (*Zonyptilus*) (*reitteri*) *burphuensis* Champion, 1925 | det. M. Gildenkov, 2014" (BMNH).

*Coprophilus* (*Zonyptilus*) *longicollis* Cameron 1941 (рис. 1*c*; 2*c*; 4): Голотип (по монотипии) самец [LB = 5.7 – LH = 0.60 – WH = 0.86 – LP = 1.43 – – WP = 1.22 – LE = 1.40 – WE = 1.17], Индия, Западная Бенгалия "Moss" "Ghum dist. v-vi-1931 Dr. Cameron" "Type" "*C. longicollis* Cam. TYPE" "M. Cameron. Bequest. B.M. 1955-147" "HOLOTYPUS *Coprophilus longicollis* Cameron | ver. Makranczy, 2000" "*Coprophilus* (*Zonyptilus*) (*reitteri*) *burphuensis* Champion, 1925 | det. M. Gildenkov, 2014" (BMNH).

*Coprophilus* (*Zonyptilus*) *talassicus* Kastcheev 2003 (рис. 3*a*; 4): Голотип самец [LB = 5.0 – LH = = 0.57 – WH = 0.79 – LP = 1.19 – WP = 1.07 – LE = = 1.20 – WE = 1.26] "16.06.2001 | Казахстан, Аксу-Джабаглы, ур. Кши-Каинды | V. Kastcheev" "Holotypus | *Coprophilus talassicus* Kastch. | V. Kastcheev" "Holotypus *Coprophilus talassicus* Kastcheev | rev. M. Gildenkov, 2015" "*Coprophilus* (*Zonyptilus*) (*reitteri*) *burphuensis* Champion, 1925 | det. M. Gildenkov, 2015" "Zoological Institute RAS | ЗИН РАН, С-Пб" (ZIN). Паратипы: 1♀ [была смонтирована на одной площадке с голотипом] "16.06.2001 | Казахстан, Аксу-Джабаглы, ур. Кши-Каинды | V. Kastcheev" "Paratypus *Coprophilus talassicus* Kastcheev | rev. M. Gildenkov, 2015" "*Coprophilus* (*Zonyptilus*) (*reitteri*) *burphuensis* Champion, 1925 | det. M.Gildenkov, 2015" "Zoological Institute RAS | ЗИН РАН, С-Пб" (ZIN); 1♀ "19.06.2001 | Казахстан, Аксу-Джабаглы, ур. Кши-Каинды | V. Kastcheev" "Paratypus | *Coprophilus talassicus* Kastch. | V. Kastcheev" "Paratypus *Coprophilus talassicus* Kastcheev | rev. M. Gildenkov, 2015" "*Coprophilus* (*Zonyptilus*) (*reitteri*) *burphuensis* Champion, 1925 | det. M. Gildenkov, 2015" "Zoological Institute RAS | ЗИН РАН, С-Пб" (ZIN).

Другой материал. *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904 (рис. 3*b*, 3*c*, 3*d*; 4): **Казахстан:** 1♂ “7–8.06.2013 S Kazakhstan. Zailiysky Alatau. Prokhodnayaya riv. 43.0424 N 76.9183 E h = 2670 m | *Kolov*” (cAK); 3 ex. “16.08.2013 S Kazakhstan. Zailiysky Alatau mts. Gorelnik gorge. 43 06′55″ N 77 02′42″ E h = = 2757 m | *Kolov*” (cAK); 2 ex. “10.10.2013 S Kazakhstan. Zailiysky Alatau mts. Kok-Zhaylau. | *Kolov*” (cAK); 1♂ “7–8.06.2013 S Kazakhstan. Zailiysky Alatau. Prokhodnayaya riv. 43.0424 N 76.9183 E h = = 2670 m | *Kolov*” (cMG); 1♀ “19.06.2001 | Казахстан, Аксу-Джабаглы, ур. Кши-Каинды | V. Kastcheev” “Zoological Institute RAS | ЗИН РАН, С-Пб” (cMG); 6 ex. “10.07.1991 | Kazakhstan, Ile Alatau, Bolshoe Almatinskoe lk. | V. Kastcheev” “Zoological Institute RAS | ЗИН РАН, С-Пб” (ZIN); 1 ex. “13.06.1991 | Казахстан, Джунгарский Алатау, верх. р. Казан | V. Kastcheev” “Zoological Institute RAS | ЗИН РАН, С-Пб” (ZIN); 1♀ “Alma-Ata Medeo, 20.4.1976/ leg. Braasch” (MNHUB); 2♀♀ “Kasakhstan Medeo Umgeb. 1500 – 1700 m. 10.5.1973 leg. W.H.-MUCHE” “*Coprophilus schuberti* Mots. (*reitteri* Luze) det. E. Ulbrich 1976” “Sammlung Dr. Ulbrich” (SMNS; 1♀ – cMG); 1♂, 4♀♀ “S-Kazakhstan, 2600 m, E Zailiyskyi–Alatau, Belshabdar river, 26.VI.2002 Putchkov” (cVA; 1♀ – cMG).

**Кыргызстан:** 1♂, 1 ex. “KYRGYZSTAN/Osch NP Kara Shoro, Uzgenskij Chrebet, 20.VII.2003 40°43′07 N 73°03′00 E 2900 m, leg. L.Schmidt” (cVA; 1 ex. – cMG).

**Таджикистан:** 2♂♂, 1♀ “TAJIKISTAN, Varzob distr. Khodja obi Garm, 2000 m, 21.–24.III.2015, A. Barševskis leg.” (DUISB; 1♂ – cMG (рис. 3*b*–3*d*)).

**Пакистан:** 1♂ “PAKISTAN: Azad Jammu & Kashmir, SW Garhi, 1500 m, 10.–20.VII.2003” (cMG); 1♂ “PAKISTAN: Azad Jammu & Kashmir, nr Junkar, 3800–4000 m, 10.–17.VIII.2009, leg. V. Gurko” “Sammlung M. Schülke Berlin” (cMSch); 2♀♀ “PAKISTAN: Azad Jammu & Kashmir, nr Junkar, 3800–4000 m, 10.–17.VIII.2009, leg. V. Gurko” “Sammlung M. Schülke Berlin” (cMSch; 1♀ – cMG); 1♀ “PAKISTAN: Azad Jammu & Kashmir, NW Junkar, 4000 m, 1.–10.VIII.2003” (cMSch).

**Индия:** 1♂ “N INDIA, Uttarakhand, 10–12.04.2012, Uttarkashi Distr., 30*44.999′ N 078*34.412′ E, 1446 m, 14 km E Uttarkashi, Shavrin A. V. leg.” (cMG); 1♂ “INDE-CACHEMIRE depuis le de Shesnag jusqu’a Randam Gar M. TRONQUET 07/07/1989” (cMT).

**Непал:** 1♂ “NEPAL: Solu Khumbu Lamiura Danda, 3500–3800 m, 27°34′ N 86°30′ E, 28.V.–29.V.2013 leg. Hagge & Schmidt” “collection NATURKUNDE MUSEUM ERFURT” (NKME); 1♂ “NEPAL, Solu Khumbu S Dudh Kund 44–4600 m 27°42′ N, 86°35′ E, 25.V.2013, leg. Schmidt” “collection NATURKUNDE MUSEUM ERFURT” (NKME); 1 ex. “NEPAL, Prov. Karnali Distr. Humla, 16 km W Simikot, 3–4 km NW Sankha La, 3900–4250 m NN” “29.VI.2001, alpine meadows, pasture 29°57′18″ N 81°39′30″ E | leg. M. Hartmann” (NKME); 1♀ “NEPAL, Prov. Karnali SE Churta/ Gesiebe 3400 m NN 06.V.1995 | leg.: J. Weipert” (NKME); 1♀ “NEPAL Prov. Seti Distr. Bajura 19 km W Simikot, Kuwadi Khola 3500 m 29°53′14″ N, 81°38′40″ E 04.–05.07.2001 leg. A. Kopetz | riverbank, coniferous-birch-forest” (NKME); 1♀ “Nepal 439 Mustang Distr. Purano Marpha 3200 m, 9.–11.V.1995 MARTENS & SCHAWALLER” (SMNS); 1♂ “Nepal-Himalaya, Annapurna Mts. S Lamjun Himal 10 km SO Sikles W Taunja Dada 3600–4000 m 21.05.1993, leg. J. Schmidt” “*Coprophilus major* Coiffait | det. G Makranczy, 2001” “*Coprophilus reitteri* Luze, 1904 | det. M. Gildenkov, 2019” (HNHM); 1♀ “NEPAL Manaslu Himal Rumche Tal to Rupina La pass 24.6.01 4200 m leg. S. Tamag et al.” “Collection NATURKUNDEMUSEUM ERFURT” (NKME); 1♀ “Nepal Prov. Kamali Gothichur 29°11′54″ N 82°18′36″ E 06.VI.007 2900 m Leg. F. Creutzburg” “Collection NATURKUNDEMUSEUM ERFURT” (NKME); 1♂, 1♀ “NEPAL, Dhaulagiri SE slope, SW slope of Lete pass, 15.V.2002, 3800–3900 m NN, leg. J. Schmidt” (NKME; 1♀ – cMG); 1♂ “NEPAL, Prov. Karnali Distr. Dolpa/Lumla. PaB NW Chaurikot 3800 m NN, 17.V.1995 leg. M. Hartmann” (cMG); 1♂ “NEPAL, Prov. Karnali Distr. Dolpa, Kagmara Lekh Garpung Khola Hochplat. 4100 m 12.V.1995 leg. A. Weigel” (NKME).

Все изученные нами экземпляры, несмотря на довольно большую изменчивость в размерах и пропорциях тела, относятся к одному виду *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904, с характерным строением внутреннего мешка эдеагуса самца. На основании этого устанавливается синонимия: *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904 = *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *burphuensis* Champion 1925, syn. n.; = *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *longicollis* Cameron 1941, syn. n.; = *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *talassicus* Kastcheev 2003, syn. n.

Описание. Самец (рис. 3*b*–3*d*), Таджикистан, “TAJIKISTAN, Varzob distr. Khodja obi Garm, 2000 m, 21.–24.III.2015, A. Barševskis leg.” (cMG) [LB = 7.0 – LH = 0.66 – WH = 0.97 – LP = = 1.66 – WP = 1.36 – LE = 1.57 – WE = 1.53]. Тело слабо выпуклое, покровы довольно блестящие. Голова, переднеспинка, брюшко и основание антенн черно-бурые; надкрылья и 7–11 членики антенн темно-бурые с красноватым оттенком; ноги бурые с красноватым оттенком.

Голова поперечная, наибольшую ширину имеет в области висков. Глаза небольшие, слабо выпуклые; виски плавно расширяются к основанию головы. На уровне заднего края глаз проходит глубокая поперечная борозда (рис. 3*b*). У вершины внутреннего края антеннальных бугорков имеются продольные овальные вдавления. Поверхность головы четко, крупно и редко пунктирована. Пунктировка не равномерная, точки рас-

полагаются на разном расстоянии друг от друга; диаметр точек примерно в 2 раза превосходит диаметр фасетки глаза; расстояния между точками сильно различаются, но, как правило, значительно больше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие (рис. 3*b*). Антенны довольно длинные. Первый членик удлиненный, цилиндрический, его длина более чем в 2 раза превосходит наибольшую ширину; 2-й членик удлиненный, конусовидный, его длина примерно в 2 раза превосходит наибольшую ширину, он значительно короче и у́же 1-го; 3-й – конусовидный, строением сходен со 2-м; 4–6-й членики сходного строения и размеров, примерно равной длины и ширины; 7–10-й членики конусовидные, немного массивнее 4–6-го, слабо поперечные; 11-й членик заострен на вершине, его длина примерно в 1.5 раза превосходит ширину. Пять последних члеников более густо покрыты волосками.

Переднеспинка (рис. 3*b*) выпуклая, наибольшей ширины достигает примерно на середине своей длины. Переднеспинка окантована по всему периметру, у оснований боковых краев окантовка зубчатая (рис. 3*b*). Поверхность переднеспинки четко, крупно и довольно редко пунктирована. Пунктировка не равномерная, точки располагаются на разном расстоянии друг от друга; диаметр точек примерно в 2 или 2.5 раза превосходит диаметр фасетки глаза; расстояния между точками различаются, но, как правило, заметно больше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие. Характер пунктировки сходен с пунктировкой головы, но точки на переднеспинке расположены более равномерно (рис. 3*b*). У основания переднеспинки, по обе стороны от медиальной линии, имеются небольшие округлые вдавления, образованные несколькими слившимися точками (рис. 3*b*).

Надкрылья слабо выпуклые. На поверхности каждого надкрылья хорошо различимы шесть бороздок, которые образованы слившимися точками (рис. 3*b*). Гребни, образующиеся между бороздками, гладкие, блестящие, с редкими поперечными штрихами на поверхности. У вершины и по боковому краю надкрылий имеется неравномерная, сглаженная и редкая пунктировка; диаметр точек заметно меньше, чем на переднеспинке; промежутки гладкие, блестящие, с редкими штрихами. Надкрылья узко окантованы.

Поверхность брюшка покрыта нежной шагренировкой (рис. 3*b*).

Эдеагус имеет объемное яйцевидное основание и трубчатую апикальную часть с характерной склеротизацией (рис. 3*c*, 3*d*).

С а м к а. Окраской и размерами самки в целом сходны с самцами, но половой диморфизм хорошо выражен, самцы имеют значительно более выпуклую и объемную переднеспинку. Пунктировка поверхности головы и переднеспинки самок немного более равномерная и густая.

И з м е н ч и в о с т ь. Размеры (мм) тела и его отдельных частей у разных особей (рис. 1*a*–1*c*, 3*a*, 3*b*) могут варьировать в значительных пределах (см. выше описание материала). Нам известна изменчивость длины тела самца от 4.7 мм [♂ “S-Kazakhstan, 2600 m, E Zailiyskyi–Alatau, Belshabdar river, 26.VI.2002 Putchkov” (cVA)] до 7.0 мм (рис. 3*b*). Окраска надкрылий может быть (как правило у самок) немного более светлой, чем у описанного выше самца.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й  д и а г н о з. Размерами, характером пунктировки и планом строения эдеагуса наиболее сходен с описанными из северо-западной Индии *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *alticola* Fauvel 1904 и *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *major* Coiffait 1982, от которых надёжно отличается строением апикальной части эдеагуса. Кроме того, от *C. alticola* отличается одноцветной окраской надкрылий, а от *C. major* – менее выпуклым телом и меньшими размерами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Гималаи и прилегающие к ним горные системы, Памиро-Алай, Тянь-Шань (рис. 4).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность своим коллегам и кураторам коллекций, предоставившим материалы для изучения: Alexey Shavrin (DUISB, Даугавпилс); György Makranczy (HNHM, Будапешт); Manfred Uhlig (MNHUB, Берлин); Marc Tronquet (Молитг-ле-Бен); Matthias Hartmann (NKME, Эрфурт); Michael Schülke (Берлин); Roger Booth (BNHM, Лондон); Wolfgang Schawaller (SMNS, Штутгарт); Volker Assing (Ганновер); Александр Колов (Алматы); Борис Катаев (ZIN, Санкт-Петербург). Особую благодарность автор выражает Кириллу Макарову за фотографии (Московский педагогический государственный университет, Москва).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гильденков М.Ю.*, 2015. К вопросу внутривидовой изменчивости в родах *Carpelimus* и *Coprophilus* (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Современные проблемы энтомологии Восточной Европы: материалы I Международной конференции (Минск, 8–10 сентября 2015 г.). Минск: Экоперспектива. С. 85–88.

*Гильденков М.Ю.*, 2015а. *Coprophilus schubertii* (Motschulsky, 1860) и *Coprophilus piceus* (Solsky, 1867). *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *pseudopiceus* – новый вид из Европы (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Известия Смоленского государственного университета. № 2/1. С. 6–17.

*Гильденков М.Ю.*, 2019. К пониманию видов *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *pennifer* (Motschulsky 1845) и *C.* (*Zonyptilus*) *marginalis* (Reitter 1894) (Coleoptera, Staphylini-

dae) // Зоологический журнал. Т. 98. № 1. С. 19–27. [*Gildenkov M.Yu.*, 2019. Entomological Review. V. 99. № 2. P. 193–202.].

*Гильденков М.Ю.*, 2019а. Новый синоним *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *solskyi* Bernhauer, 1908 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 15. № 2. С. 253–256.

*Гильденков М.Ю.*, 2020. К изучению синонимии *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *pennifer* (Motschulsky 1845) (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Зоологический журнал. Т. 99. № 9. С. 988–998. [*Gildenkov M.Yu.*, 2020. Entomological Review. V. 100. № 7. P. 1009–1019.].

*Гильденков М.Ю.*, 2020а. О синонимах вида *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *solskyi* Bernhauer, 1908 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Самарский научный вестник. Т. 9. № 4. С. 43–48.

*Кащеев В.А.*, 2003. Новые Coprophilini (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Казахстана // Tethys Entomological Research. V. 8. P. 125–130.

*Bernhauer M.*, 1908. Beitrage zur Kenntnis der paläarktischen Staphyliniden-Fauna // Münchner Koleopterologische Zeitschrift. B. 3. S. 320–335.

*Cameron M.*, 1941. Descriptions of new Staphylinidae (Coleopt.) // The Proceedings of the Royal Entomological Society of London. V. 10. P. 56–60, 142–147.

*Champion G.C.*, 1925. Some Indian Coleoptera // The Entomologist's Monthly Magazine. V. 61. P. 101–112, 169–181.

*Gildenkov M.Yu.*, 2016. New for Russia rove beetles of the subfamily Oxytelinae (Coleoptera: Staphylinidae), with notes on the synonymy of *Coprophilus sibiricus* // Far Eastern Entomologist. № 307. P. 17–20.

*Gildenkov M.Yu.*, 2017. A new species of the genus *Coprophilus* Latreille, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from central China // Far Eastern Entomologist. № 334. P. 17–20.

*Gildenkov M.Yu.*, 2017a. New synonymies of *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *pentatoma* Fauvel, 1897 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Zootaxa. V. 4306. № 1. P. 130–136.

*Herman L.H.*, 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1785 to the end of the second Millennium // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 265. P. 1– 4218.

*Luze G.*, 1904. Zwei neue Käferarten aus Russisch-Central-Asien // Münchener Koloepterologischen Zeitschrift. B. 2. S. 69–70.

*Schülke M., Smetana A.*, 2015. Oxytelinae // Löbl I., Löbl D. (edit.) Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 1 (Hydrophiloidea – Staphylinoidea). Leiden–Boston: Brill. P. 757–795.

*Tóth L.*, 1988. Contribution to the knowledge of some Palearctic *Coprophilus* Latreille, 1829 species (Coleoptera: Staphylinidae, Oxytelinae) // Folia Entomologica Hungarica. V. 49. P. 197–203.

# NEW SYNONYMS OF *COPROPHILUS* (*ZONYPTILUS*) *REITTERI* LUZE 1904 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE)

**M. Yu. Gildenkov***

*Smolensk State University, Smolensk, 214000 Russia*

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

Both revision of the type material of four species of the genus *Coprophilus* Latreille 1829 and a study of additional samples of *Coprophilus* (*Zonyptilus*) *reitteri* Luze 1904 from Kazakhstan, Kyrgyzstan, Tajikistan, Pakistan, India and Nepal show that *C.* (*Z.*) *burphuensis* Champion 1925, *C.* (*Z.*) *longicollis* Cameron 1941 and *C.* (*Z.*) *talassicus* Kastcheev 2003 are subjective junior synonyms of *C. reitteri*.

*Keywords:* Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae, *Coprophilus*, taxonomy, distribution

**EDN:** RUWXOG
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 424–438*

*УДК 595.768.13*

# СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЖУКА-ЗЕРНОВКИ *MEGABRUCHIDIUS DORSALIS* (FÅHRAEUS 1839) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, BRUCHINAE) В ВОСТОЧНОМ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ

**© 2022 г. Т. В. Никулина[a, b, *], В. В. Мартынов[b, **]**

[a] *Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия*

[b] *Государственное учреждение "Донецкий ботанический сад", Донецк, 283059 Донецкая Народная Республика*

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

***e-mail: martynov.scarab@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.03.2021 г.
После доработки 15.11.2021 г.
Принята к публикации 17.11.2021 г.

Исследовали особенности жизненного цикла, трофические связи, распространение и вредоносность инвазивного вида жуков-зерновок *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus 1839) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) на территории Восточного Причерноморья. Развитие личинок проходит в семенах гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L.) и бундука канадского (*Gymnocladus dioicus* (L.) K. Koch). В течение года развиваются две или три генерации, зимуют личинки или имаго. Зараженность семян гледичии достигает 94%, бундука – 100%. К настоящему времени *M. dorsalis* имеет сплошной ареал, охватывающий практически всю зону интродукции гледичии в Евразии. В формировании европейских популяций зерновки ведущую роль, вероятно, сыграл занос, а среднеазиатских – саморасселение из Юго-Восточной Азии. Евразиатские популяции *M. dorsalis*, адаптированные к развитию на гледичии трехколючковой, в случае заноса в Северную Америку представляют угрозу естественным лесам с участием гледичии и бундука канадского.

*Ключевые слова: Megabruchidius dorsalis*, инвазия вредителя, жизненный цикл, трофические связи, Евразия, *Gleditsia triacanthos*, *Gymnocladus dioicus*

**DOI:** 10.31857/S0044513422040080

Жуки-зерновки (Chrysomelidae, Bruchinae) – всесветно распространенное подсемейство жесткокрылых, насчитывающее в мировой фауне около 1700 видов (Ribeiro-Costa, Almeida, 2012), большинство из которых обитает в тропических и субтропических регионах (Borowiec, 1987). Примерно 30 видов Bruchinae относятся к экономически значимым вредителям сельского хозяйства и запасов, из них 9 стали космополитами (Kingsolver, 2004).

В Европе зарегистрировано более 170 видов жуков-зерновок, 42 из которых (т.е. около 25%) имеют чужеродное происхождение (Anton, 2010; Beenen, Roques, 2010; Yus Ramos et al., 2014). К числу инвазивных видов, развивающихся в семенах древесных бобовых растений, относится *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus 1839) – восточнопалеарктический вид, к настоящему времени найденный в 17 странах Европы и Азии, а также в Южной Америке (Di-Iorio, 2005, 2015; Yus Ramos, 2009; Fritzsche, Delobel, 2012; Martynov, Nikulina, 2014; Rheinheimer, 2014; Коротяев, 2015; Říha, Bezdek, 2015; Rabitsch, 2016; Ruta et al., 2017).

Естественный ареал *M. dorsalis* охватывает Китай (включая о-в Тайвань), Японию, а также ориентальную зоогеографическую область (от Индии до Папуа – Новой Гвинеи) (Morimoto, 1989; Anton, 2010). На территории Европы вид впервые зарегистрирован в 1989 г. в Италии (Migliaccio, Zampetti, 1989). В 2008 г. отмечен в Венгрии и Швейцарии (Yus Ramos, 2009), в 2011 г. – во Франции (Fritzsche, Delobel, 2012), в 2012 г. в Германии (Rheinheimer, 2014), в 2014 г. в Словакии (Říha, Bezděk, 2015), в 2015 г. в Румынии (Pintilioaie et al., 2018), в 2016 г. в Австрии (Rabitsch, 2016), в 2017 г. в Польше (Ruta et al., 2017) и Словении (Sajna, 2019), в 2018 г. в Грузии (Мартынов и др., 2018).

В России *M. dorsalis* впервые найден в 2013 г. в Краснодарском и Ставропольском краях (Коротяев, 2015), в 2015 г. выявлен в Ростовской обл.,

Кабардино-Балкарской Республике, Республике Крым (Мартынов, Никулина, 2016, 2016а) и Волгоградской обл. (Белицкая и др., 2019), в 2019 г. в Республике Северная Осетия – Алания, Республике Ингушетия, Чеченской Республике, Республике Дагестан и Республике Калмыкия (Мартынов и др., 2020).

На территории Украины *M. dorsalis* впервые выявлен в 2014 г. в Донецкой (Martynov, Nikulina, 2014) и Киевской (Fursov, Nazarenko, 2015) областях, в 2016 г. обнаружен в Луганской обл. (Мартынов и др., 2016), в 2017 г. – в Днепропетровской обл. (Зайцева, 2018), в 2018 г. – в Харьковской обл. (Lezhenina, Vasylieva, 2018), в 2019 г. – в Закарпатской (Мателешко, 2019) и Запорожской областях (Sytschak, 2019).

В Азии за пределами естественного ареала вид отмечен в Туркменистане (Anton, 2010). По личному сообщению К.-В. Антона, указание *M. dorsalis* как чужеродного для Монголии (Anton, 2010) основано на том, что в описании *Bruchidius rufopygidialis* Motschulsky 1874 (= *M. dorsalis*) Монголия приведена как типовая местность. Во второй половине XIX в. Монголия включала также территорию современной китайской провинции Внутренняя Монголия, из которой, по всей видимости, и происходит типовой материал *B. rufopygidialis*.

Кроме того, нам известны экземпляры *M. dorsalis*, собранные в Ташкенте (пос. Улугбек) в 2011 г., что является первым указанием для Узбекистана. В 2015 г. *M. dorsalis* был обнаружен в Казахстане (Темрешев, Валиева, 2016), в 2017 г. – в Кыргызстане (Габрид, 2017).

В 2002 г. *M. dorsalis* был выявлен в Южной Америке на территории Аргентины (Di-Iorio, 2005, 2015).

В задачи наших исследований входили анализ современного распространения и динамики инвазионного процесса, изучение жизненного цикла *M. dorsalis* на территории Восточного Причерноморья, выяснение его фактических и потенциальных трофических связей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в период с 2014 по 2020 г. Особенности биологии *M. dorsalis* изучали на стационарных участках в парке Шахтостроителей и на территории Донецкого ботанического сада (Донецк). Плоды гледичии урожая 2014 г. собирали с октября 2014 г. по март 2015 г. ежемесячно, а с марта 2015 г. по июль 2015 г. еженедельно; плоды урожая 2015–2018 гг. собирали ежемесячно в течение всего года. Каждая проба содержала 40 плодов, общее число семян в пробе в среднем составляло 700. Всего было вскрыто более 20 тыс. семян гледичии. Перед вскрытием семена извлекали из плодов, заливали кипятком и оставляли на сутки. Извлеченных из семян личинок, куколок и имаго фиксировали в 96%-ном спирте. Помимо семян, предназначенных для вскрытия, дополнительно отбирали семена для выведения имаго. Вышедших жуков содержали в пластиковых контейнерах объемом 0.5 л. Контрольной группе в качестве пищи предлагали мед, экспериментальную группу не кормили. Для откладки яиц самкам предоставляли различные субстраты – фильтровальную бумагу, плоды гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L.), бундука канадского (*Gymnocladus dioicus* (L.) K. Koch) и извлеченные из них семена, а также семена других бобовых – фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.), нута (*Cicer arietinum* L.), бобов (*Vicia faba* L.), гороха (*Pisum sativum* L.), чечевицы (*Lens culinaris* Medik.), чины (*Lathyrus sativus* L.), сои (*Glycine max* (L.) Merr.) и вигны (*Vigna sesquipedalis* (L.) Walp.). Количество внедрений в семена подсчитывали под бинокулярным микроскопом Zeiss Stemi 200-C. Смертность преимагинальных фаз определяли в процессе вскрытия семян. Для изучения возможности зимовки в фазе имаго в октябре 2015 г. 25 жуков изолировали в пластиковом контейнере объемом 1 л, на 5 см заполненном почвой и на 3 см – листовым опадом; контейнер содержали в неотапливаемом помещении до наступления устойчивых положительных температур в апреле 2016 г. Зараженность семян определяли подсчетом лётных отверстий на семенах ($n$ = 100) гледичии трехколючковой и бундука канадского, собранных в естественных условиях. После завершения наблюдений лабораторная популяция *M. dorsalis* была ликвидирована.

Фотосъемку производили камерой AxioCam ERc5S, установленной на бинокулярный микроскоп Carl Zeiss Stemi 2000-C, фотоаппаратами Nikon COOLPIX L120 и Canon PowerShot A640. Дополнительную обработку и стекинг фотоснимков, а также измерение яиц и головной капсулы личинок *M. dorsalis* проводили при помощи программного обеспечения Adobe Photoshop CS5 и ZEN 2012 (Blue Edition). Данные промеров яиц и головной капсулы личинок были обработаны стандартными методами математической статистики в программе Microsoft Excel. Гипотезу о случайности выбора личинкой семени при его заселении проверяли путем сравнения наблюдаемого распределения личинок в семенах с идеальным распределением Пуассона. Собранный материал хранится в коллекции авторов.

Для обозначения фаз развития *M. dorsalis* использованы следующие сокращения: O – яйцо; $L_1$, $L_2$, $L_3$, $L_4$ –личинки 1–4-го возрастов соответственно; P – куколка; I – имаго.

Для определения родовой и видовой принадлежности экземпляров использовали работы Боровца (Borowiec, 1987), Юс Рамоса (Yus Ramos, 2009), Юс Рамоса с соавторами (Yus Ramos et al., 2014).

**Материал.** Авторами было изучено примерно 9.5 тыс. экз. личинок, куколок и имаго *M. dorsalis*. Для сокращения объема текста фамилия сборщика материала, собранного авторами, не указывается.

**Украина, Донецкая обл.:** г. Донецк, *Gleditsia triacanthos*, Ворошиловский р-н: 1♂, 2♀♀, 01.09.2014; 3♂♂, 4♀♀, 26.09.2017, *Gymnocladus dioicus*; Киевский р-н: 1♂, 3♀♀, 29.05.2014; 3♂♂, 2♀♀, 15.10.2014; 6♂♂, 5♀♀, 17.10.2014; 9♂♂, 7♀♀, 22.12.2014; 18♂♂, 19♀♀, 05.06.2015; 4♂♂, 5♀♀, 11.06.2015; 8♂♂, 7♀♀, 19.06.2015; 235♂♂, 217♀♀, 21.07.2015; 1♀, 17.07.2018 (на свет); 1♀, 30.08.2020 (на цветках *Calystegia sepium*); Калининский район, парк Шахтостроителей: 53L, 08.02.2015; 61L, 1♂, 2♀♀, 01.03.2015; 63L, 1♂, 09.03.2015; 60L, 1♂, 15.03.2015; 60L, 3♀♀, 22.03.2015; 52L, 29.03.2015; 33L, 4♂♂, 2♀♀, 05.04.2015; 37L, 4♂♂, 5♀♀, 12.04.2015; 54L, 5♂♂, 6♀♀, 19.04.2015; 54L, 3♂♂, 4♀♀, 26.04.2015; 41L, 4♂♂, 1♀, 03.05.2015; 27L, 3♀♀, 10.05.2015; 39L, 6♂♂, 3♀♀, 17.05.2015; 106L, 4♂♂, 7♀♀, 24.05.2015; 210L, 11♂♂, 14♀♀, 31.05.2015; 292L, 7♂♂, 7♀♀, 07.06.2015; 367L, 4P, 10♂♂, 8♀♀, 14.06.2015; 311L, 14P, 7♂♂, 10♀♀, 21.06.2015; 376L, 52P, 9♂♂, 10♀♀, 28.06.2015; 147L, 62P, 23♂♂, 23♀♀, 05.07.2015; 249L, 69P, 91♂♂, 96♀♀, 12.07.2015; 278L, 9P, 7♂♂, 6♀♀, 09.10.2015; 20L, 7P, 72♂♂, 80♀♀, 09.11.2015; 176L, 16♂♂, 19♀♀, 09.12.2015; 73L, 1P, 1♂, 25.10.2016; Донецкий ботанический сад: 1♂, 15.06.2014; 1♀, 30.05.2016 (на цветках *Allium proliferum*); 1♀, 21.07.2017; 1♂, 1♀, 03.07.2018, И.С. Левченко; г. Авдеевка, *G. triacanthos*: 1♀, 02.04.2014; 1♀, 07.04.2014; 1♀, 2♂♂, 14.04.2014; 5♂♂, 8♀♀, 16.04.2014; 8♂♂, 8♀♀, 25.04.2014; 10♂♂, 13♀♀, 30.04.2014; 5♂♂, 5♀♀, 05.05.2014; 13♂♂, 11♀♀, 20.05.2014; Новоазовский р-н, Новоазовск, *G. triacanthos*: 91♂♂, 94♀♀, 27.05.2016; 9♂♂, 8♀♀, 15.09.2016; пгт Седово, 242♂♂, 238♀♀, 17.07.2015; с. Самсоново, усадьба заповедника “Хомутовская степь”, *G. triacanthos*: 19♂♂, 22♀♀, 09.05.2016; 20♂♂, 17♀♀, 10.05.2016; 1♀, 06.06.2016, А.И. Губин; 1♀, 09.07.2016 (на цветках *Tanacetum vulgare*); *G. triacanthos*: 8♂♂, 7♀♀, 14.09.2016; 11♂♂, 11♀♀, 10.10.2016; с. Самойлово, *G. triacanthos*: 13♂♂, 16♀♀, 18.10.2015; Старобешевский р-н, пгт Старобешево, *G. triacanthos*: 3♂♂, 2♀♀, 18.10.2015; Амвросиевский р-н, г. Амвросиевка, *G. triacanthos*: 87♂♂, 94♀♀, 09.11.2015, И.С. Левченко; 81L, 2P, 54♂♂, 56♀♀, 10.12.2015, И.С. Левченко; с. Благодатное, *G. triacanthos*: 7♂♂, 7♀♀, 02.08.2016; с. Успенка, *G. triacanthos* (в помещении): 2♀♀, 11.01.2018, А.А. Мирошниченко; Славянский р-н, г. Славянск, *G. triacanthos*: 3♀♀, 02.01.2016, Вч.В. Мартынов; Волновахский р-н, г. Волноваха, *G. triacanthos*: 32L, 3P, 418♂♂, 435♀♀, 01.05.2015, Я.И. Зиганшина. **Луганская обл.:** г. Луганск, сквер Луганского национального университета им. Тараса Шевченко, *G. triacanthos*: 15♂♂, 17♀♀, 26.09.2016; парк героев Великой отечественной войны, *Gymnocladus dioicus*: 22♂♂, 27♀♀; парк им. Горького, *Gleditsia triacanthos*: 23♂♂, 24♀♀, 26.09.2016; парк 1-го Мая, *Gymnocladus dioicus*: 6♂♂, 5♀♀, 25.09.2016; г. Свердловск, *Gleditsia triacanthos*: 2♂♂, 15.09.2019; г. Краснодон, *G. triacanthos*: 4♂♂, 4♀♀, 16.09.2019, О.П. Иванов. **Киевская обл.:** г. Киев, Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко, *Gymnocladus dioicus*: 3♀, 14.10.2015, А.В. Мартынов; там же, *Gleditsia triacanthos*: 5♂♂, 5♀♀, 14.10.2015, А.В. Мартынов.

