СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 6, 2021

Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга–Дон
В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова 603

New species of *Monoschelobates* Balogh et Mahunka 1969 and *Multoribates* Hammer 1961 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae), phoretic on passalid beetles from the Neotropical region
S. G. Ermilov, B. M. OConnor 618

New species of the genus *Oligaphorura* (Collembola, Onychiuridae) from the forested steppe zone of Russia
Yu. B. Shveenkova, A. B. Babenko 627

Насекомые-фитофаги дуба черешчатого (*Quercus robur*) на северо-востоке его ареала
И. В. Ермолаев, В. И. Пономарев, А. А. Васильев, М. С. Кумаева 640

Первые сведения по морфологии личинок рода *Strongylophthalmyia* Heller 1902 (Diptera, Strongylophthalmyiidae)
Н. П. Кривошеина 652

Зависимость роста и полового созревания водяных полевок (*Arvicola amphibius*, Rodentia, Arvicolinae) от сезона рождения и семейных факторов
Г. Г. Назарова, Л. П. Проскурняк, Е. И. Южик 660

Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 2. Поведение на лежбищах
Е. А. Петров, А. Б. Купчинский, В. А. Фиалков, А. А. Бадардинов 671

Краткие сообщения

Случаи лейкизма и меланизма у кавказского тритона (*Lissotriton lantzi*, Amphibia, Caudata, Salamandridae)
Е. А. Кидова, Я. А. Вяткин, А. А. Кидов 686

Rediscovery of the Persian dwarf snake (*Eirenis persicus*, Ophidia, Colubridae) in Qazvin Province, Iran
A. A. Kidov 690

Выживание неполноценного слетка серой вороны (*Corvus cornix*, Corvidae) длительное время под родительской опекой
А. Н. Соловьев 693

Observation of a Subadult Male, an Adult Female and Two Cubs of the Asiatic Black Bear (*Ursus thibetanus*) Hibernating Jointly
S. A. Kolchin 703

Хроника и информация

90 лет Нине Павловне Кривошеиной
Н. А. Озерова, М. Г. Кривошеина 708

Потери науки

Памяти Александра Владимировича Андреева (12.11.1948–07.12.2020)
Л. Я. Боркин, А. В. Кондратьев, Л. В. Соколов 711

Contents

Volume 100, No 6, 2021

Zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir and Volga–Don Shipping Canal
V. I. Lazareva, R. Z. Sabitova 603

New species of *Monoschelobates* Balogh et Mahunka 1969 and *Multoribates* Hammer 1961 (Acari, Oribatida, Scheloribatidae), phoretic on passalid beetles from the Neotropical region
S. G. Ermilov, B. M. OConnor 618

New species of the genus *Oligaphorura* (Collembola, Onychiuridae) from the forested steppe zone of Russia
Yu. B. Shveenkova, A. B. Babenko 627

Phytophagous Insects of the Pedunculate Oak (*Quercus robur*) in the Northeast of Its Distribution Area
I. V. Ermolaev, V. I. Ponomarev, A. A. Vasil'ev, M. S. Kumaeva 640

First Data on the Larval Morphology of the genus *Strongylophthalmyia* Heller 1902 (Diptera, Strongylophthalmyiidae)
N. P. Krivosheina 652

The Growth and Puberty of Water Voles (*Arvicola amphibius*, Rodentia, Arvicolinae) in Relation to Birth Season and Family Factors
G. G. Nazarova, L. P. Proskurnyak, E. I. Yuzhik 660

The Importance of the Shore in the Life of the Baikal Seal (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 2. Rookery Behavior
E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky, V. A. Fialkov, A. A. Badardinov 671

Brief Communicanions

Cases of Leucism and Melanism in the Caucasian Smooth Newt (*Lissotriton lantzi*, Amphibia, Caudata, Salamandridae)
E. A. Kidova, Ya. A. Vyatkin, A. A. Kidov 686

Rediscovery of the Persian dwarf snake (*Eirenis persicus*, Ophidia, Colubridae) in Qazvin Province, Iran
A. A. Kidov 690

The Survival of a Defect Nestling of the Hooded Crow (*Corvus cornix*, Corvidae) during a Long Time under Parental Care
A. N. Soloviev 693

Observation of a Subadult Male, an Adult Female and Two Cubs of the Asiatic Black Bear (*Ursus thibetanus*) Hibernating Jointly
S. A. Kolchin 703

Chronicle and Information

90th birthday of Nina Pavlovna Krivosheina
N. A. Ozerova, M. G. Krivosheina 708

Obituary

In memoriam Alexander Vladimirovich Andreev (12.11.1948–07.12.2020)
L. Ya. Borkin, A. V. Kondratyev, L. V. Sokolov 711

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 603–617

УДК 574.587(275.2):591

ЗООПЛАНКТОН ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И КАНАЛА ВОЛГА–ДОН

© 2021 г. В. И. Лазарева[a], *, Р. З. Сабитова[a]

[a] *Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, 152742 Россия*

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

Поступила в редакцию 02.03.2020 г.
После доработки 24.05.2020 г.
Принята к публикации 03.06.2020 г.

В августе–сентябре 2018 г. изучен зоопланктон Цимлянского водохранилища и водоемов Волго-Донского судоходного канала. Для Цимлянского водохранилища выявлено 15 видов, которые не были отмечены в ранее опубликованных работах. Впервые приведен список (48 видов) зоопланктона Волго-Донского канала. Установлено, что 60% численности и 70% биомассы зоопланктона Цимлянского водохранилища формируют Copepoda. Наиболее многочисленны понто-каспийская *Heterocope caspia* и вселенцы *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus*. На основе анализа публикаций 1952–2018 гг. показано, что во второй половине 1970-х годов произошла замена большей части изначальной донской группировки доминантов зоопланктона солоноватоводными видами. К 2018 г. массовые виды Copepoda сменились полностью, среди Cladocera и Rotifera сохранились 4–6 видов, обычных в р. Дон до зарегулирования. Выявлено увеличение более чем вдвое (до 2.1 ± 0.5 г/м^3) биомассы сообщества в 2015–2018 гг. по сравнению с 40-летним периодом до 2013 г. Показано, что биомасса зоопланктона в канале Волга–Дон (0.9 ± 0.4 г/м^3) в 2 раза ниже, чем в Цимлянском водохранилище. Численность зоопланктона водоемов канала определяют Rotifera и Crustacea (по 50%), а биомассу – в основном Cladocera (49%). Наиболее многочисленны обычные для донского планктона виды *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* cf. *coregoni* и *Daphnia cucullata*, понто-каспийская *Podonevadne trigona* развивается в массе только в Варваровском водохранилище. Копеподы-вселенцы *Thermocyclops taihokuensis*, *Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis* и *Eurytemora caspica* образуют 12–23% численности ракообразных. Обсуждаются динамика структуры и обилия зоопланктона Цимлянского водохранилища в 1952–2018 гг., а также расселение и значение в планктоне понто-каспийских ракообразных и вселенцев из южных регионов.

Ключевые слова: река Дон, канал Волга–Дон, водохранилища, зоопланктон, состав, структура, обилие, многолетние изменения

DOI: 10.31857/S0044513421040115

В среднем течении р. Дон около 200 км от устья (координаты центра 47°50′ с.ш., 42°50′ в.д.) существует единственное на этой реке Цимлянское водохранилище (рис. 1). Водохранилище заполнено в 1952–1953 гг., при нормальном подпорном уровне (НПУ, 36 м БС[1]) его площадь 2700 км^2, средняя глубина 8.8 м, максимальная 30 м, скорость водообмена 1.05 год$^{-1}$ (Авакян и др., 1987). Чаша водохранилища образована котловиной с тремя расширениями, приуроченными к устьевым областям рек Чир, Аксай Курмоярский и Цимла, выделяют четыре плеса: Верхний, Чирской, Потемкинский и Приплотинный (Гидрометеорологический режим..., 1977). Водохранилище характеризуется большой площадью мелководий, при НПУ участки с глубиной менее 5 м составляют 29% акватории (Вехов и др., 2014).

В верхнем участке Цимлянского водохранилища ниже г. Калач расположен вход в судоходный канал Волга–Дон (рис. 1), построенный в 1952 г. Со стороны Волги канал начинается ниже г. Волгоград, по долине р. Сарпа (приток р. Волга) он проходит к водоразделу рек Волги и Дона, затем выходит в долину р. Червлёная (приток р. Дон), на которой системой плотин и шлюзов образованы два небольших водохранилища Варваровское (48°34′ с.ш., 44°10′ в.д., 26 км^2) и Бреславское (48°37′ с.ш., 44°06′ в.д., 15 км^2), далее канал выходит в долину р. Карповка (приток р. Дон) и Карповское водохранилище (48°38′ с.ш., 43°40′ в.д., 42 км^2) (Моруков, 2006). Канал питается донской водой, которая подается тремя насосными станциями на водораздел в Варваровское водохранилище, откуда самотеком стекает в Волгу. Карповское и Бреславское водохранилища сравнительно мелководны (средняя глубина менее 4 м), в Вар-

[1] БС – балтийская система высот.

Рис. 1. Цимлянское водохранилище и Волго-Донской канал на карте Яндекс. Водохранилища Волго-Донского канала: *1* – Карповское, *2* – Бреславское, *3* – Варваровское; участки Цимлянского водохранилища: *I* – Верхний, *II* – Чирской, *III* – Потемкинский, *IV* – Приплотинный.

варовском средняя глубина (7.8 м) близка к таковой в Цимлянском водохранилище (Авакян и др., 1987).

Цимлянское водохранилище по уровню развития фитопланктона (до 50 мг/л) характеризуют как гипертрофное (Цимлянское водохранилище..., 2011; Вехов и др., 2014; Никаноров, Хоружая, 2014). Водохранилища канала Волга–Дон также относятся к высокопродуктивным экосистемам, однако сведения об их современном трофическом статусе в литературе отсутствуют.

Зоопланктон Цимлянского водохранилища исследован с первых лет существования водоема (1952–1957 гг.) до настоящего времени (2008–2018 гг.) (Лившиц, 1954; Дзюбан, 1958; Шейнин, 1960; Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971, 1974, 1982; Шевлякова, 2002; Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014; Предварительные материалы..., 2018; Голоколенова и др., 2019). Наиболее подробно изменения состава, структуры, динамика обилия и продуктивности сообщества водохранилища проанализированы по материалам 1950–1970-х годов (Дзюбан, 1958; Шейнин, 1960; Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971, 1974). Вместе с тем, тенденции в развитии зоопланктона в течение последних 40 лет изучены явно недостаточно, сведения о зоопланктоне водоемов Волго-Донского канала фактически отсутствуют.

Целью работы было более углубленно изучить состав, структуру и распределение обилия летнего зоопланктона Цимлянского водохранилища и связанных с ним водоемов Волго-Донского канала, а также проанализировать динамику сообщества за весь период существования водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в комплексной экспедиции Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в конце августа–начале сентября 2018 г. с экспедиционного судна “Академик Топчиев” и лодки. В канале Волга–Дон обследовали только участки по судовому ходу (глубина 5–12 м): два – в Варваровском и по одному – в Бреславском и Карповском водохранилищах. В Цимлянском водохранилище обследовано 11 участков в пелагиали (глубина более 5 м) и пять в прибрежье, в основном в устьевой области притоков (глубина 1.5–4 м). Одновременно с отбором проб ручными зондами YSI ProODO и YSI-85 (YSI, Inc., USA) измеряли глубину, температуру воды, электропроводность и содержание растворенного кислорода.

Зоопланктон учитывали в тотальных пробах, которые отбирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с диагональю ячеи 105 мкм, облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоема. Сборы фиксировали 4%-формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). Ракообразных и коловраток идентифицировали с использованием следующих работ:

Таблица 1. Гидрофизические характеристики условий обитания зоопланктона в Цимлянском водохранилище и канале Волга–Дон в 2018 г.

Водоем	Глубина, м	Температура воды, °C	Электропроводность, мкСм/см*	Содержание растворенного O_2	
				поверхность	у дна
Цимлянское водохранилище	1.5–18	22.0 ± 0.2°C	610–810	6.4–10.0 / 75–114	4.4–9.2 / 49–84
Канал Волга–Дон	5–12	22.5 ± 0.2°C	750–1130	7.9–9.5 / 91–110	6.3–7.6 / 72–88

Примечания. * – приведено к 25°C. Содержание O_2: над чертой – мг/л, под чертой – насыщение, %.

Кутикова (1970); Монченко (1974); Мордухай-Болтовской, Ривьер (1987); Боруцкий и др. (1991); Определитель... (2010); Guo (1999); Monchenko (2008); Sukhikh, Alekseev (2013).

Видовое богатство зоопланктона оценивали по числу видов в пробе на каждой станции (видовая плотность) и по общему числу видов в списке каждого водоема. Доминантные виды выделяли по их относительной численности, отдельно в таксоценозах ракообразных (более 10% общего количества рачков) и коловраток (более 10% общего количества коловраток).

Сходство структуры доминантных комплексов определяли с помощью индекса Чекановского-Съеренсена для количественных данных (I_{CzS}) (Песенко, 1982):

$$I_{CzS} = \Sigma \min p_i,$$

где p_i – доля вида в общей численности зоопланктона.

Прочие статистические показатели (средние число видов в пробе, численность, биомасса и ошибка среднего) рассчитывали с использованием соответствующих процедур пакета STATISTICA for Windows, v. 10 (StatSoft Russia).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Условия обитания. Воды изученных водоемов характеризовались сравнительно высоким (более 400 мг/л) содержанием солей (по электропроводности) (табл. 1). Наибольшие значения регистрировали в канале Волга–Дон (до 730 мг/л), максимум наблюдался в Варваровском водохранилище. Прогрев воды в Цимлянском водохранилище был на 1.2°C ниже нормы, а в канале Волга–Дон – близок к норме. Для Цимлянского водохранилища среднемноголетняя (1953–1972 гг.) температура поверхности воды (норма) в августе составляет 23.2°C (Гидрометеорологический режим..., 1977). Температура придонной воды повсеместно была высокой, близкой к таковой у поверхности. Содержание растворенного кислорода (O_2) в водохранилищах канала Волга–Дон и большинстве участков Цимлянского водохранилища превышало 70% насыщения во всем столбе воды и не лимитировало развитие гидробионтов. Низкие значения (ниже 5 мг/л) наблюдались на границе вода/ил локально по руслу р. Дон в Верхнем, Чирском и Потемкинском участках. Очень низкая концентрация O_2 (4.4–5.2 мг/л, 49–52%) отмечена в устьевой области р. Аксеней (глубина 2.5 м), сильный запах сероводорода указывал на наличие анаэробной зоны.

Состав и структура зоопланктона. В зоопланктоне исследованных водоемов обнаружено 64 вида (15 Cladocera, 12 Copepoda и 37 Rotifera). Из них в Цимлянском водохранилище – 56 видов (12 Cladocera, 9 Copepoda и 35 Rotifera), в канале Волга-Дон – 48 видов (14 Cladocera, 10 Copepoda и 24 Rotifera) (табл. 2). В Цимлянском водохранилище наибольшее количество видов (38–42) наблюдалось в Верхнем и Потемкинском участках (табл. 3). В среднем регистрировали от 19 до 28 видов в пробе, максимум 30–31 вид отмечали в Верхнем участке Цимлянского водохранилища ниже г. Калач, а также в Карповском и Варваровском водохранилищах. Большую часть из них (40–60%) составляли коловратки. Состав зоопланктона Цимлянского водохранилища и водоемов канала Волга–Дон отличался очень высоким сходством (79%), что можно объяснить постоянным поступлением донских видов в канал с водой водохранилища.

Выявлены 4 вида ракообразных (*Chydorus gibbus*, *Acanthocyclops americanus*, *Halicyclops neglectus* и *Eurytemora caspica*) и 11 видов коловраток (см. табл. 2), не указанных ранее для Цимлянского водохранилища (см. Лившиц, 1954; Дзюбан, 1958; Шейнин, 1960; Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971, 1974, 1982; Шевлякова, 2002; Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014; Предварительные материалы..., 2018; Голоколенова и др., 2019). Нами не найдены ракообразные *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), *Diaphanosoma brachyurum* (Lièvin, 1848) и коловратка *Euchlanis incisa* Carlin,1939, которые отмечены как массовые в 2015–2018 гг. (Предварительные материалы..., 2018; Голоколе-

Таблица 2. Состав и встречаемость зоопланктона Цимлянского водохранилища и Волго-Донского канала в августе–сентябре 2018 г.

Таксон	Водохранилище	Канал
Crustacea		
Diaphanosoma orghidani Negrea 1982	+++	+++
Daphnia (*Daphnia*) *galeata* Sars 1864	+	++
Daphnia (*D.*) *cucullata* Sars 1862	–	++
Bosmina (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Müller 1785)	++	+++
Bosmina (*Eubosmina*) cf. *coregoni* Baird 1857	+	++
Moina micrura Kurz 1874	++	++
Chydorus sphaericus (O.F. Müller 1785)	++	++
Chydorus gibbus Sars 1891*	+	+
Alona quadrangularis (O.F. Müller 1785)	–	+
Leydigia leydigii (Schoedler 1863)	–	+
Cornigerius maeoticus maeoticus (Pengo 1879)	+	+++
Podonevadne trigona ovum (Zernov 1901)	+	++
Cercopagis pengoi (Ostroumov 1891)	+	+++
Leptodora kindtii (Focke 1844)	++	+++
Cyclops vicinus Uljanin 1875	+	–
Acanthocyclops americanus (Marshall 1893)*	+++	++
Thermocyclops crassus (Fischer 1853)	+	+
Thermocyclops taihokuensis (Harada 1931)	++	++
Mesocyclops leuckarti (Claus 1857)	+	++
Halicyclops neglectus Kiefer 1935*	+	–
Diacyclops bicuspidatus (Claus 1857)	+	+
Diacyclops crassicaudis (Sars 1863)	–	+
Eucyclops serrulatus (Fischer 1851)	–	+
Heterocope caspia Sars 1897	+++	+++
Calanipeda aquaedulcis Kritschagin 1873	+++	+++
Eurytemora caspica Sukhikh et Alekseev 2013*	+++	+++
Rotifera		
Trichocerca (*Trichocerca*) *capucina* (Wierzejski et Zacharias 1893)	+	++
Trichocerca (*T.*) *cylindrica* (Imhof 1891)	++	–
Trichocerca (*T.*) *pusilla* (Lauterborn 1898)	+	–
Trichocerca (*Diurella*) *similis* (Wierzejski 1893)	++	+
Polyarthra luminosa Kutikova 1962*	+++	+++
Polyarthra major Bruckhardt 1900	+++	++
Polyarthra longiremis Carlin 1943*	+	++
Polyarthra minor Voigt 1904*	+	+
Polyarthra euryptera Wierzejski 1891	++	–
Synchaeta pectinata Ehrenberg 1832	++	++
Synchaeta tremula (O.F. Müller 1786)*	+	–
Ascomorpha ecaudis Perty 1850	–	+
Bipalpus hudsoni (Imhof 1891)	+	+
Asplanchna priodonta Gosse 1850	++	++
Asplanchna henrietta Langhaus 1906*	+	+
Lecane (*Lecane*) *luna* (O.F. Müller 1776)	+	+

Таблица 2. Окончание

Таксон	Водохранилище	Канал
Lecane (*L.*) *ungulata* Gosse 1887*	+	–
Lecane (*Monostyla*) *lunaris* Ehrenberg 1832	+	–
Epiphanes macroura (Barrois et Daday 1894)*	+	+
Euchlanis dilatata dilatata Ehrenberg 1832	++	++
Euchlanis dilatata lucksiana (Hauer 1939)	++	++
Keratella cochlearis (Gosse 1851)	+++	++
Keratella tropica (Apstein 1907)*	+	–
Keratella quadrata (O.F. Müller 1786)	++	+
Brachionus calyciflorus Pallas 1776	++	++
Brachionus diversicornis (Daday 1883)	++	++
Brachionus angularis Gosse 1851	+	–
Brachionus budapestinensis Daday 1885	–	+
Brachionus falcatus Zacharias 1898*	+	+
Kellicottia longispina (Kellicott 1879)	+	–
Pompholyx sulcata Hudson 1885	+	–
Filinia longiseta (Ehrenberg 1834)	+	++
Filinia terminalis (Plate 1886)	+	–
Collotheca pelagica (Rousselet 1893)*	++	+
Conochilus unicornis Rousselet 1892	++	–
Conochiloides coenobasis Skorikov 1914*	+	–
Hexarthra mira (Hudson 1871)	+	+
Всего	56	48

Примечания. Встречаемость: +++ – ≥80% проб, ++ – 50–80% проб, + – <50% проб, * – новые для водоемов виды. Прочерк – вид отсутствовал в сборах.

Таблица 3. Видовое богатство зоопланктона Цимлянского водохранилища и канала Волга–Дон в сентябре 2018 г.

Участок	Среднее число видов в пробе				Число видов в списке
	Cladocera	Copepoda	Rotifera	общее	
Верхний	6 ± 1	5 ± 1	12 ± 2	23 ± 3	38
Чирской	5 ± 1	7 ± 1	11 ± 1	23 ± 1	31
Потемкинский	6 ± 1	5 ± 1	14 ± 1	25 ± 1	42
Приплотинный	3 ± 1	5 ± 1	11 ± 3	19 ± 2	25
Все водохранилище	5 ± 1	6 ± 1	12 ± 2	23 ± 2	56
Канал	10 ± 1	6 ± 1	12 ± 2	28 ± 2	48

нова и др., 2019). Копеподу *Eurytemora caspica* ранее определяли, по-видимому, как *E. affinis*, а *Diaphanosoma brachyurum* смешивали с *D. orghidani*. Коловратка *Euchlanis incisa* не обнаружена, вероятно, из-за небольшого числа точек отбора проб в прибрежье.

Доминантный комплекс зоопланктона Цимлянского водохранилища включал 13 видов, по 5–8 для каждого из четырех участков (табл. 4). В августе–сентябре в Верхнем и Чирском участках среди ракообразных преобладали Cyclopoida: *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus* формировали 70–90% численности группы ($N_{ср}$). В Потемкинском и Приплотинном участках доминировали Calanoida: *Heterocope caspia* и *Calanipeda aquaedulcis* образовывали до 70% $N_{ср}$. Сходным образом изменялся состав массовых видов коловраток. В двух северных участках водохранилища были многочисленны виды рода *Polyarthra* (45–80% численности коловраток), в обоих юж-

Таблица 4. Доминантные виды ракообразных и коловраток различных участков Цимлянского водохранилища в августе–сентябре 2018 г.

Таксон	Участок							
	Верхний		Чирской		Потемкинский		Приплотинный	
	N_{sp}	$\%N_{gr}$	N_{sp}	$\%N_{gr}$	N_{sp}	$\%N_{gr}$	N_{sp}	$\%N_{gr}$
Crustacea								
Moina micrura	81	25	–	–	–	–	–	–
Thermocyclops taihokuensis	192	59	137	76	11	13	–	–
Acanthocyclops americanus	46	14	24	13	–	–	22	13
Heterocope caspia	–	–	–	–	50	57	20	12
Calanipeda aquaedulcis	–	–	–	–	14	16	47	28
Rotifera								
Brachionus angularis	11	16	–	–	–	–	–	–
Polyarthra luminosa	31	45	11	24	–	–	–	–
Trichocerca similis	–	–	6	13	–	–	–	–
Polyarthra major	24	35	10	22	12	9	–	–
Keratella quadrata	–	–	8	18	24	18	6	25
Conochilus unicornis	–	–	–	–	18	13	11	46
Euchlanis dilatata	–	–	–	–	22	16	–	–
Asplanchna priodonta	–	–	–	–	14	10	–	–

Примечания. Здесь и в табл. 5 N_{sp} – средняя численность вида, тыс. экз./м^3, $\%N_{gr}$ – вклад (%) в численность ракообразных (N_{cr}) или коловраток (N_{rot}). Прочерк – вид немногочислен (<10% N_{gr}).

ных – *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata* и *Conochilus unicornis* (50–70%). Наиболее сходной была структура доминантного комплекса Верхнего и Чирского участков водохранилища (46% коловратки, 72% ракообразные). Остальные участки сильно отличались друг от друга (индекс сходства менее 30%), массовые виды коловраток Верхнего и Приплотинного участков были совершенно различны (индекс сходства 0%).

Все три водохранилища Волго-Донского канала характеризовались оригинальным составом доминантов, индекс сходства менее 20%. Всего выявлено 17 массовых видов по 7–8 в каждом из трех водохранилищ (табл. 5). В Варваровском водохранилище на фоне сравнительно низкой численности зоопланктона (52–58 тыс. экз./м^3) более 70% обилия ракообразных формировали кладоцеры *Bosmina longirostris*, *Podonevadne trigona* и копепода *Calanipeda aquaedulcis*. Среди коловраток наиболее многочисленной была *Asplanchna priodonta*. В Бреславском водохранилище доминировали (60% N_{cr}) копеподы *Thermocyclops taihokuensis* и *Heterocope caspia*, а также кладоцера *Bosmina* cf. *coregoni*. Более 90% обилия коловраток формировала *Keratella quadrata*. В Карповском водохранилище более 60% N_{cr} образовывали кладоцера *Chydorus sphaericus* и копеподы *Thermocyclops taihokuensis*, *Eurytemora caspica*, а среди коловраток наибольшую численность (56% общей) формировали *Polyarthra longiremis* и *Trichocerca capucina*. Общность структуры доминантных комплексов зоопланктона водоемов канала Волга–Дон и участков Цимлянского водохранилища была крайне низкой: сходство состава массовых видов коловраток составляло менее 25%, ракообразных – менее 35%.

В исследованных водоемах обнаружены ракообразные, происходящие из понто-каспийского (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica*, *Cercopagis pengoi*, *Cornigerius maeoticus* и *Podonevadne trigona*), средиземноморского (*Calanipeda aquaedulcis*) и восточно-азиатского (*Thermocyclops taihokuensis*) фаунистических комплексов. Максимального обилия (более 600 тыс. экз./м^3) достигал вид *T. taihokuensis*, в Верхнем и Чирском участках Цимлянского водохранилища он образовывал более 60% N_{cr} (табл. 4). В Потемкинском и Приплотинном участках водохранилища 40–70% численности и 85–95% биомассы ракообразных формировали *Heterocope caspia* (более 128 тыс. экз./м^3),

Таблица 5. Доминантные виды ракообразных и коловраток водохранилищ Волго-Донского канала в августе–сентябре 2018 г.