**Российская Федерация, Республика Крым:** г. Ялта, Никитский ботанический сад, *G. triacanthos*: 12♂♂, 8♀♀, 18.09.2015; *G. triacanthos*: 6♂♂, 7♀♀, 14.09.2018; г. Симферополь, Ботанический сад им. Н.В. Багрова, *G. triacanthos*: 4♂♂, 1♀, 17.09.2015; г. Алушта, *G. triacanthos:* 3♂♂, 2♀♀, 16.09.2018; Алуштинский р-н, с. Изобильное, *G. triacanthos:* 1♂, 2♀♀, 12.09.2018; г. Керчь, *G. triacanthos*: 14♂♂, 14♀♀, 09.06.2018; Ленинский р-н, окр. с. Яковенково, *G. triacanthos:* 3♂♂, 2♀♀, 10.06.2018; г. Севастополь: *G. triacanthos:* 90♂♂, 93♀♀. **Ростовская обл.:** г. Ростов-на-Дону, *G. triacanthos*: 17♂♂, 13♀♀, 03.03.2016; *G. triacanthos*: 12♂♂, 13♀♀, 27.07.2017; *G. triacanthos*: 20♂♂, 16♀♀, 04.06.2018; Кагальницкий р-н, с. Берёзовая Роща, *G. triacanthos*: 20♂♂, 23♀♀, 24.07.2015; Цимлянский р-н, пос. Дубравный, *G. triacanthos*: 54♂♂, 48♀♀, 25.07.2017; Усть-Донецкий р-н, станица Раздорская, *G. triacanthos*: 9♂♂, 10♀♀, 26.07.2017; Сальский р-н, с. Бараники, *G. triacanthos*: 32♂♂ 35♀♀, 20.07.2018. **Республика Калмыкия:** г. Городовиковск, *G. triacanthos*: 17♂♂, 19♀♀, 20.07.2018. **Волгоградская обл.:** Чернышковский р-н, окр. с. Нижнегнутово, *G. triacanthos*: 1♀, 25.07.2017. **Краснодарский край:** Староминской р-н, станица Староминская, *G. triacanthos*: 35♂♂, 33♀♀, 05.06.2018; Каневской р-н, хутор Труд, *G. triacanthos*: 36♂♂, 30♀♀, 06.06.2018; Тихорецкий район, хутор Карасёв, *G. triacanthos*: 31♂♂, 34♀♀, 27.07.2018; Тимашёвский р-н, хутор Калинина, *G. triacanthos*: 149♂♂, 158♀♀, 08.08.2015; г. Тимашёвск, на соцветиях *G. triacanthos*: 1♀, 23.05.2019; Калининский р-н, хутор Гречаная Балка, *G. triacanthos*: 26♂♂, 29♀♀, 06.06.2018; Темрюкский р-н, г. Темрюк, *G. triacanthos*: 109♂♂, 112♀♀, 09.08.2015; 4♂♂, 5♀♀, 06.06.2018; станица Тамань, *G. triacanthos*: 30♂♂, 35♀♀, 08.06.2018; поселок Батарейка, *G. triacanthos*: 19♂♂, 24♀♀, 08.06.2018; поселок Береговой: 2♂♂, 1♀, 08.06.2018; г. Армавир, *G. triacanthos*: 15♂♂, 18♀♀, 27.07.2018; г. Сочи, *Gleditsia* sp.: 1♀, 15.10.2017. **Ставропольский край:** Апанасенковский р-н, с. Дивное, 68♂♂, 76♀♀, 24.08.2019; Изобильненский р-н, пгт Солнечнодольск, *G. triacanthos*: 28♂♂, 24♀♀, 21.07.2018; г. Благодарный, *G. triacanthos*: 1♂, 2♀♀, 23.07.2018; г. Ставрополь, *G. triacanthos*: 35♂♂, 35♀♀, 21.07.2018; Левокумский р-н, с. Николо-Александровское, *G. triacanthos*: 119♂♂, 124♀♀; Нефтекумский р-н, аул Ямангой, *G. triacanthos*: 5♂♂, 4♀♀, 24.07.2018; поселок Зункарь, *G. triacanthos*: 15♂♂, 16♀♀, 25.07.2018; г. Минеральные Воды, *G. triacanthos*: 4♂♂, 4♀♀, 14.08.2019; Курской р-н, станица Курская, *G. triacanthos*: 32♂♂, 32♀♀, 26.07.2018. **Кабардино-Балкар-**

**ская Республика:** г. Нальчик, *G. triacanthos*: 5♂♂, 2♀♀, 27.07.2015; Урванский р-н, с. Псыгансу, *G. triacanthos*: 65♂♂, 62♀♀, 16.08.2019. **Республика Северная Осетия – Алания:** Кировский р-н, с. Эльхотово, *G. triacanthos*: 14♂♂, 14♀♀, 16.08.2019; Правобережный р-н, с. Ольгинское, *G. triacanthos*: 2♂♂, 1♀, 21.08.2019. **Республика Ингушетия:** Малгобекский р-н, станица Вознесенская, *G. triacanthos*: 1♀, 21.08.2019. **Чеченская Республика:** Наурский р-н, станица Ищерская, *G. triacanthos*: 24 ♂♂, 26♀♀, 22.08.2019; с. Чернокозово, *G. triacanthos*: 38♂♂, 35♀♀, 22.08.2019; станица Червленная, *G. triacanthos*: 31♂♂, 32♀♀, 22.08.2019. **Республика Дагестан:** Кизлярский р-н, с. имени Карла Маркса, *G. triacanthos*: 10♂♂, 9♀♀, 23.08.2019.

**Грузия:** г. Тбилиси, Тбилисский ботанический сад, *G. triacanthos*: 1♂, 05.09.2018, С.А. Приходько.

**Узбекистан:** г. Ташкент, пос. Улугбек, *G. triacanthos*: 1♂, 2♀♀, 02.10.2011, Т.С. Тиллаев.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Кормовые растения.** В ходе эксперимента по изучению возможностей развития личинок *M. dorsalis* в семенах сельскохозяйственных бобовых культур было зарегистрировано внедрение $L_1$ в семена фасоли, бобов, нута, однако личинки лишь проделывали в семени короткий (1–3 мм) ход, после чего погибали, не перелиняв на $L_2$. Семена вики, чины и гороха личинки не заселяли. Нормальное развитие личинок проходит только в семенах *Gleditsia triacanthos* и *Gymnocladus dioicus*.

Питание имаго зарегистрировано нами на цветках гледичии трехколючковой, пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare* L.), лука многоярусного (*Allium* × *proliferum* (Moench) Schrad. ex Willd.) и повоя заборного (*Calystegia sepium* (L.) R. Br.). В лабораторных условиях жуки питались медом и пили воду. В эксперименте были получены 3 последовательные генерации *M. dorsalis*, развившиеся в садках без дополнительного питания, воды и смены семян.

**Жизненный цикл.** *Megabruchidius dorsalis* – поливольтинный вид, жизненный цикл которого варьирует в зависимости от погодных условий конкретного года. На территории Восточного Причерноморья нами зарегистрировано развитие двух полных генераций в течение года (табл. 1). Первая развивается в семенах урожая прошедшего года, вторая – в незрелых семенах урожая текущего года и в прошлогодних семенах, не освоенных предыдущими генерациями. В годы с затяжной теплой осенью отмечено развитие факультативной третьей генерации в семенах урожая текущего года.

В естественных условиях первые имаго отмечены в конце апреля, массовый лёт приходился на первую и вторую декады мая. Соотношение полов в популяции близко к 1 : 1, доля самок в разных выборках колебалась от 48 до 53%. В лабораторных условиях продолжительность жизни имаго в весенне-летний период превышала 2 мес; с момента выхода из семени гледичии самки жили от 21 до 72 дней, самцы – от 41 до 72 дней. Продолжительность жизни зимующих имаго превышала 7 мес.

Жуки наиболее активны в середине дня. В лабораторных условиях самцы более интенсивно питаются и пьют воду, чем самки. Отмечено взаимное ухаживание, которое со стороны самки проявляется в постукивании усиками по голове и переднеспинке самца с последующим разворачиванием к нему на 180° и приподниманием пигидия. Со стороны самца – в постукивании антеннами по пигидию самки. Спаривание происходит многократно. Самки, ранее спаривавшиеся и откладывавшие яйца, более активно ухаживают за самцами. В эксперименте жуки спаривались и откладывали жизнеспособные яйца без дополнительного питания.

Первые яйцекладки появляются одновременно с началом лёта имаго, откладка яиц продолжается в течение всего мая. В лабораторных условиях самка приступала к откладке яиц на 2–9-е сутки после выхода из семени. В течение жизни самка откладывала до 130 яиц поодиночке, предпочитая затененную (или обращенную к земле) поверхность плода; в местах откладки яиц отсутствовали видимые повреждения его поверхности (трещины, изломы). В эксперименте при отсутствии бобов самки откладывали яйца на фильтровальную бумагу, стенки чашки Петри или пластикового контейнера. Яйца приклеиваются к поверхности субстрата при помощи секрета, выделяемого самкой (рис. 1*а*).

Яйца ($n$ = 20) вытянутые, длиной 772.5 ± ± 12.81 мкм, шириной 335.5 ± 5.82 мкм, анимальный полюс закруглен, вегетативный несколько сужен. Хорион светлый, полупрозрачный, с тонкоморщинистой скульптурой (рис. 1*а*), сквозь которую видна развивающаяся личинка.

Эмбриональное развитие продолжается от 10 до 14 дней. В момент откладки яйца желтые, с гомогенным содержимым; на 8–9-й день в области анимального полюса заметна головная капсула эмбриона, сегментация тела хорошо выражена; на 10-й день отчетливо видны движения эмбриона внутри яйца. При низкой влажности воздуха яйца могут несколько спадаться, что не влияет на развитие эмбриона. В эксперименте неоплодотворенные самки откладывали также несколько (3–7) яиц, которые не развивались.

Развивающиеся личинки проходят 4 возраста (табл. 2), продолжительность каждого из них составляет обычно 7–10 дней. По завершении эмбрионального развития $L_1$, не выходя из яйца, начинает прогрызать поверхность плода под ним, проталкивая образующуюся буровую муку в полость яйца и, периодически разворачиваясь,

**Таблица 1.** Фенология развития *Megabruchidius dorsalis* на территории Восточного Причерноморья (по данным 2014–2018 гг.)

| Стадия развития | Месяцы и декады | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | | II | | III | | | IV | | | V | | | VI | | | VII | | | VIII | IX | X | XI | XII |
| $L_1$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $L_2$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $L_3$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $L_4$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| P | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| I | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| O | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $L_1$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $L_2$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $L_3$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $L_4$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| P | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| I | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| O | | | | | | | | | | | | | | | | | * | * | * | | | | | |
| $L_1$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | * | | | | | |
| $L_2$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | | | | | |
| $L_3$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | | | | |
| $L_4$ | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | | | | |
| P | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | | | | |
| I | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | | | | |

* Личинки одновременно развиваются в семенах урожая прошлого года, не освоенных предыдущими генерациями жука, и в семенах урожая текущего года.

утрамбовывает ее головной капсулой в области вегетативного полюса, при этом отчетливо видна слоистость буровой муки. Покинутое личинкой яйцо может быть полностью заполнено буровой мукой (рис. 1*b*). Иногда мука частично выталкивается через отверстия, выгрызенные личинкой в хорионе по бокам и на вершине анимального полюса яйца. Личинка выходит из яйца, отложенного на фильтровальной бумаге или на стенке чашки Петри, активно мигрирует в поисках плодов кормового растения и, найдя подходящий субстрат, прогрызает входное отверстие. Место

**Рис. 1.** Свежеотложенное яйцо *Megabruchidius dorsalis* на поверхности плода (*a*) и заполненные буровой мукой яйца (*b*), покинутые личинками (сквозь оболочку видно входное отверстие).

**Таблица 2.** Размеры головной капсулы личинок *Megabruchidius dorsalis* 1–4-го возрастов

| Размеры, мкм | $L_1$ | $L_2$ | $L_3$ | $L_4$ |
|---|---|---|---|---|
| Высота | 228.44 ± 5.60 | 473.77 ± 8.59 | 819.32 ± 14.07 | 1306.40 ± 15.66 |
| Ширина | 172.02 ± 5.44 | 367.02 ± 7.99 | 621.74 ± 13.13 | 1000.63 ± 14.46 |

откладки яйца на поверхности плода, как правило, не совпадает с расположением семени внутри него, в связи с чем личинка прогрызает ход в толще створки плода длиной 7–10 мм прежде, чем достигает семени.

$L_1$ хризомелоидного типа, с хорошо склеротизованной почти черной головной капсулой, вытянутым телом, несущим длинные редкие щетинки, и хорошо развитыми конечностями. Внедрившись в семя, $L_1$ выедает небольшую полость в интегументе, частично захватывающую семядоли, и после линьки превращается в типичную куркулионоидную $L_2$, лишенную конечностей и не способную к активному передвижению; $L_2$, $L_3$ и $L_4$ развиваются за счет семядолей, постепенно расширяя камеру вокруг себя. К концу развития $L_4$ съедает более 70% содержимого семени гледичии (рис. 2). Готовая к окукливанию $L_4$ надгрызает оболочку семени изнутри, оконтуривая будущее лётное отверстие, после чего сооружает куколочную колыбельку из экскрементов и остатков кормового субстрата.

**Рис. 2.** Завершившая развитие $L_4$ *Megabruchidius dorsalis* внутри семени (остатки семядолей сохранились только в области зародыша).

Подсчет количества входных отверстий на семенах гледичии, собранных в весенний период, показал, что в одно семя могут внедряться до пяти $L_1$. При вскрытии семян в период завершения развития первой генерации внутри находилось не более двух живых личинок. Гибель личинок происходила преимущественно на стадиях $L_1$ и $L_2$. В подавляющем большинстве случаев из семени выходит одно имаго (рис. 3*a*), как исключение – два. В случае успешного развития в одном семени двух имаго каждое из них формировало отдельное лётное отверстие (рис. 3*b*). При этом один жук всегда был обычного размера, второй – мельче.

Статистический анализ не выявил достоверной корреляции между степенью зараженности семян гледичии (косвенно отражающей численность популяции) и количеством личинок, внедряющихся в семя. При степени зараженности, достигающей 70.5% ($n$ = 118), в 69% случаев в семя гледичии внедрялась одна личинка, в 21% случаев – две личинки, в 6.5% – три, в 3% – четыре, в 0.5% – пять личинок; при зараженности 31.5% ($n$ = 128): в 77% случаев в семени развивалась одна личинка, в 19.5% – две личинки, в 3% – три, в 0.5% – четыре.

В семенах бундука канадского отмечено одновременное успешное развитие до 8 личинок *M. dorsalis* (рис. 3*c*).

Окукливание начинается во второй декаде июня, лёт и дополнительное питание имаго новой генерации отмечены с середины июня (массово – в конце июня – начале июля). В этот период плоды гледичии урожая текущего года еще не сформированы и имаго приступают к откладке яиц на прошлогодние плоды. Таким образом, в плодах гледичии урожая каждого года развивается как минимум три генерации *M. dorsalis*, что и объясняет высокую степень зараженности ее семян, достигающую в отдельных случаях 94%.

На созревающих плодах гледичии урожая текущего года откладка яиц продолжается с начала августа до начала октября. При развитии в недозревших семенах мягкая оболочка семени может разрываться, и личинка оказывается не скрытой его покровами (рис. 4).

В годы с затяжной теплой осенью часть данной генерации завершает развитие в текущем году и лёт имаго наблюдается в сентябре – первой половине октября. Подсчет количества лётных отверстий и вскрытие семян показали, что в осенний период и в “тепловые окна” зимнего периода вы-

**Рис. 3.** Семена *Gleditsia triacanthos* с одним (*a*) и двумя (*b*) лётными отверстиями и *Gymnocladus dioicus* (*c*) с многочисленными лётными отверстиями *Megabruchidius dorsalis*.

летает от 5 до 24% популяции, однако бóльшая часть личинок и имаго продолжает зимовку.

Вскрытие зараженных семян *G. triacanthos* после установления устойчивых отрицательных температур показало, что зимовка *M. dorsalis* проходит на личиночной и имагинальной стадиях. В разные годы соотношение возрастов личинок разных стадий менялось: в зимний период 2014–2015 гг. зимовали личинки всех возрастов с преобладанием $L_2$, в 2015–2016 гг. преобладали $L_4$, при этом в “тепловые окна” в феврале и декабре 2015 г. были отмечены единичные случаи выхода имаго. Согласно результатам, полученным при изучении способности имаго к зимовке, 60% подопытных жуков, вышедших в октябре 2015 г., проявляли жизнеспособность весной 2016 г.

**Паразиты и хищники.** При выведении имаго *M. dorsalis* в лабораторных условиях паразиты, в том числе недавно описанный паразитоид *Eurytoma gleditsiae* Zerova et Fursov 2015 (Zerova, Fursov, 2015), не зарегистрированы. В двух местонахождениях (Донецкая обл., города Донецк и Амвросиевка) отмечено питание клещей рода *Pyemotes* Amerling 1862 (Pyemotidae) яйцами *M. dorsalis*. В лабораторных условиях культура *M. dorsalis*, полученная от сбора плодов в Амвросиевском лесном хозяйстве и оказавшаяся зараженной пиемотидами, полностью погибла от их массового размножения.

**Вредоносность.** В процессе развития личинка *M. dorsalis* съедает бóльшую часть семядолей, что делает невозможным дальнейшее прорастание семян гледичии и при высокой численности зерновки существенно снижает реальную семенную продуктивность этой культуры. В результате развития нескольких генераций зерновки могут осваивать до 100% семян своих кормовых растений.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Современное распространение и векторы инвазии.** К настоящему времени *M. dorsalis* сформировал сплошной ареал, охватывающий практически всю зону интродукции гледичии в Евразии (рис. 5).

Анализ истории находок *M. dorsalis* в Европе и Средней Азии позволяет предположить наличие двух разнонаправленных путей формирования современного вторичного ареала этого вида. Первая находка *M. dorsalis* была связана с ботаническим садом Рима (Италия) (Migliaccio, Zampetti, 1989), и, вероятно, поэтому именно центры интродукции (ботанические сады, объекты зеленого

**Рис. 4.** Развитие личинки *Megabruchidius dorsalis* в незрелом семени.

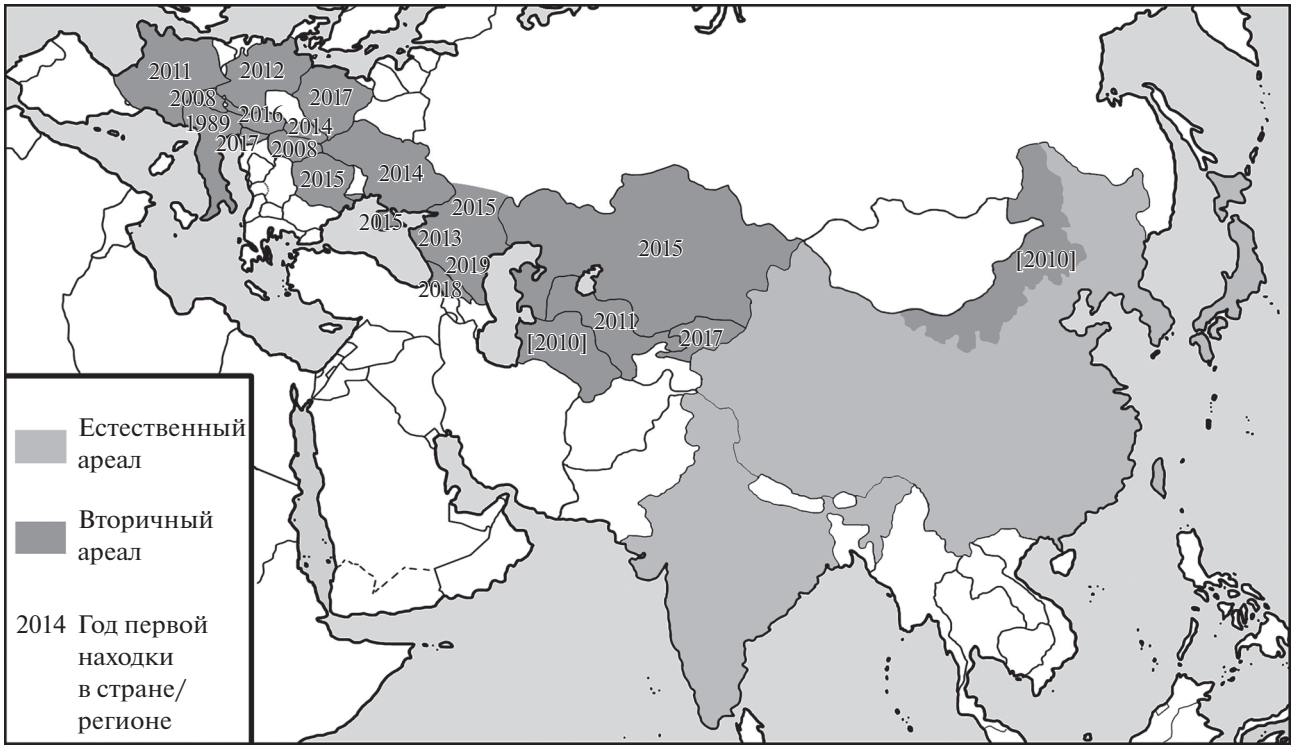


**Рис. 5.** Современное распространение *M. dorsalis* в Евразии (по: Белицкая и др., 2019; Габрид, 2017; Коротяев, 2015; Мартынов, Никулина, 2016, 2016а; Мартынов и др., 2016, 2018, 2020; Темрешев, Валиева, 2016; Anton, 2010; Fritzsche, Delobel, 2012; Martynov, Nikulina, 2014; Migliaccio, Zampetti, 1989; Morimoto, 1989; Pintilioaie et al., 2018; Rabitsch, 2016; Rheinheimer, 2014; Říha, Bezděk, 2015; Ruta et al., 2017; Sajna, 2019; Yus Ramos, 2009, включая оригинальные данные). В квадратных скобках приведены сведения о регистрации вида в разных странах и регионах по Каталогу палеарктических жесткокрылых (Anton, 2010) без даты его находки в регионе.

строительства, питомники и т. д.) послужили "воротами инвазии" для этого вида в Западную Европу. В пользу такого предположения свидетельствуют также данные об отсутствии *M. dorsalis* за пределами Университетского ботанического сада в Страсбурге (Эльзас, Франция) на начальных этапах его инвазии (Callot, 2013). В дальнейшем, вероятно, произошло самостоятельное расселение *M. dorsalis* в Западной и Центральной Европе по сети искусственных насаждений с участием его кормовых пород.

При анализе векторов инвазии *M. dorsalis* одним из ключевых факторов, на наш взгляд, является переход на новое кормовое растение. В пределах естественного ареала его личинки развиваются в семенах азиатских видов рода *Gleditsia*: *G. japonica* Lodd., *G. sinensis* Lam. и *G. fera* Merr. (Morimoto, 1989; György, Tuda, 2020). Большинство находок *M. dorsalis* за пределами естественного ареала связано с североамериканским видом рода *Gleditsia* – гледичией трехколючковой, которой *M. dorsalis* отдает предпочтение даже в смешанных культурах азиатских и североамериканских гледичий (Callot, 2013). Не выясненным остается вопрос, где произошел переход *M. dorsalis* к развитию на новом кормовом растении – еще в пределах естественной части ареала либо уже после завоза зерновки в Европу.

Расширение спектра кормовых пород как первый этап в формировании вторичного ареала у жуков-зерновок установлено для другого восточноазиатского вида *Bruchidius siliquastri* Delobel 2007, развивающегося на азиатских видах рода *Cercis* L. (Fabaceae). Переход *B. siliquastri* к развитию на европейско-переднеазиатском *Cercis siliquastrum* L., широко использующемся в зеленом строительстве, обеспечил формирование вторичного ареала этого вида в Европе и на Кавказе (Kergoat et al., 2007; Martynov, Nikulina, 2015).

В связи с достаточно широким распространением *M. dorsalis* в Средней Азии, где его вторичный ареал достиг к 2010–2011 гг. восточного побережья Каспийского моря, гипотезу о самостоятельном расселении зерновки в западном направлении, на наш взгляд, можно считать вполне обоснованной. Расширение трофической базы *M. dorsalis* за счет перехода к развитию на *G. triacanthos* могло произойти в Средней Азии, где гледичия благодаря высокой засухоустойчивости культивируется как одна из основных лесообразующих пород в составе полезащитных лесополос (Артохин и др., 1982). В то же время нельзя ис-

ключить, что переход *M. dorsalis* к развитию в семенах *G. triacanthos* мог произойти независимо как на территории Азии, так и в Европе. Относительно большая продолжительность периода между первой находкой зерновки в Италии в 1989 г. (Migliaccio, Zampetti, 1989) и дальнейшим достаточно стремительным ее расселением по Европе, о начале которого свидетельствуют находки на сопредельных территориях в 2008 г., может быть связана с процессом адаптации инвазионных популяций к развитию на новом кормовом растении.

Благодаря постоянному мониторингу первые особи *M. dorsalis* на территории Донбасса были выявлены нами в семенах гледичии трехколючковой урожая 2013 г. (Martynov, Nikulina, 2014) – практически одновременно с ее первой находкой в Краснодарском крае (Коротяев, 2015). В этот период численность вида в Донбассе и на Юге России была крайне низкой, что свидетельствует о начальном этапе расселения вида в Восточной Европе. С 2015 г. и по настоящее время общая зараженность семян гледичии в Восточном Причерноморье остается стабильно высокой и превышает 70%.

**Кормовые растения.** В соответствии с современными представлениями, род *Gleditsia* насчитывает 13 видов, 10 из которых распространены в Азии, 2 вида – в Северной, и 1 вид – в Южной Америке (Schnabel, Wendel, 1998). В пределах естественного ареала развитие личинок *M. dorsalis* проходит в семенах *Gleditsia japonica*, *G. sinensis* и *G. fera* (Morimoto, 1989; Kurota, Shimada, 2001; György, Tuda, 2020). Кроме того, в работе Юс Рамоса (Yus Ramos, 2009) в качестве кормового растения указана эндемичная для Тайваня *G. rolfei* L.M. Vidal без уточнения, к какой части ареала относится это указание.

К настоящему времени развитие *M. dorsalis* зарегистрировано на шести видах рода *Gleditsia*, а также на бундуке канадском (табл. 3).

Большинство находок *M. dorsalis* за пределами естественного ареала связано с *G. triacanthos*, филогенетически близкой к его исходной кормовой породе – *G. japonica* (Schnabel, Wendel, 1998), что, по всей вероятности, и обусловило возможность перехода *M. dorsalis* к развитию на ней с дальнейшей экспансией во все регионы интродукции *G. triacanthos*. На территории Восточного Причерноморья *M. dorsalis* развивается в семенах североамериканских интродуцентов – *Gleditsia triacanthos* и *Gymnocladus dioicus* (Мартынов и др., 2016).

При анализе спектра кормовых растений личинок *M. dorsalis* было отмечено, что в условиях естественного ареала *Gymnocladus dioicus* не имеет специализированных фитофагов семян, в то время как для американских гледичий зарегистрированы консортивные связи с различными зерновками: в семенах *Gleditsia triacanthos* развиваются личинки *Amblycerus robiniae* (Fabricius 1781) и *Mimosestes nubigens* (Motschulsky 1874); в семенах *Gleditsia aquatica* Marshall – личинки *A. robiniae*. Однако в условиях естественного ареала для этих видов расширение спектра кормовых пород за счет *Gymnocladus dioicus* до настоящего времени не зарегистрировано (György, Tuda, 2020). Интродукция *Gleditsia triacanthos* и *Gymnocladus dioicus* на территорию Евразии не только способствовала расширению спектра кормовых пород *M. dorsalis*, но и привела к формированию популяций с высоким инвазионным потенциалом.

Изучение возможности расширения трофической базы *M. dorsalis* за счет сельскохозяйственных бобовых культур показало, что в эксперименте личинки способны внедряться в семена гороха, фасоли, сои, вигны, нута и бобов. Однако нами, как и другими исследователями (Темрешев, Валиева, 2016; Lezhenina, Vasilieva, 2020), отмечена их гибель после внедрения. Таким образом, на наш взгляд, возможность перехода *M. dorsalis* к развитию в семенах культурных бобовых растений сомнительна.

**Дополнительное питание имаго.** Имаго *M. dorsalis* проходят дополнительное питание на цветущих растениях, не проявляя выраженных трофических предпочтений. В Словакии жуки были собраны на розе культурной (*Rosa* sp.) (Říha, Bezděk, 2015), в Казахстане – на крушине слабительной (*Rhamnus cathartica* L.) и доннике лекарственном (*Melilotus officinalis* (L.) Lam.) (Темрешев, Валиева, 2016). В наших сборах есть имаго, собранные в весенний период на цветках гледичии трехколючковой и лука многоярусного, в летний – на пижме обыкновенной и повое заборном. В Харьковской обл. (Украина) в весенний период питающееся имаго было зарегистрировано на боярышнике (табл. 4).

В лабораторных условиях имаго способны питаться на цветках одуванчика (*Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F. H. Wigg.), алтея (*Althaea officinalis* L.), вьюнка полевого (*Convolvulus arvensis* L.), клевера лугового (*Trifolium pratense* L.), а также любыми сахарсодержащими продуктами – раствором меда, кусочками фруктов и ягод, из искусственных кормов – ароматизированным мармеладом, что не оказывает выраженного влияния на их плодовитость (Темрешев, Валиева, 2016). По данным других авторов (Lezhenina, Vasilieva, 2020), в лабораторных условиях при наличии растворов меда и сахара жуки отказывались от питания на цветках. В нашем эксперименте жуки также проявляли интерес к меду и воде. Одной из ключевых особенностей биологии *M. dorsalis* является способность откладывать яйца без дополнительного питания, что также было отмечено другими авторами в условиях естественного ареала в Японии (Shimada, 1994) и вторичного ареала в Словении (Sajna, 2019) и лесостепной зоне Украины (Lezhenina, Vasilieva, 2020). Подобная стратегия характерна для многих опасных амбарных вредите-

**Таблица 3.** Кормовые растения личинок *Megabruchidius dorsalis*

| Кормовая порода | Страна | Источник |
|---|---|---|
| *Gleditsia caspica* | Россия | Белицкая и др., 2019 |
| *G. fera* | Китай (о-в Тайвань) | György, Tuda, 2020 |
| *G. japonica* | Япония | Morimoto, 1989 |
| | Франция | Callot, 2013; Callot et al., 2016 |
| *G. sinensis* | Италия | Migliaccio, Zampetti, 1989 |
| | Китай, включая о-в Тайвань | Juanjie et al., 1980 (цит. по: György, Tuda, 2020) |
| | Япония | Takakura, 1999 |
| | Франция | Callot et al., 2016 |
| *G.* × *texana* | Франция | Callot et al., 2016 |
| | Россия | Белицкая и др., 2019 |
| *G. triacanthos* | Италия | Migliaccio, Zampetti, 1989 |
| | Аргентина | Di-Iorio, 2005 |
| | Венгрия | Yus Ramos, 2009 |
| | Германия | Rheinheimer, 2014; Korotyaev, 2016 |
| | Казахстан | Темрешев, Валиева, 2016 |
| | Кыргызстан | Габрид, 2017 |
| | Франция | Fritzsche, Delobel, 2012; Callot, 2013; Callot et al., 2016 |
| | Польша | Ruta et al., 2017 |
| | Словакия | Říha, Bezděk, 2015 |
| | Венгрия | Yus Ramos, 2009 |
| | Украина | Martynov, Nikulina, 2014; Fursov, Nazarenko, 2015; Зайцева, 2018; Lezhenina, Vasylieva, 2018 |
| | Россия | Коротяев, 2015; Мартынов, Никулина, 2016, 2016а; Korotyaev, 2016; Щуров и др., 2017; Белицкая и др., 2019; Мартынов и др., 2020 |
| | Грузия | Мартынов и др., 2018 |
| | Румыния | Pintilioaie et al., 2018 |
| | Словения | Sajna, 2019 |
| *Gymnocladus dioicus* | Казахстан | Темрешев, Валиева, 2016; Темрешев, Макежанов, 2019 |
| | Кыргызстан | Габрид, 2017 |
| | Германия | Reibnitz, Wendt, 2015 |
| | Франция | Callot et al., 2016 |
| | Венгрия | György, Tuda, 2020 |
| | Украина | Оригинальные данные |

**Таблица 4.** Кормовые растения имаго *Megabruchidius dorsalis* в естественных условиях

| Растение | Дата находки | Страна | Источник данных |
|---|---|---|---|
| *Rosa* sp. | 27.08.2014 | Словакия | Říha, Bezděk, 2015 |
| *Rhamnus cathartica* L. | 09.06.2015 | Казахстан | Темрешев, Валиева, 2016 |
| *Melilotus officinalis* | 09.06.2015 | Казахстан | Темрешев, Валиева, 2016 |
| *Crataegus* sp. | 07.05.2019 | Украина | Lezhenina, Vasilieva, 2020 |
| *Allium proliferum* | 30.05.2016 | Украина | Оригинальные данные |
| *Tanacetum vulgare* | 09.07.2016 | Украина | Оригинальные данные |
| *Calystegia sepium* | 30.08.2020 | Украина | Оригинальные данные |
| *Gleditsia triacanthos* | 23.05.2019 | Россия | Оригинальные данные |

лей, таких как фасолевая зерновка *Acanthoscelides obtectus* (Say 1831) и др.

**Особенности биологии *Megabruchidius dorsalis* в степной зоне.** Биология *M. dorsalis* в условиях естественного ареала была детально изучена японскими учеными (Kurota, Shimada, 2001, 2002, 2003, 2007; Shimada et al., 2001; Kurota, 2004). В европейских источниках содержится ряд сведений об отдельных аспектах жизненного цикла, не позволяющих составить целостную картину биологии *M. dorsalis* в условиях вторичного ареала. На территории Украины биология *M. dorsalis* изучалась в лесостепной зоне (г. Харьков) (Lezhenina, Vasilieva, 2020), что дает возможность сравнить наши данные с информацией, полученной на сопредельной территории.

В более сухом климате степной зоны при выборе мест для откладки яиц самки отдают предпочтение нижней (затененной) стороне лежащих на земле плодов гледичии, в то время как в лесостепной зоне (г. Харьков) распределение яиц на плоде приближается к случайному (Lezhenina, Vasilieva, 2020).

По данным японских исследователей (Kurota, Shimada, 2002), количество генераций *M. dorsalis* зависит от природно-климатических условий, определяющих продолжительность фенологических фаз кормового растения (в частности, пригодности созревающих семян для развития личинок), и составляет от двух (факультативно трех) до трех (факультативно четырех) генераций в год. На основании лабораторных данных для лесостепной зоны Украины предполагают возможность развития трех генераций в течение года (Lezhenina, Vasilieva, 2020). По нашим данным, в степной зоне ежегодно регистрируется формирование двух полных генераций, первая из которых развивается в семенах урожая предыдущего года, вторая – как в семенах урожая предыдущего года, так и в созревающих семенах текущего года. Как правило, эта генерация уходит на зимовку, однако в годы с продолжительной теплой осенью определенная часть второй генерации завершает развитие и вышедшие имаго приступают к откладке яиц, формируя факультативную третью генерацию.

В условиях естественного ареала зимовка *M. dorsalis* проходит на стадиях диапаузирующих имаго и $L_4$, а также недиапаузирующих $L_1$–$L_4$ (Kurota, Shimada, 2001, 2002, 2003a). В лесостепной зоне Украины (Lezhenina, Vasilieva, 2020) зимовка *M. dorsalis* проходит на стадии имаго (28%), куколки (11%) и $L_4$ (61%). По нашим данным, в степной зоне в годы с относительно холодной осенью большинство личинок, развивающихся в семенах текущего года, не достигает старшего возраста и зимовка проходит преимущественно на стадии $L_2$. В годы с затяжной теплой осенью личинки успевают достичь стадии $L_4$, на которой большинство из них уходит на зимовку.

Имаго могут зимовать как внутри семени, в котором развивалась личинка, так и вне его в различных укрытиях. В Румынии зимующих имаго находили под корой *Robinia pseudoacacia* L. и *Pinus sylvestris* L. (Pintilioaie et al., 2018), в Западной Украине – под корой сухой ивы (Мателешко, 2019). Наши эксперименты также подтвердили способность имаго зимовать вне семени кормового растения.

Нерешенным остается вопрос о возможности зимовки куколок *M. dorsalis*, которые, по данным японских исследователей (Kurota, Shimada, 2001), обладают значительно более низкой выживаемостью по сравнению с личинками и имаго. По нашим наблюдениям, в зимний период с предшествующей холодной осенью куколки не отмечались, в то время как в зимний период с неустойчивыми отрицательными температурами после затяжной теплой осени куколки в зимних сборах присутствовали, однако их доля не превышала 3.3%. Возможность зимовки *M. dorsalis* на стадии куколки, по нашему мнению, сомнительна. Вероятнее всего, обнаружение куколок в зимний период является следствием продолжающегося развития недиапаузирующих личинок. Выход имаго в “тепловые окна” в феврале и декабре 2015 г. свидетельствует о способности части особей в популяции завершить развитие и сохранять активность в зимний период.

Исследование, проведенное японскими учеными (Shimada et al., 2001), показало, что в эксперименте в одно семя могут внедряться до 10 личинок *M. dorsalis*, но при этом в 85% случаев завершает развитие только одна особь, и размеры имаго не зависят от числа внедрившихся в семя личинок. При успешном развитии двух имаго размер второй особи составляет 60% от размера (характерного для имаго этого вида) первой особи (Shimada, Kurota, 2001). Внедрение в одно семя нескольких личинок и успешное развитие двух имаго отмечены также в Словении (Sajna, 2019). Наши данные подтверждают отсутствие зависимости между размером имаго и количеством внедрившихся в семя личинок: во всех случаях в семени развиваются не более двух особей, при этом только одна из них имеет характерный для этого вида размер (рис. 3*b*). В семенах *G. dioicus*, по данным разных авторов, одновременно могут развиваться от трех (György, Tuda, 2020) до четырех или пяти личинок *M. dorsalis* (Темрешев, Валиева, 2016). По нашим наблюдениям, в семени бундука развивается до восьми личинок, при этом все вышедшие имаго имеют обычные размеры (рис. 3*c*). Таким образом, основным фактором, ограничивающим возможность развития в семени нескольких личинок, является его объем.

Сведения о плодовитости самок, полученные разными авторами в лабораторных условиях, также несколько различаются. В условиях естественного ареала максимальное число отложенных

**Таблица 5.** Степень зараженности семян *Gleditsia* spp. и *Gymnocladus dioicus* в разных регионах

| Страна | Кормовое растение | Зараженность семян, % | Источник |
|---|---|---|---|
| Украина (Харьковская обл.) | *G. triacanthos* | 19.1 | Lezhenina, Vasylieva, 2018 |
| Украина (Днепропетровская обл.) | *G. triacanthos* | 46.5 | Зайцева, 2018 |
| Южный Казахстан | *G. triacanthos* | 10.0 | Темрешев, Макежанов, 2019 |
| Россия (Волгоградская обл.) | *G. triacanthos* | 15.3 | Белицкая и др., 2019 |
| | *G. caspica* | 17.4 | Белицкая и др., 2019 |
| | *G.* × *texana* | 6.3 | Белицкая и др., 2019 |
| Россия (Краснодарский край) | *G. triacanthos* | 74.2 | Щуров и др., 2017 |
| Венгрия | *Gymnocladus dioicus* | 30.56 | György, Tuda, 2020 |

самкой яиц может превышать 220 (176.4 ± 46.0) (Kurota, Shimada, 2002). В лесостепной зоне Украины максимальное число яиц превышает 150 (110 ± 40) (Lezhenina, Vasilieva, 2020). В условиях степной зоны максимально реализованная плодовитость самки не превышала 130 яиц.

Литературные данные о соотношении полов *M. dorsalis* противоречивы. В исследованиях природных популяций в Японии (Takakura, 1999) сообщалось о преобладании самок. Напротив, в лесостепной зоне Украины соотношение самцов и самок в первой лабораторной генерации составляло 1.4 : 1, во второй – 1 : 1 (Lezhenina, Vasilieva, 2020). В обработанных нами выборках из разных регионов степной зоны соотношение полов во всех случаях было нормальным и приближалось к 1 : 1.

**Зараженность семян.** Количественная оценка зараженности семян кормовых растений личинками *M. dorsalis* содержится в работах многих авторов (табл. 5), однако в связи с недостаточным количеством данных о сроках проведения учетов и как следствие – о количестве генераций, развившихся в семенах урожая учетного года, их корректное сравнение затруднено. На территории степной зоны (г. Донецк) после выхода имаго зимовавшей генерации (май 2015) зараженность семян урожая 2014 г. составляла 5%, после окончания развития первой генерации текущего года (июль 2015 г.) – 70%.

**Последствия инвазии.** Спустя два года после первого обнаружения *M. dorsalis* в Донбассе лесные хозяйства Донецкой обл. столкнулись с острой проблемой дефицита семенного материала для выращивания гледичии, которая является одной из основных лесообразующих пород в искусственных санитарно-защитных и агролесомелиоративных насаждениях. Негативное влияние видов рода *Megabruchidius* Borowiec 1984 на семенную продуктивность гледичии трехколючковой отмечено также на Северо-Западном Кавказе (Щуров и др., 2017). В связи с тем, что самки откладывают яйца на недозревшие плоды, семена которых непригодны для сбора и хранения, решить проблему заготовки семян изменением сроков сбора не представляется возможным. Методики, позволяющие отсеивать пораженные семена, не разработаны. Сведения о химических методах борьбы с *M. dorsalis* в литературных источниках отсутствуют.

**Формирование комплекса специализированных фитофагов гледичии в Европе.** К настоящему времени на территории Европы натурализовались шесть североамериканских специализированных фитофагов гледичии: четырехногий клещ *Aculops gleditsiae* (Keifer 1959) (Aranei, Trombidiformes, Eriophyidae), цикадка *Penestragania apicalis* (Osborn & Ball 1898), жуки-зерновки *Megabruchidius tonkineus* (Pic 1904), *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus 1839) и *Amblycerus robiniae* (Fabricius 1781), а также гледичиевая листовая галлица (*Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken 1866)) (Diptera, Cecidomyiidae) (Мартынов, Никулина, 2020; Rădac et al., 2021).

Особый интерес представляет появление на территории Российского Причерноморья жуков-зерновок рода *Megabruchidius*. В 2005 г. в г. Краснодар зарегистрирован *M. tonkineus*, в 2013 г. в Краснодарском и Ставропольском краях был найден второй представитель рода, *M. dorsalis* (Коротяев, 2011, 2015). Дальнейшие исследования показали резкое сокращение численности *M. tonkineus* на фоне роста численности и расширения ареала *M. dorsalis*. Если в 2014 г. в Краснодаре из плодов гледичии выходили только *M. tonkineus*, то в 2016 г. – исключительно *M. dorsalis* (Щуров и др., 2017). В ходе наших исследований с 2015 по 2020 г. на юге России и в Донбассе повсеместно фиксировался исключительно *M. dorsalis*. Вопрос о причинах замещения одного инвазивного вида другим остается открытым.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История инвазии *M. dorsalis* демонстрирует непредсказуемость экологических последствий интродукции растений и многообразие путей формирования комплекса их фитофагов за пределами естественного ареала. Ведущую роль в формировании вторичного ареала восточноазиатского вида *M. dorsalis* в Евразии сыграл североамериканский интродуцент – гледичия трехколючковая,

нашедшая широкое применение в лесном строительстве Южной и Центральной Европы, а также Средней Азии. Анализ современного распространения *M. dorsalis* в Евразии позволяет предположить наличие двух векторов инвазии. В формировании европейских популяций ведущую роль, вероятно, сыграл занос вида с семенами, в формировании среднеазиатских популяций – самораселение из естественного ареала по сети насаждений гледичии трехколючковой.

Пластичность жизненного цикла *M. dorsalis*, возможность развития как в зрелых, так и в созревающих семенах, высокий репродуктивный потенциал, способность зимовать на личиночных и имагинальной стадиях, а также неограниченная кормовая база создали предпосылки для формирования обширного вторичного ареала этого вида.

Евразиатские популяции *M. dorsalis*, адаптированные к развитию на гледичии трехколючковой, в случае заноса в Северную Америку представляют угрозу естественным лесам с участием гледичии и бундука канадского.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность И.В. Шохину и Е.Н. Терскову (Ростов-на-Дону) за организацию экспедиционных выездов и оказание помощи в сборе материала на территории Юга России, А.А. Хаустову (Тюмень) за помощь в определении клещей, за помощь в сборе материала И.С. Левченко (Амвросиевка), А.И. Губину (Донецк), А.А. Мирошниченко (Амвросиевка), Я.И. Зиганшиной (Волноваха), О.П. Иванову (Горловка), А.В. Мартынову (Киев), В.В. Мартынову-младшему (Славянск), С.А. Приходько (Донецк) и Т.С. Тиллаеву (Ташкент, Узбекистан). За помощь в поиске литературы авторы благодарны Х. Куроте (Dr H. Kurota, Tokyo, Japan), Р. Юс Рамосу (Dr R. Yus Ramos, Velez-Malaga, Spain), Д. Вентуре (Dr D. Ventura, Barcelona, Spain), А. Стояновой (Dr A. Stojanova, Plovdiv, Bulgaria) и З. Дьёрдю (Dr Z. György, Budapest, Hungary), а также К.-В. Антону (Dr K.-W. Anton, Emmendingen, Germany) за уточнение сведений о распространении *M. dorsalis* в Азии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ № 21-74-20001.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Артохин В.Г., Калуцкий К.К., Тюриков Ф.Т.,* 1982. Древесные породы мира. Т. 3: Древесные породы СССР / Под ред. К.К. Калуцкого. М.: Лесная промышленность. С. 109–110.

*Белицкая М.Н., Грибуст И.Р., Блюм К.Я.*, 2019. Инвазивные вредители древесных растений семейства Fabaceae в насаждениях Нижневолжского региона // Научно-агрономический журнал. № 3. С. 19–23.

*Габрид Н.В.,* 2017. Фауна членистоногих вредителей деревьев и кустарников ботанического сада им. Э.З. Гареева НАН КР // Современное состояние и перспективы сохранения биоразнообразия растительного мира. Материалы международной научной конференции, посвященной 85-летию д.б.н. Ахматова К.А. и 80-летию чл.-корр. НАН КР, д.б.н. Криворучко В.П. (5 октября 2017 г., г. Бишкек). Бишкек. С. 70–79.

*Зайцева І.А.,* 2018. Зернівка гледичієва мала – *Megabruchidius dorsalis* Fähraeus, 1839 (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) у зелених насадженнях м. Дніпро // Рослини та урбанізація. Матеріали сьомої Міжнародної науково-практичної конференції (3 березня 2018 р., м. Дніпро). Дніпро. С. 130–132.

*Коротяев Б.А.,* 2011. Об инвазии восточноазиатской зерновки *Megabruchidius tonkineus* (Pic) (Coleoptera, Bruchidae), развивающейся в плодах гледичии, на Северо-Западный Кавказ // Энтомологическое обозрение. Т. 90. № 3. С. 592–594.

*Коротяев Б.А.,* 2015. Находка второго вида восточноазиатского рода зерновок *Megabruchidius* Borowiec (Coleoptera, Bruchidae) в семенах гледичии в Краснодарском и Ставропольском краях // Энтомологическое обозрение. Т. 94. № 1. С. 100–102.

*Мартынов В.В., Никулина Т.В.,* 2016. Новые инвазивные виды жуков-зерновок (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) в фауне Крыма // Заповедники Крыма – 2016: Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Тезисы VIII Международной научно-практической конференции (28–30 апреля 2016 г., г. Симферополь). Симферополь. С. 323–325.

*Мартынов В.В., Никулина Т.В.,* 2016а. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 12. Вып. 1. С. 41–51.

*Мартынов В.В., Никулина Т.В., Форощук В.П.,* 2016. Инвазивные насекомые-фитофаги в городских насаждениях Луганска // Современные экологические проблемы и пути их решения. Материалы I Международной науч. практ. конференции, посвященной юбилею Луганского национального аграрного университета (Луганск, 22–23 ноября 2016 г.). Луганск. С. 83–88.

*Мартынов В.В., Никулина Т.В.,* 2020. *Penestragania apicalis* (Osborn & Ball, 1898) (Hemiptera: Cicadellidae: Iassinae) – новый инвазивный фитофаг гледичии в Восточной Европе // Биология растений и садоводство: теория, инновации. № 4. С. 50–55.

*Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н.,* 2020. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. Т. 2. № 2. С. 99–122.

*Мартынов В.В., Приходько С.А., Никулина Т.В.,* 2018. Новые инвазивные виды жуков-зерновок (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) в фауне Грузии // Промышленная ботаника. Вып. 18. № 4. С. 63–69.

*Мателешко О.Ю.,* 2019. Новий інвазійний шкідник гледичії *Megabruchidius dorsalis* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) на Західній Україні // Матеріали 73 підсумкової конференції професорсько-викладацького складу ДВНЗ "УжНУ". Серія "Біологія". Т. I (23 травня 2019 р., м. Ужгород). Ужгород. С. 47–48.

*Темрешев И.И., Валиева Б.Г.,* 2016. *Megabruchidius dorsalis* Fahreus, 1839 – инвазивный вид в фауне зерновок (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) Казахстана // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 15. Вып. 2. С. 139–142.

*Темрешев И.И., Макежанов А.М.,* 2019. О расширении ареала инвазивного вида жука-зерновки *Megabruchidius dorsalis* Fahreus, 1839 (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) в Туркестанской области (южный Казахстан) // Acta Biologica Sibirica. Т. 5. № 4. С. 1–4.

*Щуров В.И., Шаповалов М.И., Замотайлов А.С., Бондаренко А.С., Сапрыкин М.А., Щурова А.В.,* 2017. Новые данные о распространении гледичиевых зерновок рода *Megabruchidius* Borowiec, 1984 (Coleoptera, Chrysomelidae) на Северо-Западном Кавказе // Наука Кубани. № 3. С. 71–83.

*Anton K.-W.,* 2010. Chrysomelidae: Bruchinae // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. V. 6. Eds I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books. P. 339–353.

*Beenen R., Roques A.,* 2010. Chapter 8.3. Leaf and Seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) // BioRisk. V. 4. № 1. P. 267–292.

*Borowiec L.,* 1987. The genera of seed-beetles (Coleoptera, Bruchidae) // Polskie Pismo Entomologiczne. V. 57. P. 3–207.

*Callot H.,* 2013. Quelques aspects de l'entomofaune des *Gleditsia* (Cesalpiniacaeae) en Alsace: *Megabruchidius dorsalis* Fåhraeus, 1839 et *Penestragania apicalis* (Osborn & Ball, 1898) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae et Hemiptera, Cicadellidae, Iassinae) // Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse. V. 69. № 4. P. 63–67.

*Callot H., Brua Ch., Wagner A.,* 2016. Bruches exotiques en Alsace: *Acanthoscelides pallidipennis* (Motschulsky, 1874), *Bruchidius siliquastri* Delobel, 2007 et *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) Entomofaune des gousses de *Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch et comportement aberrant d'un *Curculio glandium* Marsham, 1802 (Coleoptera, Curculionidae) // Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse. V. 72. № 3. P. 37–44.

*Di-Iorio O.R.,* 2005. An Asian species of Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) developing in the seeds of *Gleditsia triacanthos* L. (Caesalpiniaceae) in Argentina // Agrociencia. V. 39. № 3. P. 327–337.

*Di-Iorio O.R.,* 2015. A new previously predicted larval host for the Asian seed beetle *Megabruchidius tonkineus* (Pic, 1904), and the incorporation of *M. dorsalis* (Fåhraeus, 1839) to the Argentinian fauna of Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa. № 56. P. 327–334.

*Fritzsche K., Delobel A.,* 2012. *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839), bruche nouvelle pour la faune française (Col., Chrysomelidae, Bruchinae) // Bulletin de la Société entomologique de France. V. 117. № 3. P. 389–390.

*Fursov V.N., Nazarenko V.Yu.,* 2015. Invasive species *Megabruchidius dorsalis* (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae) – a new record in the fauna of Ukraine // Vestnik Zoologii. V. 49. № 3. P. 286.

*György Z., Tuda M.,* 2020. Host-plant range expansion to *Gymnocladus dioica* by an introduced seed predatory beetle *Megabruchidius dorsalis* // Entomological Science. V. 23. Iss. 1. P. 28–32.

*Kergoat G.J., Delobel P., Delobel A.,* 2007. Phylogenetic relationships of a new species of seed-beetle infesting *Cercis siliquastrum* L. in China and in Europe (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae: Bruchini) // Annales de la Société Entomologique de France. V. 43. Iss. 3. P. 265–271.

*Kingsolver J.M.,* 2004. Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta: Coleoptera). V. 1. // USDA Technical Bulletin. № 1912. P. 1–324.

*Korotyaev B.A.,* 2016. First records of an East Asian seed beetle *Megabruchidius dorsalis* Fåhraeus (Coleoptera, Bruchidae) from Germany and the Black Sea Coast of Crimea and Caucasus // Entomological Review. V. 96. № 4. P. 460–461.

*Kurota H.,* 2004. Overwintering strategies depending on high cold hardiness in nondiapause stages in *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) // Physiological ecology. V. 33. № 5. P. 1163–1168.

*Kurota H., Shimada M.,* 2001. Photoperiod- and temperature-dependent induction of larval diapause in a multivoltine bruchid, *Bruchidius dorsalis* // Entomologia Experimentalis et Applicata. V. 99. Iss. 3. P. 361–369.

*Kurota H., Shimada M.,* 2002. Geographical variation in the seasonal population dynamics of *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae): constraints of temperature and host plant phenology // Environmental Entomology. V. 31. Iss. 3. P. 469–475.

*Kurota H., Shimada M.,* 2003. Geographical variation in photoperiodic induction of larval diapause in the bruchid beetle, *Bruchidius dorsalis:* polymorphism in overwintering stages // Entomologia Experimentalis et Applicata. V. 107. Iss. 1. P. 11–18.

*Kurota H., Shimada M.,* 2003a. Photoperiod-dependent adult diapause within a geographical cline in the multivoltine bruchid, *Bruchidius dorsalis* // Entomologia Experimentalis et Applicata. V. 106. Iss. 3. P. 177–185.

*Kurota H., Shimada M.,* 2007. Over-wintering stage polymorphism of a bruchine beetle: geographical variation in optimal diapause strategy // Ecological Entomology. V. 32. Iss. 6. P. 722–731.

*Lezhenina I.P., Vasylieva Yu.V.,* 2018. *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) is a new adventive species in the Kharkiv Region (Ukraine) // The Kharkov Entomological Society Gazette. V. 26. Iss. 2. P. 15–18.

*Lezhenina I.P., Vasylieva Yu.V.,* 2020. On the biology of the East Asian seed beetle, *Megabruchidius dorsalis* (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae), an adventive species for Ukraine // Zoodiversity. V. 54. № 4. P. 307–316.

*Martynov V.V., Nikulina T.V.,* 2014. The first finding of invasive species *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in the fauna of Ukraine // Vestnik Zoologii. V. 48. № 3. P. 286.

*Martynov V.V., Nikulina T.V.,* 2015. *Bruchidius siliquastri* Delobel, 2007 (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), a new invasive species of seed-beetles in the Crimea Peninsula // Euroasian Entomological Journal. V. 14. № 6. P. 252–253.

*Migliaccio E., Zampetti M.F.,* 1989. *Megabruchidius dorsalis* e *Acanthoscelides pallidipennis*, specie nouve per la fauna italiana (Coleoptera, Bruchidae) // Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia. V. 43. № 1–4. P. 63–69.

*Morimoto K.,* 1989. A synopsis of the bruchid fauna of Japan // Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution. Proceedings of the Second International Symposium on Bruchids and Legumes (Japan, Okayama, 6–9 September 1989). Series Entomologica. V. 46. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers. P. 131–140.

*Pintilioaie A.-M., Manci C.-O., Fusu L., Mitroiu M.-D., Rădac A.-I.,* 2018. New invasive bruchine species (Chrysomelidae: Bruchinae) in the fauna of Romania,

with a review on their distribution and biology // Annales de la Société Entomologique de France (N.S.). V. 54. Iss. 5. P. 401–409.

*Rabitsch W.,* 2016. Der asiatische gleditschien-samenkäfer *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), in Österreich nachgewiesen // Beiträge zur Entomofaunistik. V. 17. P. 153–154.

*Răda c I.-A., Manci C.O., Pintilioaie A.-M.,* 2021. *Amblycerus robiniae* (Fabricius, 1781) (Chrysomelidae: Bruchinae), an alien species established in Europe // BioInvasions Records. V. 10. Iss. 1. P. 57–64.

*Rheinheimer J.,* 2014. *Megabruchidius tonkineus* neu für Baden-Württemberg und *M. dorsalis* neu für Deutschland (Coleoptera: Bruchidae) // Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart. V. 49. P. 61–64.

*Reibnitz J., Wendt I.,* 2015. *Carpophilus dimidiatus* (Fabricius) und *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus) – Zucht aus Geweihbaum-Samen (Col., Nitidulidae und Bruchidae) // Mitteilungen des Entomologischen Vereins Stuttgart. Jhg. 50. S. 250.

*Ribeiro-Costa C.S., Almeida L.M.,* 2012. Seed-chewing beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Bruchinae) // Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management. *Panizzi A.R., Parra J.R.P.* (Eds). Florida: CRC Press. P. 325–352.

*Říha M., Bezdek J.,* 2015. Checklist of Slovak seed-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), with the first record of invasive *Megabruchidius dorsalis* (Fahraeus, 1839) // Studies and Reports. Taxonomical Series. V. 11. № 1. P. 167–173.

*Ruta R., Jałoszyński P., Wanat M.,* 2017. *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) – inwazyjny strąkowiec nowy dla Polski (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) // Wiadomości Entomologiczne. V. 36. № 3. P. 162–166.

*Sajna N.,* 2019. First record of non-native Asian seed beetle, *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) and its parasitoid, in Slovenia // BioInvasions Records. V. 8. Iss. 3. P. 515–520.

*Schnabel A., Wendel J.F.,* 1998. Cladistic biogeography of *Gleditsia* (Leguminosae) based on *ndhf* and *rpl16* chloroplast gene sequences // American Journal of Botany. V. 85. Iss. 12. P. 1753–1765.

*Shimada M.,* 1994. The dynamic world of bruchids // Discovering the Earth When Looking at Experimental Dishes. *Fujii K., Shimada Z., Kawabata M.* (Eds). Tokyo: Heibonsha. P. 13–96.

*Shimada M., Kurota H., Toquenaga Y.*, 2001. Regular distribution of larvae and resource monopolization in the seed beetle *Bruchidius dorsalis* infesting of the Japanese honey locust *Gleditsia japonica* // Population Ecology. V. 43. Iss. 3. P. 245–252.

*Sytschak N.,* 2019. Species: *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus, 1839) // UkrBIN: Ukrainian Biodiversity Information Network. URL: http://ukrbin.com/index.php?id=359908 (Accessed: March, 14, 2021).

*Takakura K.,* 1999. Active female courtship behavior and male nutritional contribution to female fecundity in *Bruchidius dorsalis* (Fåhraeus) (Coleoptera: Bruchidae) // Researches on Population Ecology. V. 41. Iss. 3. 269–273.

*Yus Ramos R.,* 2009. Revisión del género *Megabruchidius* Borowiec, 1984 (Coleoptera: Bruchidae) y nuevas citas para la fauna Europea // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa. № 45. P. 371–382.

*Yus Ramos R., Ventura D., Bensusan K., Coello-Garcia P., Gyorgy Z., Stojanova A.,* 2014. Alien seed beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) in Europe // Zootaxa. V. 3826. № 3. P. 401–448.

*Zerova M.D., Fursov V.N.*, 2015. A new species of the genus *Eurytoma* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eurytomidae) from the seeds of honey locust *Gleditsia triacanthos* (Caesalpiniaceae) in Ukraine // Vestnik Zoologii. V. 49. № 4. P. 369–372.

# THE MODERN DISTRIBUTION AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF THE BEAN BEETLE, *MEGABRUCHIDIUS DORSALIS* (FÅHRAEUS 1839) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE, BRUCHINAE) IN THE EASTERN BLACK SEA REGION

**T. V. Nikulina[1, 2, *], V. V. Martynov[2, **]**

*[1]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

*[2]"Donetsk Botanical Garden" Public Institution, Donetsk, 283059 Donetsk People's Republic*

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

***e-mail: martynov.scarab@yandex.ru*

The life cycle, trophic associations, distribution and harmfulness of an invasive bruchinine beetle species, *Megabruchidius dorsalis* (Fåhraeus 1839), are studied in the eastern Black Sea region. The pest larvae develop in seeds of *Gleditsia triacanthos* L. and *Gymnocladus dioicus* (L.) K. Koch, produce two or three generations per year, and the larva and imago are the overwintering stages. The infestation rate of the seeds of *Gleditsia* reaches 94%, that of *Gymnocladus* seeds is 100%. The introduced distribution of *M. dorsalis* is presently continuous and covers the entire introduction area of the honey locust in Eurasia. The European populations must have arisen as a result of invasion, whereas the populations from Central Asia might have originated from immigrants from the native distribution range of the species. The Eurasian populations of *M. dorsalis*, already adapted to the development of *G. triacanthos*, would definitely pose threat to the natural forests with the participation of *Gleditsia* and *Gymnocladus dioicus* in the event of pest introduction to North America.

*Keywords: Megabruchidius dorsalis*, pest invasion, life cycle, trophic associations, Eurasia, *Gleditsia triacanthos*, *Gymnocladus dioicus*

**EDN:** QKXGLG
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 439–450*

*УДК 598.252.1*

# ПАРАДОКСЫ АРЕАЛОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ УТОК В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

**© 2022 г. В. П. Белик***

*Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, 344006 Россия*

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

Поступила в редакцию 15.01.2021 г.
После доработки 28.05.2021 г.
Принята к публикации 30.05.2021 г.

Рассмотрены особенности ареалов и экологии некоторых видов уток (*Aythya fuligula*, *Anas acuta*, *Anas penelope*), распространенных в степной зоне Казахстана и Западной Сибири. Эти виды исчезли из европейских степей в исторический период, что было вызвано распашкой лугово-степных угодий (обычных мест их гнездования), а также созданием искусственных лесонасаждений, чрезмерным промыслом водоплавающих и околоводных птиц и другими негативными факторами. Судьбу этих видов в степях Восточной Европы могут разделить савка (*Oxyura leucocephala*) и белоглазый нырок (*Aythya nyroca*), а также, несомненно, серая утка (*Anas strepera*) и красноголовый нырок (*Aythya ferina*), если не будут приняты надлежащие меры по их охране и восстановлению численности.

*Ключевые слова:* утки, *Aythya fuligula*, *Anas acuta*, *Anas penelope*, ареалы, степи, Евразия

**DOI:** 10.31857/S0044513422020039

Гусеобразные птицы (отряд Anseriformes) всегда имели очень важное хозяйственное значение для человека. Ряд видов был успешно доместицирован, некоторые виды служат основными объектами спортивной и промысловой охоты во всех ландшафтных зонах Евразии. Так, объем добычи охотничьих видов гусей и уток в России составляет десятки и сотни тысяч особей, а всего у нас добывают многие миллионы водоплавающих птиц ежегодно (Формозов, 1934, 1940; Янушевич, Золотарева, 1947; Приклонский, 1965; Чельцов-Бебутов, 1967; Кривенко, 1977; Русанов, Бочарников, 1982; Zykov, Ulitin, 2000; Блохин, 2004, 2010; Кривенко, Виноградов, 2008, с. 436–437; и др.). Поэтому корректное управление их популяциями в ключевых регионах может значительно увеличить ресурсы этой ценной охотничьей дичи.

Величина популяций, их численность, общий промысловый запас уток определяются (помимо их гнездовой продуктивности, специфичной для каждого вида), прежде всего обилием птиц, т.е. плотностью населения отдельных таксонов, а также размерами их ареалов. Но при изучении распространения некоторых видов уток, имеющих обширные ареалы в Палеарктике (рис. 1), в частности, шилохвости (*Anas acuta*), свиязи (*Anas penelope*), хохлатой чернети (*Aythya fuligula*), встает ряд вопросов, требующих логического объяснения. Почему эти виды широко распространены в степной зоне Западной Сибири и Казахстана с их резко континентальным, засушливым климатом, но практически отсутствуют на гнездовании в степях Восточной Европы, имеющих более влажный и мягкий климат? Не обитали ли они в европейских степях в прошлом? Какие причины могли привести к сокращению их ареалов в Европе?

Аналогичные вопросы возникают и по отношению к некоторым другим видам водоплавающих и околоводных птиц, имеющим сходную структуру ареалов, в том числе к лебедю-кликуну (*Cygnus cygnus*), чернозобой гагаре (*Gavia arctica*), малой (*Larus minutus*) и сизой (*Larus canus*) чайкам и др. В середине XX в., по данным Птушенко (1952), в общем так же были распространены лебедь-шипун (*Cygnus olor*) и серый гусь (*Anser anser*), почти исчезнувшие в Восточной Европе (рис. 2), но затем благодаря строгой охране частично восстановившие прежние ареалы, расселившись из южных рефугиумов далеко к северу (Кривенко, Виноградов, 2008; Калякин, 2014; del Hoyo, Collar, 2014; European breeding bird atlas ..., 2020; и др.). Лишь в 1990-е годы, после открытия весенней охоты на гусей, в России вновь прослежена быстрая деградация ареала и численности всех популяций серого гуся (Казаков и др., 2004; Fox, Leafloor, 2018; Атлас ..., 2020; и др.).

Отмеченные черты распространения перечисленных видов гусеобразных существенно контрастируют с ареалами некоторых других видов уток. Так, кряква (*Anas platyrhynchos*) и чирок-трескуну

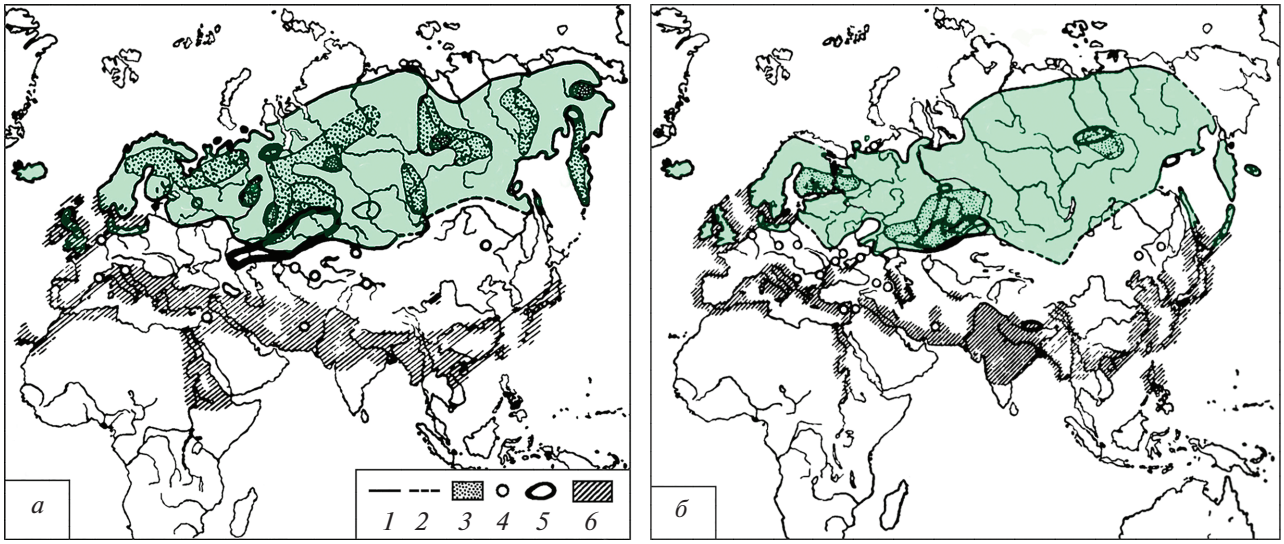


**Рис. 1.** Ареалы свиязи (*а*) и хохлатой чернети (*б*) в середине XX в. (по: Исаков, 1952): *1* – граница гнездового ареала, *2* – не вполне выясненная граница, *3* – районы наибольшей гнездовой численности, *4* – места летних встреч и спорадичного гнездования, *5* – районы скопления птиц на линьку, *6* – области зимовок. Зеленая заливка – районы гнездования.

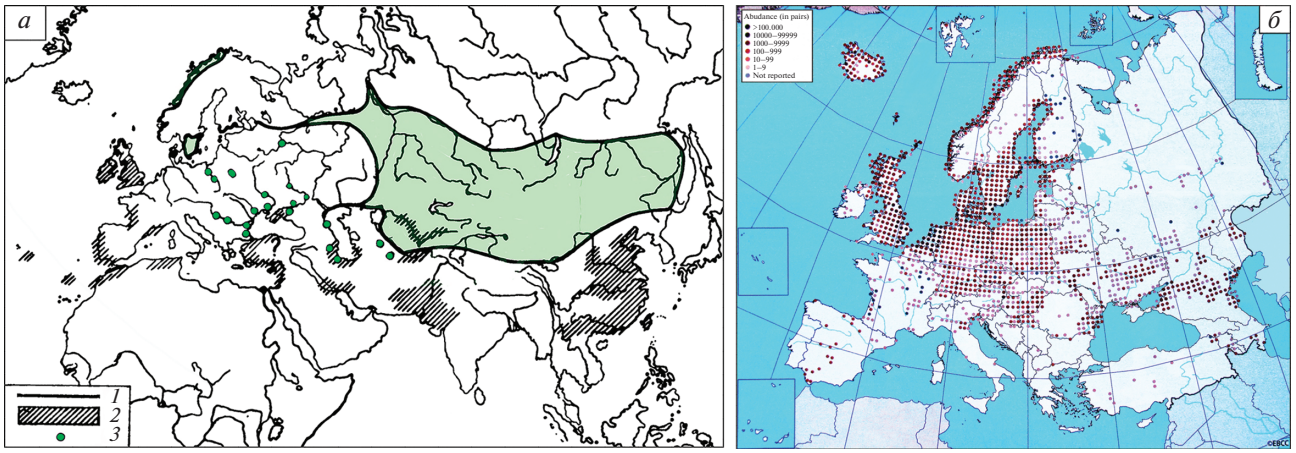


**Рис. 2.** Изображение ареала серого гуся в Евразии в середине XX в. (*а*) и в начале XXI в. в Европе (*б*) (по: Птушенко, 1952; European breeding bird atlas ..., 2020): *1* – границы гнездового ареала, *2* – области зимовок, *3* – отдельные места гнездования. Зеленая заливка – области гнездования в середине XX века. Точки на растровой карте – современные места гнездования в Европе по квадратам 50×50 км.

нок (*Anas querquedula*) широко заселяют степную и лесную зоны, не демонстрируя в европейских степях столь резкого сдвига южной границы ареала к северу, как у видов, упомянутых выше.

Особенности границ ареалов всех названных уток могут объясняться, очевидно, как генезисом отдельных видов, так и их аутэкологией, экологическими связями с различными ландшафтами. Существенное влияние на ареалы водоплавающих птиц оказывают также хозяйственная деятельность человека, изменения климата и колебания гидрорежима водоемов (Кривенко, Виноградов, 2008; Михантьев, Селиванова, 2009, 2016; Белик, 2015). Локальная численность уток в значительной степени зависит от успеха их размножения, который, например в Прибайкалье, составляет 24–59%, т.е. в период насиживания кладок от хищничества и других неблагоприятных воздействий погибает около 40–75% яиц, не считая последующей гибели птенцов (Мельников, 2013). Поэтому при выяснении роли различных факторов в динамике популяций уток целесообразно обращать внимание, прежде всего, на гнездовую экологию перечисленных видов.

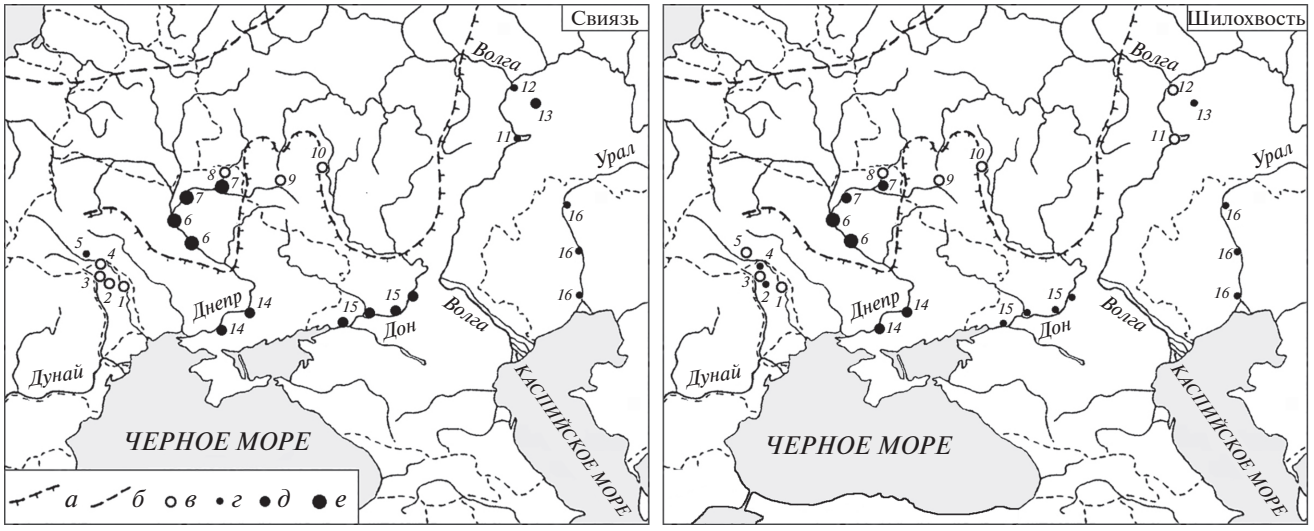


**Рис. 3.** Палеонтологические находки свиязи и шилохвости в плейстоцен-голоцене на юге Русской равнины (по: Татар, 1958; Воинственский, 1960, 1967; Ганя, 1972; Белик, 2000; и др.): *а* – границы Днепровского (Рисского) ледника, *б* – границы Валдайского (Вюрмского) ледника, *в* – вид не найден, *г* – обнаружены костные остатки 1–2 особей, *д* – обнаружены 3–5 особей, *е* – собрана 8–31 особь.Места сборов: *1* – Выхватинцы: грот, средний плейстоцен; *2* – Старые Дуруиторы: грот, средний-поздний плейстоцен; *3* – Тринка-1: грот, средний плейстоцен; *4* – Брынзены-1: грот, поздний плейстоцен; *5* – Нижнее Крывче: пещеры, плейстоцен; *6* – Киев–Канев: аллювий Днепра, плейстоцен-ранний голоцен; *7* – Черниговский и Кролевецкий районы: аллювий р. Десна, плейстоцен-ранний голоцен; *8* – Новгород-Северский: стоянка, ранний голоцен; *9* – Авдеево: стоянка, поздний плейстоцен; *10* – Галичья Гора: пещера, древний голоцен; *11* – Липовая Поляна: пещера, древний-начало раннего голоцена; *12* – устье р. Кама: аллювий, плейстоцен-ранний голоцен; *13* – Кармалка: битумы, плейстоцен; *14* – Запорожье–Каховка: аллювий Днепра, плейстоцен-ранний голоцен; *15* – устье р. Чир–Новочеркасск: аллювий Дона, плейстоцен-ранний голоцен; *16* – Уральск–Гурьев (Атырау): аллювий р. Урал, плейстоцен-ранний голоцен.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Непосредственные наблюдения над исторической динамикой ареалов уток в степях Северной Евразии, к сожалению, практически отсутствуют. Недостаточно здесь и палеонтологических данных, которые позволили бы установить границы распространения уток в плейстоцен-голоцене. Так, по имеющимся сведениям, в археологических раскопках и аллювиальных отложениях крупных рек юга Русской равнины свиязь и шилохвость найдены, соответственно, на 9 и 8 из 16 изученных местонахождений (рис. 3), а хохлатая чернеть – лишь в одном месте в низовьях р. Десна (Воинственский, 1967). При этом число костных остатков нырковых уток (*Aythya* sp.) в исследованных районах по каким-то причинам было на порядок меньше, чем речных (*Anas* sp.) (Белик, 2000, с. 218–221). Однако палеонтологические находки северных видов уток на юге Русской равнины нельзя однозначно интерпретировать как гнездовые, поскольку эти птицы могли появляться здесь также и в миграционные периоды.