Таксон	Водохранилище					
	Варваровское		Бреславское		Карповское	
	N_{sp}	$\%N_{gr}$	N_{sp}	$\%N_{gr}$	N_{sp}	$\%N_{gr}$
Crustacea						
Bosmina longirostris	9	33	–	–	–	–
Podonevadne trigona	5	20	–	–	–	–
Calanipeda aquaedulcis	5	18	–	–	–	–
Eurytemora caspica	3	12	–	–	18	14
Chydorus sphaericus	–	–	–	–	37	29
Thermocyclops taihokuensis	–	–	24	17	29	23
Bosmina cf. *coregoni*	–	–	32	23	–	–
Heterocope caspia	–	–	29	20	–	–
Daphnia cucullata	–	–	19	13	–	–
Diaphanosoma orghidani	–	–	13	10	–	–
Rotifera						
Keratella quadrata	–	–	138	92	–	–
Polyarthra longiremis	–	–	–	–	62	38
Trichocerca capucina	–	–	–	–	29	18
Polyarthra major	–	–	–	–	18	11
Asplanchna priodonta	7	25	–	–	17	10
Synchaeta pectinata	4	14	–	–	14	10
Filinia longiseta	4	13	–	–	–	–

Calanipeda aquaedulcis (более 90 тыс. экз./м^3) и *Eurytemora caspica* (до 18 тыс. экз./м^3). Все четыре вида копепод обитали в водоемах Волго-Донского канала, но здесь их количество было ниже по сравнению с Цимлянским водохранилищем (табл. 5). Наибольшей численности (18–29 тыс. экз./м^3) достигали *Heterocope caspia*, *Thermocyclops taihokuensis* и *Eurytemora caspica*.

Понто-каспийские кладоцеры *Cercopagis pengoi*, *Cornigerius maeoticus* и *Podonevadne trigona* были более многочисленны в водоемах канала Волга–Дон по сравнению с Цимлянским водохранилищем. В Верхнем и Потемкинском участках водохранилища они обнаружены единично (менее 100 экз./м^3), в двух других – отсутствовали. Наибольшей численности (более 8 тыс. экз./м^3) в Карповском и Варваровском водохранилищах достигала *P. trigona*, в последнем вид образовывал 20% количества ракообразных (табл. 5). Вклад этих маленьких рачков (длина тела 0.25 мм, высота раковинки 0.5 мм) в биомассу ракообразных достигал 26%. Обилие *Cornigerius maeoticus* было наибольшим (более 2 тыс. экз./м^3) в Карповском водохранилище, а *Cercopagis pengoi* (300–600 экз./м^3) – в Карповском и Бреславском водохранилищах.

Численность и биомасса. В сроки наблюдений общее количество зоопланктона в Цимлянском водохранилище (247 ± 53 тыс. экз./м^3 и 1.8 ± 0.4 г/м^3) было в 1.4–2 раза выше, чем в канале Волга–Дон (173 ± 68 тыс. экз./м^3 и 0.9 ± 0.4 г/м^3). Вклад основных групп (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida и Rotifera) в численность и биомассу сообщества водоемов составлял 24, 10, 13, 53% и 49, 12, 17, 24% соответственно. В Цимлянском водохранилище по численности преобладали Cyclopoida (40%) и

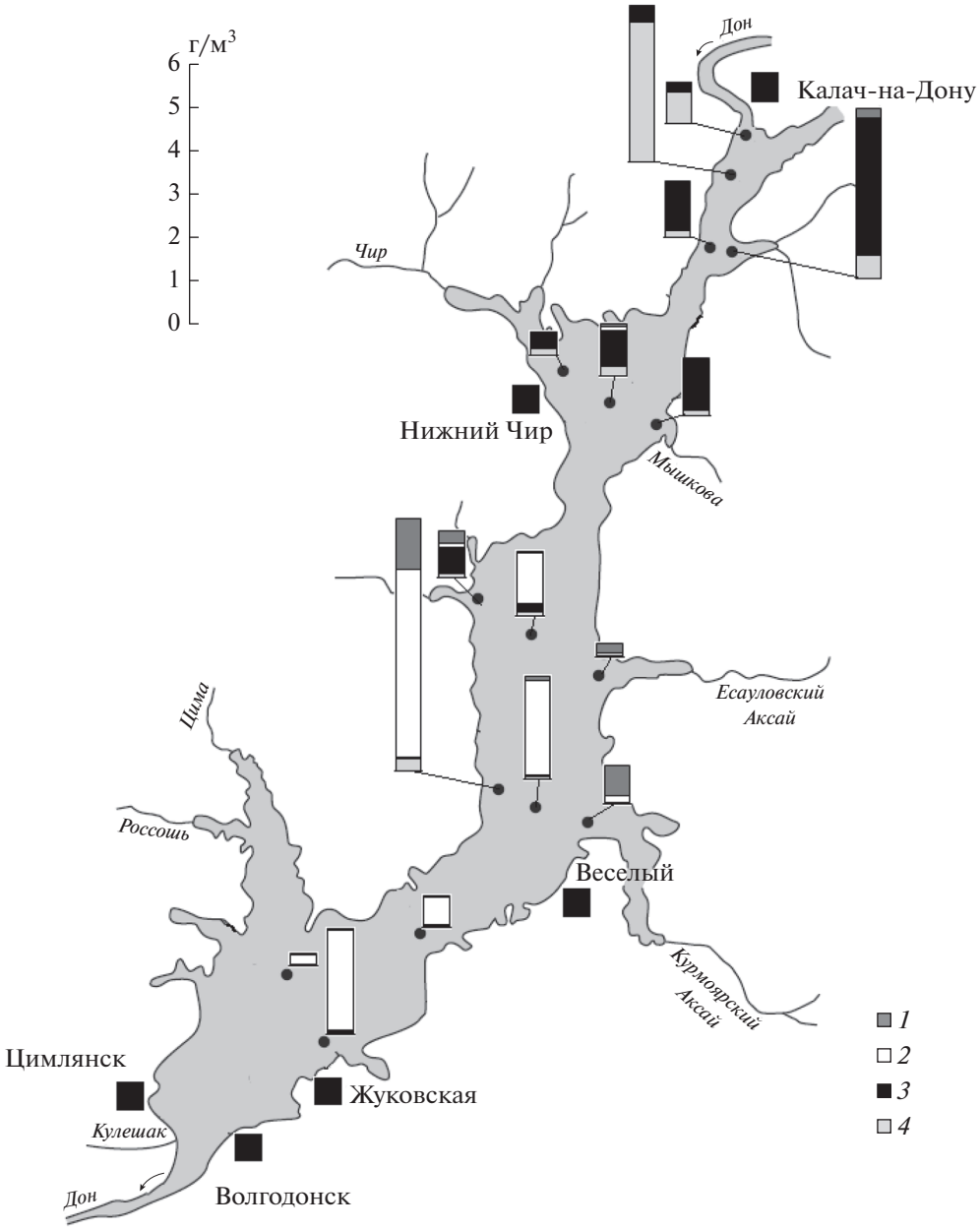


Рис. 2. Распределение биомассы зоопланктона по акватории Цимлянского водохранилища летом 2018 г.: *1* – Rotifera, *2* – Calanoida, *3* – Cyclopoida, *4* – Cladocera.

Rotifera (32%), Cladocera были сравнительно многочисленны (22%) только в Верхнем участке водоема, а каляноидные копеподы – в Потемкинском (30%) и Приплотинном (58%) участках. Численность зоопланктона снижалась от Верхнего участка (395 ± 179 тыс. экз./м^3) к Приплотинному (121 ± 32 тыс. экз./м^3). Основу биомассы зоопланктона водохранилища формировали ракообразные: Calanoida – 40%, Cyclopoida – 29% и Cladocera – 20%. Максимальные ее значения регистрировали в Верхнем (до 4 г/м^3) и Потемкинском (до 6 г/м^3) участках, минимальные (менее 1.5 г/м^3) – в Чирском участке и на большинстве станций у плотины Цимлянской ГЭС (рис. 2).

Количество мероплактона (велигеры моллюсков рода *Dreissena*) в канале Волга–Дон (28 ± ± 18 тыс. экз./м^3) было в 4–6 раз выше по сравнению с Цимлянским водохранилищем (6 ± 2 тыс. экз./м^3). Особенно много велигеров (свыше 77 тыс. экз./м^3) регистрировали в Бреславском водохранилище.

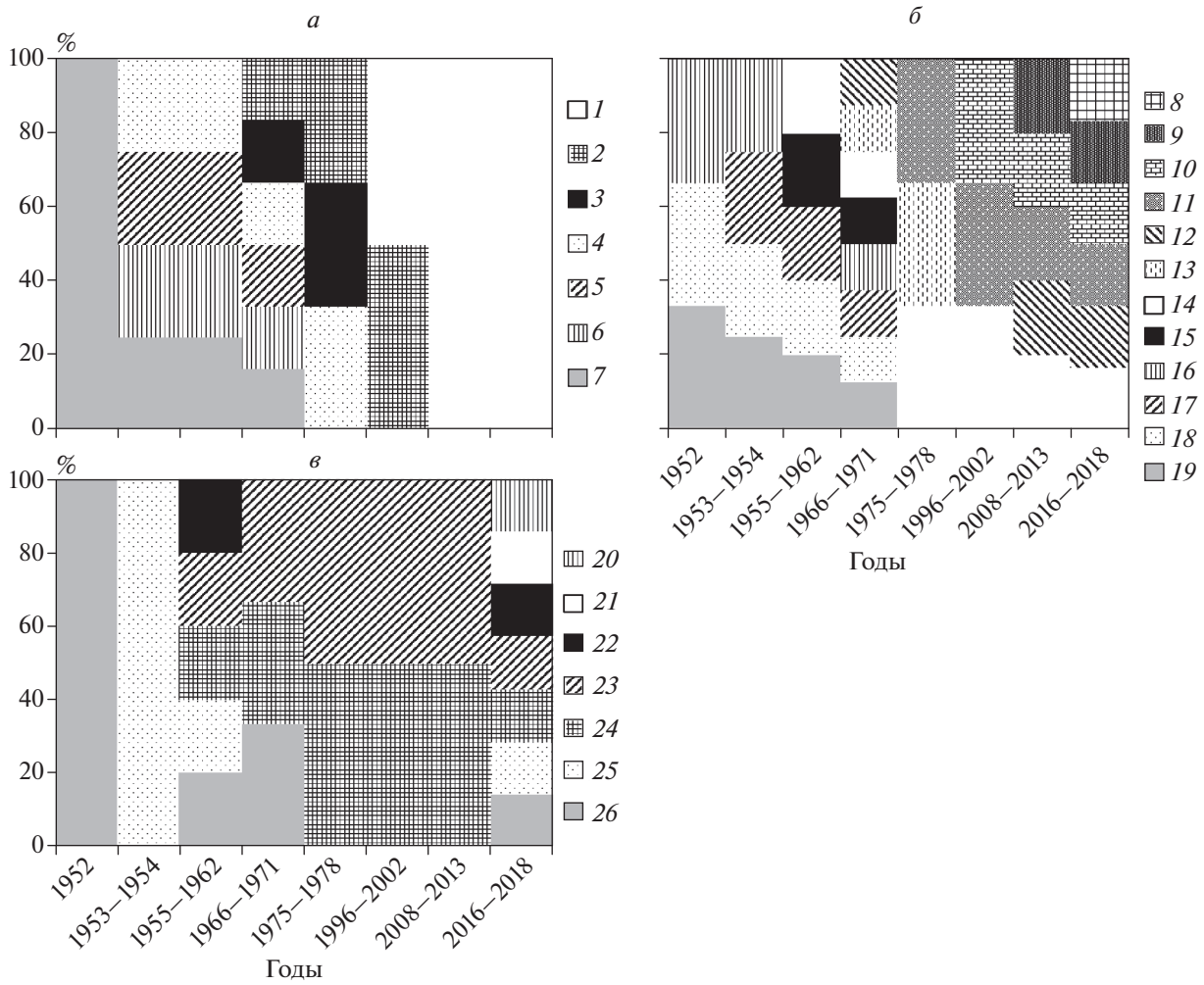


Рис. 3. Смены доминантов зоопланктона Цимлянского водохранилища за время его существования (1952–2018 гг.). *а* – Cladocera, *б* – Copepoda, *в* – Rotifera. *1 – Diaphanosoma orghidani*, *2 – Podonevadne trigona*, *3 – Cornigerius maeoticus*, *4 – Bythotrephes* cf. *longimanus* и *B. cederstroemii*, *5 – Bosmina* cf. *coregoni*, *6 – Daphnia galeata*, *7 – D. cucullata*, *8 – Acanthocyclops americanus*, *9 – Thermocyclops taihokuensis*, *10 – T. crassus*, *11 – Eurytemora* gr. *affinis*, *12 – Calanipeda aquaedulcis*, *13 – Eurytemora velox*, *14 – Heterocope caspia*, *15 – Acanthocyclops vernalis*, *16 – Thermocyclops oithonoides*, *17 – Eudiaptomus gracilis*, *18 – Mesocyclops leuckarti*, *19 – Eudiaptomus graciloides*, *20 – Trichocerca similis*, *21 – Polyarthra luminosa*, *22 – Conochilus unicornis*, *23 – Euchlanis dilatata*, *24 – Brachionus diversicornis*, *25 – Brachionus angularis*, *26 – Polyarthra major*. Источники: 1952 г. – (Лившиц, 1954); 1953–1954 гг. – (Дзюбан, 1958); 1955–1962 гг. – (Кафтанникова, 1965; Шейнин, 1960); 1966–1978 гг. – (Гламазда, 1971, 1974, 1982); 1998–2001 гг. – (Шевлякова, 2002), 2008–2013 гг. – (Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014), 2015–2018 гг. – (Предварительные материалы..., 2018; Голоколенова и др., 2019; данные авторов).

На большей части акватории Цимлянского водохранилища их количество не превышало 10 тыс. экз./м^3. Вклад меропланктона в суммарную (зоопланктон + + меропланктон) биомассу сообщества невелик: от 1% общей биомассы в Цимлянском водохранилище до 7% в канале Волга–Дон.

Многолетняя динамика. За более 65 лет (1952–2018 гг.) существования Цимлянского водохранилища отмечены существенные изменения структуры зоопланктона и его количества. Кардинальная смена структуры сообщества произошла во второй половине 1970-х годов и наиболее четко прослеживалась в группе ракообразных (рис. 3*а*, 3*б*). В это время снизилась численность обычных для среднего течения р. Дон представителей родов *Daphnia*, *Eudiaptomus*, *Acanthocyclops* и *Mesocyclops*, многочисленными стали понто-каспийские и средиземноморские виды родов *Cornigerius*, *Podonevadne*, *Heterocope*, *Eurytemora и Calanipeda*. В группе коловраток (рис. 3*в*) в середине 1950-х годов появились два вида (*Brachionus diversicornis* и *Euchlanis dilatata*), многочисленные до настоящего времени.

В последующем (1996–2002 гг.) происходило пополнение группировки доминантов теплолюбивыми видами (*Diaphanosoma orghidani* и *Thermo-*

cyclops crassus), характерными для эвтрофных водоемов. В числе массовых видов перестали упоминать *Bythotrephes* cf. *longimanus* и *B. cederstroemii*, *Cornigerius maeoticus* и *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853). В 2008–2013 гг. стала малочисленной кладоцера *Podonevadne trigona*. В 2012 г. в водохранилище появилась копепода *Thermocyclops taihokuensis* (Вехов и др., 2014), к настоящему времени ставшая самым многочисленным видом в группе Cyclopoida. В 2018 г. вторым по численности после *T. taihokuensis* стал вид *Acanthocyclops americanus*, в 1955–1970 гг. отмечали другой вид этого рода *A. vernalis* (Fischer, 1853). Изменился состав доминантных видов коловраток: в 2018 г. впервые отмечены как массовые *Polyarthra luminosa* и *Trichocerca similis*. Также стали многочисленны виды *Conochilus unicornis*, *Polyarthra major* (ранее *P.* gr. "*trigla*") и *Brachionus angularis*, которые длительное время с 1970-х годов не входили в состав доминантов.

Отметим, что среди Cladocera и Rotifera есть виды, которые с 1950-х годов постоянно (кладоцеры *Moina micrura*, *Bosmina longirostris*) или с промежутками в несколько лет (кладоцеры *Chydorus sphaericus* и коловратки *Asplanchna priodonta*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Brachionus calyciflorus*) регистрировались как массовые. В то же время, состав доминантных видов копепод к 2018 г. сменился полностью (рис. 3*б*).

ОБСУЖДЕНИЕ

В зоопланктоне Цимлянского водохранилища в первые три года (1952–1954 гг.) его существования указывали 40–80 видов (Лившиц, 1954; Дзюбан, 1958). В последующий период (1955–1971 гг.) при увеличении объема наблюдений список расширился до 120–160 видов (Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1974). Начиная с середины 1990-х годов, объем гидробиологических наблюдений на водохранилище сократился до коротких и преимущественно летних маршрутных обследований 1–2 раза за сезон. Это привело к уменьшению количества обнаруживаемых видов зоопланктона до 60–100 (Шевлякова, 2002; Голоколенова и др., 2019), если считать с подвидами – до 160 (Вехов и др., 2014). По результатам короткой (трое суток) экспедиции 2018 г. нами составлен достаточно большой список (56 видов) зоопланктона, в том числе выявлено 15 форм, отсутствующих в ранее опубликованных работах. Состав зоопланктона водохранилищ Волго-Донского канала (48 видов) представлен в настоящей работе впервые.

Со второй половины XX в. наблюдается увеличение общей концентрации солей, доли хлоридов и сульфатов в воде Цимлянского водохранилища, к началу 2010-х годов уровень минерализации выросс в 1.3–1.6 раза (Цимлянское водохранилище..., 2011). Максимальные значения в межень варьируют в пределах 650–1010 мг/л (Никаноров, Хоружая, 2014). Сопоставимые данные (400–530 мг/л) получены нами в конце лета 2018 г.

Повышенная минерализация воды Цимлянского водохранилища и водоемов канала Волга–Дон (более 700 мг/л) способствует распространению в них солоноватоводных ракообразных. В 1950-х годах в р. Дон ниже плотины Цимлянской ГЭС, включая дельту, стали регулярно находить *Calanipeda aquaedulcis* (Шейнин, 1960). С 1959 г. этот вид обитает в Цимлянском водохранилище (Гламазда, 1971). Представители рода *Eurytemora* (в основном *E. velox*) и понто-каспийская *Heterocope caspia* были обычны в нижнем течении р. Дон еще до зарегулирования (Шейнин, 1960). В Цимлянском водохранилище их регистрируют с начала его заполнения (с 1952 г., Лившиц, 1954), но многочисленными они стали лишь в 1960–1961 гг. С этого времени *H. caspia* стала вытеснять обычных для р. Дон копепод рода *Eudiaptomus* (Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971). В 1960-х годах по акватории водоема начали расселяться и достигли массового развития понто-каспийские солоноватоводные кладоцеры (*Cornigerius maeoticus* (1961 г.), *Podonevadne trigona ovum* (1966 г.) и *Cercopagis pengoi* (1970 г.) (Шейнин, 1964; Гламазда, 1969, 1971а). До зарегулирования р. Дон эти виды регистрировали только в восточной части Таганрогского залива Азовского моря (Шейнин, 1960). В 2018 г. все три вида понто-каспийских кладоцер в Цимлянском водохранилище были малочисленны, тогда как копеподы *Heterocope caspia* и *Calanipeda aquaedulcis* доминировали в планктоне нижней части водоема.

Для Цимлянского водохранилища с середины 1970-х годов как массовый вид указывали *Eurytemora* cf. *affinis* (Гламазда, 1982; Шевлякова, 2002; Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014), который был многочислен также в Азовском море и р. Дон ниже Цимлянского водохранилища (Селифонова, 2013; Свистунова и др., 2014). Представителя этого рода, вселившегося в 1980-х годах в водохранилища Средней и Нижней Волги, также идентифицировали как *E.* cf. *affinis* (Тимохина, 2000). По материалам из дельты Волги и Северного Каспия в 2013 г. из комплекса криптических видов *E. affinis* s. l. выделен новый вид *E. caspica* (Sukhikh, Alekseev, 2013). На основании морфологических и молекулярных методов было показано (Сухих и др., 2020), что в водохранилищах Волги массовым видом является *E. caspica*, тогда как типичная *E. affinis* не обнаружена. В 2018 г. в зоопланктоне Цимлянского водохранилища и канала Волга–Дон повсеместно обитала только *E. caspica*. Важными определительными

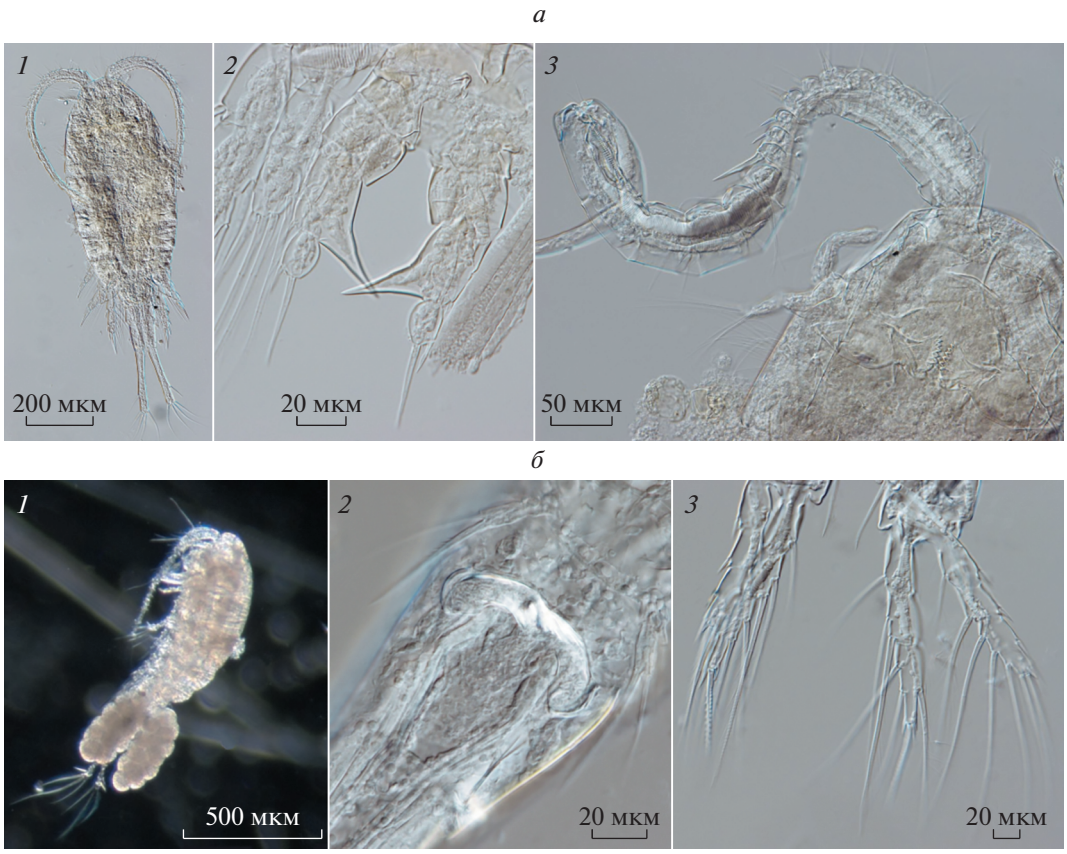


Рис. 4. Определительные признаки видов *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev 2013 (*а*) и *Thermocyclops taihokuensis* (Harada 1931) (*б*). На рис. *а*: *1* – общий вид самки, *2* – пятая пара ног самки, *3* – геникулирующая (правая) антеннула и мандибулы самца; на рис. *б*: *1* – общий вид, *2* – семяприемник, *3* – четвертая пара ног самки.

признаками *E. caspica* служат форма выростов последнего торакального сегмента и строение ног пятой пары самки, а у самца – строение геникулирующей антеннулы и форма мандибул (рис. 4*а*). Определительный ключ видов этого рода приведен в статье (Сухих и др., 2020).

Согласно представлениям Мордухай-Болтовского (1960), каспийская автохтонная фауна и формы, производные от нее, населяют многие участки понто-каспийского бассейна, в том числе Азовское море и устьевые области впадающих в него рек. Если предположить, что *E. caspica* представляет собой древний каспийский вид, то находки этого вида в среднем течении р. Дон вполне вписываются в ареал автохтонной каспийской фауны. Необходимо перепроверить определения видов рода *Eurytemora* в Азовском море и дельте р. Дон, поскольку, возможно, там тоже обитает *E. caspica*.

Недавний вселенец *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (syn. *T. asiaticus* (Kiefer, 1932) обычен в Китае, Центральной и Восточной Азии, в том числе в Казахстане (Guo, 1999; Monchenko, 2008, Калымбетова, 2017). В последние годы (2005–2018 гг.) он быстро расселяется на запад. В начале 2000-х годов этот вид обнаружен в Северо-Восточном Каспии (Шарапова, 2014), в 2010-х годах – в Волго-Ахтубинской пойме (Нечаев, 2016), р. Волга ниже г. Волгограда (Лазарева и др., 2018) и даже в устьевой области р. Сура (Чебоксарское водохранилище) (Жихарев и др., 2019). В тот же период (с 2012 г.) он зарегистрирован в Цимлянском водохранилище (Вехов и др., 2014). В 2018 г. авторами установлено, что *T. taihokuensis* – формирует высокую численность не только в Цимлянском, но также в Бреславском и Карповском водохранилищах канала Волга-Дон. По вооружению 4–5-й пары ног и фуркальных ветвей вид сходен с *T. oithonoides* (Sars, 1863), отличительными признаками служат форма семяприемника самки, S-образно изогнутые апикальные щетинки фурки и мощный внутренний шип дистального членика эндоподита четвертой пары ног (рис. 4*б*).

Два других вида копепод *Acanthocyclops americanus* и *Halicyclops neglectus*, впервые обнаруженные в Цимлянском водохранилище в 2018 г., обычны на юге европейской части России (Монченко, 1974). Оба вида зарегистрированы в дельте

р. Дон (Свистунова и др., 2014). Кроме того, *Acanthocyclops americanus* широко распространен в водохранилищах Волги и Камы (Лазарева и др., 2018).