Поэтому ответы на поставленные выше вопросы можно найти при изучении имеющихся в настоящее время немногочисленных сравнительных данных пока лишь методами каузального анализа. И в основу представленной работы положено именно сравнение материалов по биотопическому размещению гнезд уток и эффективности их размножения на различных водоемах Западно-Казахстанской обл. Казахстана, где в 70–80-е годы XX века были собраны данные по гнездованию 7 видов, в том числе кряквы ($n$ = 71 гнездо), шилохвости ($n$ = 21), серой утки (*Anas strepera*) ($n$ = 62), широконоски (*Anas clypeata*) ($n$ = 16), чирка-трескунка ($n$ = 13), красноголового нырка (*Aythya ferina*) ($n$ = 36) и хохлатой чернети ($n$ = 71). Всего на степных озерах тогда было найдено 290 гнезд (Дебело, 1978; Шевченко и др., 1993, 2020). Дополнительные сравнительные данные по распространению, динамике численности и гнездованию уток получены также в результате собственных полевых исследований, проводившихся в течение 1967–2020 гг. в степном Придонье, в Предкавказье, Нижнем Поволжье и Западном Казахстане (Белик, Казаков, 1988; Белик, 2000а, 2003, 2004, 2008; и др.).

Материалы по размножению уток в степной зоне регулярно собирались также в других районах Казахстана (Формозов, 1937; Панченко, 1959; и др.), на юге Западной Сибири (Михантьев, Селиванова, 2009, 2016; и др.), а также в дельте Волги (Луговой, 1963; Русанов, 1979, 2003 и др.), в Предкавказье (Казаков, 1982; Линьков, 1985; Хохлов, 1989; Казаков и др., 2004; и др.) и на юге Украины (Ардамацкая, 1984; Лысенко, 1991; и др.).

**Таблица 1.** Размещение гнезд уток по биотопам в Западно-Казахстанской области Казахстана (по: Шевченко и др., 1993, 2020)

| Биотопы | Виды уток | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Кряква | Серая утка | Шилохвость | Широконоска | Чирок-трескунок | Красноголовый нырок | Хохлатая чернеть |
| Куртины злаков | 18 | 30 | 8 | 5 | | 14 | 30 |
| Разнотравье у берега | 13 | 16 | 2 | | 9 | | 27 |
| Полынь на сусликовинах | | 8 | 6 | 9 | 2 | 12 | 8 |
| Макрофиты на мелководьях | 8 | 4 | 2 | 1 | | 10 | 3 |
| Острова/колонии чаек | 3 | | 1 | | | | |
| Копны и стога сена | 15 | 3 | 1 | | 1 | | 3 |
| Лесополосы, сады, кусты | 6 | 1 | | | 1 | | |
| Гнезда вороны и сороки | 3 | | | | | | |
| Постройки человека | 3 | | | | | | |
| Полудупло | 1 | | | | | | |
| Ниша обрыва | 1 | | | | | | |
| Прочее | | | 1 | 1 | | | |
| Всего | 71 | 62 | 21 | 16 | 13 | 36 | 71 |

Однако эти данные получены в степных регионах, существенно различающихся условиями гнездования и видовым составом уток, а особенности биотопического размещения их гнезд в этих публикациях охарактеризованы недостаточно детально. Поэтому наиболее приемлемыми для анализа оказались сведения Шевченко и др. (1993, 2020), хотя они и не были столь значительными по объему, как в других районах (табл. 1).

Биотопы, в которых размещались найденные гнездовья уток, указаны по сведениям авторов (Дебело, 1978; Шевченко и др., 1993, 2020). При неизбежной генерализации этих данных, те гнезда, что были обнаружены в зарослях тростника, рогоза, камыша или осоки в воде, среди так называемых макрофитов, объединены вместе. Вместе показаны и гнезда, располагавшиеся в лесополосах, садах и кустарниках.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ многолетних материалов по экологии уток, собранных в степном Заволжье у границы Европы и Азии (Дебело, 1978; Шевченко и др., 1993, 2020), дает сейчас наиболее показательные сравнительные данные. Там во второй половине XX в. у озер было найдено 290 гнезд 7 видов уток. Биотопическое размещение всех этих гнезд показано на рис. 4.

Как видно из этих данных, кряква в экологическом плане является самым пластичным видом. В степном Заволжье она может использовать до 10 местообитаний, гнездясь как в траве по берегам водоемов, так и среди воды в сравнительно труднодоступных зарослях макрофитов (тростник и др.), а также на островах, на копнах и стогах сена среди разливов, в лесополосах, в том числе в старых гнездах врановых птиц на деревьях, в дуплах, в постройках человека и др. Очевидно, эта пластичность, а также повышенная защищенность гнездовий от хищников и позволяют кряк-ве, по сравнению с другими видами уток, иметь наиболее широкий ареал и наиболее высокую общую численность.

Значительно менее пластична шилохвость, использующая 7 местообитаний, причем более 75% ее гнезд размещалось на земле в траве среди пастбищ по берегам водоемов. Еще более тесно связана со степными биотопами серая утка, у которой 87% гнезд было найдено на земле в траве на расстоянии до 50–100 м от берега водоемов. Аналогичные биотопические связи серой утки с открытыми степными водоемами прослеживаются и в других частях ареала, причем иногда специально подчеркивается редкость находок ее гнезд, устроенных в зарослях тростника среди воды (Исаков, 1952; Долгушин, 1960; Линьков, 1985; Казаков и др., 2004; и др.).

Наконец, 92% гнезд хохлатой чернети было обнаружено на земле в траве не далее 10 м от берега водоемов. При этом в 1970 г. птенцы вылупились лишь в 4 ее гнездах из 33, а в 1971 г. – в 9 из 19 гнезд, находившихся под наблюдением, т.е. доля погибших гнезд достигала 87.9 и 52.6% соответственно. Смертность же птенцов в выводках в 1970, 1971 и 1983 гг. составляла 42.5, 34.6 и 9.6% ($n$ = 7, 16 и 6 наблюдавшихся выводков соответственно) (Шевченко и др., 1993, с. 41).

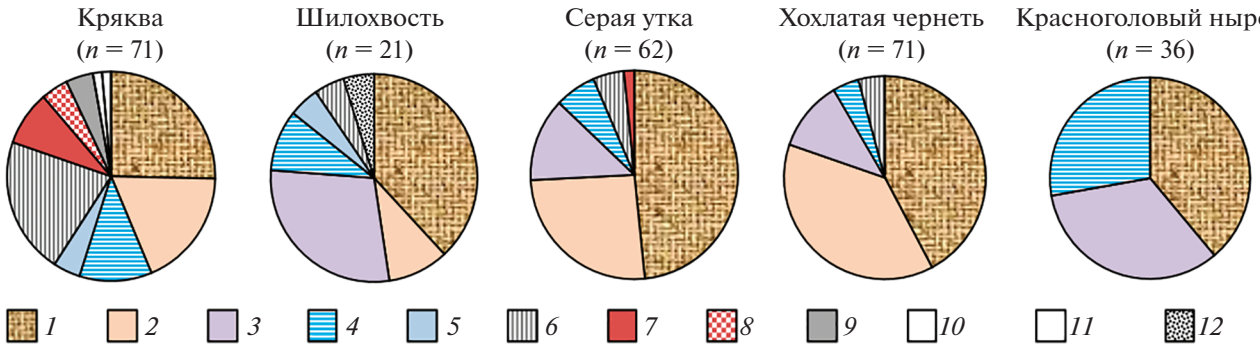


**Рис. 4.** Биотопическое распределение гнезд массовых видов уток в степях Западного Казахстана (по: Шевченко и др., 1993, 2020): *1* – куртины пырея и других злаков на берегу; *2* – высокое разнотравье у берега; *3* – полынь и кермек на сусликовинах в степи; *4* – макрофиты (тростник, рогоз, камыш, осока) на мелководьях; *5* – острова с колониями чаек; *6* – копны и стога сена среди весенних разливов; *7* – лесополосы, сады, кусты; *8* – гнезда врановых птиц; *9* – постройки человека; *10* – полудупла; *11* – ниши в обрывах; *12* – прочее.

Сходные результаты дали и наблюдения за гнездованием уток на степных озерах в Наурзумском заповеднике Казахстана, где из 11 найденных гнезд (6 – широконоски, 2 – хохлатой чернети, по 1 гнезду – кряквы, шилохвости и серой утки) хищники разорили 4 гнезда и еще 2 гнезда были брошены, т.е. погибло 55% кладок (Формозов, 1937).

Несомненно, специфичный стереотип гнездования некоторых видов уток на земле в траве по берегам водоемов существенно лимитирует успешность их размножения, их географическое распространение и общую численность. Особенно актуально это в условиях сокращения площади целинных лугово-степных угодий вокруг озер и у рек по мере распашки коренных степей. К тому же это вызвало значительное увеличение концентрации домашнего скота, выпасавшегося у водоемов и приходившего к ним на водопой.

В отличие от рассмотренных видов уток, размножение красноголового нырка теснее связано с водоемами, на которых даже в условиях сухостепного Заволжья свои гнезда в зарослях тростника и рогоза устраивают 28% птиц (рис. 4). В других же регионах этот вид гнездится в основном среди тростников на озерах (Исаков, 1952; Долгушин, 1960; Казаков, 1982; Лысенко, 1991; Казаков и др., 2004; и др.). Поэтому этот типичный представитель лиманного фаунистического комплекса Номадийского типа фауны, связанный ценогенезисом с пустынно-степным поясом Палеарктики (Белик, 2000, 2006), широко распространен в европейских и сибирских степях, а в Европе проникает довольно далеко и в глубь лесной зоны.

Учитывая отмеченные особенности биотопического распределения рассмотренных видов уток, можно попытаться ретроспективно проследить их историю в европейских и азиатских степях, хозяйственное освоение которых человеком в течение XVIII–XX вв. шло совершенно разными темпами и, несомненно, наложило существенный отпечаток на формирование региональных фаун. Так, если степи Восточной Европы начали осваиваться оседлыми славянскими народами еще в XVI–XVII вв., а массовой распашке подверглись в XVIII–XIX вв. (Формозов, 1962; Кириков, 1959, 1966, 1983; Белик, 2000), то широкое заселение степей Северного Казахстана и их интенсивное земледельческое освоение пришлись лишь на середину XX в.

Сплошная распашка степей, очевидно, резко ограничила возможности размножения для тех видов уток, которые тяготеют к гнездованию на земле в траве (хохлатая чернеть, серая утка, широконоска, шилохвость и др.). Поэтому вероятно, что “степные” утки и некоторые другие водоплавающие и околоводные птицы, гнездящиеся сейчас в Северном Казахстане, прежде заселяли и европейские степи, и здесь до середины XX в. местами еще сохранялись небольшие очаги их гнездования, позволившие части из них начать впоследствии восстановление своих былых ареалов (Птушенко, 1952; Исаков, 1952; Белик, 2000, с. 235). Но точные документальные свидетельства распространения и гнездования отдельных видов в степях на юге России в XVIII–XIX вв., а тем более в XVI–XVII вв., к сожалению, практически отсутствуют.

Частные адаптивные перестройки в экологии некоторых видов иногда могут дать им возможность выйти из-под давления критических лимитирующих факторов и начать заселение совершенно новых местообитаний и географических районов. Одним из наиболее ярких примеров такой успешной адаптации стало недавнее освоение клинтухом (*Columba oenas*) полых бетонных опор высоковольтных ЛЭП, используемых им сейчас для регулярного гнездования, что позволило этому уязвимому виду-дуплогнезднику на-

чать быстрое восстановление численности и даже заселение новых безлесных территорий (Белик, 2000б; Белик и др., 2010; Белик, Гугуева, 2013; Соколов, Недосекин, 2015; Венгеров, 2016; Шуков, 2018; и мн. др.).

По-видимому, именно за счет подобной адаптации, выработанной когда-то в прошлом, хохлатая чернеть смогла сформировать район повышенной численности в Прибалтике и на северо-западе России (Исаков, 1952; рис. 1). В последнее время аналогичный процесс интенсивно идет в Западной Европе и Прибалтике у серой утки (Кривенко, Виноградов, 2008, с. 380; Иовченко и др., 2010; Коузов, Кравчук, 2012; и др.). Однако степные группировки этого вида сейчас оказались в весьма критическом положении, в связи с чем серая утка внесена в Красные книги Украины (Ардамацька, Горбань, 2009) и Ростовской обл. (Савицкий, 2014). Южнорусские популяции серой утки были рекомендованы для внесения и в Красную книгу России (Белик, 2003б, 2011, 2014).

Длительное же существование популяций серой утки в южных регионах России и Украины в течение XIX–XX вв., в условиях интенсивного хозяйственного освоения степных территорий, можно объяснить, очевидно, только весьма высокой изначальной численностью этого вида. Так, еще в 1950-е годы серая утка была самой многочисленной среди уток в дельте Дуная; много серых уток обитало в низовьях Днепра, а на островах Черноморского заповедника и на северном побережье Азовского моря до конца XX в. отмечались их очень крупные гнездовые группировки, формировавшие местами своеобразные “колонии” (Гавриленко, 1929; Орлов, 1941; Воинственский, 1953; Ардамацкая, 1958, 1984; Лысенко, 1991). Серая утка в XX в. по численности лишь немного уступала крякве также на юго-востоке Ростовской обл. и в Калмыкии (Казаков, 1982; Кукиш, 1982; Белик, Казаков, 1988; Белик, 2004; Казаков и др., 2004; Кривенко, Виноградов, 2008). Столь же обычна она была в XX в. и в степях Волго-Уральского междуречья в Казахстане (Дебело, 1978; Шевченко и др., 1993, 2020).

Помимо распашки степей, мощное элиминирующее воздействие на “степных” уток и других околоводных птиц до середины XX в. оказывали, кроме того, варварский сбор яиц из их гнезд, хищнический лов линных уток, гусей и лебедей, временно теряющих летом способность к полету, а также браконьерская весенняя охота в европейских степях. Детальные описания этих “промыслов” и их последствий для птиц сохранились в ряде известных публикаций (Карелин, 1875; Силантьев, 1898; Качиони, 1910; Житков, 1914; Долгушин, 1929; Кривоносов, 1981; Белик, 2000; Русанов, 2004; и др.).

В степях Западной Сибири и Казахстана тоже существовали подобные промыслы, но они имели меньшее распространение и развивались значительно позже, по мере заселения этих регионов оседлыми земледельцами (Силантьев, 1898; Формозов, 1934). Так, в Астраханской губернии уже в 1869 г. было до 50 человек, специально занимавшихся сбором яиц лебедей, гусей, уток и др., причем один человек брал за день в среднем по тысяче яиц, которые зачастую шли на мыловаренные заводы или в корм свиньям. Тогда же в Астрахани только на рынках ежегодно продавали до полумиллиона яиц диких птиц и примерно столько же сборщики сами использовали в пищу. А на озерах Царицынского уезда в Поволжье два промысловика в 1888 г. лишь за один раз взяли 79 яиц лебедей, 136 яиц гусей и более 700 яиц других птиц. На юге же Западной Сибири, в Тарском округе Омской обл., в конце XIX в. за весну собирали всего лишь до 5 тысяч яиц гусей и уток, а в Павлодарской обл. Казахстана на одного промысловика приходилось до 300 гусиных и утиных яиц, но всего за весну там собирали до 50 тысяч яиц, т.е. в 10–20 раз меньше, чем в Астрахани (Силантьев, 1898, с. 383–384).

В начале XX в. сбор яиц уток и гусей приобрел массовый характер и в казахстанских степях. Сушкин (1908, с. 790) тогда замечал по этому поводу: “Истребление гнезд практикуется по всей Киргизской степи в самых безобразных размерах. На берегах некоторых озер, например, около Биль-копы, Каналы-куля, я находил настоящие отложения битой яичной скорлупы”. А позже на Чанской системе озер в Новосибирской области крестьянские хозяйства собирали для еды в 1924 г. в среднем по 219 яиц водоплавающих птиц, в 1929 г. по 350 яиц и в 1930 г. по 145 яиц, т.е. в расчете на все хозяйства (47 тысяч) в 1930 г. там собрали около 9 млн. яиц, пригодных в пищу, и еще больше насиженных яиц было погублено (Жданович, 1931; цит. по: Формозов, 1934, с. 258).

Кочевники же в азиатских степях испокон практиковали традиционные загонные зверовые облавы, охоту с борзыми или с ловчими птицами на зверей (Слудский, 1939, 1965; Кириков, 1966; Флинт, Сорокин, 1999), хотя в критические голодные периоды эти скотоводы могли заниматься также промыслом птиц и их яиц (Сушкин, 1908). Тем не менее общее воздействие кочевников на фауну и население птиц в степях Казахстана в прошлом было значительно слабее, чем на юге России, что и позволило сохраниться на севере Казахстана многим лимнофилам до последнего времени.

Но в середине XX в. на степных озерах по югу Западной Сибири отмечено повсеместное снижение численности водоплавающих птиц, что было вызвано, как подчеркивают специалисты (Михантьев, Селиванова, 2016), той же массовой распашкой целины, что и на юге России, а также

усилением охотничьего пресса, связанным с многократным увеличением числа охотников, развитием дорожной сети и ростом числа транспортных средств.

Еще один важный фактор, оказывающий существенное влияние на распространение "степных" уток, связан с облесённостью берегов водоемов, которая принципиально различается в европейских и казахстанских степях. В Восточной Европе естественные байрачные и аренные леса широко распространены к югу вплоть до побережий Черного и Азовского морей, до Нижнего Дона, а также до Волгограда в Поволжье. Пойменные же леса по Волге и Уралу проникают к югу почти до Каспийского моря (Кулешова, 1965; Зозулин, 1992; Белик, 1997, 2000; и др.). А в более сухих, континентальных степях Казахстана с солонцеватыми и засоленными почвами естественные леса встречаются очень спорадично, в основном на выщелоченных песчаных почвах по речным и морским террасам или на останцовых гранитных возвышенностях (Казахстан ..., 1950; Динесман, 1960).

Кроме того, по государственному плану агролесомелиорации зерносеющих регионов СССР, принятому в 1948 г., на юге Украины и России в середине XX в. началось интенсивное искусственное лесоразведение, тогда как в скотоводческих районах Казахстана эти работы проводились тогда лишь местами (Доброхвалов, 1950; Успенский, 1966; Митрюшкин, Павловский, 1979; Белик, 2009). В результате в европейских степях по берегам многих рек, озер и прудов сформировалась широкая, густая сеть лесополос, ограничивших возможности гнездования на земле для всех "степных" уток.

На фоне общего сокращения площади, пригодной для размножения этих уток, которое было связано с распашкой степей и их агролесомелиорацией, во второй половине XX в. на юге Украины и России в результате появления искусственных лесонасаждений началось активное расселение и увеличение численности дендрофильных птиц и других животных (Белик, 2009). При этом часть из них оказалась весьма опасными хищниками, разорявшими гнезда уток и многих других видов (врановые птицы), а также уничтожавшими молодняк и взрослых птиц (орел-могильник (*Aquila heliacal*) и особенно ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*)). Воздействие хищничества врановых птиц на виды, гнездящиеся в лугово-степных ландшафтах, неоднократно обсуждалось в печати (Гражданкин, 1984; Кандауров, 1984; Русанов и др., 1984; Флинт, 1984; Бабко, 1989; Белик, 2015; и др.).

О значении уток в питании орла-могильника свидетельствуют наблюдения в Оренбургской обл., где утята в XIX в. составляли порой почти исключительный корм орлят (Зарудный, 1888), а в Башкирии этот орел добывал, помимо сусликов и зайцев, также различных птиц, преимущественно уток (Сушкин, 1897). В Татарстане в конце XX в. питание 2 из 7 пар орлов-могильников, гнездившихся на побережье водохранилища, на 44–45% состояло из околоводных птиц (Павлов, 1999). В Наурзумском заповеднике на севере Казахстана лимнофильные птицы (утки, чайки, лысухи, поганки, изредка гуси) занимали в питании орла-могильника третье место по встречаемости (15.5%) и второе – по массе (23.4%) (Bragin, 2000). А в Венгрии диких уток добывают около четверти гнездовых пар этого орла, доля же уток в его рационе достигает 2% (Horvath et al., 2010).

В добыче тетеревятника в степном Придонье и Предкавказье утки составляют 0.8–2.4% (Трофименко, 2002; Белик, 2003а; Ильюх, Хохлов, 2010), но в лесистых районах Кавказа их доля среди жертв ястреба увеличивается до 8.4–9.4% (Ткаченко, Витович, 1997; Комаров, 2007). Еще больше уток (36.4% в гнездовой период) тетеревятники добывают местами в лесном поясе (Теплова, 1957). Поэтому облесение степей и расселение по искусственным насаждениям тетеревятника должно, очевидно, значительно усиливать пресс его хищничества на уток.

Важно при этом отметить, что наибольшая угроза хищничества распространяется, прежде всего, на те виды уток, у которых отсутствует или слабо развит половой диморфизм в окраске (савка (*Oxyura leucocephala*), белоглазый нырок (*Aythya nyroca*), бэров нырок (*Aythya baeri*), серая утка), и их самки в равной мере с селезнями элиминируются хищниками, а также охотниками. У диморфных же видов хищники в первую очередь добывают ярко окрашенных самцов, тогда как их самки с покровительственной окраской имеют значительно больше шансов выжить и оставить потомство. В связи с этим общий репродуктивный успех в популяциях мономорфных видов в принципе должен снижаться, по сравнению с аналогичным показателем диморфных видов, и, очевидно, именно поэтому перечисленные выше виды среди прочих промысловых уток оказались первыми кандидатами на включение в Красные книги.

Следует сказать, наконец, о роли климатических изменений в динамике ареалов уток в степной зоне. Циклические колебания увлажненности и теплообеспеченности Северной Евразии и связанные с этим изменения гидрорежима многих степных водоемов всегда вызывали значительные пульсации ареалов и численности обитающих на них лимнофильных птиц, зачастую разнонаправленные у видов разного генезиса (Кривенко, 1991; Кривенко, Виноградов, 2008). В недавнем прошлом резко континентальный степной климат обеспечивал весной наполнение талыми водами многих замкнутых озер и лиманов, которые

служили местом гнездования уток и других водоплавающих и околоводных птиц. Но с середины XX в. накопление снега в степях из-за потепления зимнего климата значительно уменьшилось, а при снеготаянии влага стала быстро впитываться в слабо промерзающую почву. Поэтому весеннее заполнение озер и различных водоемов талой водой, в частности в степном Заволжье, в последние десятилетия практически прекратилось (Линдеман и др., 2005).

Высыхание естественных водоемов в степи во второй половине XX в. частично компенсировалось широким строительством оросительных систем, прудов и водохранилищ. Но в 1990-е годы орошаемое земледелие в засушливых районах пришло в упадок, подача пресной воды сократилась, и часть каналов и прудов пересохли, что лишило уток также и многих искусственных водоемов (Белик, 2015).

Наряду с наблюдающимся сейчас общим потеплением и уменьшением континентальности степного климата, для нынешнего переходного климатического периода весьма характерно также усиление неустойчивости многих метеорологических процессов (Будыко, 1979). Поэтому в отдельные годы в степях развиваются очень сильные летние засухи, приводящие к периодическому пересыханию почти всех степных прудов и других водоемов и к исчезновению связанных с ними птиц.

В результате этих климатических перестроек в европейских степях в последние десятилетия катастрофически снизилась численность и у красноголового нырка (Атлас ..., 2020), прежде благополучно пережившего критические периоды распашки целины, усиления пастбищной нагрузки и лесомелиорации степей. Можно полагать, что это есть ранняя стадия формирования еще одного примера “парадокса ареала”, наметившегося сейчас вследствие изменений степного климата.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ позволяет обоснованно полагать, что ряд видов уток и некоторых других водоплавающих и околоводных птиц, гнездящихся сейчас на озерах в степях Западной Сибири и Казахстана, в прошлом были распространены также и в европейских степях. Но в XVIII–XX веках они оказались вытеснены отсюда, по-видимому, в результате заселения степной зоны оседлыми земледельческими народами, последующей распашки целины, широкого искусственного лесоразведения, а также чрезмерного охотничьего промысла и воздействия некоторых других негативных факторов (Белик, 1997а, 2000, 2015).

О сравнительно недавнем исчезновении гнездовий этих видов свидетельствуют отдельные случаи их летних встреч и находок гнезд на юге России и Украины вплоть до середины XX в. (Исаков, 1952; Птушенко, 1952; Белик, 2000; и др.), а также их спорадичное гнездование до последнего времени в Калмыкии и степном Заволжье (Дебело, 1978; Кукиш, 1982; Шевченко и др., 1993, 2020; Кривенко, Виноградов, 2008; и др.). Единичные находки реликтовых гнездовий хохлатой чернети недавно отмечены на степных островах оз. Маныч-Гудило (Цапко, 2005, 2007; Цапко, Бобенко, 2012), а случайное гнездование свиязи было подтверждено в степях Саратовского Заволжья (Атлас ..., 2020).

Таким образом, восстановленные гнездовые ареалы хохлатой чернети, шилохвости и, возможно, свиязи должны включать всю степную зону Восточной Европы, где птицы размножались еще в недавнем прошлом. Сейчас же драматичную судьбу этих исчезнувших в европейских степях видов могут разделить савка и белоглазый нырок, включенные в Красную книгу России (2001) и Червону книгу України (2009), а также, несомненно, серая утка и красноголовый нырок, если не будут приняты надлежащие меры по их охране и восстановлению численности.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность Е.А. Коблику, А.Л. Мищенко, Г.М. Русанову, А.Ю. Соколову, П.А. Тильбе, В.Н. Федосову и другим коллегам за их консультации и помощь в получении литературных источников и других сведений по распространению и численности птиц. Автор благодарен также рецензентам и редакторам, во многом способствовавшим улучшению структуры и содержания статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ардамацкая Т.Б.*, 1958. Некоторые особенности гнездования утиных в районе Черноморского заповедника // Труды Черноморского заповедника. Вып. 2. С. 35–64.

*Ардамацкая Т.Б.*, 1984. Гнездование утиных и ржанкообразных на островах Тендровского залива Черноморского заповедника // Орнитология. Вып. 19. С. 41–49.

*Ардамацька Т.Б., Горбань І.М.*, 2009. Нерозень // Червона книга України: Тваринний світ. Київ. С. 410.

Атлас гнездящихся птиц европейской части России, 2020. М.: Фитон XXI. 908 с.

*Бабко В.М.*, 1989. Хищническая деятельность серой вороны в пойме р. Десны // Врановые птицы в естеств. и антропоген. ландшафтах: Материалы 2 Всесоюз. совещ. Ч. 2. Липецк. С. 42–43.

*Белик В.П.*, 1997. Проникновение северных дендрофильных видов птиц в глубь пустынь Казахстана // Беркут. Т. 6. Вып. 1–2. С. 19–22.

*Белик В.П.*, 1997а. Некоторые последствия использования пестицидов для степных птиц Восточной Европы // Беркут. Т. 6. Вып. 1–2. С. 70–82.

*Белик В.П.*, 2000. Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов-на-Дону: Изд-во РГПУ. 376 с.

*Белик В.П.*, 2000а. К летней орнитофауне песков Аккумы и их окрестностей (Уральская область, Западный Казахстан) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Зап. Сибири. Екатеринбург. С. 9–17.

*Белик В.П.*, 2000б. О катастрофическом снижении численности восточноевропейской популяции клинтуха // Редкие, исчезающие и малоизученные птицы России: Сб. науч. статей. М.: СОПР. С. 85–90.

*Белик В.П.*, 2003. К летней орнитофауне бассейна оз. Шалкар, Республика Казахстан (неворобьиные) // Стрепет. Вып. 2. С. 22–35.

*Белик В.П.*, 2003а. Хищничество тетеревятника и его роль в биоценозах // Ястреб-тетеревятник: Место в экосистемах России: Материалы к 4 конф. по хищным птицам Северной Евразии. Пенза – Ростов. С. 146–168.

*Белик В.П.*, 2003б. Имя из “Красной книги”: Наземные позвоночные животные степного Придонья, нуждающиеся в особой охране. Ростов-на-Дону: Донской издательский дом. 432 с.

*Белик В.П.*, 2004. Птицы долины озера Маныч-Гудило: Non-Passeriformes // Труды гос. природного заповедника “Ростовский”. Вып. 3: Биоразнообразие заповедника “Ростовский” и его охрана. Ростов-на-Дону: Донской издательский дом. С. 111–177.

*Белик В.П.*, 2006. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 85. № 3. С. 298–316.

*Белик В.П.*, 2008. Материалы к мониторингу орнитофауны Камыш-Самарских озер (Западный Казахстан) // Стрепет. Т. 6. Вып. 2. С. 5–28.

*Белик В.П.*, 2009. Птицы искусственных лесов степного Предкавказья: Состав и формирование орнитофауны в засушливых условиях. Кривой Рог. 216 с.

*Белик В.П.*, 2011. Обоснование включения серой утки в Красную книгу Ростовской области // Проблемы Красных книг и преподавание охраны природы: Науч.-метод. сборник. Ростов-на-Дону. С. 109–112.

*Белик В.П.*, 2014. Состояние популяций серой утки на юге России // Казарка. № 17. М. С. 118–124.

*Белик В.П.*, 2015. Степные птицы в XXI веке: проблемы и перспективы // Степные птицы Северного Кавказа и сопредельных регионов: Изучение, использование, охрана: Материалы Междунар. конф. Ростов-на-Дону. С. 11–37.

*Белик В.П., Ветров В.В., Милобог Ю.В.*, 2010. Ренессанс клинтуха в Восточной Европе: демографический потенциал новой адаптации // Стрепет. Т. 8. Вып. 1. С. 70–74.

*Белик В.П., Гугуева Е.В.*, 2013. Новая экологическая адаптация клинтуха и ее популяционное значение // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 123–131.

*Белик В.П., Казаков Б.А.*, 1988. Современное состояние фауны гусеобразных Нижнего Дона (в пределах Ростовской области) // Ресурсы животного мира Северного Кавказа: Тезисы докладов науч.-практ. конф. Ставрополь. С. 12–17.

*Блохин Ю.Ю.*, 2004. Охотничья добыча уток и гусей по данным лицензий в Ямало-Ненецком автономном округе // Казарка. № 10. С. 119–141.

*Блохин Ю.Ю.*, 2010. Добыча водоплавающей дичи в Московской области по данным именных разовых лицензий // Казарка. № 13. С. 104–122.

*Будыко М.И.*, 1979. Проблема углекислого газа. Л.: Гидрометиздат. 59 с.

*Венгеров П.Д.*, 2016. Гнездование клинтуха *Columba oenas* в опорах линий электропередачи в окрестностях Воронежского заповедника // Русский орнитологический журнал. Т. 25. № 1265. С. 1031–1036.

*Воинственский М.А.*, 1953. Птицы плавней дельты Дуная // Наук. зап. Київського ун-ту. Т. 12. Вип. 3. С. 49–74.

*Воинственский М.А.*, 1960. Птицы степной полосы Европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР. 292 с.

*Воинственский М.А.*, 1967. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 3. Киев: Наукова думка. С. 3–76.

*Гавриленко Н.И.*, 1929. Птицы Полтавщины. Полтава. 133 с.

*Ганя И.М.*, 1972. История орнитофауны Молдавии с позднего миоцена до наших дней // Фауна наземн. позвоночных Молдавии и проблемы ее реконструкции. Кишинев: Штиинца. С. 20–43.

*Гражданкин А.В.*, 1984. Влияние врановых птиц на успех гнездования птиц открытых ландшафтов // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. М.: Наука. С. 163–164.

*Дебело П.В.*, 1978. Материалы по распространению и экологии гнездящихся уток Уральской области // Биология птиц в Казахстане. Алма-Ата: Наука КазССР. С. 84–93.

*Динесман Л.Г.*, 1960. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: Изд-во Академии наук СССР. 160 с.

*Доброхвалов В.П.*,1950. Очерк истории степного лесоразведения. М.: Изд-во МГУ. 208 с.

*Долгушин И.*, 1929. Хищнический промысел водоплавающих птиц в Барабинской степи // Uragus. Кн. 10. № 2. С. 17–18.

*Долгушин И.А.*, 1960. Птицы Казахстана. Т. 1. Алма-Ата: Изд-во Академии наук КазССР. 470 с.

*Житков Б.М.*, 1914. О промысле и охране птиц в дельте Волги // Материалы к познанию русского охотничьего дела. Вып. 4. СПб. С. 1–59.

*Зарудный Н.А.*, 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края // Зап. Импер. Академии Наук. Приложение к т. 57. № 1. СПб. С. 1–338.

*Зозулин Г.М.*, 1992. Леса Нижнего Дона. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та. 203 с.

*Ильюх М.П., Хохлов А.Н.*, 2010. Хищные птицы и совы трансформированных экосистем Предкавказья. Ставрополь. 760 с.

*Иовченко Н.П., Рычкова А.Л., Смирнова О.П.*, 2010. Стремительное освоение водоемов Санкт-Петербурга серой уткой (*Anas strepera*) в начале 21 века // Орнитология в Северной Евразии: Материалы XIII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии: Тезисы докладов. Оренбург. С. 144.

*Исаков Ю.А.*, 1952. Подсемейство утки Anatinae // Птицы Сов. Союза. Т. 4. М.: Советская наука. С. 344–635.

*Казаков Б.А.*, 1982. Отряд Гусеобразные // Ресурсы живой фауны. Ч. 2: Позвоночные животные суши. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та. С. 178–196.

*Казаков Б.А., Ломадзе Н.Х., Белик В.П., Хохлов А.Н., Тильба П.А. и др.*, 2004. Птицы Северного Кавказа, том 1: Гагарообразные, Поганкообразные, Трубконосые, Веслоногие, Аистообразные, Фламингообразные, Гусеобразные. Ростов-на-Дону: Изд-во РГПУ. 398 с.

Казахстан: Общая физико-географическая характеристика, 1950. М.: Изд-во Академии наук СССР. 491 с.

*Калякин М.В.* (ред.), 2014. Полный определитель птиц европейской части России. Ч. 1. М.: Фитон-XXI. 268 с.

*Кандауров Е.К.*, 1984. Проблема врановых в антропогенных ландшафтах // Экология, биоценотическое и хоз. значение врановых птиц. М.: Наука. С. 22–24.

*Карелин Г.С.*, 1875. Разбор статьи г. А. Рябинина “Естественные произведения земель Уральского казачьего войска”, извлеченной из книги его: Материалы для географии и статистики России. Уральское казачье войско. 2 части. СПб. 1866 г. Санкт-Петербург. 113 с.

*Качиони С.*, 1910. Несколько слов об охотничьем промысле в Астраханской губернии // Природа и охота. № 11. С. 7–11.

*Кириков С.В.*, 1959. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.): Степная зона и лесостепь. М.: Изд-во Академии наук СССР. 175 с.

*Кириков С.В.*, 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 348 с.