Среди массовых видов ракообразных Цимлянского водохранилища только два (*Calanipeda aquaedulcis* и *Moina micrura*) относятся к фильтраторам фито-детритофагам (Гунько, Алдакимова, 1963; Монаков, 1998). Основу сообщества (до 90% обилия ракообразных) формируют всеядные копеподы-хвататели *Thermocyclops taihokuensis*, *Acanthocyclops americanus*, а также *Heterocope caspia*, наряду с захватом крупной пищи способная к фильтрации мелких частиц (табл. 4). Взрослые особи этих трех видов и их копеподиты с третьей стадии развития могут потреблять животную пищу (коловратки, инфузории, мелкие ракообразные и собственная молодь) (Монаков, 1998; Монченко, 1974). Как результат, в конце лета уровень хищничества в сообществе был очень высоким, соотношение биомассы хищников и не хищных животных (индекс $B_{хищ}/B_{мир}$) составляло 1.1. Для сравнения, в водохранилищах канала Волга–Дон этот индекс был в четыре раза ниже ($B_{хищ}/B_{мир}$ 0.25). Заметим, что расчетный уровень хищничества не всегда отражает реальные трофические взаимодействия в сообществе с доминированием всеядных видов. При недостатке животной пищи они переходят на питание водорослевым и бактериальным детритом (Монаков, 1998). Облигатные хищники в Цимлянском водохранилище представлены двумя малочисленными видами *Cercopagis pengoi* (менее 50 экз./м^3) и *Leptodora kindtii* (10–500 экз./м^3).

В водохранилищах канала Волга–Дон сравнительно многочисленны (в сумме до 12 тыс. экз./м^3) четыре вида хищных кладоцер (*Leptodora kindtii*, *Cercopagis pengoi*, *Cornigerius maeoticus* и *Podonevadne trigona*). Среди них преобладают (70–90% общего количества) мелкие (длина тела менее 0.5 мм) виды, спектр доступной пищи которых ограничен простейшими, коловратками и науплиусами копепод. В большинстве водоемов канала доминируют (до 40% численности ракообразных) всеядные копеподы *Thermocyclops taihokuensis*, *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica* (табл. 5), которым доступен весь спектр пищевых ресурсов. Однако их вклад в сообщество много меньше, чем в Цимлянском водохранилище. Фильтраторы здесь представлены шестью видами, среди которых преобладают мелкие (длина тела менее 1 мм) кладоцеры (табл. 5). Наряду с низким индексом $B_{хищ}/B_{мир}$, это указывает на меньший пресс планктонных хищников.

До начала 1970-х годов выделяют три периода развития зоопланктона Цимлянского водохранилища (Гламазда, 1971, 1974). В первый период (1952–1954 гг.) происходило перераспределение по акватории речного сообщества и его трансформация в озерное, массовое развитие эвритопных видов и достижение наибольшей за время существования водоема биомассы (4–5 г/м^3) (Дзюбан, 1958; Шейнин, 1960). Во второй период (1955–1958 гг.) отмечены снижение летней биомассы зоопланктона менее 3 г/м^3 и вытеснение эвритопных форм озерными (Кафтанникова, 1965). Третий период (1959–1971 гг.) характеризуется массовым развитием понто-каспийских видов кладоцер и особенно солоноватоводных копепод, при этом биомасса зоопланктона снижается до менее чем 2 г/м^3, в отдельные годы ниже 1 г/м^3 (Кафтанникова, 1965; Гламазда, 1971, 1974).

Важным в эволюции зоопланктона водохранилища стал четвертый период, начавшийся в середине 1970-х и, вероятно, продолжавшийся в 1980-е годы. В это время на фоне низкого количества зоопланктона (летняя биомасса менее 1.5 г/м^3) отмечено вытеснение солоноватоводными видами большинства представителей ветвистоусых и веслоногих ракообразных, ранее обычных для среднего течения р. Дон. Изменение состава и структуры зоопланктона, в том числе вселение в водоем новых южных теплолюбивых видов, происходит до настоящего времени.

Максимальную летнюю биомассу (3.8–4.6 г/м^3) зоопланктона регистрировали в первые три года существования Цимлянского водохранилища (Лившиц, 1954; Дзюбан, 1958). В конце 1950-х годов она снизилась до менее чем 1.5 г/м^3 (Кафтанникова, 1965; Шейнин, 1960), в 2000-х годах иногда регистрировали менее 0.5 г/м^3 (Шевлякова, 2002; Свистунова, Саяпин, 2010; Вехов и др., 2014). Отличительной чертой современного периода (2015–2018 гг.) стало увеличение биомассы до уровня конца 1950-х годов преимущественно за счет крупных (длина тела 1.1–1.6 мм) ракообразных *Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis* и *Acanthocyclops americanus*. Современная биомасса зоопланктона (2.1 ± 0.5 г/м^3) в Цимлянском водохранилище сопоставима с наблюдаемой в эвтрофных водохранилищах Верхней Волги и Камы (1–2 г/м^3) (Лазарева и др., 2018). Она существенно выше по сравнению с мезотрофными водохранилищами Нижней Волги (0.2–1.2 г/м^3) (Малинина и др., 2016; Лазарева и др., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В августе–сентябре 2018 г. в составе зоопланктона исследованных водоемов обнаружено 64 вида, среди которых преобладали Rotifera (60%). В Цимлянском водохранилище зарегистрирова-

но 56 видов, в том числе выявлено 15 форм, которые не упоминаются в ранее опубликованных работах. Впервые представлен состав зоопланктона водохранилищ Волго-Донского канала (48 видов). Установлено, что основу (60%) численности зоопланктона Цимлянского водохранилища формируют Copepoda, они же доминируют (70%) по биомассе. Наиболее многочисленны понто-каспийская *Heterocope caspia* и вселенцы *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus*. Обилие зоопланктона снижается от верхнего участка водохранилища к плотине Цимлянской ГЭС. На основе анализа литературных данных за 1952–2018 гг. показано, что смена донского комплекса доминантов зоопланктона водохранилища на солноватоводные виды произошла во второй половине 1970-х годов. К 2018 г. в таксоценозах Cladocera и Rotifera сохранились небольшие группировки исходных доминантов р. Дон, тогда как массовые виды Copepoda сменились полностью. Выявлено увеличение более чем вдвое (до 2.1 ± 0.5 г/м^3) биомассы сообщества в последние четыре года (2015–2018 гг.) по сравнению с 40-летним периодом до 2013 г. (0.8 ± 0.1 г/м^3). Количество зоопланктона в Цимлянском водохранилище существенно выше по сравнению с другими водохранилищами аридной зоны. Численность зоопланктона водоемов Волго-Донского канала определяется в равной мере Rotifera и Crustacea, биомассу определяют в основном Cladocera (49%). Наиболее многочисленны *Bosmina longirostris* и *Podonevadne trigona* (Варваровское водохранилище), *Chydorus sphaericus* (Карповское водохранилище), *Bosmina* cf. *coregoni* и *Daphnia cucullata* (Бреславское водохранилище). В числе массовых видов (12–23% численности ракообразных) присутствуют вселенцы *Thermocyclops taihokuensis*, *Calanipeda aquaedulcis* и понто-каспийские *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica*. Средняя биомасса зоопланктона в канале Волга-Дон (0.9 ± ± 0.4 г/м^3) вдвое ниже, чем в Цимлянском водохранилище.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в соответствии с государственными заданиями АААА-А18-118012690105-0 и АААА-А18-118012690106-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А., 1987. Водохранилища. М.: Мысль. 325 с.

Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С., 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука. 504 с.

Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П., Голоколенова Т.Б., Шевлякова Т.П., 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. СПб.: ГосНИОРХ. С. 116–145.

Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Цимлянское, водораздельные и Манычские водохранилища, 1977. Л.: Гидрометеоиздат. 204 с.

Гламазда В.В., 1969. О полифемидах Цимлянского водохранилища // Гидробиологический журнал. Т. 5. № 5. С. 97–98.

Гламазда В.В., 1971. Динамика зоопланктона Цимлянского водохранилища (по материалам 1966–1968 гг. // Труды Волгоградского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). Т. 5. С. 25–44.

Гламазда В.В., 1971а. О нахождении *Cercopagis pengoi* (Ostr.) в Цимлянском водохранилище // Гидробиологический журнал. Т. 7. № 4. С. 70–71.

Гламазда В.В., 1974. Зоопланктон Цимлянского водохранилища в 1969–1971 гг. // Труды Волгоградского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). Т. 8. С. 29–38.

Гламазда В.В., 1982. Современное состояние зоопланктона Цимлянского водохранилища и его продукция // Труды Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). Вып. 184. С. 30–34.

Голоколенова Т.Б., Горелов В.П., Шевлякова Т.П., Басько Ю.В., 2019. Кормовая база Цимлянского водохранилища в 2016–2018 гг. // Проблемы устойчивого развития и экономической безопасности региона. Матер. XIV Междунар. науч.-практ. конф. Волгоград–Волжский 10–11 апреля 2019 г. Волгоград: Изд-во ВолГУ. С. 115–121.

Гунько А.Ф., Алдакимова А.Я., 1963. Материалы о питании Calanipeda aquae-dulcis Kritsch. (Crustacea, Calanoida) в Азовском море // Рыбохозяйственные исследования в Азовском бассейне по запасам рыб и условиям их обитания. М.: Рыбное хозяйство. С. 3–5.

Дзюбан Н.А., 1958. Зоопланктон Цимлянского водохранилища // Известия Всесоюзного науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва (ВНИРО). Т. 45. С. 51–74.

Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В., 2019. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) в Европейской части России // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 264–270.

Калымбетова М.Т., 2017. Современное состояние зоопланктона Шардаринского водохранилища // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. № 5–6. С. 80–83.

Кафтанникова О.Г., 1965. Зоопланктон Цимлянского водохранилища по материалам 1955–1962 гг. // Труды Волгоградского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва (ГосНИОРХ). Т. 1. С. 71–91.

Кутикова Л.А., 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. 744 с.

Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В., Жданова С.М., Соколова Е.А., 2018. Распределение летнего зоо-

планктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 83(86). С. 62–84. https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030

Лившиц Н.М., 1954. Планктон Цимлянского водохранилища по летним сборам 1952 г. // Известия Всесоюзного науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва (ВНИРО). Т. 34. С. 61–77.

Малинина Ю.А., Джаяни Е.А., Филинова Е.И., Колозин В.А., Шашуловский В.А., 2016. Оценка темпов многолетних изменений качественных и количественных параметров экосистемы Саратовского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования. Материалы Всерос. конф. Казань: Гос. ин-т речн. рыб. хоз-ва (ГосНИОРХ). С. 618–625.

Монаков А.В., 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции. 321 с.

Монченко В.І., 1974. Щелепнороті циклоподібні. Циклопи (Cyclopidae). Киев: Наук. думка. 452 с. (Фауна України; Т. 27, вип. 3).

Мордухай-Болтовской Ф.Д., 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / ред. Кузин Б.С. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 288 с.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К., 1987. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Л.: Наука. 182 с.

Моруков Ю.Н., 2006. Волго-Донской канал // Большая Российская Энциклопедия. Т. 5. С. 625–626.

Нечаев Д.Ю., 2016. Фаунистическое разнообразие планктонных беспозвоночных Волго-Ахтубинской поймы // Материалы Всерос. молодежной гидробиол. конф. “Перспективы и проблемы современной гидробиологии”, пос. Борок, Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 10–13 ноября 2016 г. Ред. Турбанов И.С., Климова Я.С, Синельников С.Ю. Ярославль: Филигрань. С. 117–119.

Никаноров А.М., Хоружая Т.А., 2014. Внутриводоемные процессы в крупных водохранилищах юга России (загрязнение, эвтрофирование, токсификация) // География и природные ресурсы. № 2. С. 35–43.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России, 2010. Т. 1. Зоопланктон. Ред. Алексеев В.Р. М.: Товарищество научных изданий КМК. 495 с.

Песенко Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 286 с.

Предварительные материалы оценки воздействия на окружающую среду эксплуатации энергоблока № 1 Ростовской АЭС в 18-месячном топливном цикле на мощности реакторной установки 104% от номинальной, 2018. Книга 2. Гидротехпроект, 504 с. [Электронный ресурс] URL: http://old.volgodonskgorod.ru/all/public/pages/dosc/kniga_2_ovos_3_12.18.pdf Дата обновления: 26.02.2020.

Селифонова Ж.П., 2013. Состояние таксоцена веслоногих раков (Copepoda) в Азовском море // Vestnik zoologii. Т. 47. № 5 С. 421–430.

Свистунова Л.Д., Саяпин В.В., 2010. Проблема эвтрофирования Цимлянского водохранилища (Ростовская область) и новые данные о его зоопланктоне // Вестник Южного научного центра РАН. Т. 6. № 4. С. 61–67.

Свистунова Л.Д., Брынько В.А., Набоженко М.В., 2014. Современное состояние летнего зоопланктона дельты реки Дон // Вестник Южного научного центра РАН. Т. 10. № 3. С. 75–82.

Сухих Н.М., Лазарева В.И., Алексеев В.Р., 2020. Копепода *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea, Calanoida) в водохранилищах рек Волга и Кама // Биология внутренних вод. № 2. С. 129–136. https://doi.org/10.31857/S0320965220020163

Тимохина А.Ф., 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН. 193 с.

Цимлянское водохранилище: состояние водных и прибрежных экосистем, проблемы и пути их решения, 2011. Ред. акад. Матишов Г.Г. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. 216 с.

Шарапова Л.И., 2014. Зоопланктон Северо-Восточного Каспия. Приложение 2. // Мониторинг окружающей природной среды Северо-Восточного Каспия при освоении нефтяных месторождений. Алматы: АджипККО. С. 228–229.

Шевлякова Т.П., 2002. Современное состояние зоопланктона Цимлянского водохранилища (по материалам 1996–2001 гг.) // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе (к 50-летию Волгоградского отделения ГосНИОРХ). СПб.: Квинта Северо-Запад. С. 46–52.

Шейнин М.С., 1960. Зоопланктон Нижнего Дона, его водохранилищ и восточной части Таганрогского залива в годы зарегулированного стока // Труды Азовского науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва (АзНИИРХ). Т. 1. Вып. 1. Ростовское книжное издательство. С. 231–258.

Guo X., 1999. The genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 (Copepoda: Cyclopidae) in China // Hydrobiologia. V. 403. P. 87–95.

Monchenko V.I., 2008. Redescription of the Oriental *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Copepoda: Cyclopoida) from its westernmost population // Zoology in the Middle East. V. 43. № 1. P. 99–104. https://doi.org/10.1080/09397140.2008.10638274

Sukhikh N.M., Alekseev V.R., 2013. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 317. № 1. P. 85–100.

ZOOPLANKTON OF THE TSIMLYANSK RESERVOIR AND VOLGA–DON SHIPPING CANAL

V. I. Lazareva[1, *], R. Z. Sabitova[1]

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

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

Zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir and water bodies of the Volga-Don Shipping Canal were studied in August to September 2018. As many as 15 species previously not recorded in publications were identified in the Tsimlyansk Reservoir. A list of zooplankton (48 species) of the Volga-Don Canal is given for the first time. As much as 60% of the abundance and 70% of the zooplankton biomass of the Tsimlyansk Reservoir have been established as being formed by Copepoda. The most abundant are the Ponto-Caspian *Heterocope caspia* and the invaders, *Calanipeda aquaedulcis*, *Thermocyclops taihokuensis* and *Acanthocyclops americanus*. An analysis of the publications for 1952–2018 shows that most of the original Don groups of zooplankton dominants were replaced by brackish-water species in the second half of the 1970's. By 2018, the mass species of Copepoda were changed completely; among Cladocera and Rotifera, 4–6 species, common in the Don River before its flow regulation, have been preserved. A more than double (up to 2.1 ± 0.5 g/m^3) biomass of the community was revealed in 2015–2018 compared to the 40-year long period until 2013. The biomass of zooplankton in the Volga-Don Canal (0.9 ± 0.4 g/m^3) is shown to be two times lower than in the Tsimlyansk Reservoir. The abundance of zooplankton in the water bodies of the canal is determined by Rotifera and Crustacea (50% each), and the biomass is mainly accounted for by Cladocera (49%). The species *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* cf. *coregoni* and *Daphnia cucullata* common in Don plankton are the most abundant; the Ponto-Caspian *Podonevadne trigona* is developed in mass only in the Varvarovskoye Reservoir. The invader copepods, *Thermocyclops taihokuensis*, *Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, and *Eurytemora caspica* account for 12–23% of the crustacean population. The dynamics of the structure and abundance of zooplankton in the Tsimlyansk Reservoir in 1952–2018, as well as the dispersal and importance of Ponto-Caspian crustaceans and invaders from southern regions in plankton are discussed.

Keywords: Don River, Volga–Don Canal, reservoirs, zooplankton, composition, structure, abundance, long-term change

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 618–626

УДК 595.4

NEW SPECIES OF *MONOSCHELOBATES* BALOGH ET MAHUNKA 1969 AND *MULTORIBATES* HAMMER 1961 (ACARI, ORIBATIDA, SCHELORIBATIDAE), PHORETIC ON PASSALID BEETLES FROM THE NEOTROPICAL REGION

© 2021 г. S. G. Ermilov[a], *, B. M. OConnor[b], **

[a] *Institute of Environmental and Agricultural Biology (X-BIO), Tyumen State University, Tyumen, 625003 Russia*

[b] *Department of Ecology and Evolutionary Biology (Museum of Zoology), University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, 48109 USA*

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

***e-mail: bmoc@umich.edu*

Received December 17, 2019
Revised February 12, 2020
Accepted February 12, 2020

Two new species of oribatid mites (Oribatida) of the genera *Monoschelobates* Balogh et Mahunka 1969 and *Multoribates* Hammer 1961 (family Scheloribatidae), phoretic on the passalid beetles (Passalidae), *Verres longicornis* and *Ptichopus angulatus,* are described from Costa Rica and Mexico, respectively. *Monoschelobates paramasani* sp. n. differs from *Monoschelobates masani* Ermilov 2016 by the presence of a widely triangular rostrum, bothridial setae with unilaterally dilated heads and comparatively shorter interlamellar setae. *Multoribates mexicanus* sp. n. differs from *Multoribates heterotrichus* (Mahunka 1984) by the presence of cilia on the bothridial heads, 13 pairs of short notogastral setae and a pointed rostrum.

DOI: 10.31857/S0044513421060040

Phoresy by oribatid mites (Acari, Oribatida) on insects is poorly studied (e.g., Oudemans, 1911; Woolley, 1969; Norton, 1980; see summarized data in Ermilov, 2019; Ermilov, Frolov 2019, 2019a). During taxonomic identification of mites phoretic on passalid beetles (Coleoptera, Passalidae), from the Neotropical region, we found two new species, belonging to the genera *Monoschelobates* Balogh et Mahunka 1969 and *Multoribates* Hammer 1961 (family Scheloribatidae). The goal of the paper is to describe and illustrate these new species.

Monoschelobates includes five species, which are distributed in the Ethiopian, Neotropical and Oriental regions, and Polynesia (Subías, 2019). *Multoribates* includes two species, which are distributed in the Neotropical region, Tanzania, and the Caucasus region (Subías, 2019).

This work is part of our continuing study of the oribatid mite fauna of Costa Rica and Mexico (e.g., Ermilov et al., 2014, 2015; Niedbała, Ermilov, 2017), and phoretic relationship between Oribatida and Insecta (Ermilov, 2019; Ermilov, Frolov 2019, 2019a).

METHODS

Specimens were mounted in lactic acid on temporary cavity slides for measurement and illustration. Body length was measured in lateral view, from the tip of the rostrum to the posterior edge of the notogaster. Notogastral width refers to the maximum width of the notogaster in dorsal view. Lengths of body setae were measured in lateral aspect. All body measurements are presented in micrometers. Formulas for leg setation are given in parentheses according to the sequence trochanter–femur–genu–tibia–tarsus (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”.

Morphological terminology used in this paper 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.

The following abbreviations are used (including text, figures and table): *lam* = lamella; *slam* = sublamella; *Al* = sublamellar porose area; *tlam* = transla-

mella; *kf* = lateral keel-shaped ridge; *ro*, *le*, *in*, *bs*, *ex* = = rostral, lamellar, interlamellar, bothridial and exobothridial setae, respectively; *exv* = alveolar vestige of second exobothridial seta; *D* = dorsophragma; *P* = = pleurophragma; *c*, *la*, *lm*, *lp*, *da*, *dm*, *dp*, *h*, *p* = notogastral setae; *Sa*, *S1*, *S2*, *S3* = notogastral sacculi; *ia*, *im*, *ip*, *ih*, *ips* = notogastral lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening; *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta; ω = palp and leg solenidion; *cha*, *chb* = cheliceral setae; *Tg* = Trägårdh's organ; *I*, *II* = = pedotecta I, II, respectively; *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* = epimeral setae; *dis* = discidium; *cp* = circumpedal carina; *g*, *ag*, *an*, *ad* = genital, aggenital, anal and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *Amar* = marginal porose area; *po* = preanal organ; *Tr*, *Fe*, *Ge*, *Ti*, *Ta* = leg trochanter, femur, genu, tibia, tarsus, respectively; *pa* = leg porose area; σ, φ = leg solenidia; ε = leg famulus.

SYSTEMATICS

Family Scheloribatidae

Genus ***Monoschelobates*** Balogh et Mahunka 1969

Type species *Monoschelobates parvus* Balogh et Mahunka 1969.

Monoschelobates paramasani Ermilov et OConnor sp. n. (Figs 1, 2)

M a t e r i a l. Holotype (♂) and six paratypes (4♀♀, 2♂♂): Costa Rica, Cartago, Turrialba, FICA Station, 9°53′29″ N, 83°39′58″ W, 600 m a.s.l., phoretic on specimen of *Verres longicornis* (Coleoptera, Passalidae), 13 July 1965 (D.W. Alsop) (BMOC 77-1214-001 – as *Metaleius* sp. A. in Norton (1980)). The host specimen is in the Cornell University Insect Collection and bears the voucher label, "Mites removed B.M. OConnor #77-1214-1". Mites were located on the ventral metathorax of the host.

The holotype and one paratype are deposited in the Cornell University Insect Collection (CUIC), Ithaca, NY, USA; two paratypes are deposited in the collection of the University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Ann Arbor, MI, USA; three paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are stored in ethanol with a drop of glycerol.

D i a g n o s i s. Body size: 365–381 × 232–249. Rostrum pointed. Prolamella and sublamellar porose area absent. Translamella represented by one pair of short, poorly developed rudimentary parts near lamellae. Rostral, lamellar and interlamellar setae long, setiform, barbed; *ro* shortest, *in* longest. Exobothridial seta comparatively long. Bothridial seta long, with elongate, unilaterally dilated, pointed apically head, barbed. Lateral keel-shaped ridge present. Notogastral seta short, setiform, roughened. Epimeral and anogenital setae short, setiform, slightly barbed.

D e s c r i p t i o n. *Measurements*. Body length: 365 (holotype), 365–381 (paratypes); notogaster width: 249 (holotype), 232–249 (paratypes). No difference between females and males in body size.

Integument. Body color light brown. Body surface punctate (visible under high magnification in dissected specimens). Lateral part of prodorsum slightly microgranulate.

Prodorsum (Figs 1*a*, 1*d*). Rostrum pointed. Lamella located dorsolaterally, about half of prodorsum (measured in lateral view). Sublamella thin, similar to lamella in length. Sublamellar porose area and prolamella absent. Translamella well separated medially (represented by one pair of rudimentary parts near lamellae) and usually poorly visible. Rostral (57–61), lamellar (65–69) and interlamellar (82–94) setae setiform, barbed. Bothridial seta (82–94) long, slightly barbed, with narrowly elongate, dilated unilaterally, pointed apically head. Exobothridial seta (20–24) setiform, thin, slightly barbed. Alveolar vestige of second exobothridial seta and lateral keel-shaped ridge present. Sejugal porose area elongate oval, poorly visible. Dorsophragma semi-oval.

Notogaster (Figs 1*a*–1*d*). Anterior notogastral margin slightly convex medially. Ten pairs of notogastral setae (10–12) setiform, thin, roughened. Four pairs of sacculi with small opening and drop-like chamber. Distance *S1–S1* equal *S2–S2*. Opisthonotal gland opening and lyrifissures *ia*, *im*, *ip*, *ih*, and *ips* distinct. Circumgastric sigillar band visible. Circumgastric scissure not observed.

Gnathosoma (Figs 1*e*–1*g*). Subcapitulum longer than wide (82–86 × 69–73). Subcapitular seta setiform, barbed; *h* (20) longer than *a* (16–18) and *m* (16). Adoral seta (10–12) setiform, barbed. Palp (61–65) with typical setation 0-2-1-3-9(+ω). Postpalpal seta (6) spiniform. Chelicera (86–94) with two setiform, barbed setae, *cha* (28) longer than *chb* (16). Trägårdh's organ narrowly triangular.

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 1*d*, 2*a*). Epimeral setal formula 3-1-3-3. Setae setiform, slightly barbed; *1b* and *3b* (24–28) longer than *1c*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* (12–16) and *1a*, *2a*, *3a* (10–12). Setae *1c* inserted laterally on pedotectum I. Pedotectum II rounded in ventral view. Discidium elongate rounded. Circumpedal carina of medium size, reaching to discidium.