*Кириков С.В.*, 1983. Человек и природа степной зоны: Конец X – середина XIX в.: Европейская часть СССР. М.: Наука. 125 с.

*Комаров Ю.Е.*, 2007. К биологии птиц Республики Северная Осетия–Алания // Проблемы развития биологии и экологии на Сев. Кавказе. Ставрополь. С. 87–99.

*Коузов С.А., Кравчук А.В.*, 2012. Серая утка в восточной части Финского залива: история заселения, биология и миграции // Казарка. Т. 15. № 2. С. 106–136.

Красная книга Российской Федерации (Животные), 2001. М. 862 с.

*Кривенко В.Г.*, 1977. Добыча водоплавающих птиц в Астраханской области // Ресурсы пернатой дичи побережий Каспия и прилежащих районов (охрана, использование и изучение). Астрахань. С. 35–38.

*Кривенко В.Г.*, 1991. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 271 с.

*Кривенко В.Г., Виноградов В.Г.*, 2008. Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М.: Наука. 588 с.

*Кривоносов Г.А.*, 1981. Природная среда водоемов и водоплавающие птицы дельты Волги (XVIII–XX вв.) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 86. Вып. 5. С. 30–41.

*Кукиш А.И.*, 1982. Животный мир Калмыкии. Птицы. Элиста. 128 с.

*Кулешова Л.В.*, 1965. Типы птичьего населения долины Нижней Волги и прилежащих участков Северного Каспия // Орнитология. Вып. 7. С. 235–243.

*Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А.*, 2005. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука. 252 с.

*Линьков А.Б.*, 1985. К экологии гнездования уток озера Маныч-Гудило // Птицы Сев.-Зап. Кавказа: Сборник научных трудов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 78–95.

*Луговой А.Е.*, 1963. Птицы дельты реки Волги // Фауна и экология птиц дельты реки Волги и побережий Каспия // Труды Астраханского заповедника. Вып. 8. Астрахань. С. 9–185.

*Лысенко В.И.*, 1991. Фауна Украины. Т. 5: Птицы. Вып. 3: Гусеобразные. Киев: Наук. думка. 205 с.

*Мельников Ю.И.*, 2013. Популяционный гомеостаз – основной путь поддержания численности водоплавающих птиц Прибайкалья // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 15. № 3 (3). С. 1133–1137.

*Митрюшкин К.П., Павловский Е.С.*, 1979. Лес и поле. М.: Колос. 280 с.

*Михантьев А.И., Селиванова М.А.*, 2009. Экологические основы прогнозирования продуктивности и численности уток // Казарка. Т. 12. № 1. С. 47–67.

*Михантьев А.И., Селиванова М.А.*, 2016. Динамика численности некоторых видов уток на юге Западной Сибири (Северная Кулунда) в связи с гидроклиматическими и метеорологическими условиями // Казарка. Т. 19. № 2. С. 67–80.

*Орлов П.П.*, 1941. Орнітофауна Черкаського району // Наук. зап. Черкаського пед. ін-ту. Вип. 2. С. 1–75.

*Павлов Ю.И.*, 1999. Новое в питании орла-могильника в Татарстане // Королевский орел: Распространение, состояние популяций и перспективы охраны орла-могильника (*Aquila heliaca*) в России: Сборник науч. трудов. Серия: Редкие виды птиц. Вып. 1. М.: Союз охраны птиц России. С. 95.

*Панченко С.Г.*, 1959. Материалы по распространению и экологии пластинчатоклювых Центрального Казахстана // Труды Института зоологии Академии наук КазССР. Т. 10. С. 35–55.

*Приклонский С.Г.*, 1965. Опыт оценки количества водоплавающих птиц, добываемых в Советском Союзе // География ресурсов водоплавающих птиц в СССР, состояние запасов, пути их воспроизводства и правильного использования: Тез. докладов совещания. Ч. 1. М. С. 21–24.

*Птушенко Е.С.,* 1952. Подсемейство гусиные Anserinae // Птицы Советского Союза. Т. 4. М.: Советская наука. С. 255–344.

*Русанов Г., Бочарников В.*, 1982. Водоплавающая дичь дельты Волги // Охота и охотничье хозяйство. № 9. С. 12–14.

*Русанов Г.М.*, 1979. Современные условия гнездования кряквы в западной части дельты Волги и меры по их улучшению // Природная среда и птицы побережий Каспийского моря и прилежащих низменностей. Баку. С. 131–145.

*Русанов Г.М.*, 2003. Размножение водоплавающих птиц в дельте Волги // Казарка. № 9. М. С. 323–343.

*Русанов Г.М.*, 2004. Несколько слов об охоте в дельте Волги: свидетельства минувшего и комментарии современника // Стрепет. Т. 2. Вып. 1. С. 107–115.

*Русанов Г.М., Кривоносов Г.А., Бондарев Д.В., Реуцкий Н.Д., Гаврилов Н.Н.*, 1984. Численность серой вороны в низовьях дельты Волги и ее роль в жизни птиц // Экология, биоценотическое и хоз. значение врановых птиц. М.: Наука. С. 143–147.

*Савицкий Р.М.*, 2014. Серая утка // Красная книга Ростовской области. Т. 1: Животные. 2-е изд. Ростов-на-Дону. С. 180.

*Силантьев А.А.*, 1898. Обзор промысловых охот в России. СПб. 619 с.

*Слудский А.А.*, 1939. Азиатская борзая тазы и охота с ней. Алма-Ата. 28 с.

*Слудский А.А.*, 1965. Казахская борзая тазы и охота с ней // По охотничьим просторам Казахстана. Алма-Ата: Кайнар. С. 105–121.

*Соколов А.Ю., Недосекин В.Ю.*, 2015. Изменение состояния популяции клинтуха в Центральном Черноземье в связи с новой гнездовой адаптацией // 14-я Международная орнитол. конф. Северной Евразии. 1: Тезисы. Алматы. С. 455–456.

*Сушкин П.П.*, 1987. Птицы Уфимской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Рос. империи. Отд. зоол. Вып. 4. С. I–XI, 1–331.

*Сушкин П.П.*, 1908. Птицы Средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской) // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. Вып. 8. С. 1–803.

*Таттар А.В.*, 1958. Фауна млекопитающих и птиц из верхнечетвертичных отложений пещер Верхнего Дона и Жигулей и условия ее существования // Учен. зап. Ленинград. пед. ин-та. Т. 179. С. 113–189.

*Теплова Е.Н.*, 1957. Птицы района Печоро-Илычского заповедника // Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 6. С. 5–115.

*Ткаченко И.В., Витович О.А.*, 1997. Питание тетеревятника в Тебердинском заповеднике // Кавказ. орнитол. вестник. Вып. 9. Ставрополь. С. 122–130.

*Трофименко В.В.*, 2002. Зимняя экология ястребов на юге Ростовской области // Птицы Южной России: Материалы Международной орнитол. конф. “Итоги и перспективы развития орнитологии на Сев. Кавказе в XX) веке”, посвященной 20-летию деятельности Северокавказской орнитол. группы. Ростов-на-Дону. С. 165–167.

*Успенский С.Н.*, 1966. Полезащитное лесоразведение в Казахской ССР и перспективы его развития // Труды Казах. научно-исслед. института лесного хозяйства. Т. 5. Вып. 4. Полезащитное лесоразведение в Казахстане и Зап. Сибири. С. 62–73.

*Флинт В.Е.*, 1984. Врановые птицы: изучение и регулирование численности // Экология, биоценотическое и хозяйственное значение врановых птиц. М.: Наука. С. 3–8.

*Флинт В.Е., Сорокин А.Г.*, 1999. Сокол на перчатке. М.: Эгмонт Россия Лтд. 328 с.

*Формозов А.Н.*, 1934. Озерная лесостепь и степь Западной Сибири как области массового обитания водяных птиц (Эколого-географический очерк) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Нов. сер. Отд. биол. Т. 43. Вып. 2. С. 256–286.

*Формозов А.Н.*, 1937. Материалы к экологии водяных птиц по наблюдениям на озерах Государственного Наурзумского заповедника (Северный Казахстан) // Памяти академика М.А. Мензбира. М.–Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 551–595.

*Формозов А.Н.*, 1940. Практическое значение птиц // Руководство по зоологии. Т. 6: Птицы. М.–Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 762–801.

*Формозов А.Н.*, 1962. Изменения природных условий степного Юга Европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследование географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.: Изд-во Академии наук СССР. С. 14–161.

*Хохлов А.Н.*, 1989. Современное состояние фауны гусеобразных Ставропольского края // Орнитологические ресурсы Северного Кавказа: Тезисы докладов науч.-практ. конф. Ставрополь. С. 106–136.

*Цапко Н.В.*, 2005. Гнездование колониальных птиц в долине озера Маныч // Стрепет. Т. 3. Вып. 1–2. С. 88–93.

*Цапко Н.В.*, 2007. Авифаунистические находки в Калмыкии // Птицы Кавказа: изучение, охрана и рац. использование: Материалы науч.-практ. конф., посвященной 25-летней деятельности Северокавказской орнитол. группы. Ставрополь. С. 136–139.

*Цапко Н.В., Бобенко О.А.*, 2012. Первые гнездовые находки белощекой крачки и хохлатой чернети в Ставропольском крае // Кавказский орнитологический вестник. Вып. 24. Ставрополь. С. 119–123.

*Чельцов-Бебутов А.М.*, 1967. О путях использования водоплавающей дичи (спорт или заготовки?) // Орнитология. Вып. 8. С. 47–66.

Червона книга України: Тваринний світ, 2009. Київ: Глобалконсалтинг. 600 с.

*Шевченко В.Л., Дебело П.В., Гаврилов Э.И., Наглов В.А., Федосенко А.К.*, 1993. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья // Фауна и биология птиц Казахстана. Алматы: Наука КазССР. С. 7–103.

*Шевченко В.Л., Дебело П.В., Гаврилов Э.И., Наглов В.А., Федосенко А.К.*, 2020. Об орнитофауне Волжско-Уральского междуречья (окончание) // Selevinia. Т. 28. С. 120–182.

*Шуков П.М.*, 2018. О гнездовании клинтуха *Columba oenas* на опорах высоковольтных ЛЭП в Нижегородской области // Русский орнитологический журнал. Т. 27. № 1709. С. 6103–6105.

*Янушевич А.И., Золотарева О.С.*, 1947. Водоплавающая дичь Барабы. Новосибирск. 79 с.

*Bragin E.*, 2000. On the demography of the Imperial Eagle *Aquila heliaca* in Kazakhstan // Raptors at Risk. Berlin. P. 409–413.

*del Hoyo J., Collar N.J.* (eds), 2014. HBW and BirdLife International illustrated checklist of the Birds of the World. Vol. 1: Non-passerines. Barcelona: Lynx Ed. 903 p.

European breeding bird atlas 2: Distribution, abundance and change, 2020. Barcelona: European Bird Census Council & Lynx Edicions. 967 p.

*Fox A.D., Leafloor J.O.* (eds), 2018. A global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose populations (Component 2: Population accounts). Akureyri, Iceland: CAFF International Secretariat. 173 p.

*Horváth M., Szitta T., Firmánszky G., Solti B., Kovács A., Moskát C.*, 2010. Spatial variation in prey composition and its possible effect on reproductive success in an expanding eastern Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) population // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 56. № 2. P. 187–200.

*Zykov C.D., Ulitin A.A.*, 2000. Waterfowl resources in Russia: numbers estimate and harvesting on hunting grounds of the Rosokhotrybolovsoyuz // Казарка. № 6. С. 19–38.

# PARADOXES IN THR DISTRIBUTION AREAS OF SOME DUCK SPECIES IN NORTHERN EURASIA

**V. P. Belik***

*South Federal Universitym, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

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

The distributions and ecology of some species of ducks widespread in the steppe zone of Kazakhstan and Western Siberia (*Aythya fuligula*, *Anas acuta*, *Anas penelope*) are considered. Their absence from the European steppes is accounted for by their disappearance in the historical past, caused by the plowing of meadow-steppes, in which these species usually nest, as well as the development of artificial forest plantations, the excessive hunting of waterfowl and near-water birds, and a number of other negative factors. The fate of these species in the steppes of Eastern Europe can be shared by the White-headed Duck (*Oxyura leucocephala*), the Ferruginous Duck (*Aythya nyroca*), as well as the Gadwall (*Anas strepera*) and Pochard (*Aythya ferina*), if no proper measures are taken to protect and restore their numbers.

*Keywords: Aythya fuligula*, *Anas acuta*, *Anas penelope*, steppes, Eurasia

**EDN:** UKVVGB
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 451–460*

*УДК 598.279.252:591.543.43*

# СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ И ФЛУКТУАЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ УШАСТОЙ СОВЫ (*ASIO OTUS*, STRIGIFORMES, STRIGIDAE) ПО ДАННЫМ 60-ЛЕТНЕГО ОТЛОВА И КОЛЬЦЕВАНИЯ В ВОСТОЧНОЙ ПРИБАЛТИКЕ

**© 2022 г. В. А. Паевский[a], *, А. П. Шаповал[b], ****

[a] *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия*
[b] *Биостанция "Рыбачий" Зоологического института РАН, Рыбачий, 238535 Россия*
**e-mail: payevsky@yandex.ru*
*** e-mail: apshap@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.01.2021 г.
После доработки 27.04.2021 г.
Принята к публикации 28.04.2021 г.

По результатам отлова и кольцевания на Куршской косе в Калининградской обл. ушастой совы в количестве 3391 особи в течение 1957–2016 гг. изучены динамика численности, пути миграции и места зимовки, возрастная структура и уровень гибели птиц. Общая эффективность кольцевания составила 3.01%, но с течением времени количество возвратов колец достоверно снижалось. Ежегодное количество отловленных сов в течение 60 лет резко колебалось, от одной до 365 особей. Колебания имели волнообразный характер с многочисленными волнами разной амплитуды. В связи с этим обсуждены известные положения о том, что численность ушастых сов и степень их территориальной мобильности зависят от обилия основного объекта питания – полевок. Среди мигрирующих сов преобладали молодые неполовозрелые особи (83%) и самки (65%), среди найденных по возвратам колец – тоже молодые, до 66%, а рекорд долгожительства – 16 лет и 3 месяца. Из всех 102 возвратов колец только 16 птиц были обнаружены живыми. Основное направление перелетов – юго-западное. Наибольшее количество возвратов колец, свидетельствующих о местах зимовок и пролетных путях, пришло из Германии и соседних стран на широтах 50°–54° N. Ряд возвратов колец свидетельствует о популяционном происхождении ушастых сов, мигрирующих через Куршскую косу, поскольку впоследствии они были найдены в Литве, Латвии, Белоруссии, Финляндии, а также на разных территориях России – от Ленинградской области до Татарстана.

*Ключевые слова:* миграционные пути, места зимовок, возрастно-половая структура, эффективность кольцевания, происхождение популяций

**DOI:** 10.31857/S0044513422020076

Ушастая сова – обычный вид сов, распространенный в умеренных зонах Евразии и Северной Америки. Будучи наиболее многочисленной из сов Палеарктики, ушастая сова в своем питании зависит на всем пространстве ареала от плотности популяций мышевидных грызунов, в первую очередь полевок рода *Microtus*. Известно, что в годы вспышек численности полевок ушастые совы приступают к гнездованию в гораздо большем числе, чем обычно (Korpimäki, Norrdahl, 1991; Korpimäki, 1992; Приклонский, Иванчев, 1993; Houston, 2005; Волков и др., 2009, 2009а; Saurola, 2014). В ряде сводок о жизни сов указывается, что ушастая сова во многих частях ареала оседлая птица, а в осенне-зимнее время чаще всего ведет кочевой образ жизни. Северные популяции являются настоящими перелетными птицами. Однако в годы очень большой численности полевок на местах размножения они не совершают далеких передвижений (Дементьев, 1951; Eck, Busse, 1973; Пукинский, 1977; Cramp, 1985).

Ушастую сову, наряду с другими видами птиц, регулярно отлавливают и кольцуют на Куршской косе (Восточная Прибалтика) сотрудники Биологической станции "Рыбачий" Зоологического института РАН. Полученные сведения о миграциях птиц, в том числе и ушастой совы, с картами их передвижений по результатам первого десятилетия работы были опубликованы (Паевский, 1971). Впоследствии были опубликованы также материалы по численности этого вида на пролете и основным направлениям его миграций до 1985 г., в сравнении с данными мечения в других регионах (Белопольский, 1975; Сапетина, 1991; Dobrynina, 1994). За последующие 35 лет получены новые сведения по колебаниям ежегодного количества мигрирующих сов, результатам их прижизненно-

го обследования и картине территориального распределения мигрантов в Европе. Эти новые материалы послужили побудительной причиной написания данной статьи.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Куршская коса – узкая полоса суши, отделяющая Куршский залив от Балтийского моря. Коса вытянута в направлении с северо-востока на юго-запад, что совпадает с основным направлением перелетов птиц в Восточной Прибалтике. Отлов и кольцевание птиц коллективом Биологической станции "Рыбачий" ЗИН РАН проводится на косе с 1957 г. до настоящего времени в двух местах: на полевом стационаре "Фрингилла" (55°05′ N, 20°44′ E) и на Росситенском мысу (55°09′ N, 20°51′ E). В первом из них ловят птиц в Рыбачинские ловушки, во втором – паутинными сетями. Рыбачинские ловушки для отлова мигрирующих птиц, их устройство и механизм действия подробно описаны (Дольник, Паевский, 1976). Ловушки действуют на протяжении 7 месяцев года, с конца марта по начало ноября. Работая круглосуточно, ловушки эффективно ловят сов в темное время суток. Сроки действия каждой ловушки (неизменной конструкции) варьировали по годам крайне незначительно, за счет нескольких дней начала весеннего и окончания осеннего отлова. Отлов и кольцевание птиц сопровождается их прижизненным обследованием, определением пола и возраста, а также стандартными измерениями длины крыла и массы тела. Возраст и пол ушастых сов стали определять, начиная с 1991 г., по характеристикам окраски оперения (Holt, 2016; Demongin, 2016).

Списки всех количественных данных отлова, кольцевания и возвратов колец опубликованы (Паевский, 1971; Bolshakov et al., 1999, 2001, 2005, 2008; Шаповал и др., 2017). В этих публикациях при сведениях о возвратах приведены координаты точек нахождения, время, прошедшее со дня кольцевания, расстояние и азимут. Эти данные были нами использованы для анализа территориального распределения мигрантов.

Тренды численности были рассчитаны регрессионным анализом по рядам динамики, где один ряд переменных – показатели времени (месяцы или годы), а другой – количество пойманных птиц. Расчет эффективности метода кольцевания проведен с использованием рангового коэффициента Спирмена, а анализ территориального распределения разных групп мигрирующих сов по возвратам колец – критерием $\chi^2$ и критерием Вилкоксона (Холлендер, Вулф, 1983; Sokal, Rohlf, 1998).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Эффективность кольцевания.** Всего за 60 лет, с 1957 по 2016 гг., на Куршской косе было поймана и окольцована 3391особь ушастой совы, и получены 102 "возврата" наших колец, т.е. сообщений об обнаружении окольцованных сов, позволяющих судить о дальности и направлении миграционных передвижений, а также о продолжительности их жизни. Полученные 102 сообщения о находках ушастых сов с нашими кольцами составляют $3.01 \pm 0.01\%$ от 3391 окольцованной особи. Расчет зависимости количества возвратов колец от количества окольцованных птиц был проведен по пятилетним периодам, поскольку были годы с нулевым количеством возвратов колец. Результат по ранговому коэффициенту Спирмена показал умеренную связь ($r_s = -0.641$, $n = 12$, $p < 0.01$), т.е. с ходом времени количество возвратов колец достоверно снижалось. В графическом виде эта зависимость более очевидна (рис. 1).

**Динамика численности мигрантов.** Ежегодное количество отловленных на Куршской косе ушастых сов в течение 60 лет резко колебалось, от одной до 365 особей. Эти изменения были волнообразными с разной амплитудой (рис. 2). Несмотря на огромные межгодовые различия количества пойманных сов, коэффициент детерминации $R^2 = 0.02$ свидетельствует об отсутствии достоверного долговременного изменения численности.

**Возрастной и половой состав мигрантов.** Размеры длины крыла самцов и самок ушастой совы в значительной степени перекрываются, что не дало возможности определять половой состав по длине крыла у всех особей. Длина крыла варьировала от 259 до 317 мм, но при этом птицы с длиной крыла от 287 до 299 мм могли быть любого пола. Поскольку возраст и пол ушастых сов на Куршской косе по признакам окраски оперения начали определять с 1991 г., мы располагаем материалами по возрастно-половому составу только для 1115 птиц. Из них во время миграций в 1991–2016 гг. преобладали молодые неполовозрелые особи ($83.1 \pm 1.2\%$) и самки ($65.1 \pm 1.5\%$). В начале осенней миграции, во второй половине сентября, летели преимущественно молодые птицы, а взрослые появлялись только с октября.

По возвратам колец можно рассчитать приблизительное соотношение возраста сов в годовом выражении, используя даже особей, возраст которых в момент кольцевания был неизвестен, поскольку в среднем более 80% среди кольцуемых были молодые особи. Рассчитав долю обнаруженных с кольцами сов в возрасте одного года и более (1+), двух лет и более (2+), трех лет и более (3+) и т.д., мы таким образом получили возрастную структуру (рис. 3). Выяснилось, что в руки человека попадают тоже преимущественно молодые совы, до 65.7% от числа обнаруженных. Мак-

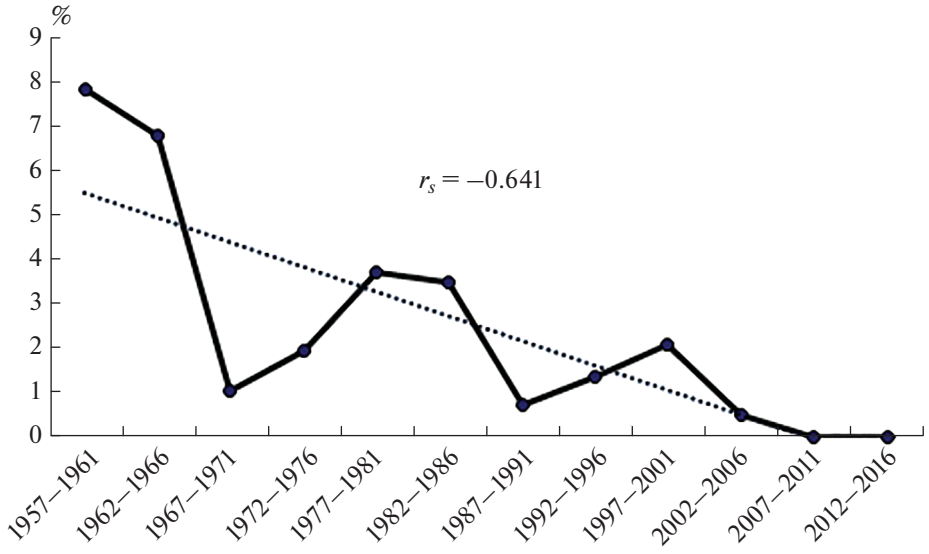


**Рис. 1.** Динамика доли возвратов колец от окольцованных ушастых сов за 60 лет.

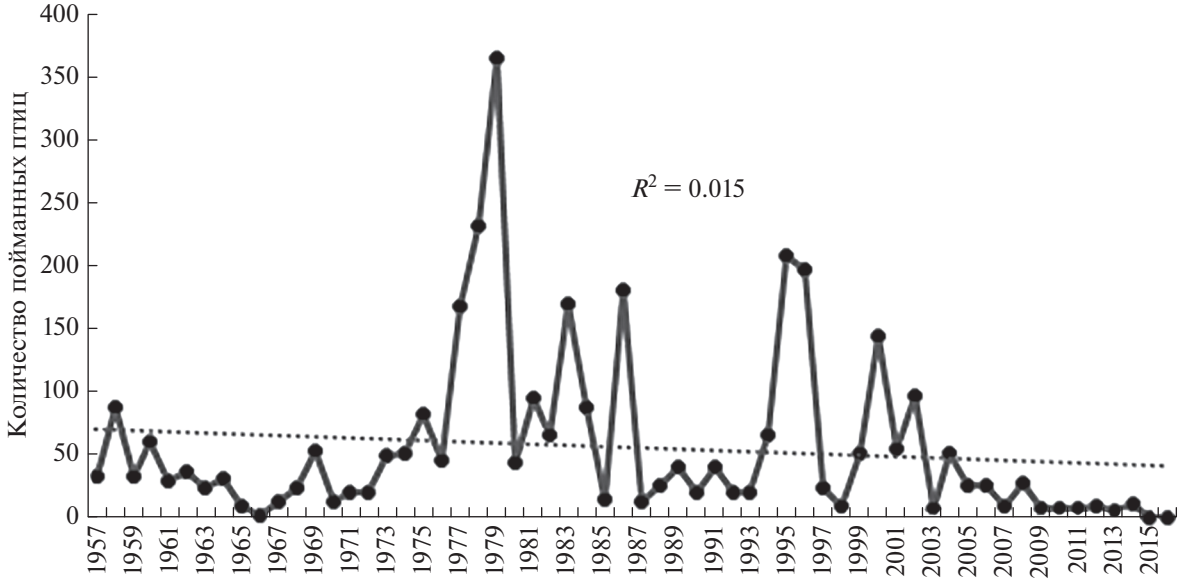


**Рис. 2.** Количество пойманных и окольцованных ушастых сов на Куршской косе в разные годы за 60 лет, 1957–2016 гг.

симальная продолжительность жизни составила минимум 16 лет и 3 месяца.

**Миграционные передвижения, районы зимовки и обстоятельства находок окольцованных сов.** Помесячное распределение количества пойманных на Куршской косе ушастых сов показывает (рис. 4), что пик их миграции осенью приходится на октябрь и начало ноября. Весенняя миграция выражена слабо, небольшой подъем количества сов приходится на апрель и май. Количество полученных возвратов колец более или менее равномерно распределено в течение года, за исключением снижения в летние месяцы. Периоды кольцевания сов оказались значительно более узкие, нежели периоды возвратов колец.

Из всех 102 обнаруженных сов с нашими кольцами только 16 птиц (15.7%) были обнаружены живыми (из них 9 пойманы и выпущены, а 7 пойманы, но об их дальнейшей судьбе не сообщено). Среди остальных сов 62 особи (60.8%) найдены мертвыми или умирающими, включая убитых хищником, а также останки птиц с кольцами, 12 (11.7%) были убиты человеком и 12 (11.7%) стали жертвами столкновений с транспортом.

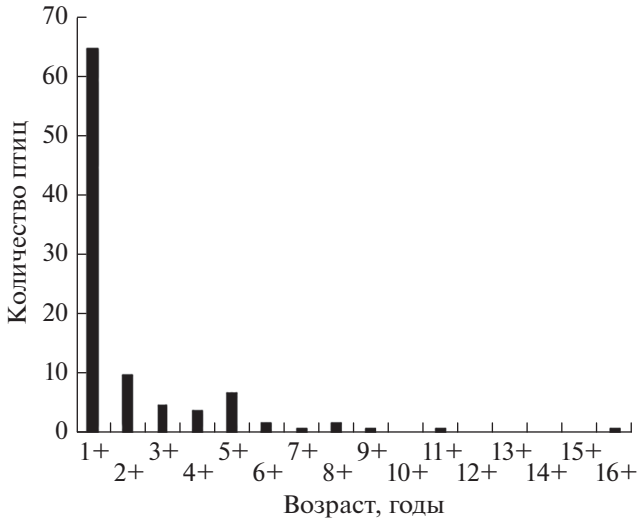


**Рис. 3.** Приблизительное соотношение возраста в годах среди птиц, давших возвраты колец.

Из общего количества возвратов колец часть ($n = 45$) относилась к тому же сезону, что и сезон кольцевания (это так называемые «прямые» возвраты), с пределами разброса расстояния перелета от 54 до 1774 км, другая часть («непрямые» возвраты, $n = 57$) – к последующим сезонам, с пределами от 47 до 1790 км. Средние расстояния миграций по прямым возвратам колец составили 820.0 ± 64.2 км, по непрямым 833.9 ± 57.7 км, достоверных различий между ними не было ($\chi^2 = 58.9$, df = 44, n.s.).

Азимут разлёта варьировал от 22° до 355° (в среднем 239.5° ± 12.4°) у прямых возвратов и от 18° до 322° (в среднем 211.7° ± 10.1°) у непрямых, без достоверных различий ($\chi^2 = 1.12$, df = 44, n.s.). Следовательно, средний пеленг точек обнаружения большинства сов находился к юго-западу от места нашего кольцевания. Тем не менее некоторые особи двигались и к югу, и к северо-западу, перелетая даже над океаном.

Расположение всех точек находок окольцованных ушастых сов приведено на рис. 5. Распределение их по странам Западной и Восточной Европы отражает разную степень концентрации на миграционных путях и территориях зимовок. Наибольшее количество возвратов колец – из Германии (33), России (13), Польши (9), Бельгии (8), Нидерландов (8), Франции (7) и Финляндии (6). Наибольшее расстояние перелета – до 1774 км. Возвраты колец с территорий, находящихся севернее и восточнее Куршской косы (15 птиц), предположительно говорят о широком популяционном происхождении птиц, мигрирующих через Куршскую косу, а именно – из Литвы, Латвии, Белоруссии, Финляндии, а также из разных областей России – Ленинградской, Тверской, Рязанской, Московской и из Татарстана. При предполагаемом возвращении сов на места размножения этим же путем, угол их разлёта на места размножения может достигать от 10° до 96°, а расстояние – до 1790 км.

Свидетельством кочевого образа жизни ушастых сов в областях зимовок может быть разная протяженность миграций по данным возвратов колец в разные месяцы года. Сроки нахождения ушастых сов в Европе по нашим данным приходятся на все месяцы года, но чаще их обнаруживают с октября по конец мая. На рис. 6 приведены расстояния от места кольцевания до точек обнаружения ушастых сов в разные месяцы. С октября

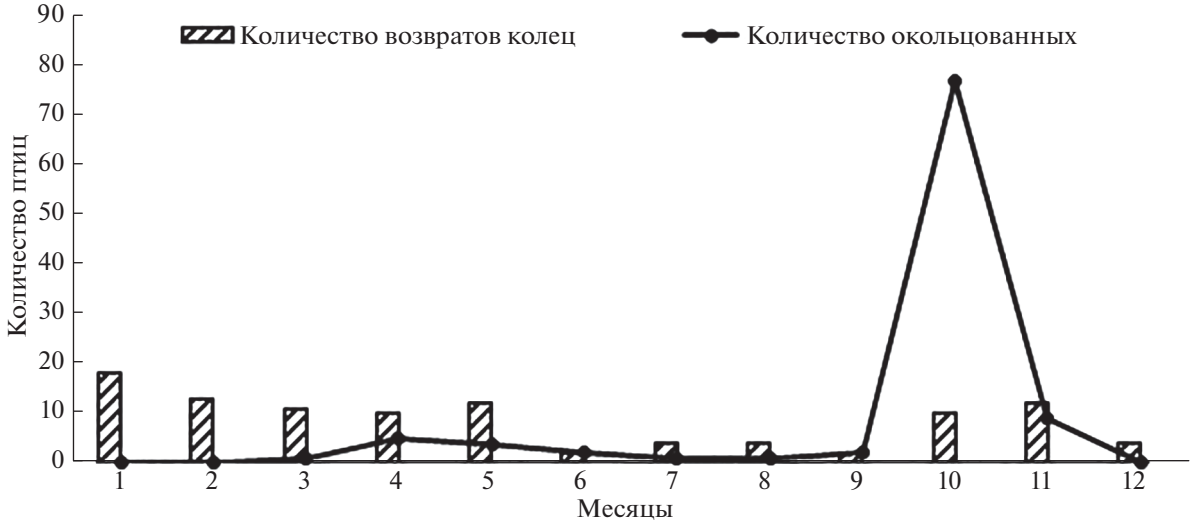


**Рис. 4.** Количество особей ушастой совы, пойманных и окольцованных в разные месяцы года (кривая), и количество особей, обнаруженных в разные месяцы на территориях пролета и зимовки (гистограмма).

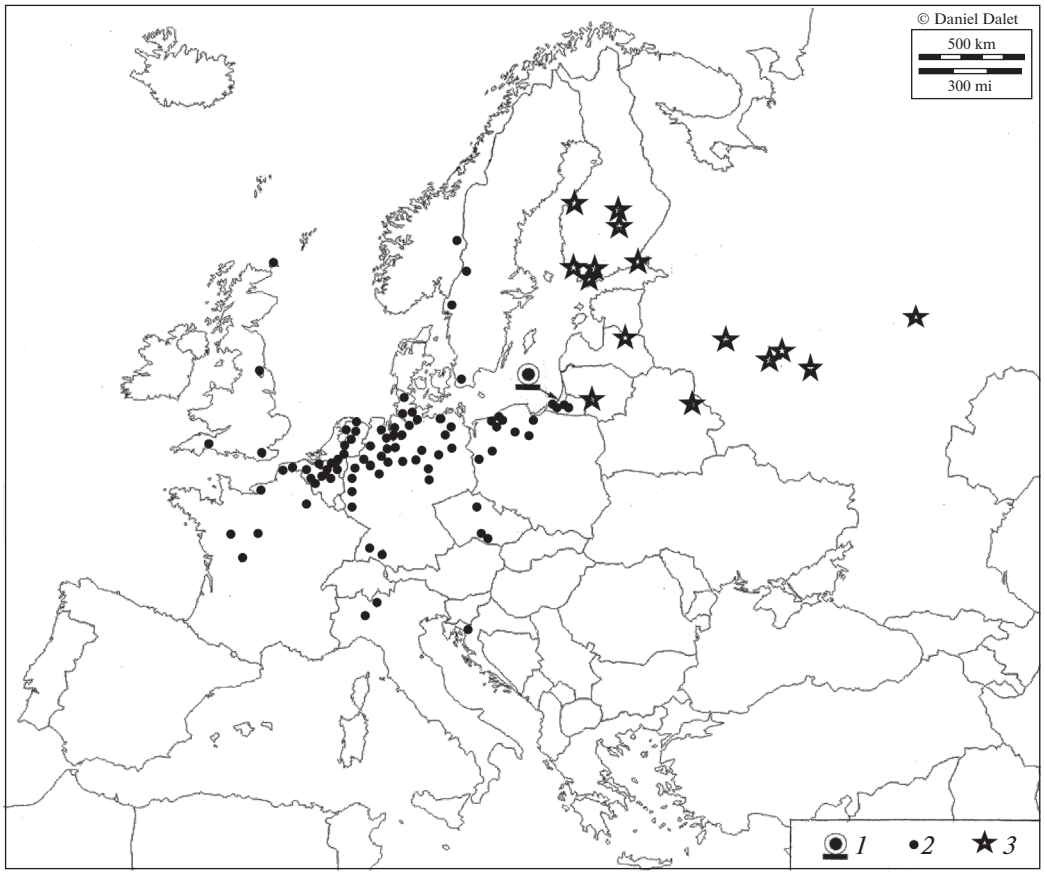


**Рис. 5.** Распределение ушастых сов, окольцованных на Куршской косе, на миграционных путях, местах зимовок и территориях размножения: *1* – место кольцевания, *2* – точки обнаружения на путях миграций и местах зимовок, *3* – точки обнаружения на местах возможного гнездования.

по март включительно эти дистанции постепенно увеличиваются, в среднем от 671 до 1027 км. Попарное сравнение дистанций (октябрь – ноябрь, ноябрь – декабрь и т.д.) по их центральной тенденции непараметрическим критерием Вилкоксона во всех случаях показало отсутствие достоверных различий, и лишь сравнение дистанций в октябре с дистанциями в марте находилось на границе достоверности различия (медианы 642 и 1087 км, d.f. = 9, $n_x = 78$, $p < 0.05$). Величины азимутов точек прямых возвратов в октябре-ноябре (в среднем 245°) и январе-феврале (в среднем 240°) достоверно не различались ($\chi^2 = 3.2$, d.f. = 7, n.s.). Таким образом, в целом небольшое увеличение протяженности миграций, начиная с октября, может говорить и о перемещениях сов в течение зимы, но достоверного заключения об этом сделать невозможно. В апреле и мае некоторые совы находились еще в странах Западной Европы, а не на местах размножения. Связана ли такая задержка на миграционных путях с возрастом птиц и сроками прихода их в половозрелое состояние, или же это объясняется другими причинами, пока остаётся неизвестным.

**Суточная скорость перелёта.** Достоверную скорость передвижения ушастых сов по миграционным путям мы смогли определить лишь у восьми птиц, которые были обнаружены после кольцевания спустя 7–40 суток. Две из них окольцованы во время весенней миграции, остальные – во время осенней. Скорость передвижения варьировала от 21.6 до 58.2 км, составив в среднем 36.4 км в сутки.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Сравнительная результативность кольцевания ушастых сов.** Результаты кольцевания на Куршской косе пролетных особей сов в виде полученных возвратов колец составили 3% от количества окольцованных. Такие результаты оказались более успешными по сравнению с результативностью кольцевания мелких певчих птиц, часто не превышающими даже 1%. Ранее мы уже проверяли эту зависимость на разных видах птиц и выяснили, что несмотря на фактическое снижение до-

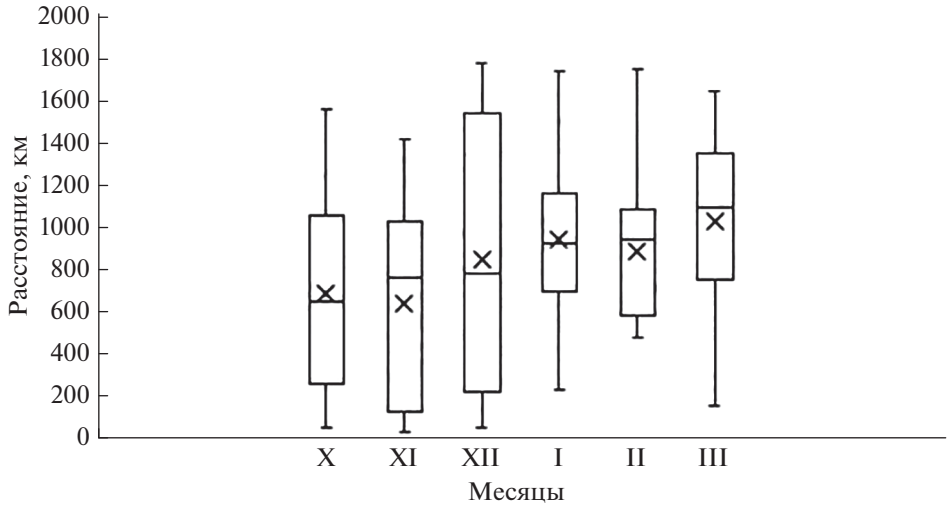


**Рис. 6.** Расстояние от места кольцевания на Куршской косе до мест обнаружения окольцованных ушастых сов в разные месяцы, октябрь–март. Вертикальные линии – размах значений в километрах, внутри прямоугольника содержится половина значений, крестиком обозначена средняя арифметическая, горизонтальной линией – медиана.

ли возвратов, во многих случаях достоверная корреляция между количеством окольцованных и количеством возвратов отсутствовала. По-видимому, погодные и иные условия года могут существенно влиять на этот показатель. Эффективность кольцевания ушастой совы до середины 1990-х гг. в разных европейских странах варьировала от 0.5 до 10.1%, в среднем 5.1% (Payevsky, Shapoval, 1998). В наше время в Финляндии результативность кольцевания ушастой совы тоже достигает 5.5%, хотя, в отличие от наших данных по кольцеванию мигрирующих, там более половины особей были окольцованы в возрасте птенцов на гнездах (Saurola, 2014). Известно, что начиная с восьмидесятых годов прошлого века в орнитологической литературе появилась информация о значительном снижении доли возвратов колец всех видов птиц по сравнению с предыдущими десятилетиями. По-видимому, изменение отношения людей к необходимости сообщить об окольцованной птице– это важная причина сокращения доли возвратов колец (Паевский, Шаповал, 2013).

**Вопросы цикличности численности мигрантов.** Резкие ежегодные флуктуации количества пойманных ушастых сов неизбежно обусловили появление вопросов относительно причин этого явления и связи его с особенностями жизненного цикла сов. Существует ли цикличность популяционных размеров этого вида? Материалы отлова ушастых сов на территориях других частей Прибалтики, откуда птицы могли прибывать на Куршскую косу, тоже свидетельствуют об огромных межгодовых колебаниях количества пойманных ушастых сов. В латвийском пункте кольцевания Папе размах колебаний был от одной до 960 особей (Граубиц, 1976; Руте, Бауманис, 1986), а в польском пункте Буково-Копань – от 8 до 736 (Busse, Busse, 2003; Michalonek et al., 2005). Сравнение данных из разных пунктов кольцевания показывает отсутствие синхронности в динамике отловов, однако на нашем и латвийском стационарах период с 1975 по 1979 годы отличался наиболее высокой численностью ушастой совы, тогда как в Польше таким периодом были 2000–2002 гг. (Michalonek et al., 2005). В Северной Америке пики массовых миграционных передвижений ушастой совы могли указывать как на 10-летние, так и на 3-летние циклы численности. При этом разнообразие и направлений, и расстояний передвижения сов в Канаде и США могло свидетельствовать о кочевом образе жизни в связи с неустойчивой пищевой базой (Houston, 2005).

Известно, что численность ушастых сов и степень их территориальной мобильности целиком зависят от обилия основной пищи – полевок, резко меняющегося в разные годы, и при этом асинхронно в разных областях. Количество размножающихся сов и их перераспределение на гнездовании достоверно зависит от численности полевок, причем как непосредственно перед началом размножения, так и предшествующей осенью, а в годы их отсутствия совы вовсе не приступают к размножению (Korpimäki, 1992, 1994; Волков и др., 2009). Некоторая часть популяций ушастых сов в пики численности полевок остаются зимовать на более северных территориях (Korpimäki, Norrdahl, 1991; Korpimäki, 1994). Более того, в последнее время зарегистрировано множество случаев зимнего и осенне-зимнего гнездования во многих местах Европы, от России до Италии и Великобритании (Морозов, Конторщиков, 2008; Noga, 2009; Храбрый, Байбекова, 2015). Вообще для

этого вида характерны очень растянутые сроки начала кладки, летом даже до середины июня (Шаповал, 2013). Всё это еще раз подтверждает, что размножение ушастой совы происходит только при наличии достаточной пищевой базы. А численность осенью и зимой в разных регионах, по результатам многих исследований, колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен птиц (Константинов и др., 1982; Шариков и др., 2002). Следовательно, и численность мигрирующих сов может претерпевать разнообразные изменения большого размаха. Именно это и отражают данные нашего многолетнего отлова на Куршской косе, тем не менее строгой цикличности в этих колебаниях нет.

Некоторые исследователи как в Европе, так и в Северной Америке, полагают, что численность популяций ушастых сов в последние десятилетия имеет тенденцию к сокращению (Houston, 2005; Носков, Лапшин, 2016). Однако данные по успешности размножения этого вида в разных регионах этого не подтверждают. Межгодовые колебания численности сов в Финляндии в 1986–2015 гг. были очень большого размаха, но тем не менее успешность размножения оставалась близкой к среднему многолетнему показателю. Среднее количество птенцов на гнездо с успешным размножением составляло 2.94 (Björklund et al., 2015). Практически такое же (3.0) количество птенцов на успешное гнездо отмечено и в другом регионе Европы – в Белоруссии (Ивановский, 2015).

**Соотношение возрастно-половых групп среди мигрирующих ушастых сов.** Достоверное преобладание молодых птиц (83%) и самок (65%) среди пойманных нами мигрантов предположительно может указывать на пониженный миграционный стимул у старых самцов, хотя у нас нет подтверждающих данных. На балтийском побережье Польши в 1996–2003 гг. среди 2044 пойманных мигрирующих ушастых сов тоже преобладали молодые птицы, 89.4 ± 0.7% (Michalonek et al., 2005). Несмотря на вариации показателей в разные годы, эти весьма сходные величины средних долей у нас и в Польше (83 и 89%) свидетельствуют, во-первых, о надежности полученных орнитологами сведений о возрастном составе перелетных сов и, во-вторых, о возможных для Восточной и Южной Прибалтики общих территориальных источниках мигрирующих популяций.

Известно, что последовательность осеннего перелета разных возрастно-половых групп птиц имеет свои особенности. По данным разных исследований, у ряда видов птиц осенью первыми улетают молодые особи обоих полов, а также самки разного возраста, а доля самцов и взрослых птиц постепенно увеличивается к концу пролёта (Паевский, 1985). У ушастой совы, по нашим данным, в самом начале перелета, во второй половине сентября, летели только молодые птицы, а взрослые появлялись с первых чисел октября. Однако по результатам отлова в Польше отмечалась обратная последовательность – взрослые совы мигрировали немного раньше молодых – в разные годы на 1–16 сут ранее (Michalonek et al., 2005).

По данным возвратов наших колец оказалось, что в руки человека попадают тоже преимущественно молодые совы, до 65.7% от числа всех обнаруженных. Весьма похожие данные соотношения разных возрастов по возвратам колец приведены и по результатам кольцевания в Финляндии. Сов на первом году жизни там было 57.8% (Saurola, 2014). Что же касается максимальной продолжительности жизни этого вида птиц, то и здесь показатели из разных стран и континентов оказываются очень сходными: у нас 16 лет и 3 месяца, в Финляндии 17 лет и 8 месяцев (Saurola, 2014), в Северной Америке 15 лет и 8 месяцев (Houston, 2005). По данным обзора о максимальной продолжительности жизни птиц, среднее значение для всех видов птиц из отряда совообразных составило 15 лет (Wasser, Sherman, 2010).

**Причины смертности ушастых сов, их миграционные передвижения и основные места зимовки.** Полученные возвраты наших колец оказались более или менее равномерно распределенными по месяцам в течение года, за исключением почти полного снижения в летние месяцы. Примерно такое же распределение по месяцам года этих показателей существует и по опубликованным данным из Финляндии (Saurola, 2014). Отличие от показателей из Финляндии оказалось в том, что по нашим данным живыми были обнаружены только около 16% сов от числа возвратов колец, тогда как по материалам из Финляндии – 29% от 756 возвратов колец (Saurola, 2014). Из всех разнообразных причин гибели окольцованных сов (прямое убийство человеком, столкновение с транспортом, жертва других хищных птиц и т.п.) наибольшая доля, 56%, остается неизвестной, поскольку эти птицы с нашими кольцами были найдены мертвыми или умирающими.

Сообщения о находках окольцованных птиц широко используются для составления карт миграционных путей и мест зимовок. Однако в ряде случаев существуют некоторые сомнения в правильности полученной таким образом картины распределения мигрантов. Сомнения проистекают из того очевидного обстоятельства, что количество возвратов колец зависит от плотности поселений человека и его культурного уровня. Один из основных факторов, искажающих полученные сведения, – концентрация охотников и птицеловов в некоторых местах Европы (Паевский, 1973; Busse, 2001). Тем не менее для сов, проявляющих, в отличие от многих других птиц, ночную актив-

ность, это обстоятельство может иметь не столь важное значение.

Распределение мигрирующих сов по Европе, приведенное на карте (рис. 5), с несомненностью говорит о том, что часть территории Европы, ограниченная широтой 50°–54° N и долготой 1°–16° E, представляет собой основное место, куда устремляются ушастые совы, мигрирующие через Куршскую косу, т.е. птицы из Прибалтики, Ленинградской, Тверской, Московской и Рязанской областей. Зимуют они в основном в северной Германии, Нидерландах и Бельгии. Однако отдельные птицы обнаруживаются на огромной территории, от Италии до Норвегии. Места зимовок ушастых сов из Финляндии тоже занимают весьма далекие от мест размножения регионы, от Норвегии и Британских о–вов до Белоруссии и Украины, хотя медиана мест их зимнего нахождения находится в Дании (Saurola, 2014).

**Скорость перелетов по данным возвратов колец.** Изучение скорости миграционных передвижений птиц – один из необходимых аспектов детальных исследований их сезонных перелетов. Более или менее протяженные миграции в типичном случае включают несколько циклов полета, остановок и стартов для следующих полетов. Поведение мигрантов во время полета и на остановках определяется их видоспецифичным кормовым поведением, погодными и биотопическими условиями. Полученная нами средняя скорость передвижения сов, равная 36.4 км в сутки, вполне реальна по сравнению с другими видами птиц. У большинства видов птиц значения средней суточной скорости передвижения находятся в пределах от 20 до 100 км (Паевский, 2012). Разумеется, данные, полученные с помощью телеметрии, в первую очередь спутниковой, по сравнению с кольцеванием в ряде случаев принципиально меняют традиционные представления и о путях миграции, и о ее скорости. При этом достоверность таких данных все же зависит от принятого условия, что прикрепление к птице передатчика, как и кольца, не изменяет ее миграционное поведение.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщение всех данных кольцевания ушастых сов в течение шести десятилетий позволило выявить ряд особенностей их миграционных передвижений. Во-первых, существует весьма резко выраженная годовая нестабильность массового пролета, которая наблюдается и в других местах обитания вида и связана с цикличностью численности основного объекта питания – мышевидных грызунов, прежде всего полёвок. Во-вторых, несмотря на основное юго-западное направление осенних перемещений после пролета по Восточной Прибалтике и преимущественную зимовку в Германии, Бельгии, Нидерландах, на широтах 50°–54° N, наблюдается очень широкое распределение отдельных мигрирующих птиц по Европе, от Италии и Хорватии до Швеции, Норвегии и Оркнейских о-вов в Шотландии. В-третьих, огромные расстояния, по расчетам более 2–3 тысяч километров, преодолеваемые некоторыми птицами от мест размножения до мест зимнего пребывания. В-четвертых, возрастной состав мигрирующих сов характеризуется преобладанием молодых особей и по нашим данным, и по данным из разных мест кольцевания в Европе и в Северной Америке, а также сходной максимальной продолжительностью жизни отдельных птиц, от 15 до почти 18 лет.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны нашим коллегам – сотрудникам Биологической станции “Рыбачий” Зоологического института РАН – за дружескую помощь на всех этапах работы и за возможность использования коллективных материалов (результатов отлова и кольцевания птиц), в сборе которых мы принимали непосредственное участие.

Исследование выполнено в рамках государственных заданий по проектам “Филогения, морфология, экология и систематика наземных позвоночных (№ 1021051302397-6)” и “Миграции животных: физиология и ориентация (№ 1021051603198-5)”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Белопольский Л.О.*, 1975. Характеристика миграций некоторых сов (Strigiformes)по данным их отлова и кольцевания на Куршской косе в 1957–1968 гг. // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. № 8. С. 51–71.

*Волков С.В., Шариков А.В., Басова В.Б., Гринченко О.С.*, 2009. Влияние обилия мелких млекопитающих на выбор местообитаний и динамику численности ушастой (*Asio otus*) и болотной (*Asio flammeus*) сов // Зоологический журнал. Т. 88. № 10. С. 1248–1257.

*Волков С.В., Шариков А.В., Морозов В.В.* (Ред.), 2009а. Совы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М. 304 с.

*Граубиц Г.*, 1976. Новое в отлове сов во время осенней миграции в Папе // Материалы IX Прибалтийской орнитологической конференции. Вильнюс. С. 76–80.

*Дементьев Г.П.*, 1951. Отряд совы // Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Наука. С. 342–429.

*Дольник В.Р., Паевский В.А.*, 1976. Рыбачинская ловушка // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М.: Наука. С. 73–81.

*Ивановский В.В.*, 2015. Размножение ушастой совы *Asio otus* в Витебской области в период высокой численности вида // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1217. С. 4201–4206.

*Константинов В.М., Марголин В.А., Бабенко В.Г.*, 1982. Особенности экологии ушастой совы в антропогенных ландшафтах Центрального района Евро-

пейской части СССР // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. С. 121–132.

*Морозов Н.С., Конторщиков В.В.*, 2008. Зимние кладки у ушастых сов в Москве в 2008 г. // Орнитология. Т. 35. С. 137–142.

*Носков Г.А., Лапшин Н.В.*, 2016. Ушастая сова *Asio otus* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. Под ред. Носкова Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинской А.Р. СПб.: Изд-во АНОЛА "Профессионал". С. 530–532.

*Паевский В.А.*, 1971. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц (Труды ЗИН АН СССР, т. 50). Л. С. 3–110.

*Паевский В.А.*, 1973. Достоверность информации о путях миграций птиц по данным кольцевания // Экология. № 2. С. 98–100.

*Паевский В.А.*, 1985. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с.

*Паевский В.А.*, 2012. Скорость миграционных передвижений птиц как адаптивное поведение // Журнал общей биологии. Т. 73. № 5. С. 360–375.

*Паевский В.А., Шаповал А.П.*, 2013. Падение доли возвратов колец от окольцованных птиц на протяжении последних 50 лет: каковы причины этого явления? // Орнитология. Т. 38. С. 24–31.

*Приклонский С.Г., Иванчев В.П.*, 1993. Ушастая сова // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные. Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука. С. 302–313.

*Пукинский Ю.Б.*, 1977. Жизнь сов // Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 1. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 240 с.

*Руте Ю.Я., Бауманис Я.А.*, 1986. Многолетняя осенняя динамика численности нерегулярных мигрантов в Папе (Латвия) // Кольцевание и мечение птиц в СССР. 1979–1982 годы. М.: Наука. С. 23–29.

*Сапетина И.М.*, 1991. Итоги кольцевания ушастой совы *(Asio otus)* в европейской части СССР // Результаты кольцевания и мечения птиц: 1985 г. М.: Наука. С. 20–28.

*Холлендер М., Вульф Д.*, 1983. Непараметрические методы статистики. М.: Финансы и статистика. 518 с.

*Храбрый В.М., Байбекова С.А.*, 2015. Зимнее размножение ушастой совы *Asio otus* в Санкт-Петербурге // Русский орнитологический журнал. Т. 24. Вып. 1123. С. 1057–1062.

*Шаповал А.П.*, 2013. Материалы по гнездованию ушастой совы *Asio otus* в окрестностях села Лазорки (запад Полтавской области) // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Вып. 843. С. 288–290.

*Шаповал А.П., Леоке Д.Ю., Зеленова Н.П.*, 2017. Результаты отлова и кольцевания птиц Биологической станцией "Рыбачий" на Куршской косе в 2014 г. // Русский орнитологический журнал. Т. 26. Вып. 1549. С. 5605–5627.

*Шариков А.В., Константинов В.М., Климов С.М., Лысенков Е.В. Маловичко Л.В.*, 2002. Распределение и численность ушастой совы *Asio otus* в антропогенных ландшафтах Европейской России // Русский орнитологический журнал. Т. 11. Вып. 176. С. 135–142.

*Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P.*, 1999. Results of bird ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 1998 // Avian Ecology and Behaviour. V. 2. P. 105–150.

*Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P.*, 2001. Results of bird ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956–1997. Part 1 // Avian Ecology and Behaviour, Suppl. 1. P. 1–126.

*Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P.*, 2005. Results of bird ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2004 // Avian Ecology and Behaviour. V. 13. P. 47–95.

*Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P.*, 2008. Results of bird ringing by the Biological Station "Rybachy"on the Courish Spit in 2005 // Avian Ecology and Behaviour. V. 14. P. 49–100.

*Björklund H., Saurola P., Valkama J.*, 2015. Breeding and population trends of common raptors and owls in Finland in 2015 // Linnut-Vuosikirja. Vuosi 2015. P. 41–53.

*Busse P.*, 2001. European passerine migration system – what is known and what is lacking // Ring. V. 23. № 1–2. P. 3–6.

*Busse P., Busse W.*, 2003. Autumn migration of owls along the Polish Baltic Sea coast 1961–1999 // Vogelwelt. B. 124. S. 281–284.

*Cramp S.*, 1985. The Birds of the Western Palearctic. V. IV. Oxford University Press. 960 p.

*Demongin L.*, 2016. Identification guide to birds in the hand. Published by L. Demongin. 392 p.

*Dobrynina I.N.*, 1994. Seasonal movements of owls (Strigiformes) in the Baltic region based on ringing data // Ring. V. 16. № 1–2. C. 77–83.

*Eck S., Busse H.*, 1973. Eulen. Die Neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt. 196 S.

*Holt D.W.*, 2016. Sex Differences in Long-eared Owl Plumage Coloration // Journal of Raptor Research. V. 50. № 1. P. 60–69.

*Houston C.S.*, 2005. Long-eared owls, *Asio otus:* A review of North American banding // Canadian Field-Naturalist. V. 119. № 3. P. 395–402.

*Korpimäki E., Norrdahl K.*, 1991. Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities // Ecology. V. 72. P. 814–826.

*Korpimäki E.*, 1992. Diet composition, prey choice, and breeding success of Long-eared Owl: effect of multiannual fluctuations in food abundance // Canadian Journal of Zoology. V. 70. P. 2373–2381.

*Korpimäki E.*, 1994. Rapid or delayed tracking of multiannual vole cycles by avian predators? // Journal of Animal Ecology. V. 63. P. 619–628.

*Michalonek D., Busse W., Lasecki R.*, 2005. Age structure of the Long-eared Owl (*Asio otus*) migration at Bukowo-Kopañ station (southern Baltic coast) in autumns 1996–2003 //Ring. V. 27. № 2. P. 145–157.

*Noga M.*, 2009. Winter breeding of the Long-eared Owl (*Asio otus*) in South-Western Slovakia // Slovak Raptor Journal. V. 3. C. 61–62.

*Payevsky V.A., Shapoval A.P.*, 1998. Ringing efficiency of birds depending on their species, sex, age, season, and place of ringing // Ornithologia. V. 28. P. 212–218.

*Saurola P.*, 2014. Sarvipöllö *Asio otus* // The Finnish Bird Ringing Atlas. Vol. II. Finnish Museum of Natural History, Helsinki. P. 255–264.

*Sokal R.R., Rohlf F.J.*, 1998. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3nd ed. New York: Freeman and C°. 887 p.

*Wasser D., Sherman P.*, 2010. Avian longevities and their interpretation under evolutionary theories of senescence // Journal of Zoology. V. 280. P. 103–155.

# SEASONAL MIGRATIONS AND POPULATION DYNAMICS OF THE LONG-EARED OWL (*ASIO OTUS*, STRIGIFORMES, STRIGIDAE) BASED ON SIXTY-YEAR LONG TRAPPING AND RINGING IN THE EASTERN BALTIC

**V. A. Payevsky[1, *], A. P. Shapoval[2, **]**

*[1]Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 199034 Russia*

*[2]"Rybachiy" Biological Station, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Rybachiy, 238535 Russia*

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

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

In 1957–2016, 3391 migrating Long-eared Owls were ringed in the Courish (Curonian) Spit, Russia. Based on the results of trapping and ringing, the population numbers, the migration routes and wintering grounds, the age structure, and the causes of bird death were studied. The overall efficiency of ringing was 3.01%, but the number of ring recoveries decreased significantly over time. The annual number of Long-eared Owls captured varied widely for 60 years, from one to 365 individuals. The oscillations were wave-like in nature and showed different amplitudes. In this regard, we discuss the numbers of Long-eared Owls and the degree of their territorial mobility in relation to abundance variations in the voles as their main food objects. Among the migrating owls, immature individuals (83%) and females (65%) predominated. Of all 102 ring returns, only 16 birds were found alive. The longevity record was 16 years and 3 months. The main direction of flights in autumn was from south to west. The Long-eared Owls are distributed across a large area ranging from Italy to Sweden, Norway and Orkney Islands. However, the largest number of ring recoveries, indicating the main flyways and wintering grounds, came from Germany and neighboring countries at latitudes of 50°–54° N. Some ring recoveries indicate the population origins of Long-eared Owls migrating through the Curonian Spit. This is Lithuania, Latvia, Belarus, Finland, as well as different territories of Russia, from the Leningrad Region to Tatarstan.

*Keywords:* migration routes, wintering grounds, age structure, ringing efficiency, population origin

**EDN:** WDMKLZ
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 461–470*

*УДК 574.91:59.087:591.523:599.323:599.363*

# ПРЕОДОЛЕНИЕ ВОДНЫХ ПРЕГРАД МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ (КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ)

**© 2022 г. А. А. Калинин***

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

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

Поступила в редакцию 19.01.2021 г.
После доработки 26.03.2021 г.
Принята к публикации 26.03.2021 г.

Способность мелких млекопитающих лесной зоны к преодолению водных преград была исследована на западном макросклоне Северного Урала в верхнем течении р. Илыч (ширина реки 80 м). В августе 2013–2020 годов проводили учеты ловушками, установленными на плотиках в 15–25 м от берега. Всего отловлено 100 экз. мелких млекопитающих 10 видов. На воде зафиксирован практически полный состав мелких млекопитающих данного региона за исключением редких видов. Получены количественные характеристики расселения, проведено сравнение с численностью на открытом берегу и в массиве леса. Количество плывущих мелких млекопитающих составило в среднем 11.3 особи на 1 км береговой линии в сутки. Количество зверьков, пересекающих водные преграды, зависит от общего уровня нерезидентной активности в популяции. У разных видов реакция избегания открытой воды разная, что приводит к изменению соотношения видов на воде и на берегу. Обсуждаются риски, связанные с форсированием водных преград. Показано, что даже крупные реки не являются непреодолимым барьером и способность мелких млекопитающих преодолевать водные преграды может обеспечивать эффективный обмен особями между двумя берегами.

*Ключевые слова:* расселение, способность к плаванью, водные преграды, учеты численности

**DOI:** 10.31857/S0044513422020040

Расселение (dispersal) является важнейшим фактором, обеспечивающим жизнеспособность популяций в гетерогенной среде (Lidicker, 1999). За счет расселения осуществляются перераспределение особей в пространстве и освоение всей доступной территории. Во фрагментированных ландшафтах значительную экологическую роль играют различные барьеры, формирующие пространственные связи между элементами ландшафта (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2017). При этом роль как физических, так и экологических барьеров неоднозначна. Они могут ограничивать расселение, что не позволяет видам заселять все пригодные местообитания и приводит к усилению изоляции между популяциями. С другой стороны, барьеры могут играть роль своеобразных экологических коридоров, перенаправляя поток расселяющихся зверьков между различными участками. Расселение – один из основных механизмов, влияющих на экологические и эволюционные процессы, но количественных эмпирических данных, к сожалению, недостаточно (Whitmee, Orme, 2013). Несмотря на большое количество теоретических исследований, все еще делаются упрощенные предположения относительно процесса расселения. Технические трудности не позволяют детально изучить расселение для многих видов, однако включение нереалистичных предположений о расселении в пространственных популяционных моделях может привести к неточным и дорогостоящим прогнозам (Bowler, Benton, 2005). Имеющихся эмпирических данных явно недостаточно, и теория далеко обогнала практику. В настоящее время слишком много теорий остаются не обеспеченными доказательствами (Lambin et al., 2012).

Животных, находящихся на территории своего домашнего участка, обычно рассматривают как оседлых, или “резидентов”, противопоставляя их особям, которые находятся по тем или иным причинам за пределами домашнего участка или не имеют его и которых было предложено объединить под общим понятием «нерезиденты» (Щипанов, Купцов, 2004). Существует несколько видов тесно связанных между собой вариантов перемещений: кочевой образ жизни, исследования ближайших территорий (краткосрочные экскурсии), сдвиги участков и собственно расселение. Обычно расселение определяют как движение особи от места рождения к месту воспроизводства (натальное расселение) или движение между последовательными местами воспроизводства (расселение после размножения или смена участка)

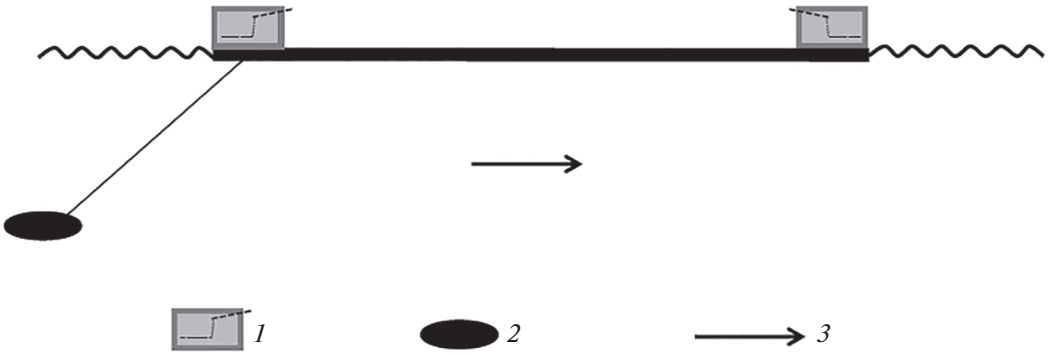


**Рис. 1.** Схема установки ловушек на плотиках: *1* – ловушка, *2* – якорь, *3* – направление течения.

(Greenwood, 1980; Matthysen, 2005). Таким образом, говоря о "нерезидентах", мы имеем в виду любую особь, находящуюся за пределами своего домашнего участка, а под термином "расселение" подразумеваем именно переселенцев (dispersers), находящихся в процессе поиска или смены участка.

О способности мелких млекопитающих преодолевать в процессе расселения различные средовые барьеры, такие как дороги, железнодорожные насыпи или водные преграды, обычно судят по конечному результату, сравнивая выборки с разных сторон барьеров. Такие исследования проводили с помощью индивидуального мечения (Savidge, 1973; McGregor et al., 2008; Bohdal et al., 2016), массового мечения красителями (Brehme et al., 2013) или тетрациклином (Толкачёв, 2016). Во многих работах влияние барьеров оценивается при анализе генетической структуры популяций (Aars et al., 1998; Gerlach, Musolf, 2000; Kozakiewicz et al., 2009; Rico et al., 2009; Ćosić et al., 2013; Brunke et al., 2019). Ряд работ посвящен роли барьеров, в том числе и водных, при формировании границ между различными хромосомными расами обыкновенной бурозубки (Moulin et al., 1996; Narain, Fredga, 1996; Wierzbicki et al., 2011; Щипанов и др., 2019; Fedyk et al., 2019). В этих работах показано, что не всегда барьеры являются абсолютно изолирующим фактором, и они могут регулярно преодолеваться мелкими млекопитающими. Оценивая распределение млекопитающих на островах, в разной степени удаленных от берега и друг от друга, была показана их способность преодолевать значительные водные пространства (Hanski, 1986; Lomolino, 1988, 1993).

Имеющиеся данные показывают, что мелкие млекопитающие способны преодолевать водные препятствия, но отсутствуют количественные показатели этого процесса. Ранее была предложена методика количественного учета мелких млекопитающих, форсирующих водные преграды (Калинин, Куприянова, 2015). Задачи данной работы – получение количественных характеристик пересечения водных преград мелкими млекопитающими лесной зоны, анализ многолетней динамики и выявление состава расселяющихся зверьков при форсировании водных барьеров.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в верхнем течении р. Илыч в Печоро-Илычском государственном природном биосферном заповеднике на участке между впадением притоков Большая Ляга и Укью (62.6° с.ш., 58.9° в.д.) в августе 2013–2020 гг. Ширина реки в месте проведения работ составляла около 80 м. Была использована методика, описанная ранее (Калинин, Куприянова, 2015), но с изменениями. При учетах на воде ловушки устанавливали на плотиках (рис. 1), изготовленных из различных материалов: досок, связанных жердей или пенопропилена (ширина полосы 60 мм, толщина 8 мм). При изготовлении плотиков из пенопропилена на концах закреплялись обрезки досок 0.5 м для предотвращения переворачивания ветром. Длина плотиков составляла 3–5 м. Плотики выставляли в линию на расстоянии 15–25 м от берега. В качестве ловчих устройств использовали беспружинные живоловки с проволочным трапиком (Щипанов, 1986), хорошо зарекомендовавшие себя при учетах широкого спектра видов мелких млекопитающих, в том числе землероек (Щипанов и др., 2008). Ловушки устанавливали с двух концов плотика. Использование давилок (малые металлические ловушки Геро с трапиком), даже после того как их поместили в корпуса, аналогичные корпусу живоловки, показало их низкую эффективность. При параллельном использовании живоловок и давилок, с помощью живоловок было отловлено 47 особей различных видов, а в давилки – только 9. Материал плотика и расположение ловушки (сверху или снизу по течению) не влияли на эффективность учетов.

Ранее в эксперименте было показано (Калинин, Куприянова, 2015), что плавающие доски и жерди не отпугивают, но и специально не привле-

кают плывущих зверьков. Случайно наткнувшись на плотик, зверьки вылезают на него, некоторое время обследуют плотик и заходят в ловушку, которая, скорее всего, привлекает их в качестве убежища. За единицу учета принимали суммарную длину всех ловчих устройств (плотиков), умноженную на время учета, рассчитывали количество особей на 1 км за сутки. Всего за 8 лет отработано 1495 плотико-суток, отловлено100 особей мелких млекопитающих 10 видов.

При падении уровня воды вдоль берега появляются каменистые пляжи шириной 1–5 м. Такие пляжи открываются только при низком уровне воды в реке и существуют непродолжительное время. Выше, до опушки леса, идет травянистый склон 5–10 м, периодически, во время половодья, заливаемый водой. На пляжах нет постоянного населения, но часть зверьков, перемещающихся внутри лесного массива, может покидать его, пересекать травяной склон и выходить на открытые пляжи. Сюда попадают только расселяющиеся особи (one way extra home range movements) – дальние переселенцы (Stenseth, Lidicker, 1992). Для сравнения численности и состава расселяющихся зверьков на берегу и на воде проведены учеты на каменистых пляжах вдоль уреза воды.

Ловушки выставляли в линию через 5 или 7.5 м, по урезу воды вблизи места проведения учетов на воде. Эти живоловки были аналогичны живоловкам, установленным на плотиках. Учеты проводили только в годы с низким уровнем воды, когда прибрежный пляж был хорошо выражен (2013, 2016, 2017, 2018 и 2020 гг.). Для количественного сравнения результаты учетов по берегу рассчитывали в тех же единицах что и на воде – число особей на 1 км береговой линии за сутки, принимая за единицу учета длину учетной линии и относя количество пойманных зверей к общей длине учетных линий. Предполагается, что, попадая на границу суша–вода, зверьки некоторое время передвигаются вдоль берега (т.е. вдоль линии учета), и результат учета по урезу воды отражает общее количество зверьков, попадающих на учетную линию. Всего отработано 650 ловушко-суток, отловлено 149 зверьков 10 видов.

Для характеристики видового состава мелких млекопитающих внутри лесного массива использовали данные учетов в ловчие канавки. Считается, что учеты в канавки наиболее полно отражают состав мелких млекопитающих данного региона (Шефтель, 2018). Показано, что ловчие канавки ловят преимущественно нерезидентное население (Наумов, 1955; Щипанов и др., 2003) и динамика отловов в канавки отражает общую динамику нерезидентной активности различных видов (Калинин, 2012). Обычно численность в канавках приводят в расчете на цилиндро-сутки. Чтобы получить сопоставимые с другими учетами данные, мы проводили расчет численности как количество отловленных зверьков на общую длину канавок за сутки с перерасчетом на 1 км. Предполагается, что при попадании в канавку зверьки не пересекают ее, а двигаются вдоль канавки. Подобные расчеты ранее проводили для сравнения уловистости в канавки с показателями нерезидентной активности, полученными на линиях живоловок (Щипанов, 2021).

Для наиболее полного охвата фауны данного региона приводим результаты учетов в ловчие канавки за весь срок работы (2004–2020 гг.). Учеты в канавки так же как и учеты на воде проводили в августе, канавки располагались в лесном массиве в пределах 0.3–2 км от линий учета на воде. Всего использовано 4 канавки по 50 м с 5 цилиндрами, отработано 780 канавко-суток, отловлено 6804 особи мелких млекопитающих 14 видов.

При сравнении данных по численности и качественному составу мелких млекопитающих, полученных разными методами, использовали результаты учетов только за годы, когда учеты проводились параллельно. Для получения сравнимых результатов все расчеты численности проводили с учетом линейного размера облавливаемой территории, за единицу учета принято количество особей на 1 км за сутки. При учете на воде это длина всех ловчих плотиков, при учете в ловчие канавки использована общая длина канавок, а при учете на берегу длина учетной линии.