Anogenital region (Figs 1*b*–1*d*, 2*a*). Four pairs of genital (10–12), one pair of aggenital (16), two pairs of anal (16) and three pairs of adanal (16) setae setiform, slightly barbed. Adanal lyrifissure located close and parallel to anal plate. Marginal porose area complete,

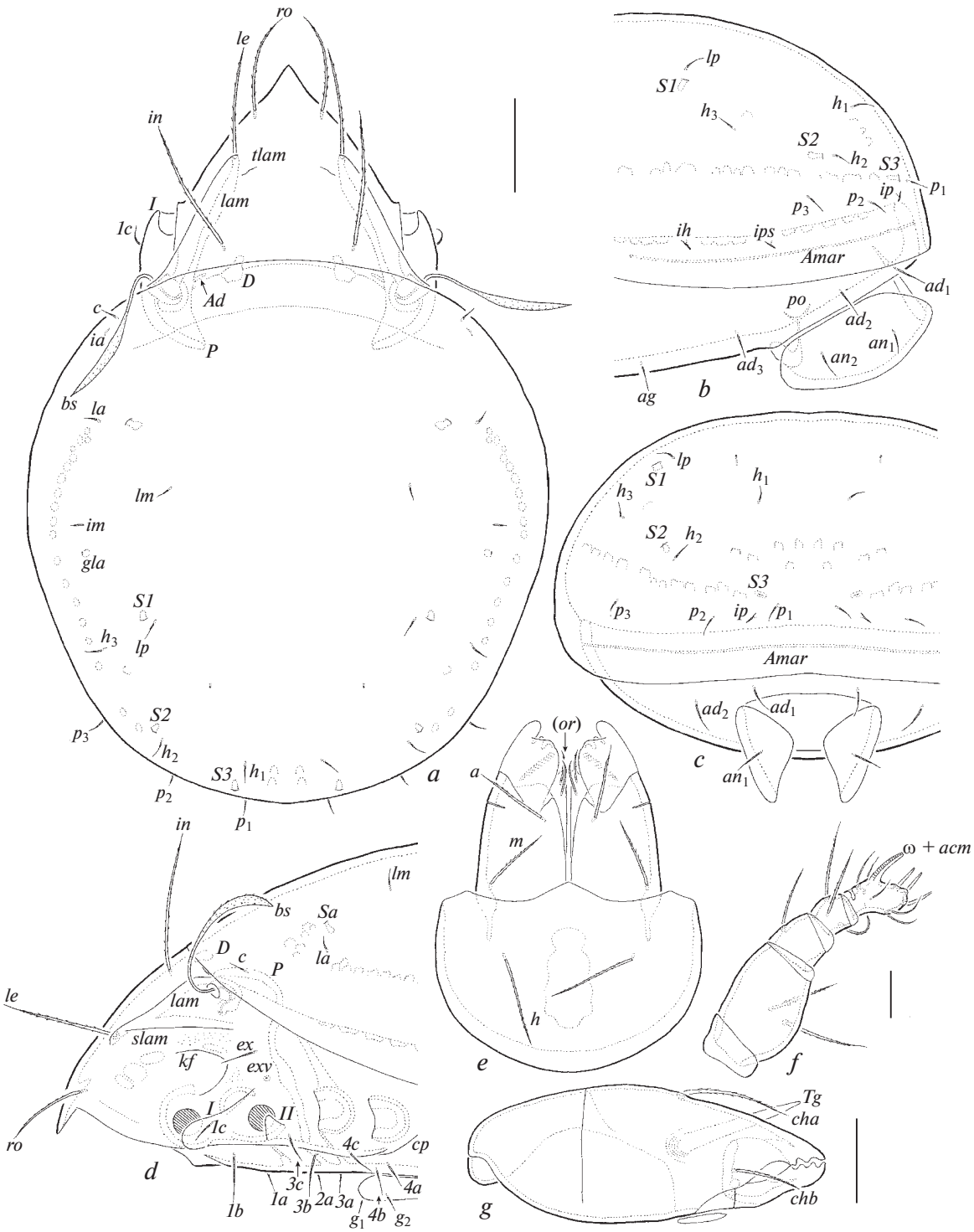


Fig. 1. *Monoschelobates paramasani* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs not illustrated); *b* – posterior part of body, lateral view; *c* – posterior view; *d* – anterior part of body, lateral view (gnathosoma and legs not illustrated); *e* – subcapitulum, ventral view; *f* – palp, left, paraxial view; *g* – chelicera, right, antiaxial view. Scale bar (μm): *a*–*d* – 50; *e*, *g* – 20; *f* – 10.

band-like, poorly visible. Preanal organ of typical, goblet-like form. Ovipositor elongated (118 × 45), blade (49) shorter than length of distal section (beyond middle fold; 69). Each of the three blades with four smooth setae, $\psi_1 \approx \tau_1$ (28) setiform, $\psi_2 \approx \tau_a \approx \tau_b \approx \tau_c$ (16) thorn-like. Coronal seta not observed.

Legs (Figs 2*b*–2*e*). Claw of leg pretarsus sparsely barbed on dorsal side. Porose area on femora I–IV

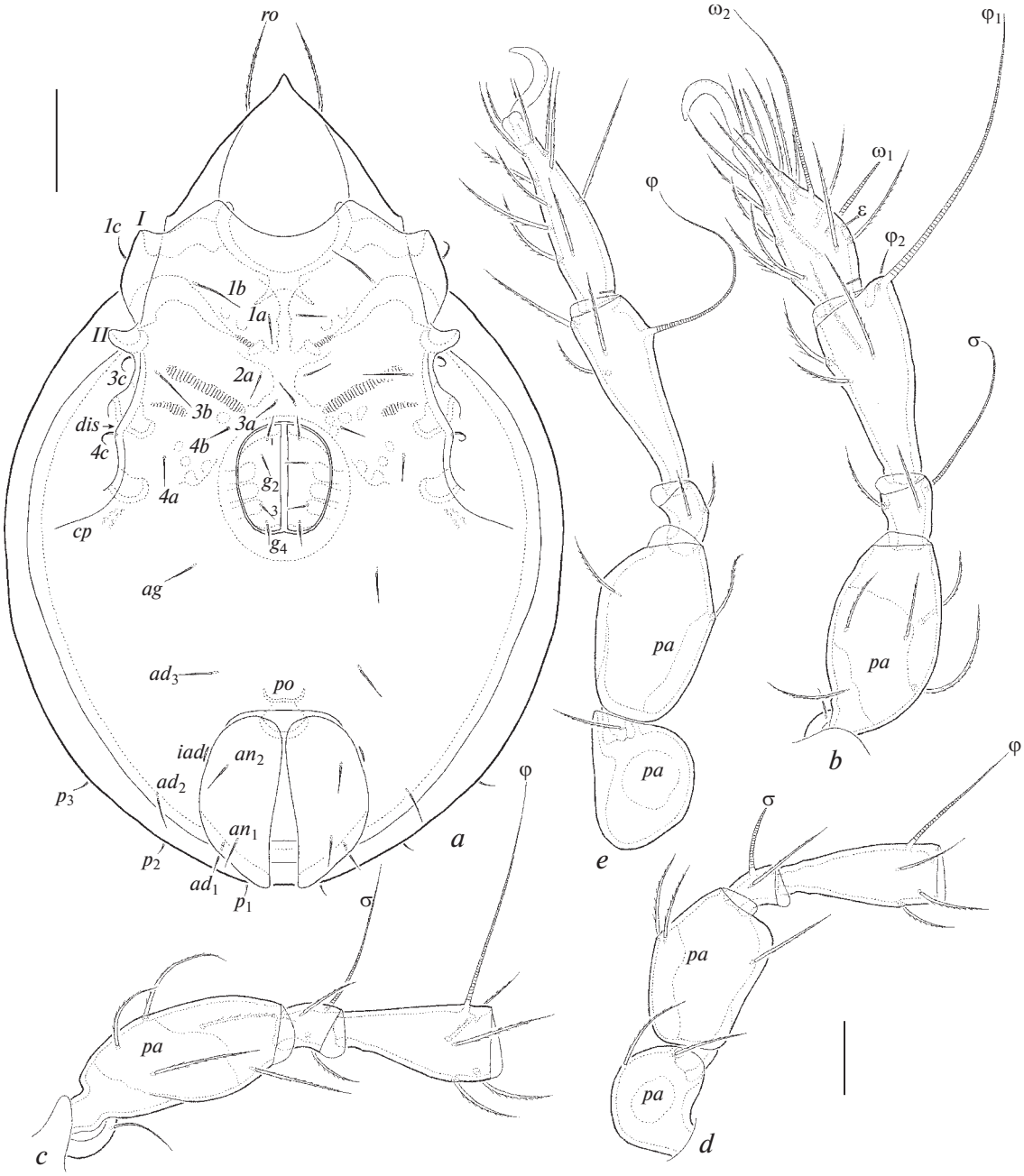


Fig. 2. *Monoschelobates paramasani* sp. n., adult: *a* – ventral view (gnathosoma and legs not illustrated); *b* – leg I, left, antiaxial view; *c* – leg II, without tarsus, right, antiaxial view; *d* – leg III, without tarsus, left, antiaxial view; *e* – leg IV, right, antiaxial view. Scale bar (μm): *a* – 50; *b*–*e* – 20.

and on trochanters III, IV slightly visible; ventral porose area in basal part of tarsus and distal part of tibia not observed. Formulas of leg setation and solenidia: I (1-5-2-4-18) [1-2-2], II (1-5-2-4-15) [1-1-2], III (2-3-1-3-15) [1-1-0], IV (1-2-2-3-12) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Famulus of tarsus I short, erect, slightly swollen distally, inserted between solenidion ω_1 and seta *ft*". Solenidion ω_1 on tarsus I, ω_1 and ω_2 on tarsus II and σ on genu III bacilliform, φ_2 on tibia I slightly thickened, blunt-ended, other solenidia setiform. Solenidion ω_2 and seta *tc*" on tarsus I connected mediodistally.

R e m a r k s. The new species is morphologically most similar to *Monoschelobates masani* Ermilov 2016 from Peru (see Ermilov, Friedrich, 2016) in the small body size and presence of well-developed exobothrid-

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Monoschelobates paramasani* sp. n. and *Multoribates mexicanus* sp. n.

Leg	*Tr*	*Fe*	*Ge*	*Ti*	*Ta*
I	*v'*	*d*, (*l*), *bv"*, *v"*	(*l*), σ	(*l*), (*v*), φ_1, φ_2	(*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), (*pl*), ε, ω_1, ω_2
II	*v'*	*d*, (*l*), *bv"*, *v"*	(*l*), σ	(*l*), (*v*), φ	(*ft*), (*tc*), (*it*), (*p*), (*u*), (*a*), *s*, (*pv*), ω_1, ω_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.

ial setae, and in the absence of sublamellar porose areas. It differs from the latter by the presence of a widely triangular rostrum (versus rostrum narrowly protruding), bothridial setae with unilaterally dilated heads (versus lanceolate) and comparatively shorter interlamellar setae.

Etymology. The species name *paramasani* refers to the similarity between the new species and *Monoschelobates masani* Ermilov 2016.

Genus ***Multoribates*** Hammer 1961

Type species: *Multoribates chavinensis* Hammer 1961.

Multoribates mexicanus Ermilov et OConnor sp. n. (Figs 3, 4)

Material. Holotype (♂) and four paratypes (2♀♀, 2♂♂): Mexico, Jalisco, Ajijic, 20°18′ N 103°17′ W, phoretic on specimen of *Ptichopus angulatus* (Coleoptera, Passalidae), 28 June 1956 (J. Hendrichs) (BMOC 04-0513-009). The host is in the UNAM collection, and bears the voucher label, "Mites removed B.M. OConnor #04-0513-009". Mites were located on the venter of the abdomen.

The holotype is deposited in the collection of the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Mexico; two paratypes are deposited in the collection of the University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, MI, USA; two paratypes are deposited in the collection of the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia. All specimens are stored in ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body size: 232–249 × 116–132. Rostrum pointed. Prolamella and translamella absent. Rostral, lamellar and interlamellar setae long, setiform, barbed; *ro* longest. Bothridial seta long, clavate, ciliate. Lateral keel-shaped ridge present. Thirteen pairs of short, setiform, roughened notogastral setae. Epimeral and anogenital setae short, setiform, roughened. Leg pretarsus with one claw.

Description. *Measurements*. Body length: 232 (holotype), 232–249 (paratypes); notogaster width: 116 (holotype), 116–132 (paratypes). No difference between females and males in body size.

Integument. Body color light brown. Body surface punctate (visible under high magnification in dissected specimens). Lateral part of prodorsum slightly microgranulate. Region between lamella and sublamella slightly striate.

Prodorsum (Figs 3*a*, 3*d*). Rostrum pointed. Lamella located dorsolaterally, about half of prodorsum (measured in lateral view). Sublamella thin, similar to lamella in length. Sublamellar porose area (6–8) rounded. Translamella and prolamella absent. Rostral (32–36), lamellar (24–28) and interlamellar (24–28) setae setiform, barbed. Bothridial seta (24–28) long, clavate, rounded apically, shortly ciliate. Exobothridial seta (16) setiform, thin, slightly barbed. Alveolar vestige of second exobothridial seta and lateral keel-shaped ridge present. Sejugal porose area elongate oval, poorly visible. Dorsophragma slightly elongate.

Notogaster (Figs 3*a*–3*d*). Anterior notogastral margin convex medially. Thirteen pairs of notogastral setae (8–10) setiform, thin, roughened. Four pairs of sacculi with small opening and drop-like chamber. Distance *S1*–*S1* slightly longer than *S2*–*S2*. Opisthonotal gland opening and lyrifissures *ia*, *im*, *ip*, *ih*, and *ips* distinct. Circumgastric sigillar band visible. Circumgastric scissure not observed.

Gnathosoma (Figs 3*e*–3*g*). Subcapitulum longer than wide (65–69 × 49–53). Subcapitular seta setiform, barbed; *h* (14–16) and *a* (14–16) longer and thicker than *m* (8–10). Adoral seta (10–12) setiform, barbed. Palp (45–49) with typical setation 0-2-1-3-9(+ω). Postpalpal seta (4) spiniform. Chelicera (69–73) with two setiform, barbed setae, *cha* (28–32) longer than *chb* (16–20). Trägårdh's organ narrowly triangular.

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 3*d*, 4*a*). Epimeral setal formula 3-1-3-3. Setae setiform, roughened; *1b*, *1c* and *3b* (14–16) longer than *3c* (10–12) and *1a*, *2a*, *3a*, *4a*, *4b*, *4c* (8–10). Setae *1c* inserted ventrally on pedotectum I. Pedotectum II rounded in ventral view. Discidium elongate rounded. Cir-

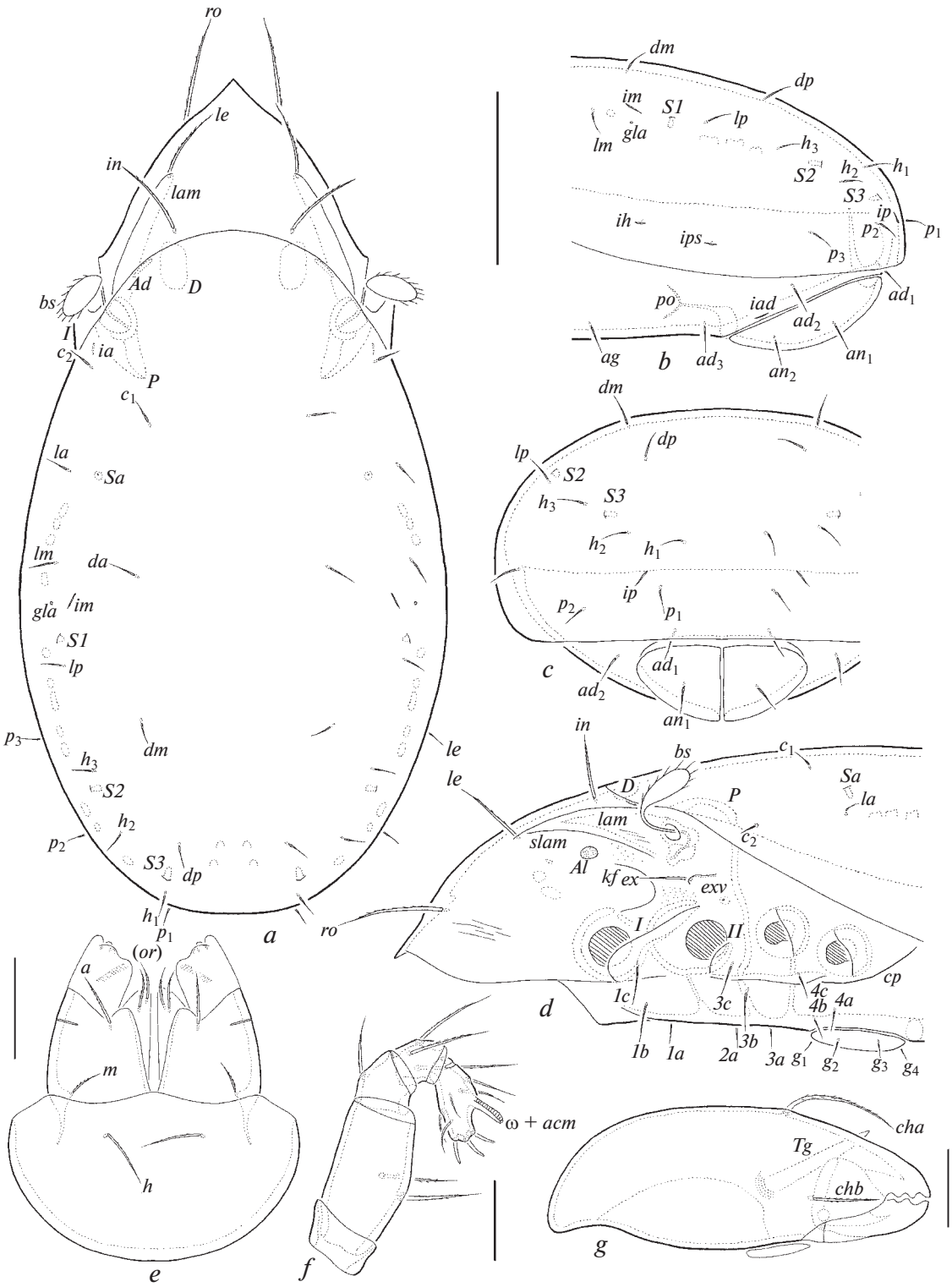


Fig. 3. *Multoribates mexicanus* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs not illustrated); *b* – posterior part of body, lateral view; *c* – posterior view; *d* – anterior part of body, lateral view (gnathosoma and legs not illustrated); *e* – subcapitulum, ventral view; *f* – palp, left, paraxial view; *g* – chelicera, right, antiaxial view. Scale bar (μm): *a*–*d* – 50; *e*, *g* – 20; *f* – 10.

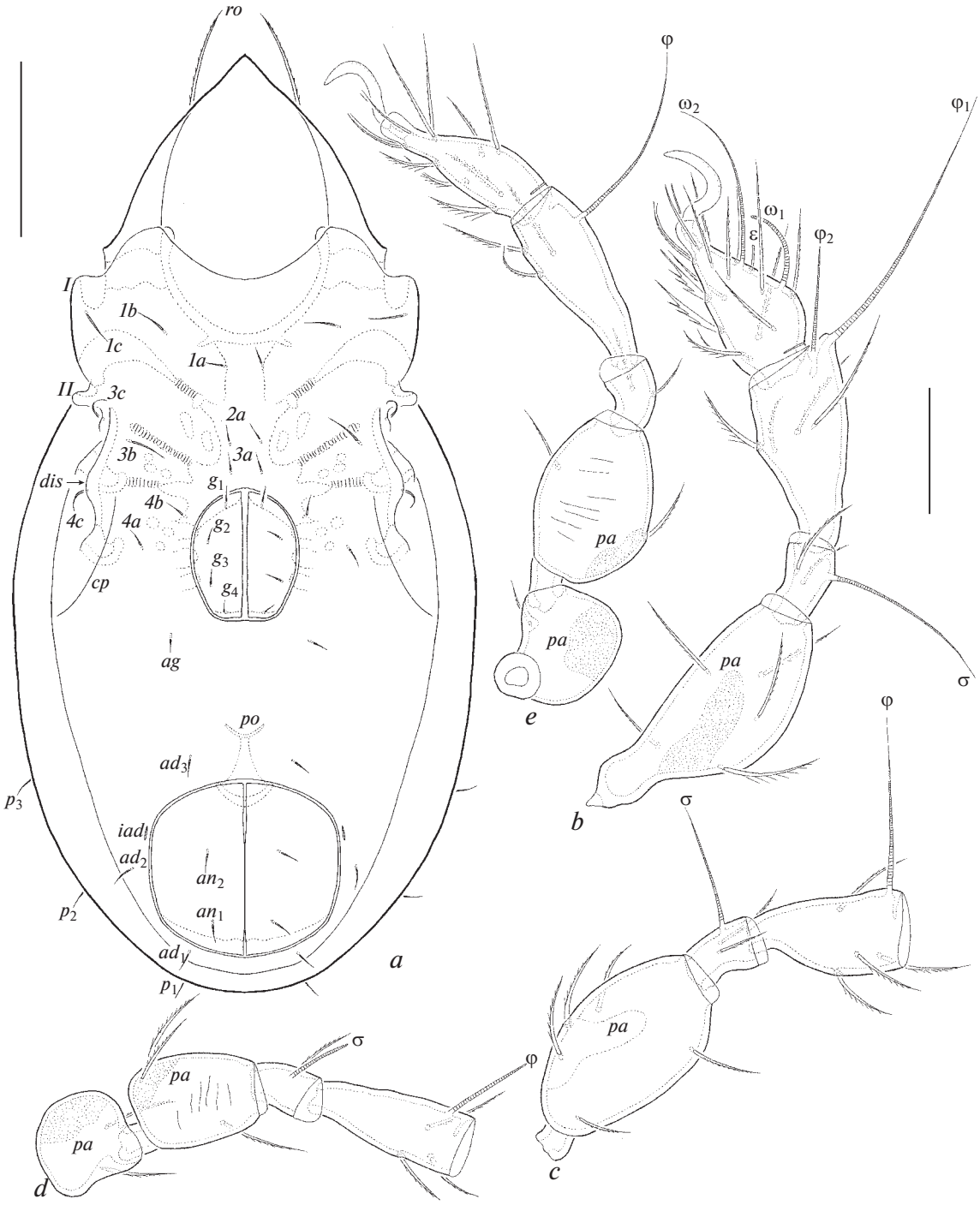


Fig. 4. *Multoribates mexicanus* sp. n., adult: *a* – ventral view (gnathosoma and legs not illustrated); *b* – leg I, without trochanter, right, paraxial view; *c* – leg II, without trochanter and tarsus, right, antiaxial view; *d* – leg III, without tarsus, right, paraxial view; *e* – leg IV, left, paraxial view. Scale bar (μm): *a* – 50; *b*–*e* – 20.

cumpedal carina of medium size, reaching of level of the discidium.

Anogenital region (Figs 3*b*–3*d*, 4*a*). Four pairs of genital (6–8), one pair of aggenital (8–10), two pairs of anal (8–10) and three pairs of adanal (8–10) setae setiform, roughened. Adanal lyrifissure located close and parallel to anal plate. Marginal porose areanot observed. Preanal organ of typical, goblet-like form. Ovipositor elongated (73 × 20), blade (32) shorter than length of distal section (beyond middle fold; 41).

Each of the three blades with four smooth setae, $\psi_1 \approx \approx \tau_1$ (16) setiform, $\psi_2 \approx \tau_a \approx \tau_b \approx \tau_c$ (8) thorn-like. Coronal seta not observed.

Legs (Figs 4*b*–4*e*). Claw of leg pretarsus sparsely barbed on dorsal side. Porose area on femora I–IV and on trochanters III, IV slightly visible; ventral porose area in basal part of tarsus and distal part of tibia not observed. Formulas of leg setation and solenidia: I (1-5-2-4-18) [1-2-2], II (1-5-2-4-15) [1-1-2], III (2-3-1-3-15) [1-1-0], IV (1-2-2-3-12) [0-1-0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1. Famulus of tarsus I short, erect, slightly swollen distally, inserted between solenidia ω_1 and seta ω_2. Solenidion ω_1 on tarsus I, ω_1 and ω_2 on tarsus II, σ on genu III, and φ on tibia III bacilliform, φ_2 on tibia I slightly thickened, blunt-ended, other solenidia setiform. Solenidion ω_2 and seta *tc*" on tarsus I connected.

Remarks. The new species is morphologically most similar to *Multoribates heterotrichus* (Mahunka 1984) from Tanzania (see Mahunka, 1984) in the presence of clavate bothridial setae and monodactylous legs, however differs from the latter by the presence of cilia in bothridial heads (versus barbed), 13 pairs of short notogastral setae (versus 14 pairs of medium size) and the pointed rostrum (versus rounded).

Etymology. The species name *mexicanus* refers to the country of origin, Mexico.

REMARKS

Oribatid mites of the genera *Monoschelobates* and *Multoribates* phoretic on animals had not been previously known. Hence, our findings (*Mo. paramasani* sp. n. and *Mu. mexicanus* sp. n.) are the first records of the use of Insecta (passalid beetles) by these scheloribatid mites for phoresy. Neither of the new species have clear morphological adaptations for phoresy.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Prof. Dr. Roy A. Norton (State University of New York, Syracuse, USA) for many years of cooperation and collaboration.

REFERENCES

Ermilov S.G., 2019. Oribatid mites (Acari: Oribatida) phoretic on passalid beetles (Coleoptera: Passalidae), with description of a new species from Indonesia // Ecologica Montenegrina. V. 22. P. 90–96.

Ermilov S.G., Friedrich S., 2016. The genus *Monoschelobates* (Acari: Oribatida: Scheloribatidae) // Biologia. V. 71. № 4. P. 431–437.

Ermilov S.G., Frolov A.V., 2019. New and interesting oribatid mites (Acari, Oribatida) phoretic on *Aceraius grandis* (Coleoptera, Passalidae) from Vietnam // Systematic and Applied Acarology. V. 24. № 5. 945–961.

Ermilov S.G., Frolov A.V., 2019a. *Ramusella* (*Dosangoppia*) *bochkovi* (Acari, Oribatida, Oppiidae), a new subgenus and species of oribatid mites phoretic on *Ceratophyus polyceros* (Pallas, 1771) (Coleoptera, Geotrupidae) from Russia // Systematic and Applied Acarology. V. 24. № 2. P. 209–221.

Ermilov S.G., Alvarado-Rodríguez O., Retana-Salazar A., 2014. Contribution to the knowledge of Costa Rican oribatid mite fauna, with supplementary descriptions of *Pergalumna silvatica* and *P. sura* (Acari: Oribatida Galumnidae) // Systematic and Applied Acarology. V. 19. № 2. P. 216–222.

Ermilov S.G., Alvarado-Rodríguez O., Retana-Salazar A., 2015. Two new species of oribatid mites (Acari, Oribatida) with auriculate pteromorphs from Costa Rica, including a key to all species of *Galumna* (*Galumna*) of the Neotropical region. Systematic and Applied Acarology. V. 20. № 3. P. 273–285.

Mahunka S., 1984. Oribatids of the Eastern Part of the Ethiopian Region (Acari). V // Acta Zoologica Hungarica. V. 30. № 1–2. P. 87–136.

Niedbała W., Ermilov S.G., 2017. New data on ptyctimous mites (Acari, Oribatida) from Mexico and Peru with descriptions of two new species // Systematic and Applied Acarology. V. 22. № 6. P. 759–765.

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., editor. Biology of oribatid mites. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.

Norton R.A., 1980. Observations on phoresy by oribatid mites (Acari: Oribatei) // International Journal of Acarology. V. 6. № 2. P. 121–130.

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

Oudemans A.C., 1911. Acarologische Aanteekeningen XXXVII // Entomologische Berichten. V. 61. № 3. P. 165–175.

Subías L.S., 2019. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). Online version accessed in March 2019. 536 p.

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

Woolley T.A., 1969. A new and phoretic oribatid mite (Acarina: Cryptostigmata: Licnodamaeidae) // Proceedings of the Entomological Society of Washington. V. 71. № 4. P. 476–481.

НОВЫЕ ВИДЫ РОДОВ *MONOSCHELOBATES* BALOGH ET MAHUNKA 1969 И *MULTORIBATES* HAMMER 1961 (ACARI, ORIBATIDA, SCHELORIBATIDAE), ФОРЕЗИРУЮЩИХ НА ЖУКАХ-ПАССАЛИДАХ ИЗ НЕОТРОПИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

С. Г. Ермилов[1, *], Б. М. ОКоннор[2, **]

[1]*Институт экологической и сельскохозяйственной биологии (X-BIO), Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия*

[2]*Отделение экологии и эволюционной биологии (музей зоологии), Мичиганский университет, Анн Арбор, МИ, 48109 США*

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

***e-mail: bmoc@umich.edu*

Описаны два новых вида панцирных клещей (Oribatida) родов *Monoschelobates* Balogh et Mahunka 1969 и *Multoribates* Hammer 1961 (семейство Scheloribatidae), форезирующих на жуках-пассалидах (Passalidae) *Verres longicornis* и *Ptichopus angulatus* из Коста-Рики и Мексики. *Monoschelobates paramasani* sp. n. отличается от *Monoschelobates masani* Ermilov 2016 широкотреугольным рострумом, односторонне расширенными ботридиальными щетинками и сравнительно короткими межламеллярными щетинками. *Multoribates mexicanus* sp. n., в отличие от *Multoribates heterotrichus* (Mahunka 1984), имеет реснички на ботридиальных головках, 13 пар коротких нотогастральных щетинок и заостренный рострум.

Ключевые слова: клещи-шелорибатиды, Коста-Рика, Мексика, систематика, морфология, форезия

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 627–639

УДК 595.713:591.9(211)

NEW SPECIES OF THE GENUS *OLIGAPHORURA* (COLLEMBOLA, ONYCHIURIDAE) FROM THE FORESTED STEPPE ZONE OF RUSSIA

© 2021 г. Yu. B. Shveenkova[a], *, A. B. Babenko[b], **

[a]State Nature Reserve "Privolzhskaya Lesostep", Penza, 440031 Russia

[b]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: jushv@mail.ru

**e-mail: lsdc@mail.ru

Received March 11, 2020
Revised May 19, 2020
Accepted May 23, 2020

Four new species of the genus *Oligaphorura*, *viz. O. mazeii* sp. n., *O. jiguliensis* sp. n., *O. imosolica* sp. n. and *O. psammophila* sp. n., from the forested steppe zone of European Russia are described. Two former species are characterized by the full number of distal setae on the tibiotarsi, and the furcal remnant with a cuticular furrow and 1 + 1 posterior setae. *Oligaphorura mazeii* sp. n. is formally the most similar to *O. shifangensis* Liu et al. 2019, the latter species being known from China. These species differ in the type of the labium and the number of sensilla on the thoracic terga (labium of *ABC*-type and 022 sensilla on *Th*.1–3 in *O. mazeii* sp. n., *vs AC*-type and 011 sensilla in *O. shifangensis*). *Oligaphorura jiguliensis* sp. n., can easily be distinguished from other similar species with *ms* on *Th*.3, namely *O. changbaiensis* Sun et Wu 2012, *O. shifangensis*, *O. uralica* (Khanislamova 1986) and *O. mazeii* sp. n., by the absence of *pso* on *Th*.1. *Oligaphorura imosolica* sp. n., which prefers lower soil horizons, has only 9 distal setae on the tibiotarsi, the furcal remnant is a finely granulated area without cuticular furrow, and with 1 + 1 posterior setae. It is readily comparable with *O. differens* (Bagnall 1949), but is characterized by a different pattern of dorsal sensilla (poorly-developed sensilla expressed as 10/011/0001(0)1(0)0 in the new species, *vs* 2/011/22211 well-marked sensilla in *O. differens*). *Oligaphorura psammophila* sp. n. has 11 distal setae on the tibiotarsi, and the furcal remnant with a cuticular furrow and 2 + 2 posterior setae. It is very similar to *O. tuvinica* Potapov et Stebaeva 1997, but shows a different number of subcoxal *pso* (111 *pso* in the new species, *vs* 333 in *O. tuvinica*). A division of the genus into seven groups that combine species with higher rates of morphological similarity is proposed. A key to all 14 congeners known from the region under study is given.

Keywords: Taxonomy, *Oligaphorurini*, European part of Russia, forested steppe zone, key

DOI: 10.31857/S0044513421040139

The fauna of the genus *Oligaphorura* of the forested steppe zone of Eurasia has been most fully studied in Ukraine (Weiner, Kaprus', 2014) and the Asian part of Russia (Khanislamova, 1986, Potapov, Stebaeva, 1997; Weiner, Kaprus', 2014). Our long-term environmental studies on monitoring the soil animal communities in the forested steppe zone have been carried out in two regions of the European part of Russia, namely the Penza and Samara regions. Previously (Shveenkova, 2010, 2010a), only two *Oligaphorura* species were known for that area, i.e. the widespread *O. absoloni* (Börner 1901) and *O. uralica* (Khanislamova 1986), the latter species described from the southern Urals (Bashkiria). Recently, two more species of the genus, *O. humicola* Shvejonkova et Potapov 2012 and *O. stojkoae* (Shvejonkova et Potapov 2012), have been discovered in the chernozem soils of the same regions. This paper provides descriptions of further four new congeners, namely *O. jiguliensis* sp. n., *O. imosolica* sp. n., *O. psammophila* sp. n. and *O. mazeii* sp. n.

Abbreviations. *Abd*.1–6, abdominal segments; *A–E*, labial papillae; *A*-, *T*-, *B*-, *C*-setae and seta *M*, tibiotarsal setae according to Deharveng (1983); *a*-, *b*-, *c*-setae, setae on anal valves (Yoshii, 1996); *ABC*-, *ABD*-, *AC*-type, types of labium (Fjellberg, 1999); *A*-, *D*-, *H*-, *S*-type, types of furcal remnant (see below); *a*-, *m*-, *p*-setae, setae of anterior, medial, and posterior rows on terga; *Ant*.1–4, antennal segments; *AO*, antennal organ on *Ant*.3; *ms*, microsensillum(a); *or*, organite on antennal tip; *PAO*, postantennal organ; *pso*, pseudocellus(i); *psx*, parapseudocellus(i); *S*, lanceolate sensorial seta; *Sc*, subcoxa; *Th*.1–3, thoracic segments; *Ti*, tibiotarsus(i); *VT*, ventral tube. MSPU, Zoology and Ecology Department of Moscow State Pedagogical University.

MORPHOLOGICAL REMARKS

Two main types of furcal remnant can be distinguished within the genus *Oligaphorura* Bagnall 1949.

Table 1. Main diagnostic characters of the species-groups within the genus *Oligaphorura*

Species-group	Number of *pso* at antennal base	Anal spines	Number of distal setae on tibiotarsi	Type of furcal area
"absoloni"	3 + 3	+	11	*A*
"alnus"	3 + 3	+	11	*D*
"groenlandica"	3 + 3	+	11	*S* or *H*
"differens"	3 + 3	+	9	*D*
"daii"	3 + 3	+/–	5–8	*D*
"montana"	4 + 4	+	11	*S*
"marcuzzii"	4 + 4	–	6–11	*S* or *H*

The first consists of a cuticular fold of various sizes, located ventrally in the central part of *Abd*.4. In the second, more reduced type, the furca is completely absent and only a field with fine integument granulations remains in its place. Apart from this, there are also two types of chaetotaxy in the so-called manubrial region, i.e. the area located between the furcal remnant and the medial pore on the *Abd*.4 sternum. The former, more complete variant can be interpreted either as the presence of 2 + 2 axial (dental) setae in two rows together with two posterior rows of manubrial setae (Weiner, 1996) or as 1 + 1 dental setae and three posterior rows of manubrial setae (Paśnik, Weiner, 2017). In the second type, one of these setal rows was aborted, this to be interpreted either as the conservation of 1 + 1 axial (dental) setae with two manubrial posterior rows of setae (Weiner, 1996) or as the complete absence of dental setae while maintaining three rows of manubrial setae (Paśnik, Weiner, 2017). These two chaetotaxic patterns and two types of furcal remnants appear to be independent in their evolution and their combinations lead to the existence of four types of furcal areas within the genus:

• type-*S*, or "schoetti"-type: a combination of the first type of furcal remnant and the first type of chaetotaxic pattern;

• type-*A*, or "absoloni"-type: a combination of the first type of furcal remnant together with the second type of chaetotaxic pattern;

• type-*H*, or "humicola"-type: a combination of the second type of furcal remnant and the first chaetotaxic pattern;

• type-*D*, or "differens"-type: a combination of the second type of furcal remnant and the second chaetotaxic pattern.

SUBDIVISION OF THE GENUS

Recently (Weiner, 1996; Weiner, Kaprus', 2014), five different genera have been identified within the tribe Oligaphorurini: *Archaphorura* Bagnall 1949, *Oligaphorura* Bagnall 1949, *Micraphorura* Bagnall 1949, *Dimorphaphorura* Bagnall 1949, and *Chribellphorura* Weiner 1996. This division was proposed by Bagnall (1949) and over recent decades has been mainly based on such a non-adaptive character as the degree of furca reduction, which is non-functional even in its maximum development in the subfamily, while the independence of some of these genera has repeatedly been doubted (Christiansen, Bellinger, 1980; Fjellberg, 1987; Shvejonkova, Potapov, 2012; Babenko, Fjellberg, 2015). Recently a formal phylogenetic analysis of the tribe Oligaphorurini was performed and all genera of the tribe except *Chribellphorura* have been merged (Paśnik, Weiner, 2017) into one genus *Oligaphorura*, which includes at least 60 known species (Bellinger et al., 1996–2020), with this number constantly increasing (Liu et al., 2019; Sun et al., 2019). The taxonomy of Oligaphorurini is based on a combination of a limited number of morphological characters; with neither key nor unique features (autapomorphies) known which would allow us to reliably distinguish closely related lineages within the genus. There are several general or regional identification keys (e.g., Fjellberg, 1987; Babenko, Fjellberg, 2015; Paśnik, Weiner, 2017; Sun et al., 2019), all greatly facilitating an assessment of this diversity. For the same purpose, we propose a division of the genus into a number of groups that combine species with higher rates of morphological similarity. The main diagnostic characters of these species-groups are given in the Table 1.

• The "absoloni"-group (Holarctic): *O. absoloni* (Börner 1901), *O. kurtshevae* Martynova 1981[1], *O. pieninensis* (Weiner 1988), *O. uralica* (Khanislamova 1986), *O. changbaiensis* Sun et Wu 2012, *O. gamae* (Buşmachiu et Weiner 2013), *O. shifangensis* Liu et al. 2019, *O. mazeii* sp. n., *O. jiguliensis* sp. n.

• The "alnus"-group (eastern Palaearctic): *O. alnus* (Fjellberg 1987), *O. jingyueensis* (Sun et Wu 2012), *O. sanjiangensis* (Sun et Wu 2012), *O. inya* (Weiner et Kaprus' 2014), *O. sibirica* (Weiner et Kaprus' 2014), *O. pseudoinya* (Weiner et Kaprus' 2014), *O. wanglangensis* Sun et Xie 2019.

• The "groenlandica"-group (Holarctic): *O. groenlandica* (Tullberg 1877), *O. schoetti* (Lie-Pettersen 1896), *O. tottabetsuensis* (Yosii 1972), *O. ursi* Fjellberg 1984, *O. aborigensis* (Fjellberg 1987), *O. interrupta*

[1] The position of this species within the "absoloni"-group was confirmed by our study of the type specimens.

(Fjellberg 1987), *O. nataliae* (Fjellberg 1987), *O. nuda* (Fjellberg 1987), *O. pingicola* (Fjellberg 1987), *O. reversa* (Fjellberg 1987), *O. judithae* (Weiner 1994), *O. linderae* (Weiner 1994), *O. koreana* (Weiner 1994), *O. tuvinica* Potapov et Stebaeva 1997, *O. sabulosa* Babenko 2007, *O. judithnajtae* Weiner et Paśnik 2017, *O. psammophila* sp. n.

• The "differens"-group (mainly Europe, except for *O. sophyae*): *O. differens* (Bagnall 1949), *O. raxensis* (Gisin 1961), *O. pseudoraxensis* (Nosek et Christian 1983), *O. hackeri* (Christian 1986), *O. melittae* (Christian 1993), *O. irinae* (Thibaud et Taraschuk 1997), *O. eremia* (Kaprus' et al. 2002), *O. olenae* (Weiner et Kaprus' 2014), *O. sophyae* (Weiner et Kaprus' 2014), *O. caucasica* (Weiner et Kaprus' 2014), *O. imosolica* sp. n.

• The "daii"-group (Europe): *O. daii* (Pomorski et al. 1998), *O. chatyrdagi* (Kaprus' et al. 2002), *O. steposa* (Kaprus' et al. 2002), *O. stojkoae* (Shvejonkova et Potapov 2012).

• The "montana"-group (eastern Palaearctic): *O. montana* Weiner 1994, *O. pseudomontana* Sun et Wu 2012, *O. chankaensis* Sun et Wu 2012, *O. ussurica* Shveenkova et Babenko 2019, *O. kedroviensis* Shveenkova et Sun 2019.

• The "marcuzzii"-group (mainly Europe, except for *O. ambigua*): *O. marcuzzii* Cassagnau 1968, *O. humicola* Shvejonkova et Potapov 2012, *O. kremenitsai* Shvejonkova et Potapov 2012, *O. ambigua* Babenko et Fjellberg 2015.

Because these groups are entirely based on external morphology, naturally some species can be included into a particular group not because of true generic relations, but only because of convergent similarities. Only for some local groups, such as, for example, the "montana" and the "marcuzzii" groups, some genetic proximity may be suggested. The remaining groups are most likely artificial and include both related and nonrelated forms.

Seven known species, namely *O. multiperforata* (Gruia 1973), *O. gela* (Christiansen et Bellinger 1980), *O. palissai* (Yosii 1971), *O. quadrituberculata* (Börner 1901), *O. alavensis* (Simón-Benito et al. 1994), *O. serratotuberculata* (Stach 1933) and *O. duocellata* Babenko et Fjellberg 2015, could not be included into any group. For the first five species, we simply do not have the necessary information, since some key features are omitted from the original descriptions. *Oligaphorura serratotuberculata* is probably a group of related forms, as can be seen from differing descriptions (Stach, 1933; Pomorski, 1998; Fjellberg, 1998; Weiner, 1996; Shvejonkova, Potapov, 2012). Because *O. duocellata* occupies an isolated position, it may well be assigned in future to a separate group together with a similar, yet undescribed species from Yakutia.

SPECIES DESCRIPTIONS

Oligaphorura mazeii Shveenkova et Babenko sp. n. (Figs 1, *1–6*)

D i a g n o s i s. Body cylindrical. Dorsal sensilla on body well-marked. Anal spines relatively long (width : length as 1 : 4), set on tiny papillae. *AO* with 5 papillae, *PAO* slightly larger than nearest *pso*, with 3–4 lobes. Labium of *ABC*-type. Both *Th*.2–3 with lateral *ms*. Tibiotarsal chaetotaxy most complete of genus, distal whorls (A + T) of each *Ti* with 11 setae. Number of *pso*: 32/133/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral), 111 (subcoxal). Number of ventral *psx*: 0/000/12(1)1(2)100+1^{m}. *A*-type of furcal remnant. *Abd*.5 often with unpaired seta p_0.

T y p e m a t e r i a l. Holotype, ♀ on slide, European part of Russia, Middle Volga River Basin, Penza Region, "Privolzhskaya Lesostep" State Nature Reserve, upper reaches of Sura River, *Ulmus laevis* riparian deciduous forest [53.3169° N, 46.8866° E], soil (0–10 cm), 30.09.2014, leg. Yu. Shveenkova.

Paratypes: 1 ♂, 1 ♀, 6.08.2014, ibid., 2 ♀♀, 1 ♂, 29.05.2006, same Nature Reserve, middle reaches of Kadada River, near settl. Shatkino, oak (*Quercus robur*) forest [52.9229° N, 46.2752° E], soil (0–10 cm), 2 ♂♂, 23.05.2006, same Nature Reserve, middle reaches of Kadada River, near settl. Krasnoe Pole, oak (*Quercus robur*) forest [52.8169° N, 46.3929° E], soil (0–10 cm), 1 ♀, 4.10.2016, ibid., but pine (*Pinus sylvestris*) forest [52.8240° N, 46.3519° E], soil (0–10 cm), 5 ♀♀, 7 ♂♂, 2.06.2016, ibid., but meadow with *Calamagrostis epigejos* [52.8130° N, 46.3527° E], soil (40–50 cm). The types are kept in the collection of MSPU.

D e s c r i p t i o n. Size 0.52–0.62 mm, holotype 0.615 mm. Colour white in alcohol. Body cylindrical. Granulation regular, slightly coarser around dorsal *pso* (10–12 granules) located both on head and *Abd*.4–5 (Fig. 1, *1*).

Number of *pso*: 32/133/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral) (Fig. 1, *1*, *4*, *5*). Ventral *psx* poorly expressed, sometimes not visible, its number as 0/000/12(1)1(2)100+1^{m} (Fig. 1, *5*). Each upper *Sc* of legs 1–3 with 1 *pso* and 1 *psx*.

Antennae slightly shorter than head. *Ant*.4 with three slightly thickened *S*-setae, subapical organite present, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 1, *2*). *AO* on *Ant*.3 consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. Antennal area not marked. *Ant*.1–2 with 8 and 14 setae, respectively. *PAO* located laterally in cuticular furrow, with 4(3) lobes, slightly larger than nearest *pso*. Maxilla unmodified. Maxillary palp simple with 1 basal seta and 2 sublobals. Labrum with 4/342 setae. Labium with 10 guards (6 long and 4 spiniform), 6 proximal, 4 basomedian and 5 basolateral setae, terminal sensilla of papillae *A*, *B* and *C* thickened, sensillum on papilla *C* slightly thinner than others (labium of *ABC* type) (Fig. 1, *3*).

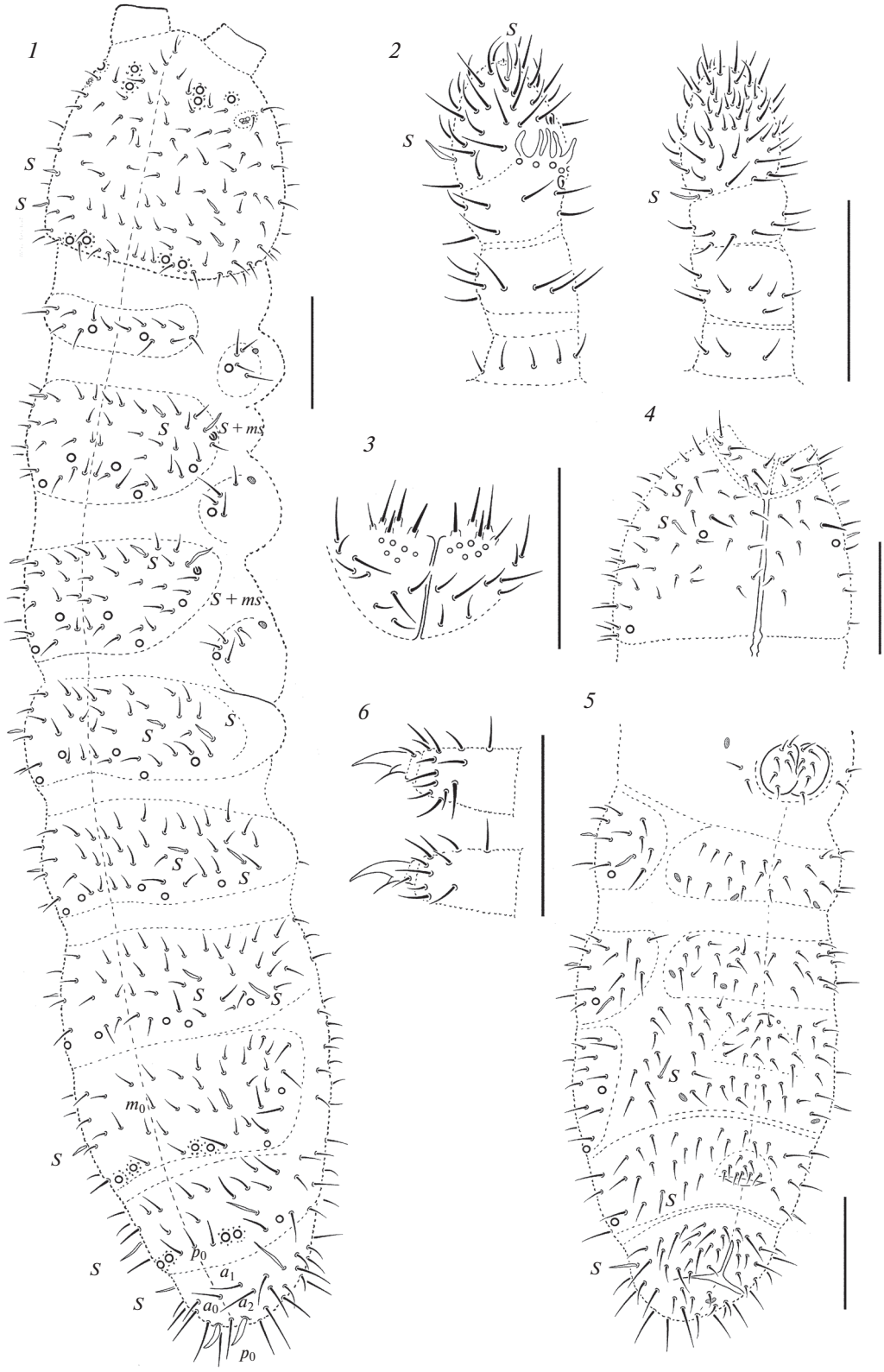


Fig. 1. *Oligaphorura mazeii* sp. n.: *1* – dorsal chaetotaxy; *2* – antenna, different views; *3* – labial palp (guards not shown); *4* – ventral chaetotaxy of head; *5* – ventral chaetotaxy of abdomen; *6* – tip of leg 3. Scales (mm): *1–6* – 0.05.

Dorsal setae poorly differentiated into macro- and microsetae, symmetrical in general (Fig. 1, *1*). *S*-setae well marked and distributed as follows: 2/022/222111 (dorsally), 2/000/0001(0)1(0)0 (ventrally) and 0, 1, 1 on lower *Sc* of legs 1–3. Head with axial unpaired seta a_0 and without $a_{0'}$, d_0 absent as usual for genus. Setae p_1 on head usually at level with p_2. *Th*.1 with 7 + 7 dorsal setae. Lateral *ms* present on both *Th*.2–3. Terga of *Th*.2–*Abd*.3 with 3–4 pairs of axial setae. *Abd*.4 with unpaired seta m_0. *Abd*.5 with unpaired seta p_0 often present. On *Abd*.6 setae a_0 and a_1 approximately the same size, setae a_2 and p_0 slightly longer than a_0. Thoracic sterna with 0-1-1 setae on each side of ventral line. Ventral chaetotaxy of abdomen as in Fig. 1, *4–5*.

Upper subcoxae of legs 1–3 with 4(3), 5(4), 5(4) setae, respectively. Tibiotarsal chaetotaxy most complete of genus with 20–20–19 setae, respectively: distal whorls (*T* + *A*) with 11 setae, 7 *B*-setae (B_7 absent only on *Ti* 3), one seta of *C*-whorl and unpaired seta *M*. Unguis without inner or lateral teeth, unguiculus narrow with narrow basal lamella, about 0.7 times as long as inner edge of unguis (Fig. 1, *6*). *VT* with 7 + 7 proximal and 2+2 setae at base. Furcal remnant of *A*-type. Each of lateral anal valves with a_0, $2a_1$ setae, unpaired valve with a_0, $2b_1$, $2b_2$ and 5 setae in *c*-row (b_0 and a_1 absent). Anal spines relatively long (width: length as 1:4), set on tiny papillae.

A f f i n i t i e s. *Oligaphorura mazeii* sp. n. belongs to the "absoloni"-group, being characterized by the presence of 11 distal setae on the tibiotarsi and the furcal remnant being of *A*-type. Three species of the group, *viz. O. absoloni*, *O. gamae* and *O. pieninensis*, differ clearly from *O. mazeii* sp. n. by such a sound character as the absence of *ms* from *Th*.3. Two other congeners of the same species-group, *O. uralica* and *O. changbaiensis*, have more *pso* on *Abd*.1–5 (44454). *Oligaphorura kurtshevae* can be distinguished by an uncommon (triangular) arrangement of *pso* on the posterior part of the head.

Formally, *O. mazeii* sp. n. seems to be especially similar to *O. shifangensis*, the latter species from China, as both show identical pseudocellar formulae (dorsal, ventral and subcoxal), the same type of the furcal area, and *ms* present on both *Th*.2–3. However, the new species is distinctly smaller (0.52–0.62 mm, *vs* 1.1–1.6 mm in *O. shifangensis*) and has a different type of labium (*ABC*, *vs AC* in *O. shifangensis*). There are also several stable chaetotaxic differences between these species, for instance, the number of setae in the basolateral part of the labium (5 + 5 in *O. mazeii* sp. n., *vs* 6 + 6 in *O. shifangensis*) and on *Th*.1 (7 + 7 setae in *O. mazeii* sp. n., *vs* 8–9 + 8–9 in *O. shifangensis*). Apart from this, the new species differs by the number of sensilla on the thorax (022 in *O. mazeii* sp. n., *vs* 011 in *O. shifangensis*) and the usual presence of unpaired seta p_0 on *Abd*.5 (absent from *O. shifangensis*).

D i s t r i b u t i o n a n d e c o l o g y. The species was registered in three separated parts of the "Privolzhskaya Lesostep" Nature Reserve, namely, in the upper reaches of Sura River (so called "Verkhnesursky" cluster) and in two different areas of the middle reaches of Kadada River (clusters "Kuncherovsky" and "Borok"). *O. mazeii* sp. n. inhabits various types of biotopes including forests, steppes and floodplains, everywhere clearly preferring sandy soils.

E t y m o l o g y. The species is named after protozoologist Yuri Mazei, whose earlier scientific career was associated with the Penza State University. Under his initial direction, studies on soil microfauna in the "Privolzhskaya Lesostep" Nature Reserve were started.

Oligaphorura jiguliensis Shveenkova et Babenko sp. n. (Figs 2, *1–7*)

D i a g n o s i s. Body cylindrical. Dorsal sensilla on body poorly marked, long and thin. Anal spines relatively long (width : length as 1 : 5), without papillae. *AO* with 5 papillae, *PAO* about as long as nearest *pso*, with 3–4 lobes. *AC*-type of labium. Both *Th*.2–3 with lateral *ms*. Each tibiotarsi with 11 distal setae. Number of *pso:* 32/033/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral), 111 (subcoxal). Ventral *psx* not visible. *A*-type of furcal remnant. *Abd*.5 often with unpaired seta p_0.