Для оценки способности плывущих зверьков ориентироваться на ближайший берег были проведены эксперименты по методике, использованной ранее при изучении реакций зверьков на плотики (Калинин, Куприянова, 2015). Зверьков в отсаднике без дна помещали на деревянный плотик со сторонами 20 см, выдерживали в течение 10 мин, после чего отсадник убирали. Наблюдатель находился в 4 м от плотика, при этом каждый раз менял место наблюдения. После выпуска зверьки самостоятельно спускались в воду и выбирали направление движения. Плотик располагался в 15 м от берега при ширине реки около 80 м. Фиксировали траекторию движения зверька и направление движения – к ближайшему берегу или от него (35 экспериментов).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Видовой состав при учетах на воде.** При учетах на воде зарегистрирован широкий спектр видов мелких млекопитающих, включающий как грызунов, так и насекомоядных. Всего за 8 лет работы было отловлено 100 экз. мелких млекопитающих 10 видов (табл. 1). Отмечено 4 вида землероек-бурозубок, 3 вида лесных полевок, 2 вида серых полевок и лесной лемминг. Наиболее массовым видом среди землероек была обыкновенная буро-

**Таблица 1.** Количество отловленных особей (*n*), средние показатели обилия (особей на 1 км в сутки) и доли (%) мелких млекопитающих при учетах ловчими канавками в массиве леса (лес), линиями ловушек на берегу по урезу воды (берег) и на воде ловушками на плотиках в 15–25 м от берега (вода)

| Вид | Лес | | | Берег | | | Вода | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *n* | обилие | % | *n* | обилие | % | *n* | обилие | % |
| Бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus* L. 1758) | 1925 | 49.4 | 28.3 | 28 | 8.0 | 18.8 | 9 | 1.1 | 9.0 |
| Бурозубка средняя (*Sorex caecutiens* Laxmann 1788) | 1254 | 32.2 | 18.4 | 49 | 14.0 | 32.9 | 4 | 0.5 | 4.0 |
| Бурозубка малая (*Sorex minutus* L. 1766) | 64 | 1,6 | 0,9 | 5 | 1.4 | 3.4 | 2 | 0.3 | 2.0 |
| Бурозубка равнозубая (*Sorex isodon* Turuv 1924) | 171 | 4.4 | 2.5 | 7 | 2.0 | 4.7 | 2 | 0.3 | 2.0 |
| Бурозубка крошечная (*Sorex minutissimus* Zimmermann 1780) | 8 | 0.2 | 0.1 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 |
| Бурозубка тундряная (*Sorex tundrensis* Merriam 1900) | 18 | 0.4 | 0.3 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 |
| Кутора обыкновенная (*Neomys fodiens* Pennant 1771) | 9 | 0.2 | 0.1 | 2 | 0.6 | 1.3 | 0 | 0.0 | 0.0 |
| Полевка красная (*Myodess rutilus* Pallas 1779) | 1530 | 39.2 | 22.5 | 32 | 9.1 | 21.5 | 27 | 3.3 | 27.0 |
| Полевка рыжая (*Myodes glareolus* Schreber 1780) | 302 | 7.8 | 4.4 | 8 | 2.3 | 5.4 | 2 | 0.3 | 2.0 |
| Полевка красно-серая (*Myodes rufocanus* Sundevall 1846) | 352 | 9 | 5.2 | 12 | 3.4 | 8.1 | 25 | 3.1 | 25.0 |
| Полёвка тёмная (*Microtus agrestis* L. 1761) | 151 | 3.8 | 2.2 | 0 | 0.0 | 0.0 | 1 | 0.1 | 1.0 |
| Полевка экономка (*Microtus oeconomus* Pallas 1776) | 50 | 1.2 | 0.7 | 2 | 0.6 | 1.3 | 1 | 0.1 | 1.0 |
| Мышовка лесная (*Sicista betulina* Pallas 1779) | 47 | 1.2 | 0.7 | 0 | 0.0 | 0.0 | 0 | 0.0 | 0.0 |
| Лемминг лесной (*Myopus schisticolor* Lilljeborg 1844) | 873 | 22.4 | 12.8 | 4 | 1.1 | 2.7 | 27 | 3.3 | 27.0 |
| Всего | 6804 | 174.6 | 100 | 149 | 42.6 | 100 | 100 | 12.3 | 100 |

зубка (9% в отловах), а среди грызунов красная полевка (27%), красно-серая полевка (25%) и лесной лемминг (27%). Для сравнения приводим результаты учетов в ловчие канавки за весь срок их работы (табл. 1). Всего при учетах в ловчие канавки отмечено 14 видов. Все виды мелких млекопитающих, обнаруженные при учете на воде, так же отловлены в ловчие канавки. На воде отмечены не только массовые виды, но и достаточно редкие. У всех не зафиксированных на воде видов (крошечная бурозубка, тундряная бурозубка, обыкновенная кутора, лесная мышовка) доля улова в канавках составила менее 1%. Некоторые другие редкие виды (доля в учетах которых в канавках также менее 1%), такие как малая бурозубка и полевка экономка, все же отмечены при учетах на воде в единичных экземплярах. Таким образом, на воде, несмотря на ограниченную выборку, зафиксирован практически полный состав мелких млекопитающих данного региона.

При учетах на воде отловлено значительное количество взрослых, способных к размножению зверьков. В том числе отмечены взрослый самец лесного лемминга, взрослая самка красно-серой полевки, 2 взрослые самки красной полевки (1 беременная), взрослый самец рыжей полевки, 4 взрослые перезимовавшие самки (1 беременная) и 1 самец обыкновенной бурозубки, 1 самка средней бурозубки.

**Количественная оценка и динамика численности.** Количество зверьков, переплывающих реку,

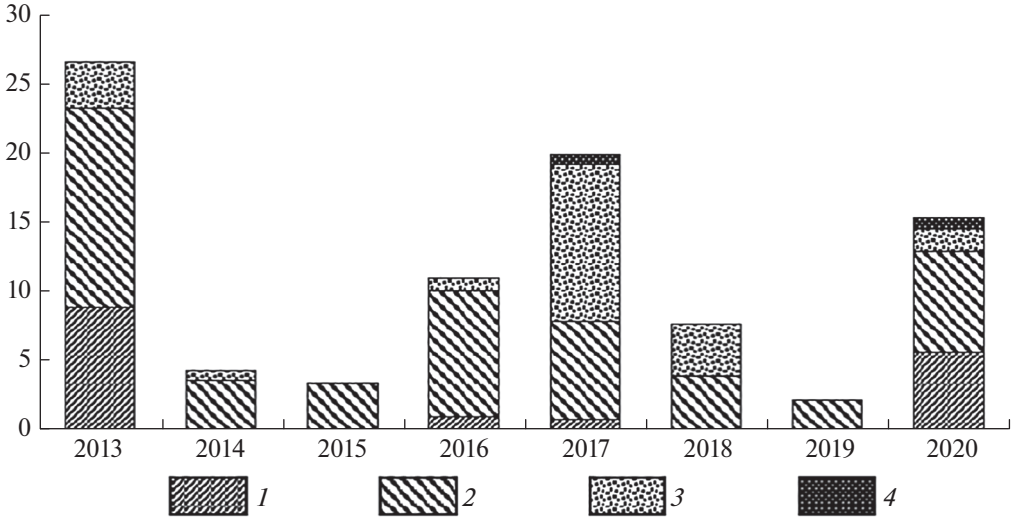


**Рис. 2.** Динамика интенсивности форсирования водных преград разными видами (особей на 1 км в сутки): *1* – землеройки бурозубки, *2* – лесные полевки, *3* – лесной лемминг, *4* – прочие виды.

менялось по годам значительно (рис. 2). Наибольшее количество было отмечено в 2013 г., когда их численность составила 26.7 особей на 1 км за сутки, а наименьшее количество отмечено в 2012 г. – всего 2.2 особи. Менялся и состав зверьков, переплывающих реку. Поскольку материал, собранный при учетах на воде, весьма ограничен (всего 100 экз. за 8 лет) и отдельные виды представлены единичными экземплярами, то дальнейшее сравнение проводили для двух экологических групп – землеройки бурозубки (*Sorex*) и лесные полевки (*Myodes*). Например, в 2020 г. при общей численности мелких млекопитающих 15.4 особей на 1 км за сутки доля землероек составила 36.8%, а в 2017 г. при численности 20.0 особей доля землероек всего 3.6%. В годы с очень малым общим количеством зверьков, отмеченных на воде, землеройки вообще не фиксировались. В среднем за 8 лет на воде отлавливали 11.3 зверька на 1 км в сутки (всех видов). Наиболее массовым видом среди землероек была обыкновенная бурозубка – 1.1, а среди грызунов красная полевка – 3.3 особи в сутки на 1 км (табл. 1). Необходимо отметить, что результаты учетов на воде могут быть несколько занижены. Некоторая часть зверьков, вылезая на плотики, могут не попасть в ловушку, а продолжать движение. В отдельных случаях на плотиках обнаруживался помет зверьков, но в ловушки они не попадали.

**Сравнение количества расселяющихся особей на воде с другими показателями нерезидентной активности.** Преодоление водных преград может служить хорошим показателем уровня расселения в популяциях мелких млекопитающих. Другим показателем расселения может служить количество мелких млекопитающих, попадающих на берег, на открытые пляжи вдоль уреза воды, на таких пляжах встречаются только зверьки во время расселения. Общий уровень нерезидентной активности в лесном массиве оценивался по данным учета ловчими канавками, расположенными на удалении от берега. При расчетах показателей численности использованы данные за 2013–2020 гг., когда проводили все три варианта учетов.

Поскольку показатели численности во всех случаях выражены в одних единицах, можно провести сравнение уровня нерезидентной активности внутри массива леса, на открытом берегу, куда попадают зверьки, пересекшие опушку леса и полосу травянистой растительности на склоне, и результаты учетов на воде. Среднее количество особей рассчитывали только за годы, когда все учеты работали одновременно. Если при учетах на воде общее количество мелких млекопитающих составило 16.2 особи на 1 км за сутки, то на берегу по урезу воды – 39.4 особи, а в массиве леса при учете канавками – 165.3 особи. Сходные цифры получены и при использовании всего объема материала (табл. 1). Такая закономерность прослеживается в целом для всех видов. Необходимо учитывать, что на берегу и на воде мы отлавливаем только расселяющихся особей – дальних переселенцев, в то время как канавки фиксируют все случаи нерезидентности, включая временные ознакомительные выходы со своих домашних участков, и некоторое количество оседлых особей. Во всех трех случаях использованы разные методы учета с разной разрешающей способностью, тем не менее, зная количество зверьков, попадающих на линию учета, можно оценить порядок величины их численности. По сравнению с количеством зверьков, отмечаемых на воде, на берегу отмечается в 2–4 раза

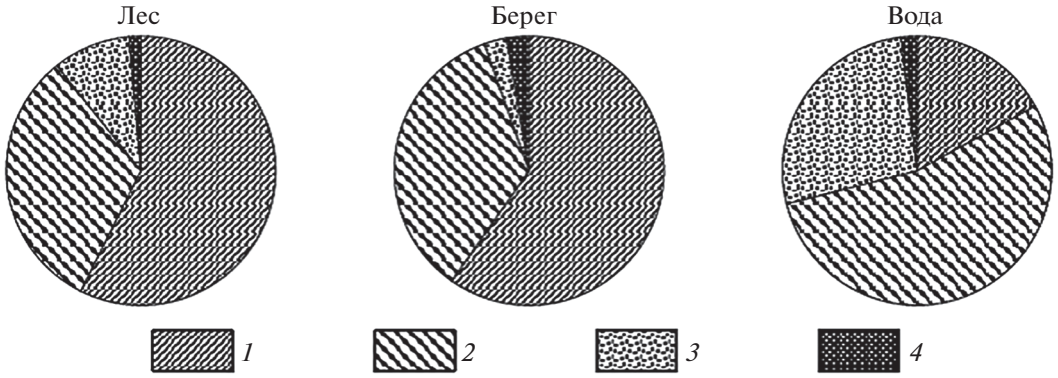


**Рис. 3.** Соотношение видов при учетах ловчими канавками в массиве леса (лес), линиями ловушек на берегу по урезу воды (берег) и на воде ловушками на плотиках в 15–25 м от берега (вода): *1* – землеройки бурозубки, *2* – лесные полевки, *3* – лесной лемминг, *4* – прочие виды.

больше мелких млекопитающих, а внутри массива леса – в 10–12 раз больше. Таким образом, на берег попадают только наиболее мотивированные особи, дальние переселенцы, которые способны пересечь открытые, обычно избегаемые лесными видами территории. Такие зверьки концентрируются на берегу, по урезу воды, но только часть из них попадает в воду, а значительная часть избегает воды и возвращается в лесной массив. При этом перемещения мелких млекопитающих по берегу и попадание их в воду происходили только в темное время суток.

Для сравнения динамики уровня нерезидентной активности в разные годы в лесу, на берегу и на воде проведен корреляционный анализ. Поскольку при учетах на воде количество отловленных экземпляров для каждого из видов незначительно, то анализ проведен для всего сообщества мелких млекопитающих. Динамика изменения уровня активности в разные годы совпадает во всех трех случаях. Корреляция между канавками и берегом $R = 0.92$, $t = 3.96$, $p = 0.029$, между канавками и водой $R = 0.89$, $t = 4.3$, $p = 0.005$, между берегом и водой корреляция высокая и близкая к достоверной $R = 0.84$, $t = 2.7$, $p = 0.073$. Соответственно, количество зверьков, попадающих на открытый берег и пересекающих водные преграды, зависит от общего уровня нерезидентной активности в популяции.

**Соотношение видов на воде и на берегу.** Из-за ограниченного количества данных сравнения проводили только для экологических групп – землеройки и лесные полевки, выделяя отдельно лесного лемминга. Оценивали долю этих видов в отловах в лесу, на берегу и на воде (рис. 3). Использованы данные за 5 лет, когда были применены одновременно все варианты учетов. На воде доля полевок значительно выше, чем в других учетах. Землероек-бурозубок в канавках встречено 57.4%, на берегу 59.7%, а на воде только 17.0% от всех мелких млекопитающих. При этом лесных полевок в канавках было 31.9%, на берегу 34.9%, а на воде они составили больше половины улова 54.0%. Интересно отметить, что лесной лемминг составил значительную долю улова на воде – 27.0%, в то время как на берегу и в канавках он отмечался значительно реже.

**Избегание водных преград разными видами.** Снижение доли землероек при учетах на воде по сравнению с берегом может возникать при разной степени избегания водных препятствий различными видами. Были проведены эксперименты по оценке реакции разных видов на ближайший берег по методике, описанной ранее (Калинин, Куприянова, 2015). Фиксировали направление движения зверька – к ближайшему берегу или от него. Всего проведено 35 экспериментов: 14 с землеройками-бурозубками и 21 с лесными полевками (табл. 2). У всех видов зверьки чаще поворачивали к берегу, но достоверные отличия от случайного распределения в биноминальном тесте получены только для землероек ($p = 0.006$), у лесных полевок отличия от случайного распределения не достигают принятого уровня достоверности ($p = 0.09$). Нет достоверных различий и между полевками и землеройками (точный критерий Фишера $p = 0.26$). Таким образом, можно предположить, что, попадая в воду, часть зверьков целенаправленно возвращается обратно, ориентируясь на ближайший берег. Землеройки сильнее лесных полевок избегают пересекать реку, с этим связано преобладание полевок при учете на воде, в отличие от преобладания землероек при учетах на берегу. Вывод о стремлении расселяющихся землероек избежать попадания в воду сделали также Ханski и Пелтонен (Hanski, Peltonen, 1988; Peltonen, Hanski, 1991), показав, что больше землероек попадает к островам с полуостровов, где они накапливаются, передвигаясь вдоль уреза воды, чем к островкам от прямых берегов.

Ориентация на границу леса с открытого пространства показана и для других видов, в частности белоногих хомячков (*Peromyscus leucopus* Rafinesque 1818), которые на открытой местности определяли направление на лес с расстояния до 30 м (Zollner, Lima, 1997), а при увеличении освещенности – с расстояния до 90 м (Zollner, Lima, 1999). Полевки Гаппера (*Myodes gapperi* Vigors 1830) ориентировались в сторону леса с расстояния до 20 м (Gillis, Nams, 1998). В сторону ближайшего лесного берега ориентируются и землеройки-бурозубки при выпуске в воду (Сергеев, 1973). Интенсивность реакции избегания воды имеет видовые особенности, что определяет изменение соотношения видов на берегу и на воде. У некоторых видов, таких как лесной лемминг, реакция избегания может быть очень слабой. В результате доля этого вида в отловах значительно возрастает. Если при отловах ловчими канавками доля лесного лемминга составляла 9.3%, то на воде он встречался в 27% случаев (рис. 3).

**Таблица 2.** Выбор направления движения мелкими млекопитающими (число особей) в эксперименте при попадании в воду

| Вид | К берегу | От берега |
|---|---|---|
| Бурозубка обыкновенная | 6 | 1 |
| Бурозубка средняя | 6 | 1 |
| **Всего землероек** | **12** | **2** |
| Полевка красная | 11 | 6 |
| Полевка рыжая | 3 | 1 |
| **Всего полевок** | **14** | **7** |

## ОБСУЖДЕНИЕ

Все виды мелких млекопитающих лесной зоны могут преодолевать значительные водные преграды. Один из важных вопросов – достаточно ли количества плывущих зверьков для обеспечения эффективного обмена особями между двумя берегами. По нашим данным, средняя плотность оседлых особей всех видов в регионе исследования составляла около 12 особей/га (Калинин, 2012, 2019), т.е. в полосе леса шириной 100 м на 1 км береговой линии в среднем обитает около 120 мелких млекопитающих. Полученные нами результаты показывают, что если в течение суток в среднем на воде отлавливали 11.3 особи на 1 км, то за месяц реку могут форсировать около 350 особей различных видов на 1 км береговой линии. Таким образом, способность мелких млекопитающих преодолевать водные преграды может обеспечить существенный обмен между берегами.

Способность к плаванию может зависеть от особенностей строения волосяного покрова (Giannoni et al., 1994), но в основном эта способность зависит от размера тела (Hanski, 1986; Hanski, Kuitunen, 1986). В зависимости от особенностей видов и условий среды (температура воды) ширина успешно преодолеваемых водных пространств может существенно варьировать. По данным Сергеева (1981), у обыкновенной бурозубки при средней скорости 13.5 м/мин продолжительность плавания зависит от температуры воды. При температуре воды до 10°С продолжительность плавания в среднем составляет 7.4 мин, при температуре 10–15°С – 10.2 мин, а при 15–19°С – 14.4 мин. Температура воды влияет на плавательную способность и у других видов (Giannoni et al., 1994). По нашим оценкам, скорость плавания как обыкновенной бурозубки, так и красной полевки на прямолинейных участках составила 15–20 м/мин. Мы наблюдали, как молодая самка красной полевки, попав случайно в воду, переплыла реку шириной 70 м за 4.5 мин, т.е. ее средняя скорость без учета сноса течением была 15.5 м/мин. Примерно такие же скорости приводятся и в других работах (Skarén, 1980). Таким образом, река шириной до 200 м не является непреодолимым препятствием даже для мелких видов, таких как землеройки-бурозубки. При увеличении размера водной преграды вероятность ее успешного преодоления резко снижается. Потенциальная способность мелких млекопитающих пересекать водные преграды в зависимости от их ширины лучше всего описывается экспоненциальной кривой (Bohdal et al., 2016).

Все виды мелких млекопитающих в той или иной степени способны к преодолению водных преград, но количество зверьков, попадающих в воду, зависит от многих причин. Прежде всего это связано с уровнем численности данного вида, точнее с количеством расселяющихся особей. Чем выше уровень нерезидентной активности данного вида в текущем году, тем с большей вероятностью особей этого вида можно обнаружить на воде. Кроме того, реакция избегания воды у разных видов выражена по-разному, попадая в воду зверьки могут сразу возвращаться обратно, ориентируясь на ближайший берег. Различие в реакциях избегания приводит к тому, что видовой состав мелких млекопитающих, пересекающих водные преграды, отличается от имеющегося на берегу. При увеличении ширины преграды возникают дополнительные риски, и более крупные виды, которые обычно являются и лучшими пловцами, имеют больше преимуществ. При пересечении водных преград велик риск подвергнутся нападению хищников. Это могут быть как птицы (Skarén, 1980), так и хищные рыбы (Теплова, Теплов, 1953; Калинин, Куприянова, 2016). На р. Ильич мелкие млекопитающие могут в значительном количестве поедаться европейским хариусом. Зверьки были отмечены у 18.4% хариусов весом более 200 г, при этом большую часть составляли землеройки бу-

розубки – 64.3%, а лесные полевки только – 20.9% (Калинин, Куприянова, 2016). Учитывая, что в то же время при учетах на воде преобладали полевки, хищники могут поедать больше землероек и селективно воздействовать на видовой состав мелких млекопитающих, преодолевающих водные преграды.

Преодоление водных преград мелкими млекопитающими может происходить и зимой по льду, как это было показано при анализе заселенности островов (Lomolino, 1988, 1993). При этом по льду заселяются удаленные от берегов острова, на ближние (до 500 м) зверьки попадают по воде в летнее время (Hanski, 1986). Мелкие млекопитающие, в том числе и землеройки, могут передвигаться по льду на значительные расстояния, до нескольких километров (Tegelstrom, Hansson, 1987). Обычным это явление может быть ранней весной, когда на льду можно встретить ранних насекомых, а мигрирующие землеройки могут ими питаться (Hanski, 1986). Дополнительным источником питания могут быть далеко разносимые по насту семена хвойных деревьев. По наблюдениям А.Н. Формозова (1976), после высевания семян ели бурозубки (особенно малая бурозубка) могут совершать длительные путешествия по насту и, возможно, по льду в поисках корма.

Нужно отметить, что количество расселяющихся зверьков зависит от сезона. Обычно наиболее выражен летне-осенний пик расселения, когда популяции мелких млекопитающих достигают максимальной сезонной численности (Kozakiewicz, 1976; Gliwicz, 1992). Именно в этот период можно ожидать максимальное количество зверьков, пересекающих водные преграды. Перемещения в зимнее время обычно более редкие, но при этом зверьки могут перемещаться на большие расстояния.

Таким образом, даже крупные реки не являются непреодолимым барьером, и способность мелких млекопитающих преодолевать водные преграды может обеспечивать обмен особями между двумя берегами.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118042490060-1, при финансовой поддержке РФФИ (19-04-00985).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Калинин А.А.,* 2012. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 759–768.

*Калинин А.А.,* 2019. Последствия учетов мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. № 3. С. 211–216. [*Kalinin A.A.*, 2019. The consequences of small mammal censuses by method of irreversible removal // Russian Journal of Ecology. Vol. 50. № 3. P. 262–267].

*Калинин А.А., Куприянова И.Ф.*, 2015. Методика количественного учета мелких млекопитающих при миграциях через водные преграды // Зоологический журнал. Т. 94. № 3. С. 365–369. [*Kalinin A.A., Kupriyanova I.F.,* 2016. A Technique for Quantitative Estimation of Small Mammals Traversing Water Obstacles // Biology Bulletin. Vol. 43. № 7. P. 743–746].

*Калинин А.А., Куприянова И.Ф.*, 2016. Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса (*Thymallus thymallus*, Thymallidae, Salmoniformes) // Зоологический журнал. Т. 95. № 6. С. 712–719.

*Наумов Н.П.*, 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. С. 179–202.

*Сергеев В.Е.*, 1973. Особенности ориентации землероек на воде // Экология. № 6. С. 87–90.

*Сергеев В.Е.*, 1981. Воздействие весенне-летних разливов на землероек в пойме р. Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука. С. 125–146.

*Теплова Е.Н., Теплов В.П.*, 1953. Питание щуки в бассейне верхней Печоры // Вопросы ихтиологии. Вып. 1. С. 94–103.

*Толкачёв О.В.*, 2016. Исследование миграций мышевидных грызунов в городской среде // Экология. № 4. С. 307–312.

*Формозов А.Н.*, 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. 310 с.

*Шефтель Б.И.*, 2018. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Т. 3. № 3. С. 1–21.

*Щипанов Н.А.*, 1986. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) // Зоологический журнал. Т. 66. № 7. С. 1051–1060.

*Щипанов Н.А.*, 2021. Количественная оценка величины нерезидентной составляющей в локальных популяциях обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) // Зоологический журнал. Т. 100. № 8. С. 938–946.

*Щипанов Н.А., Калинин А.А., Бобрецов А.В., Павлова С.В.*, 2019. Гибридная зона между хромосомными расами Сок и Серов у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) на территории Европейской России // Генетика. Т. 55. № 4. С. 426–438. [*Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Bobretsov A.V., Pavlova S.V.*, 2019. Hybrid Zone between the Sok and Serov Chromosomal Races of the Common Shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) in European Russia // Russian Journal of Genetics. Vol. 55. № 4. P. 451–463].

*Щипанов Н.А., Купцов А.В.*, 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. Вып. 124. № 1. С. 28–43.

*Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю.*, 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.

*Щипаное Н.А, Литвинов Ю.Н., Шефтель Б.И.*, 2008. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 5. С. 783–791.

*Aars J., Ims R.A., Liu H.P., Mulvey M., Smith M.H.*, 1998. Bank voles in linear habitats show restricted gene flow as revealed by mitochondrial DNA (mtDNA) // Molecular Ecology. V. 7. №. 10. P. 1383–1389.

*Bohdal T., Navrátil J., Sedláček F.*, 2016. Small terrestrial mammals living along streams acting as natural landscape barriers // Ekologia (Bratislava). V. 35. № 2. P. 191–204.

*Bowler D.E., Benton T.G.*, 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biological Reviews. V. 80. P. 205–225.

*Brehme C.S. Tracey J.A., McClenaghan L.R., Fisher R.N.*, 2013. Permeability of roads to movement of scrubland lizards and small mammals // Conservation Biology. V. 27. № 4. P. 710–720.

*Brunke J., Radespiel U., Russo I., Bruford M., Goossens B.*, 2019. Messing about on the river: the role of geographic barriers in shaping the genetic structure of Bornean small mammals in a fragmented landscape // Conservation Genetics. V. 20. P. 691–704.

*Clobert J., Galliard L., Cote J., Meylan S., Massot M.*, 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations // Ecology letters. V. 12. № 3. P. 197–209.

*Ćosić N., Říčanová Š., Bryja J., Penezić A., Ćirović D.*, 2013. Do rivers and human-induced habitat fragmentation affect genetic diversity and population structure of the European ground squirrel at the edge of its Pannonian range? // Conservation Genetics. V. 14. № 2. P. 345–354.

*Cote J., Bestion E., Jacob S., Travis J., Legrand D., Baguette M.*, 2017. Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes // Ecography. V. 40. № 1. P. 56–73.

*Fedyk S., Pavlova S.V., Chętnicki W., Searle J.B.*, 2019. Chromosomal hybrid zones // Shrews, Chromosomes and Speciation. Cambridge: Cambr. Univ. Press. P. 271–311.

*Gerlach G., Musolf K.*, 2000. Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles // Conservation biology. V. 14. № 4. P. 1066–1074.

*Giannoni S.M., Borghi C.E., Martínez-Rica J.P.*, 1994. Swimming ability of the Mediterranean pine vole *Microtus* (Terricola) duodecimcostatus // Acta Theriologica. V. 39. № 3. P. 257–265.

*Gillis E.A., Nams V.O.* 1998. How red-backed voles find habitat patches // Canadian Journal of Zoology. V. 76. № 5. P. 791–794.

*Gliwicz J.*, 1992. Patterns of dispersal in non-cyclic populations of small rodents // Animal Dispersal. Springer Netherlands. P. 147–159.

*Greenwood P.J.*, 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // Animal behaviour. V. 28. № 4. P. 1140–1162.

*Hanski I.*, 1986. Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model // Biological Journal of the Linnean Society. V. 28. № 1–2. P. 23–36.

*Hanski I., Kuitunen J.*, 1986. Shrews on small islands: epigenetic variation elucidates population stability // Ecography. V. 9. № 3. P. 193–204.

*Hanski I., Peltonen A.*, 1988. Island colonization and peninsulas // Oikos. V. 51. P. 105–106.

*Kozakiewicz M.*, 1976. Migratory tendencies in population of bank voles and description of migrants // Acta Theriologica. Vol. 21. № 24. P. 321–338.

*Kozakiewicz M., Gryczyńska–Siemiątkowska A., Panagiotopoulou H., Kozakiewicz A., Rutkowski R., Abramowicz K., Gortat T.*, 2009. The spatial genetic structure of bank vole (*Myodes glareolus*) and yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) populations: the effect of distance and habitat barriers // Animal Biology. V. 59. № 2. P. 169–187.

*Lambin X., Le Bouille D., Oliver M.K., Sutherland C., Tedesco E., Douglas A.*, 2012. High connectivity despite high fragmentation: iterated dispersal in a vertebrate metapopulation // Dispersal ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press. P. 405–412.

*Lidicker W.Z.*, 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview // Landscape Ecology. V. 14. № 4. P. 333–343.

*Lomolino M.V.*, 1988. Winter immigration abilities and insular community structure of mammals in temperate archipelagos // The biogeography of the island region of western Lake Erie. P. 185–196.

*Lomolino M.V.*, 1993. Winter filtering, immigrant selection and species composition of insular mammals of Lake Huron // Ecography. V. 16. № 1. P. 24–30.

*Matthysen E.*, 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals // Ecography. V. 28. № 3. P. 403–416.

*McGregor R.L., Bender D.J., Fahrig L.*, 2008. Do small mammals avoid roads because of the traffic? // Journal of Applied Ecology. V. 45. № 1. P. 117–123.

*Moulin N.L., Wyttenbach A., Brüunner H., Goudet J., Hausser J.*, 1996. Study of gene flow through a hybrid zone in the common shrew (*Sorex araneus*) using microsatellites // Hereditas. V. 125. № 2–3. P. 159–168.

*Narain Y., Fredga K.*, 1996. A hybrid zone between the Hällefors and Uppsala chromosome races of *Sorex araneus* in central Sweden // Hereditas. V. 125. № 2–3. P. 137–145.

*Peltonen A., Hanski I.*, 1991. Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews // Ecology. V. 72. № 5. P. 1698–1708.

*Rico A., Kindlmann P., Sedláček F.*, 2009. Can the barrier effect of highways cause genetic subdivision in small mammals? // Acta theriologica. V. 54. № 4. P. 297–310.

*Savidge I.R.*, 1973. A stream as a barrier to homing in *Peromyscus leucopus* // Journal of Mammalogy. V. 54. № 4. P. 982–984.

*Skarén U.*, 1980. The water as a barrier in spreading of shrews // Savon Luonto. V. 12. P. 44–47.

*Stenseth N.C., Lidicker Jr W.Z.*, 1992. The study of dispersal: a conceptual guide // Animal dispersal: small mammals as a model (Ed. *Stenseth N.C., Lidicker W.Z.*). London: Chapman & Hall. P. 5–20.

*Tegelstrom H., Hansson L.*, 1987. Evidence of long distance dispersal in the common shrew (*Sorex araneus*) // Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 52. № 1. P. 52–54.

*Whitmee S., Orme C.D.L.*, 2013. Predicting dispersal distance in mammals: a trait-based approach // Journal of Animal Ecology. V. 82. № 1. P. 211–221.

*Wierzbicki H., Moska M., Strzała T., Macierzyńska A.*, 2011. Do aquatic barriers reduce male-mediated gene flow in a hybrid zone of the common shrew (*Sorex araneus*)? // Hereditas. V. 148. № 4-5. P. 114–117.

*Zollner P.A., Lima S.L.*, 1997. Landscape-level perceptual abilities in white-footed mice: perceptual range and the detection of forested habitat // Oikos. V. 80. № 1. P. 51–60.

*Zollner P.A., Lima S.L.*, 1999. Illumination and the perception of remote habitat patches by white-footed mice // Animal Behaviour. V. 58. № 3. P. 489–500.

# TRAVERSING WATER BARRIERS BY SMALL MAMMALS IN THE FOREST ZONE: QUANTITATIVE CHARACTERISTICS

**A. A. Kalinin***

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*
**e-mail: benguan@yandex.ru*

The ability of small mammals in the forest zone to overcome water barriers was studied on the western macro slope of the northern Urals in the upper reaches of Ilych River, 80 m wide. In August 2013–2020, surveys were carried out using traps set on rafts 15–25 m off the bank. A total of 100 specimens of small mammals representing 10 species were captured. An almost entire set of small mammals of the region was thus found to reach the rafts, with the exception of a few rare species. Quantitative characteristics of the local populations were obtained, and a comparison was made with their abundance levels on the open coasts and under the forest canopy. The numbers of small mammals on rafts averaged 11.3 individuals per coastline km per day. The numbers of the animals that crossed water barriers depended on the general abundance of non-resident animals in the populations. In different species, the response to avoiding water was varied, this leading to changes in species compositions on water and at the banks. The risks associated with traversing the water barriers are discussed. Even large rivers are shown to be surmountable, and the ability of small mammals to overcome water barriers can provide effective exchanges of individuals between both banks.

*Keywords:* dispersal, swimming ability, aquatic barriers, numbers

**EDN:** SEFVBK
*ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 101, № 4, с. 471–480*

*УДК 599.323.45*

# ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ И ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ДОМОВЫХ (*MUS MUSCULUS WAGNERI*) И КУРГАНЧИКОВЫХ (*MUS SPICILEGUS*) МЫШЕЙ: ВЛИЯНИЕ РАННЕГО ОПЫТА И МАТЕРИНСКОЙ СРЕДЫ

**© 2022 г. А. В. Амбарян[a], М. В. Некрасова[a], Е. В. Котенкова[a, *]**

*[a]Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия*

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

Поступила в редакцию 12.01.2021 г.
После доработки 06.02.2021 г.
Принята к публикации 13.02.2021 г.

Перекрестное перекладывание детенышей было использовано в качестве метода для оценки влияния раннего опыта и материнской среды на успех размножения и плодовитость в кон- и гетероспецифичных парах у двух видов мышей: домовой (*M. m. wagneri*) и курганчиковой (*M. spicilegus*). При экспериментальной гибридизации этих видов успех размножения зависел как от видовой принадлежности самих половых партнеров (кон- или гетероспецифики), так и от видовой принадлежности воспитавшей их самки (кон- или гетероспецифичная самка-воспитатель). Было обнаружено, что интенсивность размножения (отношение размножившихся пар к не размножившимся) в смешанных парах домовых и курганчиковых мышей ниже, чем в контрольных, состоящих из представителей одного вида. Показано, что в разных вариантах скрещиваний (как в кон-, так и в гетероспецифичных) доля детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, достоверно выше в парах, в которых хотя бы один из партнеров воспитан самкой другого вида. Причиной этого может быть несоответствие родительского поведения видоспецифическому родительскому поведению, что нарушает взаимодействие между воспитателями и детенышами. Это может вызывать увеличение смертности детенышей. Исследование показало важность раннего постнатального социального опыта (постнатального социального онтогенеза) и материнской среды в формировании видоспецифических паттернов поведения у взрослых особей близкородственных видов домовых мышей.

*Ключевые слова:* перекрестное воспитание, эволюция, размножение, смертность, *Mus musculus* s. l.

**DOI:** 10.31857/S0044513422020027

Согласно биологической концепции вида в основе видообразования лежит формирование репродуктивной изоляции между близкородственными формами. Функционированию и формированию в процессе эволюции механизмов репродуктивной изоляции у домовых мышей группы видов *Mus musculus* s. l. посвящен ряд исследований, в т.ч. целый цикл наших работ (Соколов и др., 1990; Kotenkova, Naidenko, 1999; Heth et al., 2001; Smadja, Ganem, 2008; Котенкова, 2014). Мы обосновали справедливость предложенной нами гипотезы, объясняющей функционирование механизмов прекопуляционной изоляции у симпатрических, т.е. достаточно надежно изолированных в природе, близкородственных видов домовых мышей (Амбарян и др., 2010; Котенкова, 2014). Следующим шагом в разработке нами этой проблемы стало исследование формирования механизмов изоляции в процессе онтогенеза и, в первую очередь, роли обучения (импринтинга, классического обусловливания), которое широко распространено у разных видов животных и может быть важно в ходе эволюционных процессов (Verzijden et al., 2012; Witte et al., 2015). Запечатление в раннем возрасте фенотипических черт (таких как зрительные, акустические, обонятельные) родителей и/или братьев и сестер приводит к тому, что животное может отличать представителей своего вида от других близкородственных видов, распознавать пол конспецифичных особей (Owens et al., 1999; Verzijden et al., 2008; Maras, Petrulis, 2008; Котенкова, 2017). Целый ряд полевых и лабораторных исследований подтвердил существенную важность различных форм научения в эволюционном процессе, их влияние на половой отбор, развитие репродуктивной изоляции, дивергенцию популяций (Laland, 1994; Owens et al., 1999; Aoki et al., 2001; Svensson et al., 2010; Verzijden et al., 2012).