T y p e m a t e r i a l. Holotype, ♀ on slide, European part of Russia, Middle Volga River Basin, Samara Region, "Samarskaya Luka" National Park, calcareous stone-pit, maple and birch forest [53.4059° N, 50.0794° E], soil, 02.05.2011, leg. Yu. Shveenkova.

Paratypes: ♀, ♂ and 1 juv., same location as holotype. Types are kept in the collection of the MSPU.

D e s c r i p t i o n. Size 0.66–0.84 mm, holotype 0.725 mm. Colour white in alcohol. Body cylindrical. Granulation regular (Fig. 2, *1*).

Number of *pso*: 32/033/33343 (dorsally) and 11/000/0000 (ventrally) (Fig. 2, *1*, *4*, *5*). Each upper *Sc* of legs 1–3 with 1 *pso*. Ventral *psx* not visible.

Antennae slightly shorter than head. *Ant.* 4 with two poorly thickened *S*-setae, *or* present, *ms* located in proximal row of setae (Fig. 2, *2*). *AO* on *Ant*.3 consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. Antennal area not marked. *Ant*.1–2 with 8 and 15 setae, respectively. *PAO* located laterally in cuticular furrow, with 4(3) lobes, about as long as nearest *pso*. Maxilla unmodified. Maxillary palp simple with 1 basal seta and 2 sublobals. Labrum with 4/342 setae. Labium with 10 guards (6 long, 4 spiniform), 6 proximal, 4 basomedian and 5 basolateral setae, terminal sensilla of papillae *A* and *C* thickened (labium of *AC* type) (Fig. 2, *3*).

Dorsal setae poorly differentiated into macro- and microsetae, symmetrical in general (Fig. 2, *1*). *S*-setae poorly marked, long and thin and distributed as follows: 2/011/222(1)110 (dorsally), 2/000/00000 (ven-

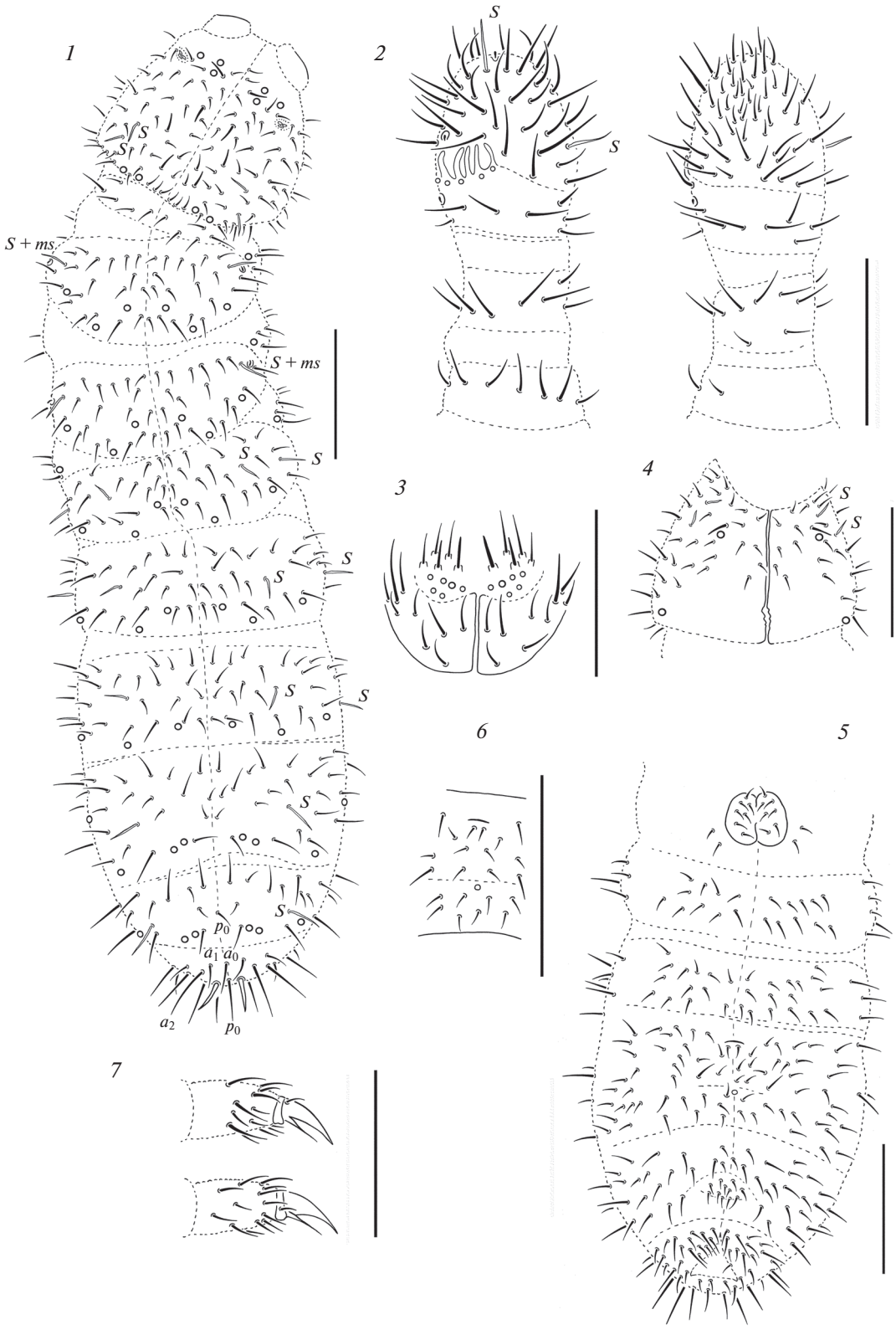


Fig. 2. *Oligaphorura jiguliensis* sp. n.: *1* – dorsal chaetotaxy; *2* – antenna, different views; *3* – labial palp; *4* – ventral chaetotaxy of head; *5* – ventral chaetotaxy of abdomen; *6* – furcal area; *7* – tip of leg 3. Scales (mm): *1*, *4*, *5* – 0.1; *2*, *3*, *6*, *7* – 0.05.

trally) and 0, 0, 1 on lower *Sc*. Head with axial unpaired setae a_0 and without $a_{0'}$, d_0 absent as usual for genus. Setae p_1 on head usually at level with p_2. *Th*.1 with only 5+5 dorsal setae. Lateral *ms* present on both *Th*.1–2. Terga of *Th*.2–*Abd*.3 with 3–4 pairs of axial setae. *Abd*.4 with paired setae m_1 or with unpaired seta m_0. Unpaired seta p_0 on *Abd*.5 often present (its localization variable – in holotype and some paratypes it moved forward to m_0-position). On *Abd*.6 seta a_0 slightly shorter than p_0 but longer than a_1, setae a_2 more than twice the length of a_1. Thoracic sterna with 0-1-1 setae on each side of ventral line. Ventral chaetotaxy of abdomen as in Fig. 2, *4, 5, 6*.

Upper subcoxae of legs 1–3 with 3, 5, 5 setae, respectively. Tibiotarsal chaetotaxy most complete of genus with 20–20–19 setae, respectively: distal whorl (*T* + *A*) with 11 setae, 7 *B*-setae (B_7 absent only on *Ti* 3), unpaired seta *M* and one seta of *C*-whorl. Unguis without inner or lateral teeth, unguiculus narrow with weak basal lamella, about 0.8 times as long as inner edge of unguis (Fig. 2, *7*). *VT* with 7 + 7 proximal setae and 2 + 2 at its base. Furcal remnant of *A*-type (Fig. 2, *5*, *6*). Each of lateral anal valves with a_0, $2a_1$ setae, upper valve with a_0, $2b_1$, $2b_2$ and 5 setae in *c*-row (b_0 and a_1 absent). Anal spines thin and long, (width: length as 1 : 5) without papillae.

Affinities. *O. jiguliensis* sp. n. belongs to the "absoloni"-group (see above), being characterized by 11 distal setae on the tibiotarsi and the furcal remnant of *A*-type. Three species of this group, i.e. *O. absoloni*, *O. gamae* and *O. pieninensis*, differ clearly by the absence of lateral *ms* on *Th*.3. *Oligaphorura kurtshevae* is characterized by an uncommon triangular arrangement of *pso* in the posterior part of the head. *Oligaphorura jiguliensis* sp. n. can easily be distinguished from others species of the "absoloni"-group, namely *O. changbaiensis*, *O. shifangensis*, *O. uralica* and *O. mazeii* sp. n., by the absence of *pso* on *Th*.1.

Distribution and ecology. The new species is only known from the type locality where it was found in a maple-birch forest at the foot of rocks.

Etymology. The species is named after the Zhiguli (Jiguli in Latin transliteration) Hills of "Samarskaya Luka" National Park.

Oligaphorura imosolica Shveenkova et Babenko sp. n. (Figs 3, *1–6*)

Diagnosis. Body cylindrical. Dorsal sensilla short, poorly marked. Anal spines relatively short (width : length as 1 : 3), set on tiny papillae. *AO* with 5 papillae, *PAO* slightly larger than nearest *pso*, with 3–4 lobes. Labium: *ABC*-type. Both *Th*.2–3 with lateral *ms*. Number of *pso:* 32/133/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral). Number of ventral *psx*: 0/000/111100+1^m. Upper *Sc* of legs 1–3 with 111 *pso* and 1(?2)22 *psx*, respectively. Distal whorl of each *Ti* with 9 setae. Furcal remnant: *D*-type.

Type material. Holotype, ♀ on slide, European part of Russia, Middle Volga River Basin, Penza Region, "Privolzhskaya Lesostep" State Nature Reserve, right bank of Khoper River, *Padus avium* forest [52.8340° N, 44.4228° E], soil (50–60 cm), 24.07.2015, leg. Yu. Shveenkova.

Paratypes: 1 ♂, same data as holotype, 8 ♀♀, 2 ♂♂, 1 juv., same Nature Reserve, upper reaches of Khoper River, meadow with *Calamagrostis epigejos* [52.9967° N, 44.3295° E], soil (40–50 cm), 05.06.2009, 3 ♀♀, 6 ♂♂ and 1 juv., European part of Russia, Middle Volga River Basin, Samara Region, "Samarskaya Luka" National Park, calcareous stonepit, maple forest [53.4059° N, 50.0794° E], soil, 02.05.2011. Types are kept in the collection of the Department of Zoology & Ecology, Moscow State Pedagogical University.

Description. Size 0.58–0.73 mm, holotype 0.687 mm. Colour white in alcohol. Body cylindrical. Granulation regular, coarser on *Abd*.6 (8–10 granules) and around dorsal *pso* located on head and medial parts of terga (Fig. 3, *1*).

Number of *pso*: 32/133/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral) (Fig. 3, *1*, *4*, *5*). Number of ventral *psx*: 0/000/111100+1^m, on *Abd*.1 *psx* located in lateral position (Fig. 3, *5*). Upper *Sc* of legs 1–3 with 111 *pso* and 1(?2)22 *psx*, respectively.

Antennae slightly shorter than head. *Ant*.4 with two slightly thickened *S*-setae, *or* present, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 3, *2*). *AO* on *Ant*.3 consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms*. Antennal area slightly marked with uniform granulation. *Ant*.1–2 with 8 and 13 setae, respectively. *PAO* located laterally in cuticular furrow, with 4(3) lobes, slightly larger than nearest *pso*. Maxilla unmodified. Maxillary palp simple with one basal seta and 2 sublobals. Labrum with 4/342 setae. Labium with 10 guards (6 long, 4 spiniform), 6 proximal, 4 basomedian and 5 basolateral setae, terminal sensilla of papillae *A*, *B* and *C* thickened, the latter slightly thinner than others (labium of *ABC* type) (Fig. 3, *3*).

Dorsal setae poorly differentiated into macro- and microsetae, symmetrical in general (Fig. 3, *1*). *S*-setae short, poorly marked and distributed as follows: 10/011/0001(0)1(0)0 (dorsally), 2/000/000000 (ventrally) and not developed on lower *Sc*. Head with axial unpaired setae a_0 and without $a_{0'}$, d_0 absent as usual for genus. Setae p_1 on head usually in front of p_2. *Th*.1 with 6–7 + 6–7 dorsal setae. Lateral *ms* present on both *Th*.2–3. Terga of *Th*.2–*Abd*.3 with 3–4 pairs of axial setae. *Abd*.4 with unpaired seta m_0. On *Abd*.6 setae a_0, a_2, p_0 of approximately equal size, setae *a*1 as long as 1/2 of p_0. Thoracic sterna with 0-1-1 setae on each side. Ventral chaetotaxy of abdomen as in Fig. 3, *4*, *5*.

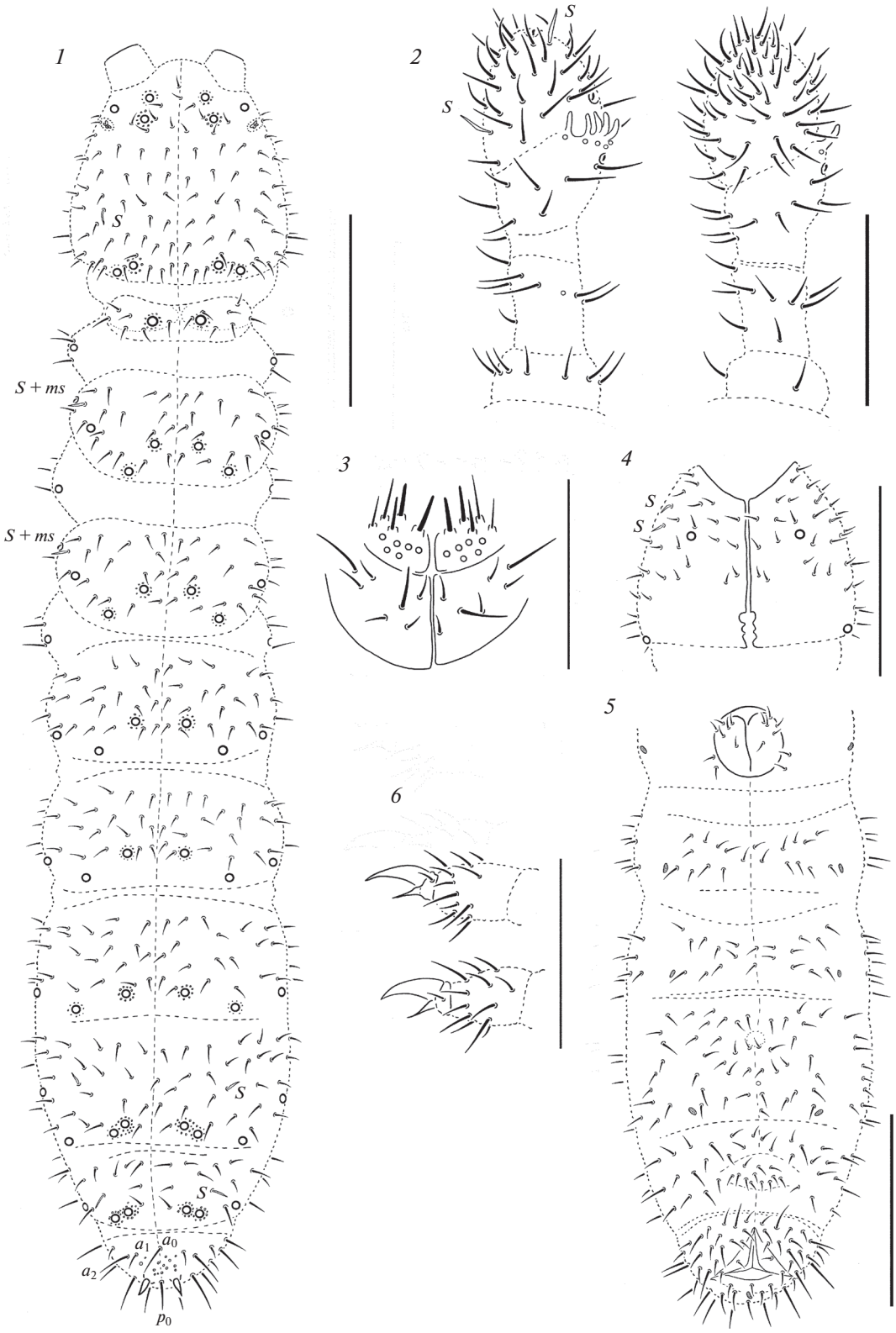


Fig. 3. *Oligaphorura imosolica* sp. n.: *1* – dorsal chaetotaxy; *2* – antenna, different views; *3* – labial palp; *4* – ventral chaetotaxy of head; *5* – ventral chaetotaxy of abdomen; *6* – tip of leg 3. Scales (mm): *1*, *4*, *5* – 0.1; *2*, *3*, *6* – 0.05.

Upper subcoxae of legs 1–3 with 3, 3(4), 3 setae, respectively. Tibiotarsal chaetotaxy with 18–18–17 setae, respectively: distal whorl ($T + A$) with 9 setae (setae T_2 and T_3 absent), 7 *B*-setae (B_7 absent only on *Ti* 3), unpaired seta *M* and one seta of *C*-whorl. Unguis without inner or lateral teeth, unguiculus narrow with weak basal lamella, about 0.6 times as long as inner edge of unguis (Fig. 3, *6*). *VT* with 6 + 6 proximal and 2 + 2 setae at its base. Furcal remnant of *D*-type. Each of lateral anal valves with a_0, $2a_1$ setae, upper valve with a_0, $2b_1$, $2b_2$ and 5 setae in *c*-row (b_0 and a_1 absent). Anal spines relatively short, (width: length as 1 : 3) set on tiny papillae.

Affinities. Due to only 9 distal setae on the tibiotarsi and the *D*-type of furcal remnant, *O. imosolica* sp. n. can be assigned to the "differens"-group. It is indeed very similar to *O. differens*, although can easily be distinguished by the different expression of dorsal sensilla, which are more numerous (2/011/22211, *vs* 10/011/0001(0)1(0)0 in *O. imosolica* sp. n.) and clearly visible only in *O. differens*. There are also a number of tiny, but rather stable characters that can be used for these species' separation. Among them, the number of ventral and subcoxal *psx* (0/000/111100+1^m and 1(?2)22 in *O. imosolica* sp. n., *vs* only 1+1 ventral *psx* on *Abd*.4 in *O. differens*) and the number of setae on the upper subcoxae (33(4)3 in *O. imosolica* sp. n., *vs* 445 in *O. differens*) and *VT* (6 + 6 in *O. imosolica* sp. n., *vs* 5 + 5 in *O. differens*). Apart from this, the new species is smaller (0.58–0.73 mm, *vs* 0.83–0.98).

Three other species of the "differens"-group, namely *O. caucasica*, *O. eremia* and *O. hackeri*, differ clearly from the new species in the absence of *ms* on *Th*.3. Both *O. raxensis* and *O. melittae* are characterized by the absence of *pso* from *Th*.1.

Further four species of the "differens"-group, *O. irinae*, *O. olenae*, *O. sophyae* and *O. pseudoraxensis*, have the same number of dorsal *pso* as *O. imosolica* sp. n. Contrary to *O. imosolica* sp. n., two former have *pso* on the abdominal sterna (0001 in *O. irinae* and 1111 in *O. olenae*), *O. sophyae* has only four papillae in *AO*, while *O. pseudoraxensis* is characterized by thin anal spines.

Distribution and ecology. *Oligaphorura imosolica* sp. n. clearly prefers lower soil horizons in both forest and steppe biotopes and, apparently, is widespread in the region under study. It was found on territories of both "Samarskaya Luka" National Park and "Privolzhskaya Lesostep" State Nature Reserve. In the latter, it was registered in two separate areas in the Khoper River basin, namely, in "Ostrovtsovsky" and "Poperechensky" clusters.

Previous records of *O. irinae* in the broadleaved forests of Russia (Chernov et al., 2010; Shveenkova, 2010a) belong to *O. imosolica* sp. n.

Etymology. The species is named after its biological preferences, "imo solo" Lat., meaning the lower, deeper soil horizons.

Oligaphorura psammophila Shveenkova et Babenko sp. n. (Figs 4, *1–6*)

Diagnosis. Body cylindrical. Dorsal sensilla short, well-marked. Anal spines relatively short (width: length as 1 : 3), set on tiny papillae. *AO* with 5 papillae, *PAO* slightly larger than nearest *pso*, with 3–4 lobes. Labium: *ABC*-type. Tibiotarsi with 11 distal setae. Lateral *ms* present only on *Th*.2. Number of *pso:* 32/133/33343 (dorsal), 11/000/0000 (ventral). Number of ventral *psx*: 0/000/111100. Upper *Sc* of legs 1–3 with 111 *pso* and 111 *psx*, respectively. Furcal remnant: *S*-type.

Type material. Holotype, ♂ on slide, European part of Russia, Middle Volga River Basin, Penza Region, "Privolzhskaya Lesostep" State Nature Reserve, middle reaches of Kadada River, pine forest on slope [52.8213° N, 46.3465° E], soil (0–10 cm), 04.10.2018, leg. Yu. Shveenkova.

Paratypes: 1 ♂, 3 ♀, same data as holotype, 2 ♂♂, 4 ♀♀, same data as holotype, but aspen forest [52.8189° N, 46.3607° E], 04.05.2009, 2 ♂♂ (premature), same locality, but 10.10.2009. Types are kept in the collection of the Department of Zoology & Ecology, Moscow State Pedagogical University.

Description. Size 0.60–0.70 mm, holotype 0.626 mm. Colour white in alcohol. Body cylindrical. Granulation regular, slightly coarser around dorsal *pso* (10–12 granules) located on head and central part of body (Fig. 4, *1*).

Number of *pso*: 32/133/33343 (dorsal) and 11/000/0000 (ventral) (Fig. 4, *1*, *4*, *5*). Ventral *psx* sometimes poorly expressed, its number as 0/000/111100, on *Abd*.1 *psx* located in lateral position (Fig. 4, *5*). Each upper *Sc* of legs 1–3 with 1 *pso* and 1 *psx*, respectively.

Antennae slightly shorter than head. *Ant*.4 with two slightly thickened *S*-setae, *or* present, microsensillum located in proximal row of setae (Fig. 4, *2*). *AO* on *Ant*.3 consisting of 5 papillae, 5 guard setae, 2 sensory rods, 2 granulated clubs (external one larger) and lateral *ms* (Fig. 4, *2*). *Ant*.1–2 with 8 and 14 setae, respectively. Antennal area not marked. *PAO* located laterally in cuticular furrow, with 4(3) lobes, slightly larger than nearest *pso*. Maxilla unmodified. Maxillary palp simple with 1 basal seta and 2 sublobals. Labrum with 4/342 setae. Labium with 10 guards (6 long, 4 spiniform), 6 proximal, 4 basomedian and 5 basolateral setae, terminal sensilla of papillae *A*, *B* and *C* thickened (labium of *ABC* type) (Fig. 4, *3*).

Dorsal setae poorly differentiated into macro- and microsetae, more or less symmetrical (Fig. 4, *1*). *S*-setae well marked and distributed as follows: 2/011/222111 (dorsally), 2/000/000000 (ventrally) and 0, 0, 1 on lower *Sc*. Head with axial unpaired setae a_0 and without $a_{0'}$, d_0 absent as usual for genus. Setae p_1 on head usually at level with p_2. *Th*.1 with 7 + 7 dorsal setae. Lateral *ms* present only on *Th*.2, absent on *Th*.3.

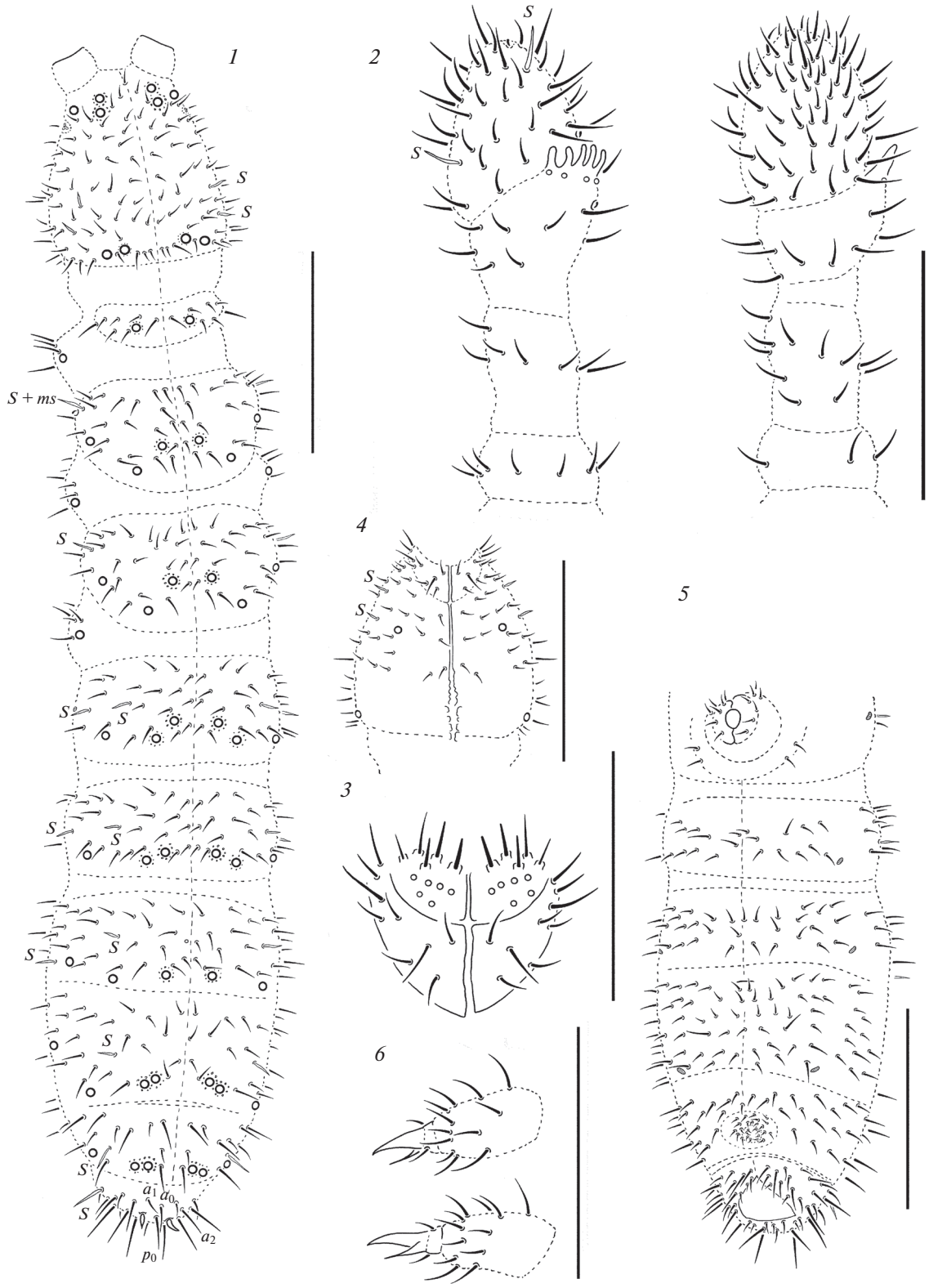


Fig. 4. *Oligaphorura psammophila* sp. n.: *1* – dorsal chaetotaxy; *2* – antenna, different views; *3* – labial palp; *4* – ventral chaetotaxy of head; *5* – ventral chaetotaxy of abdomen; *6* – tip of leg 3. Scales (mm): *1*, *4*, *5* – 0.1; *2*, *3*, *6* – 0.05.

Terga of *Th*.2–*Abd*.3 with 3–4 pairs of axial setae. *Abd*.4 usually with unpaired seta m_0. On *Abd*.6 setae a_0, a_2, p_0 of approximately equal size, and setae a_1 as long as 1/2 of p_0. Thoracic sterna with 0-1-1 setae on each side. Ventral chaetotaxy of abdomen as in Fig. 4, *4*, *5*.

Upper subcoxae of legs 1–3 with 4, 5(6), 5 setae, respectively. Tibiotarsal chaetotaxy most complete of genus with 20–20–19 setae, respectively: distal whorl (*T* + *A*) with 11 setae, 7 *B*-setae (B_7 absent on *Ti* 3), unpaired seta *M* and one seta of *C*-whorl. Unguis without inner or lateral teeth, unguiculus narrow with weak basal lamella, about 0.7 times as long as inner edge of unguis (Fig. 4, *6*). *VT* with 7 + 7 proximal and 2+2 setae at base. Furcal remnant of *S*-type. Each of lateral anal valves with a_0, $2a_1$ setae, upper valve with a_0, $2b_1$, $2b_2$ and 5 setae in *c*-row (b_0 and a_1 absent). Anal spines short (width: length as 1 : 3), set on tiny papillae.

Affinities. *O. psammophila* sp. n. is a member of the "groenlandica"-group, having 11 distal setae on the tibiotarsi and the *S*-type of furcal remnant. Among the known species of this group, it shares the absence of *ms* from *Th*.3 only with *O. ursi*, *O. nataliae*, *O. tuvinica* and *O. sabulosa*. The former species differs from *O. psammophila* sp. n. in having the *A*-type of labium (*ABC* in *O. psammophila* sp. n.). *Oligaphorura nataliae* lacks dorsal *pso* on *Th*.1. *Oligaphorura tuvinica* shows more subcoxal *pso* (333 in *O. tuvinica*, *vs* 111 in *O. psammophila* sp. n.), whereas *O. sabulosa* is characterized by a different number of *pso* on *Abd*.4.

Distribution and ecology. The species seems to have a local distribution within the "Privolzhskaya Lesostep" Nature Reserve being found only in one area, so called "Kuncherovsky" cluster. It can be treated as a psammobiont clearly preferring sandy soils in the region under study.

Etymology. The species is named after its ecological preferences, being recorded in sandy soils.

Key to the *Oligaphorura* species from the forested steppe zone of Russia

1 Anal spines absent..... 2

– Anal spines present..... 3

2 4 + 4 *pso* at antennal base, tibiotarsi with 6 distal setae..... *O. humicola*

Species of the "marcuzzii"-group: 42/133/33354 (dorsal *pso*), 11/000/1111 (ventral *pso*), 222 (subcoxal *pso*), *ABD* labium, *H*-type of furcal remnant, *ms* on *Th*.3 absent, *AS* absent

– 3 + 3 pso at antennal base, tibiotarsi with 7 distal setae .....*O. stojkoae*

Species of the "daii"-group: 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *ABC* labium, *D*-type of furcal remnant, *ms* on *Th*.3 absent, *AS* absent

= 3 + 3 *pso* at antennal base, tibiotarsi with 11 distal setae..... *O. serratotuberculata*[2]

Ant.3–4 fused, 32/122/33343 (dorsal *pso*), 11/000/11111 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *ABC* labium, *ms* on *Th*.3 present, *S*-type of furcal remnant, *Abd*.5 and 6 fused dorsally, *AS* absent

3 Tibiotarsi with distal 9 setae..... 4

= Tibiotarsi with 11 distal setae..... 5

4 *AO* with 5 papillae..... *O. imosolica* sp. n.

Species of the "differens"-group: 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *ABC* labium, *D*-type of furcal remnant, with *ms* on *Th*.3, 9 distal setae on tibiotarsi, dorsal sensilla poorly differentiated

– *AO* with 4 papillae..... *O. sophyae*

Species of the "differens"-group: 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *AC* labium, *D*-type of furcal remnant, 9 distal setae on tibiotarsi, *ms* on *Th*.3 present

5 Furcal remnant of *D*-type..... 6

– Furcal remnant of *S*-type..... 7

= Furcal remnant *A*-type..... 8

6 *Abd*.4 with 4 + 4 dorsal *pso*..... *O. sibirica*

Species of the "alnus"-group: 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *AC* labium, *D*-type of furcal remnant, with *ms* on *Th*.3, 11 distal setae on tibiotarsi

– *Abd*.4 with 5 + 5 dorsal and without ventral *pso*.....*O. inya*

Species of the "alnus"-group: 32/133/33353 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *AC* labium, *D*-type of furcal remnant, with *ms* on *Th*.3, 11 distal setae on tibiotarsi

= *Abd*.4 with 5 + 5 dorsal and with 1 + 1 ventral *pso*.....*O. pseudoinya*

Species of the "alnus"-group: 32/133/33353 (dorsal *pso*), 11/000/0001 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *AC* labium, *D*-type of furcal remnant, with *ms* on *Th*.3, 11 distal setae on tibiotarsi

7 Upper subcoxae of legs 1–3 with 3-3-3 *pso*..... .....*O. tuvinica*

Species of the "groenlandica"-group: *pso* 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 333 (subcoxal *pso*), *ABC* labium, *S*-type of furcal remnant, *Th*.3 without *ms*, tibiotarsi with 11 distal setae

– Upper subcoxae with 1-1-1 *pso*..... .....*O. psammophila* sp. n.

Species of the "groenlandica"-group: *pso* 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *ABC* labium, *S*-type of furcal remnant, *Th*.3 without *ms*, tibiotarsi with 11 distal setae

[2] This species has not yet been registered in the forested steppe zone of Russia, although it is rather common in the neighboring belt of broad-leaved forests (Chernov et al., 2010). Its morphology is given after Pomorski (1998).

8 *AO* with 4 short papillae, *Th*.3 without *ms*..... .....*O. absoloni*

Species of the "absoloni"-group: 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *AC* labium, *A*-type of furcal remnant, tibiotarsi with 11 distal setae

– *AO* with 5 papillae, *ms* on *Th*.3 present..... 9

9 *Th*.1 without *pso*.....*O. jiguliensis* sp. n.

Species of the "absoloni"-group: 32/033/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *AC* labium, *A*-type of furcal remnant, *Th*.3 with *ms*, tibiotarsi with 11 distal setae, *AS* thin and long, without papillae, *Abd*.5 often with unpaired seta p_0

– With 1 + 1 *pso* on *Th*.1.....10

10 Thoracic sterna without setae.....*O. uralica*

Species of the "absoloni"-group: large species with coarse granulations, especially on *Abd*.6, *AS* strong, *PAO* about twice as nearest *pso*, 32/133/44454 (dorsal *pso*), 11/000/1(2)1120 (ventral *pso*), 233 (subcoxal *pso*), *AC* labium, *A*-type of furcal remnant, *Th*.3 with *ms*, tibiotarsi with 11 distal setae

– Thoracic sterna with 0-1-1 setae..... .....*O. mazeii* sp. n.

Species of the "absoloni"-group: body small and thin, granulation uniform, *AS* thin, *PAO* about as large as nearest *pso*, 32/133/33343 (dorsal *pso*), 11/000/0000 (ventral *pso*), 111 (subcoxal *pso*), *ABC* labium, *A*-type of furcal remnant, *Th*.3 with *ms*, tibiotarsi with 11 distal setae, well-marked sensilla, *Abd*. 5 often with unpaired seta p_0

CONCLUSIONS

Together with the newly described species, the genus *Oligaphorura* presently includes about 65 species and, according to Bellinger et al. (1996–2020), it is inferior in diversity only to three genera of the family Onychiuridae: *Protaphorura* (138 species), *Deuteraphorura* (83) and *Thalassaphorura* (67). Despite this assessment of the generic diversity is conventional because of many taxonomic problems, the high species richness of the genus *Oligaphorura* is beyond doubt. Equally unequivocal is its high heterogeneity. The species groups identified above probably fail to exhaust the existing intrageneric diversity. Moreover, many of them can hardly be considered natural, since they are based solely on external morphological traits. Yet they definitely facilitate the assessment of the existing generic diversity. To establish true genetic relationships, extensive molecular studies are necessary. Unfortunately, this is a rather distant perspective, but not the nearest future for the given group.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to express our gratitude to W. Weiner (Poland) and I. Kaprus' (Ukraine) for their help in clarifying the features of *O. irinae*. We highly appreciate the contribution of T. Dobrolyubova who initiated the study of Collembola in the "Privolzhskaya Lesostep" Nature Reserve and express our sincere thanks to N. Kuznetsova and M. Potapov (MSPU) for their friendly interest, as well as to S. Stebaeva for her important constructive comments. We are also much indebted to S. Golovatch (IPEE RAS) for his editing the English. The paper has been supported through the grant of the Russian Foundation for Basic Research (19-516-60002) and through the Program "Biodiversity and Natural Resources of Russia" of the Presidium of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

Babenko A.B., Fjellberg A., 2015. Subdivision of the tribe Oligaphorurini in the light of new and lesser known species from North-East Russia (Collembola, Onychiuridae, Onychiurinae) // ZooKeys. V. 488. P. 47–75. https://doi.org/10.3897/zookeys.488.8123

Bagnall R.S., 1949. Contribution towards a knowledge of the Onychiuridae (Collembola–Onychiuroidea). V–X. Annals and Magazine of Natural History. Series 12. V. 2 (19). P. 498–511. https://doi.org/10.1080/00222934908654001

Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F., 1996–2020. Checklist of the Collembola of the World. Available on www.collembola.org [Date of access 18.02.2020]

Chernov A.V., Kuznetsova N.A., Potapov, M.B., 2010. Springtail Communities (Collembola) of Eastern European Broadleaf Forests // Zoologicheskii Zhurnal. V. 89. № 5. P. 559–573 [English version: Entomological Review. 2010. V. 90. № 5. P. 556–570.] https://doi.org/10.1134/S0013873810050039

Christiansen K.A., Bellinger P.F., 1980 (1981). The Collembola of North America, North of the Rio Grande (1st edition). Grinnell, Iowa: Grinnell College. P. 1–1321.

Deharveng, L., 1983. Morphologie évolutive des Collemboles Neanurinae en particulier de la lignée Néanurienne. Travaux du Laboratoire d'Ecobiologie des Arthropodes Edaphiques, Toulouse. V. 4. № 2. P. 1–63.

Fjellberg A., 1987. Northern species of *Onychiurus* Gervais, 1841, subgenus *Archaphorura* Bagnall, 1949 (Collembola: Onychiuridae) // Entomologica scandinavica. V. 18. P. 279–288.

Fjellberg A., 1998. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part. I: Poduromorpha. Fauna Entomologica Scandinavica V. 35. P. 1–183.

Fjellberg A., 1999. The labial palp in Collembola // Zoologischer Anzeiger. V. 237. P. 309–330.

Khanislamova G.M., 1986. New species of springtails of the genus *Onychiurus* (Collembola, Onychiuridae) from the Ural Mountain foothills // Zoologicheskii Zhurnal. V. 65. № 10. P. 1470–1478. [in Russian]

Liu J., Gao M., Xie Zh., Sun X., 2019. Two new Onychiurid species on morels in Southwest China // Zootaxa.

V. 4576. № 2. P. 367–374.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.4576.2.10

Paśnik G., Weiner M.W., 2017. First phylogenetic analysis of the tribe Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) inferred from morphological data, with implications for generic classification // Organisms Diversity and Evolution. V. 17. P. 619–631.
https://doi.org/10.1007/s13127-017-0332-8

Pomorski R.J., 1998. Onychiurinae of Poland (Collembola: Onychiuridae). *Genus* (Supplement), Wrocław. V. 9. P. 1–201.

Potapov M.B., Stebaeva S.K., 1997. Four new species of families Onychiuridae and Isotomidae (Hexapoda, Collembola) from Ubsunur Hollow (Tuva, Russia) // Miscel.lania Zoologica. V. 20. P. 119–131.

Shveenkova Yu.B., 2010. Collembolan communities (Hexapoda: Collembola) in biotopes of the foreststeppe transect of "Privolzhskaya lesostep" Reserve // Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo. Natural Sciences. № 17 (21). P. 74–81 (in Russian).

Shveenkova Yu.B., 2010a. Fauna and Population Structure of Springtails (Hexapoda, Collembola) in Zonal Forest-Steppe Biotopes of the Middle Volga River Basin // Entomological Review. V. 4. № 90. P. 441–458 (original Russian version: Zoologicheskii Zhurnal. V. 89. № 2. P. 1–17.

Shvejonkova Yu.B., Potapov M.B., 2012. Three new species of Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) without anal spines from European Part of Russia // Russian Entomological Journal. V. 20. № 4. P. 351–360.

Stach J., 1933. Zwei neue Arten von *Onychiurus* Gerv. (Collembola) aus Polen. Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres. Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles. Série B. Sciences Naturelles (II). Cracovie. P. 235–241.

Sun X., Shveenkova Yu.B., Xie Zh., Babenko A.B., 2019. New *Oligaphorura* species (Collembola: Onychiuridae) from the forests of East Asia // Zootaxa. V. 4661. № 2. P. 256–270.
https://doi.org/10.11646/zootaxa.4661.2.2

Weiner W.M., 1996. Generic revision of Onychiurinae (Collembola: Onychiuridae) with a cladistics analysis // Annales de la Société Entomologique de France (N.S.). V. 32. № 2. P. 163–200.

Weiner W.M., Kaprus' I.J., 2014. Revision of Palearctic species of the genus *Dimorphaphorura* (Collembola: Onychiuridae: Onychiurinae: Oligaphorurini) with description of new species // Journal of Insect Science. V. 14. № 74. P. 1–30.
https://doi.org/10.1673/031.014.74

Yoshii R., 1996. Identity of some Japanese Collembola IV. "*Deuteraphorura*" Group of *Onychiurus*. Annals of the speleological research institute of Japan (Iwaizumi). V. 14. P. 1–15.

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *OLIGAPHORURA* (COLLEMBOLA, ONYCHIURIDAE) ИЗ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ РОССИИ

Ю. Б. Швеенкова[1, *], А. Б. Бабенко[2, **]

[1]*Государственный природный заповедник "Приволжская лесостепь", Пенза, 440031 Россия*
[2]*Институт экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия*
**e-mail: jushv@mail.ru*
***e-mail: lsdc@mail.ru*

Описаны четыре новых вида рода *Oligaphorura* из лесостепной зоны европейской части России, а именно *O. mazeii* sp. n., *O. jiguliensis* sp. n., *O. imosolica* sp. n. и *O. psammophila* sp. n. Первые два вида характеризуются полным набором дистальных хет на тибиотарзусах и рудиментом прыгательной вилки в виде кутикулярной складки с 1 + 1 хетами позади нее. *Oligaphorura mazeii* sp. n. формально наиболее близок к китайскому виду *O. shifangensis* Liu et al. 2019. Эти виды легко различимы по строению нижней губы и количеству сенсилл на грудных сегментах (нижняя губа типа *ABC* и 022 сенсиллы на *Th*.1–3 у *O. mazeii* sp. n. *vs AC*-тип и 011 сенсиллы у *O. shifangensis*). *Oligaphorura jiguliensis* sp. n. выделяется среди близких видов, имеющих латеральные микросенсиллы на мезо- и метатораксах, а именно *O. changbaiensis* Sun et Wu 2012, *O. shifangensis*, *O. uralica* (Khanislamova 1986) и *O. mazeii* sp. n., отсутствием псевдоцелей на первом грудном сегменте. Третий новый вид *O. imosolica* sp. n. предпочитает глубокие почвенные горизонты. Он имеет только 9 дистальных хет на тибиотарзусах и рудимент прыгательной вилки в виде области с мелкой грануляцией, позади которой расположены 1 + 1 хеты. *O. imosolica* sp. n. близок к *O. differens* (Bagnall 1949), но характеризуется иным набором дорсальных сенсилл (2/011/22211 ясно выраженные сенсиллы у *O. differens vs* 10/011/0001(0)1(0)0 плохо заметные сенсиллы у нового вида). Последний описанный вид, *O. psammophila* sp. n., с 11 дистальными хетами на тибиотарзусах, рудиментом вилки в виде кутикулярной складки и 2 + 2 хетами позади нее наиболее похож на *O. tuvinica* Potapov et Stebaeva 1997, но имеет иное число субкоксальных псевдоцеллей (111 *pso* у нового вида *vs* 333 *pso* у *O. tuvinica*). Предложено деление рода на семь групп, которые объединяют виды с более высоким уровнем морфологического сходства. Дан определительный ключ для всех 14 видов рода, встречающихся в регионе.

Ключевые слова: таксономия, *Oligaphorurini*, европейская часть России, лесостепная зона, ключ

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 640–651

УДК 595.7+574.3

НАСЕКОМЫЕ-ФИТОФАГИ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR*) НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕГО АРЕАЛА

© 2021 г. И. В. Ермолаев[a], *, В. И. Пономарев[b], А. А. Васильев[c], М. С. Кумаева[c]

[a] *Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, Тобольск, 626152 Россия*

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

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

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

Поступила в редакцию 18.02.2020 г.
После доработки 30.04.2020 г.
Принята к публикации 25.05.2020 г.

Впервые исследована значительная часть комплекса насекомых-фитофагов дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на северо-востоке его ареала. Работу провели в течение 2013–2017 гг. близ биостанции Удмуртского государственного университета (56°82′ с.ш., 53°90′ в.д.) в пойменной дубраве р. Сива (Воткинский район, Удмуртская Республика). Комплекс насекомых-фитофагов дуба включает 95 видов насекомых из 23 семейств четырех отрядов: Lepidoptera (45.3%), Coleoptera (43.1%), Hymenoptera (9.5%) и Diptera (2.1%). Листья поедает 71 вид. При этом 58 наносят повреждение на стадии личинки и 13 – при дополнительном питании на стадии имаго. Среди последних – карпофаги, ксилофаги, ризофаги дуба и насекомые, не связанные на личиночной стадии с деревом, – насчитывают 2, 4, 1 и 6 видов соответственно. Желуди, древесину и корни дуба повреждает 4, 24 и 3 вида соответственно. Комплекс сложен из типичных представителей фитофагов *Q. robur*, характеризуется обедненностью видового состава и стабильно низкой численностью большинства видов.

Ключевые слова: дуб черешчатый, *Quercus robur*, фитофаги, Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera

DOI: 10.31857/S0044513421040048

В РФ северная граница ареала дуба *Quercus robur* L. проходит по линии Санкт-Петербург–Вологда–Киров–Пермь. По мнению Горчаковского (1968), это обусловлено как климатическими и эдафическими условиями, так и конкурентными отношениями с другими растениями, особенно елью. На северо-востоке ареала *Q. robur* произрастает его ранняя феноформа (*Q. robur* var. *praecox* Czern.). Дубравы известны здесь преимущественно в долине рек Кама и Сива в виде редких, локальных, смешанных насаждений с участием липы и вяза (Добрынин, Комиссарова, 2012). Так, доля пойменных дубрав местного национального парка “Нечкинский” составляет лишь 3% (628 га) его площади. Эти растительные ассоциации значительно обеднены растениями неморального комплекса (Горчаковский, 1968).

С дубами связан один из самых богатых в таксономическом отношении комплексов насекомых-фитофагов. В фундаментальной монографии “Вредители леса” (1955) для территории бывшего СССР указано 554 вида фитофагов рода *Quercus*. Из них доминировали виды отряда Lepidoptera – 64.6%, представители Coleoptera, Hymenoptera, Orthoptera и Diptera составили 22.8, 9.4, 2.7 и 0.5% соответственно. Согласно данным Довнара-Запольского (1954), только на территории европейской части бывшего СССР было известно 850 видов членистоногих-фитофагов *Q. robur* (Довнар-Запольский, 1954). Среди них филлофаги составили 62.3%, ксилофаги, ризофаги, карпофаги и виды, косвенно связанные с дубом (питающиеся на грибах, лишайниках, в покинутых галлах), – 12.5, 10.5, 5.9 и 8.8%, соответственно. При этом 163 вида были экономически значимы (Довнар-Запольский, 1953).

Основное внимание при изучении насекомых-фитофагов *Q. robur* в европейской части бывшего СССР было уделено различным аспектам биологии прежде всего экономически значимых видов (например, Шевырев, 1891; Сахаров, 1928; Померанцев, 1949; Вайнштейн, 1950; Зелинская, 1964; Покозий, 1965; Прокопенко, 1975; Ивашов, 1977; Саввин, 1979; Мезенцев, 1980; Апостолов, 1981; Рубцов, Рубцова, 1984; Дубровин, 1987; Зерова и др., 1989; Уткина, 1991; Гамаюнова и др., 1999; Рубцов, Уткина, 2008).

К сожалению, работ, посвященных анализу всего комплекса насекомых-фитофагов дуба *Q. robur* конкретной географической территории, крайне мало. Пожалуй, одна из наиболее интересных работ – диссертация Плугаря (1964). В хо-

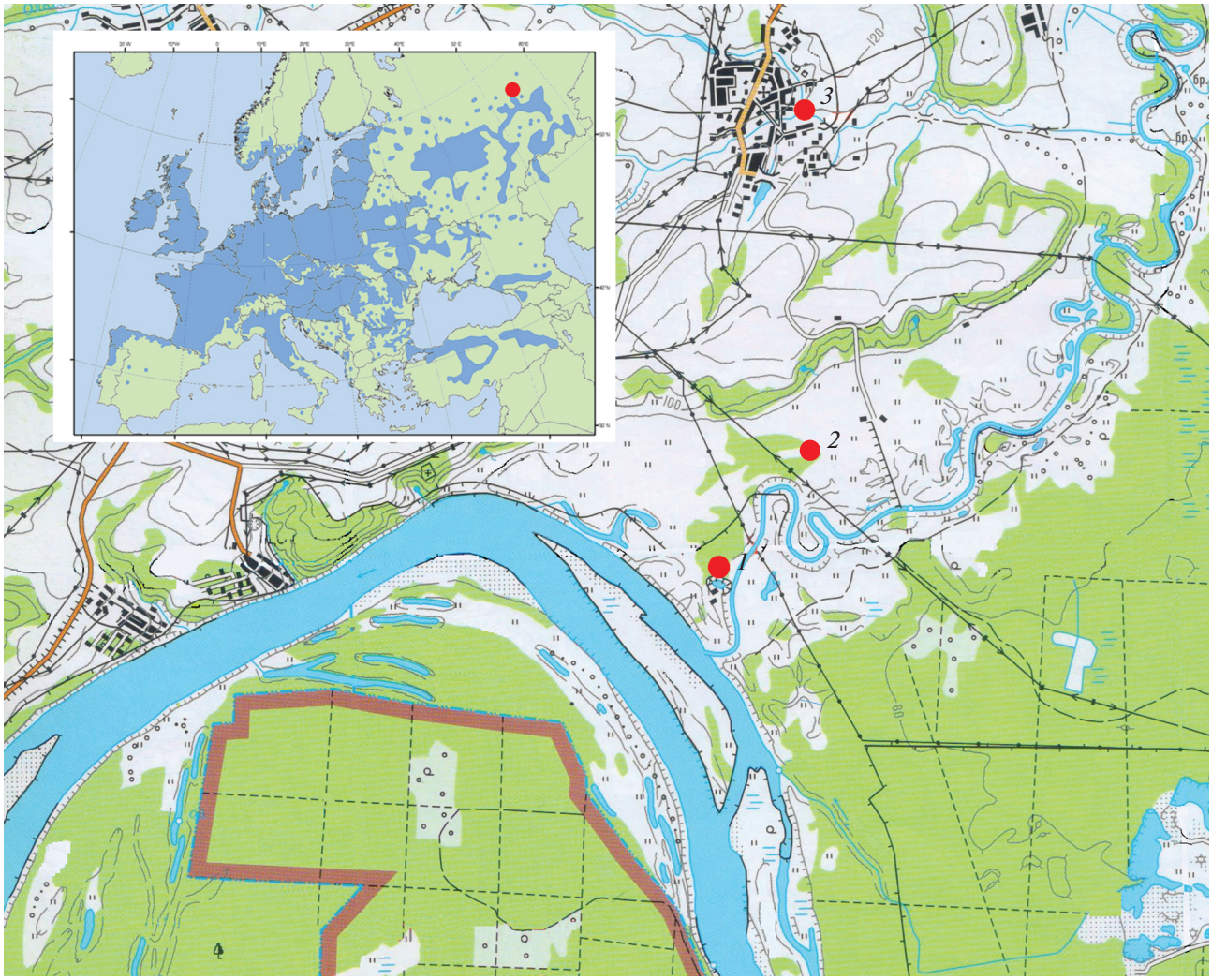


Рис. 1. Район исследования (на врезке ареал *Quercus robur* выделен темным цветом, место проведения исследования – точкой): *1* – пробная площадь № 1, *2* – пробная площадь № 2, *3* – с. Перевозное.

де исследования энтомофауны различных видов дубов Молдавии автор выявил 369 видов фитофагов. Чаще всего исследования сведены к анализу отдельных экологических группировок, например, филло- (Моравская, 1952; 1975) или ксилофагов (Линдеман, 1966).

Цель представленной работы – исследовать видовую структуру энтомокомплексов филло-, карпо-, ксило- и ризофагов дуба *Q. robur* на северо-востоке его ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При анализе сезонной динамики повреждения листьев дуба черешчатого (*Q. robur* L.) провели исследование видовой структуры экологических групп насекомых филло-, карпо-, ксило- и ризофагов. Изучение равнокрылых (Homoptera) и полужесткокрылых (Hemiptera) не входило в задачи работы.

Исследования провели в течение 2013–2017 гг. близ биостанции Удмуртского государственного университета (56°82′ с.ш., 53°90′ в.д.) в пойменной дубраве р. Сива (Воткинский район Удмуртской Республики) (рис. 1). С этой целью в соответствии с ОСТ 56-69-83 были заложены две пробные площади.