Большое число работ посвящено изучению влияния раннего опыта, условий существования

и воспитания в раннем возрасте на последующее развитие, размножение, поведение у разных видов животных, включая человека (см. обзоры Sloboda et al., 2011; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020). Особый интерес представляет вопрос о том, как эпигенетические эффекты, например импринтинг и другие формы обучения во время раннего постнатального онтогенеза, могут влиять на выбор полового партнера и предпочтения взрослых особей. Половозрелые грызуны, в том числе и представители близкородственных видов домовых мышей, обычно предпочитают в качестве половых партнеров особей-конспецификов, а также выбирают запах особей противоположного пола своего вида по сравнению с запахами гетероспецификов (см. обзор Котенкова, 2014). У большинства млекопитающих основным компонентом социальной среды в ранний период постнатального онтогенеза являются родители, в первую очередь кормящие самки. Поэтому основным подходом оценки значения раннего опыта и материнской среды на последующее формирование разных типов поведения и реакции на запахи кон- и гетероспецифичных особей (в частности, у грызунов) служит перекрестное воспитание потомства лактирующими самками разных видов. Так, в исследовании Куадагно и Бэнкс (Quadagno, Banks, 1970), которое проводилось на особях домовой мыши (*M. musculus* (L. 1758)) и северного карликового хомячка (*Baiomys taylori* (Thomas 1887)), было показано, что перекрестное воспитание между этими двумя видами оказывает влияние не только на поведенческие реакции, связанные с размножением и социальными предпочтениями, но и на ориентировочно-исследовательское поведение в открытом поле у перекрестно воспитанных особей. Этот же подход был использован и нами для исследования влияния раннего обонятельного опыта на ассортативность реакции на обонятельные сигналы и модификацию нейрональных ответов в обонятельных луковицах у взрослых особей своего и близкородственного симпатрического вида у домовых и курганчиковых (*M. spicilegus* (Petenyi 1882)) мышей. Оказалось, что ранний опыт во время постнатального онтогенеза, связанный с изменением материнской среды, приводит к модификации поведенческих и нейрональных ответов на кон- и гетероспецифичные запахи взрослых особей у трех близкородственных таксонов домовых мышей. Выращенные собственными матерями самцы этих таксонов демонстрировали ярко выраженное предпочтение запаха представителей своего вида, в том числе и конспецифичных самок в состоянии эструса, по сравнению с запахом гетероспецифичных самок (Соколов и др., 1984, 1984а; Kotenkova et al., 1989), у самцов домовых и курганчиковых мышей выявлены специфические паттерны активации в сенсорном эпителии вомероназального органа и нейрональной активации в дополнительной обонятельной луковице только в ответ на запах рецептивных самок своего, но не близкородственного вида (Вознесенская и др., 2010). Перекрестное воспитание изменяло ассортативность выбора кон- и гетероспецифичных запахов у домовых и курганчиковых мышей. *M. spicilegus*, выкормленные самками *M. musculus*, предпочитали запах самок вида-воспитателя (Котенкова и др., 2018). *M. m. wagneri* (Eversmann 1848), воспитанные *M. spicilegus*, и *M. spicilegus*, выращенные *M. m. wagneri*, не проявляли предпочтения запаха самок своего или выкормившего вида. Нейрональная активация в дополнительной обонятельной луковице у самцов, воспитанных гетероспецифичными самками, была противоположной по сравнению с самцами, выкормленными конспецифичными самками (Kotenkova et al., 2019). Таким образом, материнская среда, включая запах, оказывает большее влияние на уровень МРТ сигнала в дополнительной обонятельной луковице у половозрелых самцов, чем генетическое родство реципиента и донора запаха. Воспитание самкой другого вида вызывало также достоверные изменения нейрональной активации в основной обонятельной луковице самцов. Приведенные данные доказывают наличие существенного воздействия раннего опыта на специфичность реакции на запахи половых партнеров у двух видов мышей. Влияние условий воспитания у этих видов на другие формы поведения ранее не исследовалось.

В условиях лаборатории возможна успешная гибридизация домовых (*Mus musculus musculus*) и курганчиковых мышей с получением жизнеспособных и плодовитых гибридов (самцов и самок) $F_1$ и $F_2$. При экспериментальной гибридизации интенсивность размножения и плодовитость самок в смешанных парах снижаются по сравнению с контрольными парами, состоящими из представителей одного вида (Лавренченко и др., 1994), что свидетельствует о наличии посткопуляционных механизмах изоляции.

Задача данного исследования состояла в выявлении наличия или отсутствия влияния перекрестного воспитания на последующий успех размножения у двух видов мышей: домовой (*M. m. wagneri*) и курганчиковой (*M. spicilegus*). Мы проверяли рабочую гипотезу, согласно которой воспитание самками-гетероспецификами будет оказывать более значительное влияние на последующий успех размножения перекрестно-воспитанных особей, чем воспитание приемными самками своего вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В течение 2016–2019 гг. для оценки результатов интенсивности размножения были сформированы пары (самец и самка), состоящие из пред-

ставителей одного или разных видов домовых мышей, воспитанных или собственной матерью, или другой самкой своего вида, или приемной матерью-гетероспецификом (табл. 1). Использованы домовые мыши двух таксонов: *M. m. wagneri* и *M. spicilegus*. Зверьков $F_3$–$F_4$ поколений получали от животных, отловленных в природе (*M. m. wagneri* отловлены в Астраханской обл. (46°20′ с.ш., 48°0′ в.д.), *M. spicilegus* – в Ростовской обл. (47°23 с.ш., 39°70 в.д.). Перекладывание детенышей кормящим самкам другого таксона или приемным матерям своего вида (контроль) проводили в возрасте 5–6 сут. Выбор этого временно́го периода обоснован данными более ранних работ, в которых было показано, что чувствительный период для запечатления запахов у мышей начинается через две недели после рождения и соответствует резкому возрастанию количества дендритов в ольфакторной системе с 11-го по 20-й день онтогенеза (Hinds, Hinds, 1976; Panhuber et al., 1988; Wang et al., 1993; Voznessenskaya et al., 1995). Самцов отсаживали от самок за 2–3 дня до рождения детенышей. При этом пометы меняли местами целиком, независимо от числа детенышей и полового состава, однако в каждом из переложенных пометов были как самцы, так и самки. Детенышей содержали с самками до 4-недельного возраста в помещении, где были как домовые, так и курганчиковые мыши. Затем рассаживали, формируя однополые группы, в которых содержали молодняк до наступления половозрелости. Использовано 12 вариантов ссаживания потенциальных половых партнеров двух видов домовых мышей (табл. 1). Пары домовых мышей (самец и самка) формировали из половозрелых особей в возрасте 40 и 90 дней сроком на 3–6 мес. В случае гибели одного из партнеров в паре его заменяли новым или прерывали эксперимент для этой пары. За это время каждые 2–3 дня подсчитывали количество полученных пометов, рожденных детенышей, их смертность в течение 40 дней после рождения. Помимо этого, определяли отношение числа пар, от которых было получено потомство, к общему числу сформированных пар. Животных содержали в стандартных условиях при естественном режиме освещения в течение всего года в пластиковых кюветах размерами 265 × 180 × 420 мм с крышкой из металлической сетки. Кормом служила зерновая смесь, состоящая из семян овса и подсолнечника, специализированный комбикорм для грызунов отечественного производства, а также морковь. Воду давали ad libitum. Условия отлова и содержания животных, а также экспериментальные процедуры не нарушали правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000–496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22. При анализе данных определяли следующие пропорции: 1) количество пар, давших потомство, по отношению к общему количеству сформированных пар; 2) количество детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, по отношению к общему количеству рожденных детенышей. Полученные показатели использовались при проведении статистических межгрупповых сравнений. При обработке данных применялся тест $\chi^2$ с попарными сравнениями пропорций с использованием процедуры Мараскуило. Валидность достоверности различий пропорций по тесту $\chi^2$ оценивали с использованием моделирования по методу Монте-Карло. Количество статистических испытаний теста составляло 5000. Уровень значимости при попарных сравнениях $\alpha = 0.05$. При сравнении пропорций количества пар, давших потомство, по отношению к не размножившимся в анализ отбирались те варианты скрещиваний, в которых количество сформированных пар было не меньше четырех. При сравнении пропорций количества детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, в анализ отбирались те варианты скрещиваний, в которых общее количество детенышей в трех размножавшихся парах было не меньше двадцати. Статистический анализ проводился в программе XLSTAT 2019 2.2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В значительном числе случаев пропорция количества размножившихся пар была достоверно выше в вариантах скрещиваний конспецифичных партнеров (тест $\chi^2$: статистика теста ($\chi^2$) – 51.982, $P < 0.0001$, табл. 1–2) по сравнению с гетероспецифичными. Это справедливо для сравнений следующих вариантов скрещивания (конспецифичный вариант/гетероспецифичный(е)): самец *M. m. wagneri*, воспитанный другой самкой своего вида, х самка *M. m. wagneri* (№ 2) – (5, 9, 11); самец *M. spicilegus* X самка *M. spicilegus*, воспитанная *M. m. wagneri* (№ 10) – (5, 9, 11); самец *M. spicilegus*, воспитанный самкой *M. m. wagneri* X самка *M. spicilegus* (№ 8) – (5, 9, 11), самец *M. m. wagneri* х самка *M. m. wagneri*, воспитанная самкой *M. spicilegus* (№ 6) – (5, 9, 11), самец *M. m. wagneri* X самка *M. m. wagneri* (№ 1) – (9, 11), самец *M. m. wagneri*, воспитанный самкой *M. spicilegus* X самка *M. m. wagneri* (№ 4) – (11). Во всех вышеперечисленных гетероспецифичных вариантах скрещиваний один из половых партнеров воспитывался самкой другого вида. В одном из конспецифичных вариантов скрещиваний в сравниваемых вариантах самка, воспитавшая каждого из партнеров, была их родной матерью (№ 1). В других вариантах конспецифичных скрещиваний матерью, воспитавшей одного из партнеров, была другая конспецифичная (№ 2) или гетероспецифичная самка (№ 4, 6, 8, 10). Не найдено до-

**Таблица 1.** Варианты скрещивания половых партнеров разных форм домовых мышей и показатели размножения в разных вариантах скрещиваний

| № | Вариант скрещивания | Число пар | Число размножившихся пар | Пропорция количества размножившихся пар, % | Количество родившихся детенышей | Количество погибших детенышей | Пропорция количества детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | ♂ *M. m. wagneri* X ♀ *M. m. wagneri* | 25 | 23 | 92 | 160 | 5 | 3.12 |
| 2 | ♂ *M. m. wagneri*, воспитанный чужой самкой своего вида X ♀ *M. m. wagneri* | 8 | 8 | 100 | 186 | 23 | 12.37 |
| 3 | ♂ *M. m. wagneri*, воспитанный чужой самкой своего вида X ♀ *M. spicilegus* | 7 | 2 | 28.57 | 10 | 0 | 0 |
| 4 | ♂ *M. m. wagneri*, воспитанный ♀ *M. spicilegus* X *M. m. wagneri* | 10 | 8 | 80 | 124 | 19 | 15.32 |
| 5 | ♂ *M. m. wagneri*, воспитанный ♀ *M. spicilegus* X ♀ *M. spicilegus* | 8 | 2 | 25 | 10 | 0 | 0 |
| 6 | ♂ *M. m. wagneri* X ♀ *M. m. wagneri*, воспитанная ♀ *M. spicilegus* | 5 | 5 | 100 | 81 | 15 | 18.52 |
| 7 | ♂ *M. spicilegus* X ♀ *M. m. wagneri* | 9 | 3 | 33.33 | 73 | 12 | 16.44 |
| 8 | ♂ *M. spicilegus*, воспитанный ♀ *M. m. wagneri* X ♀ *M. spicilegus* | 5 | 5 | 100 | 82 | 43 | 52.44 |
| 9 | ♂ *M. spicilegus*, воспитанный ♀ *M. m. wagneri* X ♀ *M. m. wagneri* | 9 | 2 | 22.22 | 4 | 0 | 0 |
| 10 | ♂ *M. spicilegus* X ♀ *M. spicilegus*, воспитанная *M. m. wagneri* | 5 | 5 | 100 | 206 | 50 | 24.27 |
| 11 | ♂ *M. spicilegus* X ♀ *M. m. wagneri*, воспитанная *M. spicilegus* | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 12 | ♂ *M. spicilegus*, воспитанный чужой самкой своего вида X ♀ *M. m. wagneri* | 4 | 2 | 50 | 17 | 0 | 0 |

стоверных различий в пропорции количества пар, давших потомство, при сравнении вариантов скрещивания *M. m. wagneri*, в которых детеныши были воспитаны либо своей матерью (№ 1), либо приемной своего вида (№ 2), а также гетероспецифичной самкой (№ 4, 6).

В трех вариантах скрещиваний, в двух из которых оба партнера воспитывались собственной матерью (1, 7), а в третьем варианте один из партнеров был воспитан собственной, а другой чужой, но конспецифичной самкой (№ 2), смертность детенышей была ниже, чем в вариантах скрещиваний, в которых один из партнеров воспитывался гетероспецифичной самкой (тест $\chi^2$: статистика теста ($\chi^2$) – 98.719, $P < 0.0001$, табл. 1, 3). В частности, в варианте – 1 (конспецифичный вариант, в котором оба партнера воспитаны собственной матерью) смертность была ниже, чем в вариантах № 8 и 10, а в варианте – 7 (гетероспецифичный вариант, в котором также оба партнера воспитаны собственной матерью) смертность была ниже, чем в варианте – 8. В комбинации, в которой один из партнеров (самка) был воспитан собственной, а самец чужой, но конспецифичной матерью (№ 2) смертность была достоверно ниже, чем в варианте № 8. Таким образом, конспецифичность воспитавшей партнеров самки, причем как в конспецифичных (№ 1, 2), так и в гетероспецифичном варианте скрещиваний (№ 7) могла способствовать уменьшению смертности детенышей в первые 40 дней после рождения. Уровень смертности детенышей был максимален в варианте скрещиваний конспецифичных партнеров самец *M. spicilegus*, воспитанный самкой *M. m. wagneri* X самка *M. spicilegus* (№ 8). Сравнение с другими вариантами скрещиваний показало, что смертность в этом варианте была достоверно выше, чем в конспецифичных вариантах (4, 6, 10). Во всех этих вариантах скрещиваний один из партнеров воспитывался самкой-гетероспецификом.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Мы показали, что на успех размножения при экспериментальной гибридизации двух видов домовых мышей оказывают влияние два фактора: видовая принадлежность половых партнеров (конили гетероспецифики) и условия воспитания самца и самки, т.е. выращены они были самкой своего или близкородственного вида. Рассмотрим возможные причины, приводящие к таким результатам.

Как уже отмечалось во введении, при экспериментальном принудительном скрещивании интенсивность размножения и плодовитость самок в смешанных парах домовых и курганчиковых мышей ниже, чем в контрольных, состоящих из представителей одного вида. В ранее проведенных исследованиях в вариантах скрещиваний *M. musculus* и *M. spicilegus* были получены следующие результаты: при скрещивании самец *spicilegus* X самка *musculus* из 13 сформированных пар 7 дали потомство (12 пометов, 45 детенышей); самка *musculus* X самец *spicilegus* из 9 пар 3 размножились (6 пометов, 20 детенышей) (Лавренченко и др., 1994), т.е. по пропорции количества размножающихся гетероспецифичных пар эти данные вполне сопоставимы с нашими результатами. В мейозе у 4 гибридных самцов прямого и реципрокного вариантов скрещивания метафазные пластинки содержали нормальное число бивалентов ($n = 20$) (Лавренченко и др., 1994), что может указывать на нормальное протекание мейоза у гибридов. В проведенных экспериментах мы пытались выявить не только действие механизмов посткопуляционной изоляции на интенсивность размножения, но и оценить влияние на успех размножения перекрестного воспитания детенышей. Однако не было обнаружено достоверных различий в пропорции количества пар, давших потомство, при сравнении вариантов скрещивания *M. m. wagneri*, в которых использованные в опытах по экспериментальной гибридизации половые партнеры были воспитаны самкой другого вида (*M. spicilegus*), по сравнению с теми вариантами, в которых их вырастили конспецифичные самки. В наших опытах мы не обнаружили влияния раннего опыта на этот показатель у *M. m. wagneri*. Первостепенное значение имел фактор конспецифичности половых партнеров несмотря на то, что как уже отмечалось во введении, воспитание самками близкородственного вида у домовых и курганчиковых мышей может изменять поведенческие и нейрональные ответы на кон- и гетероспецифические запахи на противоположные (Котенкова и др., 2018; Kotenkova et al., 2019).

Роль видоспецифических особенностей полового поведения в репродуктивной прекопуляционной изоляции у грызунов не одинакова. Показано, что потенциальные половые партнеры, относящиеся к близкородственным видам, могут и успешно спариваться, и проявлять один по отношению к другому отдельные элементы полового поведения, иногда при спаривании наблюдается пониженная активность самцов, а в некоторых случаях из-за разницы в стереотипе поведения копуляция невозможна (Зоренко, 2013; Котенкова, 2014). Согласно результатам наших более ранних исследований по стереотипу полового поведения домовые и курганчиковые мыши существенно различаются, что может препятствовать спариванию представителей двух этих видов. Иными словами, различия полового поведения у этих видов могут служить одним из механизмов репродуктивной изоляции (Ambaryan et al., 2019). Но, как известно, при принудительной экспериментальной гибридизации скрещиваются даже

**Таблица 2.** Попарные сравнения пропорций количества размножившихся пар при разных комбинациях скрещиваний (процедура Мараскуило)

| Сравнение вариантов скрещиваний | Значение статистики критерия | Критическое значение статистики ($r$) | Достоверность различий |
|---|---|---|---|
| 1–12 | 0.420 | 1.135 | Нет |
| 2–1 | 0.080 | 0.241 | Нет |
| 2–3 | 0.714 | 0.757 | Нет |
| 2–4 | 0.200 | 0.561 | Нет |
| 2–5 | 0.750 | 0.679 | **Да** |
| 2–6 | 0.000 | 0.000 | Нет |
| 2–7 | 0.667 | 0.697 | Нет |
| 2–8 | 0.000 | 0.000 | Нет |
| 2–9 | 0.778 | 0.615 | **Да** |
| 2–10 | 0.000 | 0.000 | Нет |
| 2–11 | 1.000 | 0.000 | **Да** |
| 2–12 | 0.500 | 1.109 | Нет |
| 3–1 | 0.634 | 0.795 | Нет |
| 3–4 | 0.514 | 0.943 | Нет |
| 3–5 | 0.036 | 1.017 | Нет |
| 3–6 | 0.714 | 0.757 | Нет |
| 3–7 | 0.048 | 1.029 | Нет |
| 3–8 | 0.714 | 0.757 | Нет |
| 3–9 | 0.063 | 0.975 | Нет |
| 3–10 | 0.714 | 0.757 | Нет |
| 3–11 | 0.286 | 0.757 | Нет |
| 3–12 | 0.214 | 1.343 | Нет |
| 4–1 | 0.120 | 0.611 | Нет |
| 4–6 | 0.200 | 0.561 | Нет |
| 4–11 | 0.800 | 0.561 | **Да** |
| 4–12 | 0.300 | 1.243 | Нет |
| 5–1 | 0.670 | 0.720 | Нет |
| 5–4 | 0.550 | 0.881 | Нет |
| 5–6 | 0.750 | 0.679 | **Да** |
| 5–7 | 0.083 | 0.973 | Нет |
| 5–8 | 0.750 | 0.679 | **Да** |
| 5–9 | 0.028 | 0.916 | Нет |
| 5–10 | 0.750 | 0.679 | **Да** |
| 5–11 | 0.250 | 0.679 | Нет |
| 5–12 | 0.250 | 1.300 | Нет |
| 6–1 | 0.080 | 0.241 | Нет |
| 6–11 | 1.000 | 0.000 | **Да** |
| 6–12 | 0.500 | 1.109 | Нет |
| 7–1 | 0.587 | 0.737 | Нет |
| 7–4 | 0.467 | 0.895 | Нет |
| 7–6 | 0.667 | 0.697 | Нет |
| 7–8 | 0.667 | 0.697 | Нет |
| 7–9 | 0.111 | 0.929 | Нет |

**Таблица 2.** Окончание

| Сравнение вариантов скрещиваний | Значение статистики критерия | Критическое значение статистики (*r*) | Достоверность различий |
|---|---|---|---|
| 7–10 | 0.667 | 0.697 | Нет |
| 7–11 | 0.333 | 0.697 | Нет |
| 7–12 | 0.167 | 1.310 | Нет |
| 8–1 | 0.080 | 0.241 | Нет |
| 8–4 | 0.200 | 0.561 | Нет |
| 8–6 | 0.000 | 0.000 | Нет |
| 8–11 | 1.000 | 0.000 | **Да** |
| 8–12 | 0.500 | 1.109 | Нет |
| 9–1 | 0.698 | 0.660 | **Да** |
| 9–4 | 0.578 | 0.832 | Нет |
| 9–6 | 0.778 | 0.615 | **Да** |
| 9–8 | 0.778 | 0.615 | **Да** |
| 9–10 | 0.778 | 0.615 | **Да** |
| 9–11 | 0.222 | 0.615 | Нет |
| 9–12 | 0.278 | 1.268 | Нет |
| 10–1 | 0.080 | 0.241 | Нет |
| 10–4 | 0.200 | 0.561 | Нет |
| 10–6 | 0.000 | 0.000 | Нет |
| 10–8 | 0.000 | 0.000 | Нет |
| 10–11 | 1.000 | 0.000 | **Да** |
| 10–12 | 0.500 | 1.109 | Нет |
| 11–1 | 0.920 | 0.241 | **Да** |
| 11–12 | 0.500 | 1.109 | Нет |

* Здесь и далее нумерация комбинаций ссаживаний приводится в соответствии с табл. 1.

надежно изолированные в природе виды, что справедливо не только для домовых и курганчиковых мышей (Мейер и др., 1981, 1996; Малыгин, 1983; Ковальская и др., 2014).

Однако оценка числа достигших 40-дневного возраста детенышей в разных вариантах скрещиваний показала существенное влияние условий воспитания родителей (кон- или гетероспецифичными самками) на выживание их потомства. Можно предположить, что более низкий процент выживания в парах, состоящих как из кон-, так и гетероспецифичных партнеров, в случае воспитания хотя бы одного из членов пары самкой другого вида, обусловлен нарушением родительского поведения. Ранее показано, что у двух близкородственных видов *Peromyscus leucopus* (Rafinesque 1818) и *P. maniculatus* (Wagner 1845) в конспецифичных парах, если самец был воспитан родителями другого вида, то выживаемость детенышей была ниже, чем в парах, в которых гетероспецифичное воспитание получила самка (Hawkins, Cranford, 1992). Мы получили сходные результаты: в варианте скрещивания № 8 – самец *M. spicilegus*, воспитанный самкой *M. m. wagneri* X самка *M. spicilegus* – наблюдался максимальная доля гибели детенышей (52%). Гораздо ниже эта доля (15%) была в варианте № 4 – самец *M. m. wagneri*, воспитанный самкой *M. spicilegus* X самка *M. m. wagneri*, хотя при сравнении не было найдено достоверных различий. Относительно высокой была и доля смертности детенышей в парах, в состав которых входили самки, воспитанные гетероспецификами: № 6 и № 10. Для выявления причин, которые приводят к нарушениям родительского поведения, необходимо проведение дальнейших исследований. Возможно, такое нарушение было связано с недостаточным проявлением груминга родителей по отношению к потомству при воспитании гетероспецификами. Ряд исследований показывает особую важность этой формы поведения родителей по отношению к потомству, в том числе и для проявления выросшими особями родительского поведения (Громов, 2013, 2020). Тем не менее необходимо отметить, что самки луговых полевок (*Microtus pennsylvanicus* (Ord 1815)), воспитанные в семейных

**Таблица 3.** Попарные сравнения пропорций количества детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, при разных комбинациях скрещиваний (процедура Мараскуило)

| Комбинация ссаживаний | Значение статистики критерия | Критическое значение статистики (r) | Достоверность различий |
|---|---|---|---|
| 1–6 | 0.154 | 0.161 | Нет |
| 2–1 | 0.092 | 0.099 | Нет |
| 2–4 | 0.030 | 0.143 | Нет |
| 2–6 | 0.062 | 0.175 | Нет |
| 2–7 | 0.041 | 0.176 | Нет |
| 2–8 | 0.401 | 0.214 | **Да** |
| 2–10 | 0.119 | 0.136 | Нет |
| 4–1 | 0.122 | 0.125 | Нет |
| 4–6 | 0.032 | 0.191 | Нет |
| 7–1 | 0.133 | 0.161 | Нет |
| 7–4 | 0.011 | 0.192 | Нет |
| 7–6 | 0.021 | 0.217 | Нет |
| 7–8 | 0.360 | 0.249 | **Да** |
| 7–10 | 0.078 | 0.187 | Нет |
| 8–1 | 0.493 | 0.202 | **Да** |
| 8–4 | 0.371 | 0.227 | **Да** |
| 8–6 | 0.339 | 0.249 | **Да** |
| 10–1 | 0.211 | 0.117 | **Да** |
| 10–4 | 0.089 | 0.156 | Нет |
| 10–6 | 0.058 | 0.186 | Нет |
| 10–8 | 0.282 | 0.223 | Да |

парах прерийных полевок (*M. ochrogaster* (Wagner 1842)), демонстрируют более высокий уровень заботы о потомстве и чаще проявляют груминг по отношению к детенышам, чем самки, воспитанные чужой самкой своего вида (McGuire, 1988). Те же соотношения характерны и для перекрестно воспитанных (самкой прерийной полевки) самцов этого вида, которые чаще контактируют со своими детенышами и дольше находятся с ними в гнезде, чем самцы, воспитанные другой самкой своего вида. В этом случае паттерн родительского поведения, который изменился под влиянием раннего опыта у особей *M. pennsylvanicus* в период воспитания в гетероспецифичных семейных парах, вероятно, способствовал усилению заботы о собственном потомстве у перекрестно воспитанных взрослых особей этого вида. Этот же механизм действия “социальной онтогении” (Campbell, Hauber, 2009), или иначе – сопряженных социальных взаимодействий, отмечен и в исследованиях на птицах (зебровых амадинах (*Taeniopygia guttata* (Vieillot 1817)) и японских амадинах (*Lonchura striata* (L. 1766)). Согласно результатам исследований (ten Cate, 1984; ten Cate et al., 1984) количество поведенческих взаимодействий (которое в исследовании варьировали экспериментально, причем только в отношении родителя-конспецифика) между птенцами зебровых амадин мужского пола и родителем конспецификом в смешанной разнополой паре, состоящей из самца или самки зебровых амадин и японских амадин, определяло половые предпочтения у воспитанных в таких парах самцов по отношению к кон- или гетероспецифичной самке. Выяснилось, что уменьшение или элиминирование поведенческих контактов с родителем-конспецификом способствовало смещению предпочтений взрослых самцов от самки-конспецифика к самке-гетероспецифику. Таким образом, видоспецифические и половые предпочтения взрослых особей формируются не только на основе фенотипических признаков (визуальных характеристик, акустических или обонятельных сигналов), но и на основе совокупности поведенческих взаимодействий между родителями и детенышами в ходе социального онтогенеза или воспитания детенышей. Можно предположить, что чем сложнее социальная организация и социальные взаимодействия в размножающихся группировках вида, тем значительнее роль поведенческих взаимодействий и социального онтогенеза в формировании видоспецифических предпочтений взрослых особей.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИПЭЭ РАН “Экологические и эволюционные аспекты поведения и коммуникации животных” АААА-А18-118042690110-1.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Амбарян А.В., Вознесенская В.В., Котенкова Е.В.,* 2010. Репродуктивная изоляция у домовых мышей: физиологические и этологические механизмы прекопуляционной изоляции у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. l. Saarbrucken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG. 196 с.

*Вознесенская А.Е., Амбарян А.В., Ключникова М.А., Котенкова Е.В., Вознесенская В.В.,* 2010. Механизмы репродуктивной изоляции у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato: от поведения к рецепторам // Доклады Академии наук. Т. 435. № 3. С. 417–419.

*Громов В.С.,* 2013. Забота о потомстве у грызунов: этологические, физиологические и эволюционные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК. 338 с.

*Громов В.С.,* 2020. Эпигенетическое программирование различий в поведении и эволюция социальности у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 140. № 1. С. 58–72.

*Зоренко Т.А.,* 2013. Общественные полевки подрода *Sumeriomys*: систематика, биология и поведение. Palmarium Academic Publishing. 541 с.

*Ковальская Ю.М., Савинецкая Л.Е., Аксенова Т.Г.*, 2014. Об экспериментальной межвидовой гибридизации полевок рода *Microtus*: общественной *M. socialis* с видами группы *Arvalis* (Mammalia, Rodentia) // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. № 6. С. 636–640.

*Котенкова Е.В.,* 2014. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 135. № 5. С. 488–518.

*Котенкова Е.В., Амбарян А.В., Мальцев А.Н.,* 2018. Влияние перекрестного воспитания детенышей у двух видов мышей *Mus musculus* и *M. spicilegus*: изменение реакции на кон- и гетероспецифические запахи // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 200–208.

*Котенкова Е.В., Мальцев А.Н., Амбарян А.В.,* 2017. Влияние раннего обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих: эволюционные аспекты // Журнал общей биологии. Т. 78. № 4. С. 21–39.

*Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш.,* 1994. Экспериментальная гибридизация домовых мышей // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. Под ред. Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. М.: Наука. С. 93–109.

*Малыгин В.М.,* 1983. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука. 207 с.

*Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В.,* 1996. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий // Труды Зоологического института РАН. Т. 232. 319 с.

*Мейер М.Н., Грищенко Г.А., Зыбина Е.В.,* 1981. Экспериментальная гибридизация как метод изучения степени дивергенции близких видов полевок рода *Microtus* // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 2. С. 290–300.

*Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И.,* 1984. Распознавание близкородственных форм по обонятельным сигналам у домовых (*Mus musculus* L.) и курганчиковых (*Mus hortulanus* Nordm.) мышей // Доклады Академии наук СССР. Т. 63. № 3. С. 429–439.

*Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И.,* 1984а. Роль обонятельных сигналов в распознавании близкородственных форм у домовых (*Mus musculus*) и курганчиковых (*Mus hortulanus*) мышей // Зоологический журнал. Т. 63. № 3. С. 429–439.

*Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И.,* 1990. Биология домовой и курганчиковой мышей. М.: Наука. 207 с.

*Ambaryan A.V., Voznessenskaya V.V., Kotenkova E.V.,* 2019. Mating behavior differences in monogamous and polygamous sympatric closely related species *Mus musculus* and *Mus spicilegus* and their role in behavioral precopulatory isolation // Russian Journal of Theriology. V. 18. № 2. P. 67–79.

*Aoki K., Feldman M.W., Kerr B.,* 2001. Models of sexual selection on a quantitative genetic trait when preference is acquired by sexual imprinting // Evolution. V. 55. № 1. P. 25–32.

*Campbell D.L.M., Hauber M.E.,* 2009. Cross-fostering diminishes song discrimination in zebra finches (*Taeniopygia guttata*) // Animal Cognition. V. 12. № 3. P. 481–490.

*Hawkins L.K., Cranford J.A.,* 1992. Long-term effects of intraspecific and interspecific cross-foster on two species of *Peromyscus* // Journal of Mammalogy. V. 73. № 4. P. 802–807.

*Heth G., Todrank J., Busquet N., Baudoin C.,* 2001. Odourgenes covariance and differential investigation of individual odours in the *Mus* species complex // Biological Journal of the Linnean Society. V. 73. № 2. P. 213–220.

*Hinds J.W., Hinds P.L.,* 1976. Synapse formation in the mouse olfactory bulb. I. Quantitative studies // Journal of Comparative Neurology. V. 169. № 1. P. 15–40.

*Kotenkova E.V., Osadchuck A.V., Lyalyukhina S.I.,* 1989. Precopulatory isolating mechanisms between the house and mound-building mouse // Acta Theriologica. V. 34. № 22. P. 315–324.

*Kotenkova E.V., Naidenko S.V.,* 1999. Discrimination of con- and heterospecifc odors in different taxa of the *Mus musculus* species group: Olfactory cues as precopulatory isolating mechanism // Advances in Chemical Communication in Vertebrates. Johnston R.E., Müller-Schwarze D., *Sorensen P.* (Eds). N.Y.: Plenum Press. P. 299–308.

*Kotenkova E., Romachenko A., Ambaryan A., Maltsev A.,* 2019. Effect of early experience on neuronal and behavioral responses to con- and heterospecifc odors in closely related *Mus* taxa: epigenetic contribution in formation of precopulatory isolation // BMC Evolutionary Biology. V. 19 (Suppl. 1). P. 51. https://rdcu.be/boRt8

*Laland K.N.,* 1994. On the evolutionary consequences of sexual imprinting // Evolution. V. 48. P. 477–489.

*Maras P.M., Petrulis A.,* 2008. Olfactory experience and the development of odor preference and vaginal marking in female Syrian hamsters // Physiology and Behavior. V. 94. P. 545–551.

*McGuire B.,* 1988. Effects of cross-fostering on parental behavior of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // Journal of Mammalogy. V. 69. P. 332–341.

*Owens I.P.F., Rowe C., Thomas A.L.R.,* 1999. Sexual selection, speciation and imprinting: separating the sheep from the goats // Trends in Ecology and Evolution. V. 14. P. 131–132.

*Panhuber Bl.R.H., Laing D.G., Breipohl W.*, 1988. Spine density on olfactory granule cell dendrites is reduced in rats reared in a restricted olfactory environment // Brain Research. V. 468. № 1. P. 143–147.

*Quadagno D.M., Banks E.M.,* 1970. The effect of reciprocal cross fostering on the behaviour of two species of rodents, *Mus musculus* and *Baiomys taylori ater* // Animal Behaviour. V. 18. № 2. P. 379–390.

*Sloboda D.M., Hickey M., Roger H.,* 2011. Reproduction in females: the role of the early life environment // Human Reproduction Update. V. 17. № 2. P. 210–227.

*Smadja C., Ganem G.,* 2008. Divergence of odorant signals within and between the two European subspecies of the house mice // Behavioral Ecology. V. 19. № 1. P. 223–230.

*Svensson E.I., Eroukhmanoff F., Karlsson K., Runemark A., Brodin A.,* 2010. A role for learning in population divergence of mate preferences // Evolution. V. 64. № 11. P. 3101–3113.

*ten Cate C.,* 1984. The influence of social relations on the development of species recognition in zebra finch males // Behaviour. V. 91. P. 263–285.

*ten Cate C., Los L., Schilperoord L.,* 1984. The influence of differences in social experience on the development of species recognition in zebra finch males // Animal Behaviour. V. 32. P. 852–860.

*Verzijden M.N., Korthof R.E.M., ten Cate C.,* 2008. Females learn from mothers and males learn from others. The effect of mother and siblings on the development of female mate preferences and male aggression biases in Lake Victoria cichlids, genus *Mbipia* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 62. № 8. P. 1359–1368.

*Verzijden M.N., ten Cate C., Servedio M.R., Kozak G.M., Boughman J.W., Svensson E.I.,* 2012. The impact of learning on sexual selection and speciation // Trends in Ecology and Evolution. V. 27. № 9. P. 511–519.

*Voznessenskaya V.V., Parfyonova V.M., Wysocki C.J.,* 1995. Induced olfactory sensitivity in rodents: a general phenomenon // Advances in the Biosciences. V. 93. P. 399–406.

*Wang H.W., Wysocki C.J., Gold G.H.,* 1993. Induction of olfactory receptor sensitivity in mice // Science. V. 260. № 5110. P. 998–1000.

*Witte K., Kniel N., Kureck I.M.,* 2015. Mate-choice copying: status quo and where to go // Current Zoology. V. 61. № 6. P. 1073–1081.

# EXPERIMENTAL HYBRIDIZATION AND BREEDING INTENSITY OF HOUSE MICE (*MUS MUSCULUS WAGNERI*) AND MOUND-BUILDING (*MUS SPICILEGUS*) MICE: EFFECTS OF EARLY EXPERIENCE AND MATERNAL ENVIRONMENT

**A. V. Ambaryan[1], M. V. Nekrasova[1], E. V. Kotenkova[1, *]**

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

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

The effect of cross-fostering on subsequent breeding success in two species of mice, the house mouse (*M. m. wagneri*) and the mound-building mouse (*M. spicilegus*), was investigated: The pups of the house mice were transferred to the nursing females of the mound-building mice and vice versa. The breeding success in the experimental hybridization of both house mouse species depended on two factors: the species identity of the sexual partners (con- or heterospecific) and the species identity of the fostering female (con- or heterospecific). The intensity of reproduction in mixed pairs consisting of house mice and mound-building mice was lower than in control pairs consisting of representatives of the same species. An evaluation of the number of pups that did not survive to 40 days of age in different crossing variants showed that their proportion was significantly higher in pairs consisting of both con- and heterospecific partners, in which at least one partner had been fostered by a female of a closely related species. This suggests that the high mortality in such pairs is due to the disruption of parental behavior of individuals fostered by females of the other species. The results of the study confirm the importance of early postnatal social experience (social ontogeny) in the formation of species-specific patterns of behavior of adult specimens of closely related species of house mice.

*Keywords:* cross-fostering, evolution, breeding, mortality, *Mus musculus* s. l.