Пробная площадь № 1 располагалась в 34 квартале Костоватовского лесничества Национального парка “Нечкинский” близ биостанции “Сива”. Древостой липового дубняка был расположен в низине и представлен дубом черешчатым, липой мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), вязом гладким (*Ulmus laevis* Pall.) и осиной (*Populus tremula* L.). Древостой состоял из 40% дуба, 30% липы, 20% вяза и 10% осины (4Д3Лп2В1Ос). Бонитет IV класса. Относительная полнота 0.8. Высота деревьев дуба 14.6 ± 0.2 м, диаметр ствола на высоте 130 см (на уровне груди) 34.5 ± 0.5 см (n = 100).

Возраст древостоя 100 лет. Подрост высотой 5–6 м, включает липу и вяз.

Пробная площадь № 2 была заложена в 102 квартале Июльского участкового лесничества. Более высокое и сухое место. Древостой липового дубняка был представлен дубом черешчатым, липой мелколистной и осиной. Древостой состоял из 40% дуба, 30% липы и 30% осины (4Д3Лп3Ос). Бонитет IV класса. Относительная полнота 0.7. Высота деревьев дуба 16.1 ± 0.3 м, диаметр ствола на высоте 130 см – 37.2 ± 0.5 см (n = 100). Возраст древостоя 110 лет. Подрост слабо выражен, до 6 м, представлен дубом, липой и вязом.

Высоту дерева определяли с помощью электронного клинометра Haglöf EC II, диаметр на высоте 1.3 м – мерной вилкой Mantax Blue (800 мм) Haglöf.

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

Сбор филлофагов дуба осуществляли в течение вегетации обтряхиванием ветвей (не модельного) дерева внутри энтомологического сачка и на расстеленный под кроной дерева полог. Питавшихся дубом имаго усыпляли и этикетировали. Личинок свободноживущих насекомых выкармливали в полевой лаборатории до окукливания. Минеров собирали на стадии куколки. Листья с минами и галлами гербаризировали и этикетиковали. Часть редких чешуекрылых-филлофагов, специализированных на *Q. robur*, была выявлена с помощью световой ловушки (на основе лампы ДРЛ-250) на биостанции "Сива". Сбор бабочек проводили периодически в течение 2013–2016 гг. Полученный список чешуекрылых был дополнен не выявленными в ходе нашего исследования и специализированными на дубе видами пядениц и совок, собранными в 1967–1988 гг. на биостанции "Сива" Е.М. Антоновой, А.В. Свиридовым и В.И. Рощиненко и отмеченными в их публикации (Антонова и др., 1989) как пойманные в ближайшем населенном пункте (с. Перевозное).

В качестве объекта для оценки суммы эффективных температур (далее СЭТ) онтогенетического развития был выбран непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L.). Из всего комплекса выявленных фитофагов *Q. robur* именно этот вид представляет максимальный интерес. Удмуртия входит в зону периодического интенсивного вреда *L. dispar* (Лямцев, 2014). Помимо этого, он имеет важное экономическое значение для соседних территорий: Татарстана (Селиховкин и др., 2014) и Башкортостана (Ханисламов и др., 1962).

Феромонный мониторинг популяции *L. dispar* был проведен в период в 2014–2016 гг. близ биостанции "Сива". При мониторинге были использованы коробчатые инсектицидные ловушки типа "молочный пакет", с диспенсерами, содержащими 500 мкг (+) – диспарлюра, и инсектицидными ловушками, пропитанными 2,2-дихлорвиниломдиметилфосфатом (производство США). Ежегодно использовали 10 ловушек. Ловушки располагали на ветвях деревьев на высоте 1.5–2.0 м от земли. Расстояние между ловушками 500 м.

Сумму эффективных температур онтогенетического развития *L. dispar* рассчитали по результатам феромонного мониторинга. Температура нижнего порога развития 7°С, верхнего – 24°С. Данные погоды в месте исследования были взяты из архива погоды ближайшей метеостанции (г. Чайковский).

Для сравнения сроков лёта и уловистости в разных регионах были использованы данные по феромонному мониторингу с помощью того же типа ловушек, полученные авторами в Нижнем Поволжье (Волго-Ахтубинская пойма, г. Краснослободск), Республике Кыргызстан (г. Бишкек, Ботанический сад), Свердловской области (г. Екатеринбург).

Сбор ксилофагов дуба осуществляли в течение 2013–2016 гг. на ослабленных и погибших в результате воздействия разных факторов (ветровал, санитарная вырубка вдоль ЛЭП, низовой пожар) стволах, под корой и в древесине дерева. Особенности заселения ствола разными видами ксилофагов были исследованы на примере 10 стволов дуба, срубленных сотрудниками электросетей при чистке ЛЭП Воткинской ГЭС.

Комплекс ризофагов дуба исследовали в 2016 г. методом почвенных раскопок (Голуб и др., 2012). В общей сложности под корнями дерева было выкопано 5 ям площадью 0.5 × 1 м.

Помимо классических "определителей насекомых европейской части СССР" использовали определитель Гусева (1984). Видовая принадлежность всех собранных фитофагов подтверждена специалистами.

Среднюю сумму эффективных температур развития *L. dispar* до имагинальной стадии рассчитывали по медиане лёта самцов, определяемой как момент выхода из куколки 50% особей. Сумма эффективных температур летне-осеннего развития эмбрионов (раннеэмбриональная стадия) рассчитывали от медианы лёта самцов предыдущего года до устойчивого перехода температур осенью ниже +7°С.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В течение вегетации листья *Q. robur* в долине р. Сива повреждают личинки 58 видов насекомых. Это представители 18 семейств четырех отрядов: Lepidoptera (72.4%), Hymenoptera (15.5%) Coleoptera (8.6%) и Diptera (3.5%). При этом листья объедают личинки 35 видов, минируют, ске-

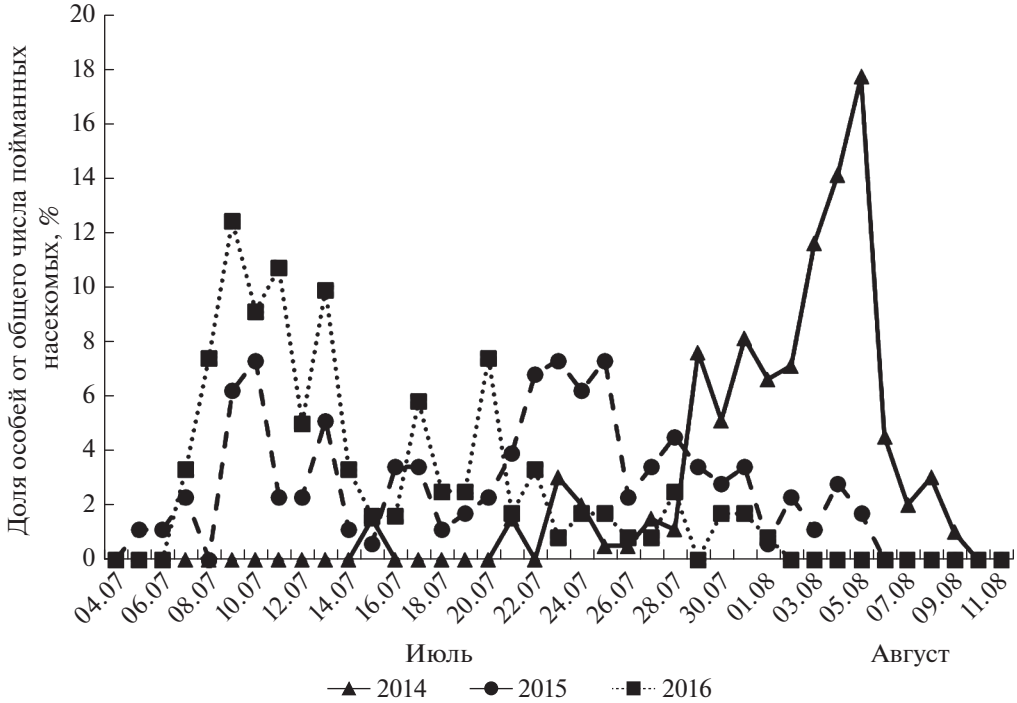


Рис. 2. Динамика лёта самцов непарного шелкопряда в течение 2014–2016 гг.

летируют, образуют галлы и трубки – 8, 2, 7 и 4 вида соответственно (табл. 1). Среди объедателей доминировали *Hypomecis roboraria*, *Malacosoma neustria* и *Phalera bucephala*, среди минеров, скелетеров, галло- и трубкообразователей – *Stigmella* spp., *Altica quercetorum*, *Cynips quercusfolii* и *Ancylis mitterbacheriana* соответственно. Личинки долгоносиков *Archarius pyrrhoceras* и *Curculio villosus* проходят свое развитие, поедая ткани внутри галлов на листьях дерева. *C. villosus* известен на исследуемой территории по локальной находке в левобережной пойме р. Кама (Дедюхин, 2009а; 2012).

В процессе своего развития личинки ряда видов наносили по два вида повреждений. Так, гусеницы младших возрастов объедателей *M. neustria*, *Ph. bucephala*, *Calliteara pudibunda*, *Euproctis similis*, *Meganola strigula* скелетируют листья. Личинки трубкообразователей скелетируют и объедают свернутый лист.

Дополнительное питание листьями дуба проходят имаго шести видов жуков: *Selatosomus cruciatus* (Linnaeus 1758), *Cryptocephalus flavipes* Fabricius,1781, *Luperus flavipes* (Linnaeus 1758), *Phyllobius pyri* (Linnaeus 1758), *Polydrusus flavipes* (Degeer 1775) и *P. undatus* (Fabricius 1781). При этом нет достоверных данных о питании личинок указанных видов какими-либо органами дуба.

Виды, потенциально способные питаться на дубе, представлены в табл. 2. Все указанные полифаги были пойманы близ биостанции энтомологическим сачком (жуки) или с помощью световой ловушки (бабочки). Питание этих видов на *Q. robur* известно в более южных географических точках, однако в районе исследований этого не наблюдали.

Сумму эффективных температур онтогенетического развития *L. dispar* оценили по результатам феромонного мониторинга. Согласно литературным данным (Ильинский, 1965), его онтогенез включает четыре периода: 1) раннеэмбриональное развитие перед зимовкой (до 300 градусо-дней при пороге развития 7°С), 2) весеннее доразвитие эмбрионов (до 110 градусо-дней при пороге развития 6°С), 3) развитие гусениц – самцов (650 градусо-дней при пороге развития 6°С) и самок (740 градусо-дней при пороге развития 6 °С), 4) развитие куколок – самцов (170 градусо-дней при пороге развития 9°С) и самок (140 градусо-дней при пороге развития 9°С). Таким образом, при пороге развития 7°С для полного развития яиц (весной), гусениц и куколок требуется сумма эффективных температур равная 930 (для самцов) – 990 градусо-дням (для самок) (Ильинский и др., 1965). Показатели порога развития *L. dispar* могут значительно варьировать в разных популяциях (Мешкова, 2009).

Результаты исследования, проведенного посредством феромонного мониторинга, показали, что время и медиана лёта самцов непарного шелкопряда в долине р. Сива могут варьировать в разные годы (рис. 2). В годы учета фенологический сдвиг начала лёта в пойме р. Сива достигал 10 дней: 5 июля в 2015 г. и 15 июля 2014 г. Тоже справедли-

Таблица 1. Насекомые-фитофаги дуба черешчатого *Q. robur* долины р. Сива

№	Вид	Трофическая специализация		Встречаемость
		личинки	имаго	
	Scarabaeidae			
1	*Melolontha hippocastani* Fabricius 1801	Ризофаг	Филлофаг	Обычный
2	*Amphimallon solstitiale* (Linnaeus 1758)	Ризофаг		Обычный
	Buprestidae			
3	*Chrysobothris affinis* (Fabricius 1794)	Ксилофаг		Массовый
4	*Agrilus biguttatus* (Fabricius 1777)	Ксилофаг	Филлофаг	Обычный
5	*A. angustulus angustulus* (Illiger 1803)	Ксилофаг	Филлофаг	Обычный
	Elateridae			
6	*Selatosomus cruciatus* (Linnaeus 1758)		Филлофаг	Обычный
	Cerambycidae			
7	*Rhagium mordax* (DeGeer 1775)	Ксилофаг		Обычный
8	*Stenocorus meridianus* (Linnaeus 1758)	Ризофаг, Ксилофаг		Обычный
9	*Macroleptura thoracica* (Creutzer 1799)	Ксилофаг		Редкий
10	*Leptura quadrifasciata quadrifasciata* Linnaeus 1758	Ксилофаг		Обычный
11	*Strangalia attenuata* (Linnaeus 1758)	Ксилофаг		Обычный
12	*Necydalis major major* Linnaeus 1758	Ксилофаг		Обычный
13	*Purpuricenus kaehleri* (Linnaeus 1758)	Ксилофаг		Редкий
14	*Phymatodes alni* (Linnaeus 1767)*	Ксилофаг		Редкий
15	*Plagionotus detritus* (Linnaeus 1758)	Ксилофаг		Редкий
16	*P. arcuatus* (Linnaeus 1758)	Ксилофаг		Редкий
17	*Xylotrechus arvicola* (Olivier 1795)	Ксилофаг		Редкий
18	*Chlorophorus herbstii* (Brahm 1790)	Ксилофаг		Редкий
19	*Rhaphuma gracilipes* (Faldermann 1835)	Ксилофаг		Редкий
20	*Mesosa myops* (Dalman 1817)	Ксилофаг		Массовый
21	*Anaesthetis testacea* (Fabricius 1781)	Ксилофаг		Редкий
22	*Acanthoderes clavipes* (Schrank 1781)	Ксилофаг	Филлофаг	Обычный
23	*Leiopus linnei* Wallin, Nylander & Kvamme 2009	Ксилофаг		Редкий
24	*Oplosia cinerea* (Mulsant 1839)*	Ксилофаг		Редкий
25	*Saperda scalaris hieroglyphica* (Pallas 1773)	Ксилофаг	Филлофаг	Обычный
	Chrysomelidae			
26	*Cryptocephalus flavipes* Fabricius 1781		Филлофаг	Обычный
27	*Luperus flavipes* (Linnaeus 1758)		Филлофаг	Обычный
28	*Altica quercetorum* Foudras 1860	Филлофаг	Филлофаг	Массовый
	Attelabidae			
29	*Byctiscus populi* (Linnaeus 1758)	Филлофаг	Филлофаг	Обычный
	Curculionidae			
30	*Tropideres albirostris* (Schaller 1783)	Ксилофаг		Обычный
31	*Magdalis cerasi* (Linnaeus 1758)	Ксилофаг		Редкий
32	*Coeliodes transversealbofasciatus* (Goeze 1777)**	Карпофаг		Редкий
33	*Curculio glandium* Marsham 1802	Карпофаг	Филлофаг	Массовый
34	*C. venosus* (Gravenhorst 1807)	Карпофаг	Филлофаг	Редкий
35	*C. villosus* Fabricius 1781**	Филлофаг		Редкий
36	*Archarius pyrrhoceras* (Marsham 1802)	Филлофаг		Редкий
37	*Orchestes signifer* (Creutzer 1799)	Филлофаг		Обычный

Таблица 1. Продолжение

№	Вид	Трофическая специализация		Встречаемость
		личинки	имаго	
38	*Phyllobius pyri* (Linnaeus 1758)		Филлофаг	Массовый
39	*Polydrusus flavipes* (Degeer 1775)		Филлофаг	Обычный
40	*P. undatus* (Fabricius 1781)		Филлофаг	Обычный
41	*Scolytus intricatus* (Ratzeburg 1837)	Ксилофаг		Массовый
	Tenthredinidae			
42	*Allantus togatus* (Panzer 1801)	Филлофаг		Редкий
43	*Caliroa cinxia* (Klug 1816)	Филлофаг		Редкий
44	*Profenusa pygmaea* (Klug 1816)	Филлофаг		Обычный
45	*Mesoneura opaca* (Fabricius 1775)	Филлофаг		Редкий
	Cynipidae			
46	*Neuroterus quercusbaccarum* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Редкий
47	*Cynips quercusfolii* Linnaeus 1758	Филлофаг		Массовый
48	*Andricus curvator* Hartig 1840	Филлофаг		Редкий
49	*A. foecundatrix* (Hartig 1840)	Филлофаг		Обычный
50	*A. quadrilineatus* Hartig 1840	Филлофаг		Редкий
	Nepticulidae			
51	*Stigmella* sp. 1	Филлофаг		Обычный
52	*Stigmella* sp. 2	Филлофаг		Редкий
	Tischeriidae			
53	*Tischeria ekebladella* (Bjerkander 1795)	Филлофаг		Редкий
	Gracillariidae			
54	*Acrocercops brongniardella* Fabricius 1798	Филлофаг		Редкий
55	*Phyllonorycter roboris* (Zeller 1839)	Филлофаг		Обычный
	Coleophoridae			
56	*Coleophora* sp.	Филлофаг		Редкий
	Limacodidae			
57	*Apoda limacodes* (Hufnagel 1766)	Филлофаг		Редкий
	Tortricidae			
58	*Tortrix viridana* Linnaeus 1758	Филлофаг		Редкий
59	*Acleris quercinana* (Zeller 1849)	Филлофаг		Редкий
60	*Ancylis mitterbacheriana* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Филлофаг		Обычный
61	*Cydia triangulella* (Goeze 1783)	Карпофаг		Редкий
	Geometridae			
62	*Ennomos autumnaria* (Werneburg 1859)	Филлофаг		Редкий
63	*E. erosaria* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Филлофаг		Редкий
64	*Selenia lunularia* (Hübner [1788])***	Филлофаг		Редкий
65	*Plagodis dolabraria* (Linnaeus 1767)***	Филлофаг		Редкий
66	*P. pulveraria* (Linnaeus 1758)***	Филлофаг		Редкий
67	*Hypomecis punctinalis* (Scopoli 1763)	Филлофаг		Обычный
68	*H. roboraria* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Филлофаг		Массовый
69	*Parectropis similaria* (Hufnagel 1767)***	Филлофаг		Редкий
70	*Cyclophora porata* (Linnaeus 1767)	Филлофаг		Редкий
71	*C. punctaria* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Обычный
72	*C. quercimontaria* (Bastelberger 1897)	Филлофаг		Редкий

Таблица 1. Окончание

№	Вид	Трофическая специализация		Встречаемость
		личинки	имаго	
	Lasiocampidae			
73	*Malacosoma neustria* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Массовый
74	*Gastropacha quercifolia* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Редкий
	Shingidae			
75	*Mimas tiliae* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Редкий
	Notodontidae			
76	*Drymonia dodonaea* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Филлофаг		Редкий
77	*Ptilodon capucina* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Обычный
78	*Phalera bucephala* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Массовый
	Lymantriidae			
79	*Calliteara pudibunda* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Обычный
80	*Euproctis similis* (Fuessly 1775)	Филлофаг		Обычный
81	*Lymantria dispar* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Обычный
	Noctuidae			
82	*Meganola strigula* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Филлофаг		Редкий
83	*Pseudoips prasinana* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Обычный
84	*Trisateles emortualis* ([Denis & Schiffermüller] 1775)***	Филлофаг		Редкий
85	*Catephia alchymista* ([Denis & Schiffermüller] 1775)***	Филлофаг		Редкий
86	*Catocala promissa* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Филлофаг		Редкий
87	*C. sponsa* (Linnaeus 1767)	Филлофаг		Редкий
88	*Colocasia coryli* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Редкий
89	*Moma alpium* (Osbeck 1778)	Филлофаг		Редкий
90	*Acronicta aceris* (Linnaeus 1758)	Филлофаг		Редкий
91	*A. auricoma* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Филлофаг		Обычный
92	*Conistra vaccinii* (Linnaeus 1761)	Филлофаг		Редкий
	Lycaenidae			
93	*Nordmannia w-album* (Knoch 1782)	Филлофаг		Редкий
	Cecidomyiidae			
94	*Macrodiplosis dryobiae* (Low 1877)	Филлофаг		Редкий
95	*M. volvens* Kieffer 1895	Филлофаг		Редкий

Примечания. * – вид известен по работе Дедюхина (2005); ** – вид известен по работам Дедюхина (2009а и 2012). *** – вид известен по работе Антоновой и др. (1989).

во для окончания лёта: 1 августа 2016 г. и 9 августа 2014 г. В общей сложности продолжительность лёта составляет около месяца (от 26 до 32 дней). В то же время, согласно данным, приведенным в табл. 3, календарные сроки лёта в популяциях разного широтного происхождения различаются не существенно. Медиана лёта, как правило, во всех популяциях приходится на середину – конец июля. Однако в отдельные годы в северных популяциях (Удмуртская Республика, Свердловская область) отмечен сдвиг медианы лёта на начало августа.

Незначительные календарные сдвиги медианы лёта самцов в северных популяциях связаны с суммой эффективных температур развития этого вида до имаго. Значения этого показателя для развития *L. dispar* близ биостанции “Сива” в 2014–2016 гг. представлены в табл. 4. Среднее значение, необходимое для развития особей филлофага до имаго, составило 847.1 градусо-дней, что совпадает с показателями развития непарного шелкопряда до имаго в северных популяциях Урала и Западной Сибири (от 750 до 920 градусо-дней) и существенно меньше суммы эффективных температур развития этого вида до имаго в южных популяциях. Так, в Нижнем Поволжье (Волго-Ахтубинская пойма) показатель состав-

Таблица 2. Виды, потенциально способные питаться на дубе *Q. robur*

№	Вид	Встречаемость
	Chrysomelidae	
1	*Labidostomis tridentata* (Linnaeus 1758)*	Редкий
2	*Clytra quadripunctata* (Linnaeus 1758)	Обычный
3	*Cryptocephalus cordiger* (Linnaeus 1758)*	Редкий
4	*C. bipunctatus* (Linnaeus 1758)	Обычный
5	*C. flavipes* Fabricius 1781	Обычный
6	*C. labiatus* (Linnaeus 1761)	Обычный
7	*C. pusillus* Fabricius 1777*	Редкий
8	*C. quinquepunctatus* (Scopoli 1763)*	Редкий
9	*Altica brevicollis* Foudras 1860*	Редкий
	Tortricidae	
10	*Acleris hastiana* (Linnaeus 1758)	Редкий
11	*Choristoneura hebenstreitella* (Müller 1764)	Редкий
12	*Ptycholoma lecheana* (Linnaeus 1758)	Редкий
13	*Notocelia cynosbatella* (Linnaeus 1758)	Обычный
	Geometridae	
14	*Cabera pusaria* (Linnaeus 1758)	Обычный
15	*Ascotis selenaria* ([Denis & Schiffermüller] 1775)	Обычный
16	*Ectropis crepuscularia* ([Denis & Schiffermüller] 1775)**	Редкий
17	*Idaea biselata* (Hufnagel 1767)	Редкий
	Lymantriidae	
18	*Lymantria monacha* (Linnaeus 1758)	Обычный
	Noctuidae	
19	*Catocala fraxini* (Linnaeus 1758)	Обычный
20	*Acronicta leporina* (Linnaeus 1758)**	Редкий
21	*Amphipyra pyramidea* (Linnaeus 1758)**	Редкий
22	*Cosmia pyralina* ([Denis & Schiffermüller] 1775)**	Редкий
23	*C. trapezina* (Linnaeus 1758)**	Редкий
24	*Euplexia lucipara* (Linnaeus 1758)	Обычный
25	*Lacanobia w-latinum* (Hufnagel 1766)	Редкий
26	*Agrotis exclamationis* (Linnaeus 1758)	Обычный

Примечания. * – вид известен по работе Дедюхина (2009); ** – вид известен по работе Антоновой и др. (1989).

лял в разные годы от 1010 до 1580 градусо-дней, в Кыргызстане (г. Бишкек) – от 980 до 1208 градусо-дней (Ponomarev et al., 2019).

Общая теплообеспеченность сезона достаточна для устойчивого существования местной популяции *L. dispar*. Тем не менее, уловистость на ловушку была очень небольшая, от 7 до 43 самцов, что значительно меньше уловистости для данного типа ловушек по результатам мониторинга в других регионах (Свердловская область, Нижнее Поволжье, Республика Кыргызстан) даже при небольшой плотности по яйцекладкам (150–500 самцов на ловушку при плотности кладок 0.05–0.1 на дерево (Пономарев и др., 2014). Эти результаты, а также учет кладок в районе исследования (при осмотре до 200–300 деревьев кладки обнаружены не были) свидетельствуют о крайне низкой плотности популяции непарного шелкопряда в пойменных дубравах р. Сива в период исследований.

Помимо классических филлофагов листья дуба при дополнительном питании повреждали представители имаго карпо-, ксило- и ризофагов.

Карпофаги дуба долины р. Сива представлены 4 видами. В женских соцветиях дерева проходит развитие личинки долгоносика *Coeliodes transversealbofasciatus* (Goeze 1777) (Дедюхин, 2012). Среди карпофагов выявлены *Curculio glandium* Marsham 1802, *C. venosus* (Gravenhorst 1807) и *Cydia trian-*

Таблица 3. Продолжительность и даты лёта самцов непарного шелкопряда в популяциях разных широтных регионов

Год	Дата			Продолжительность лёта, дни
	начала лёта	конца лёта	медиана	
Удмуртская Республика, Воткинский р-н, биостанция “Сива”				
2014	15 июля	9 августа	2 августа	26
2015	5 июля	5 августа	22 июля	32
2016	7 июля	1 августа	12 июля	26
Свердловская обл., г. Екатеринбург				
2014	31 июля	19 августа	9 августа	20
2015	16 июля	24 июля	23 июля	9
2016	8 июля	31 июля	20 июля	24
Волгоградская обл., Волго-Ахтубинская пойма, Лещевское лесничество				
2011	08 июля	28 июля	15 июля	21
2012	07 июля	27 июля	18 июля	21
Республика Кыргызстан, г. Бишкек, Ботанический сад				
2012	25 июня	30 июля	24 июля	36
2013	24 июня	05 августа	18 июля	43

Таблица 4. Показатели развития суммы эффективных температур (градусо-дни) *L. dispar* близ биостанции “Сива” в 2014–2016 гг.

Год	Сумма эффективных температур развития до стадии имаго			Сумма эффективных температур	
	начала лёта	конца лёта	медиана	летне-осеннего развития эмбрионов	вегетационного сезона
2014	756.1	1013.9	909.5	461.2	1370.7
2015	698.1	1003.9	850.4	550.6	1401.2
2016	686.0	1066.3	781.5	904.6	1686.1

gulella (Goeze 1783). Доминировал *C. glandium*. В начале вегетации имаго *Curculio* spp. проходят дополнительное питание на листьях дуба.

В комплекс ксилофагов *Q. robur* входят 24 вида из трех семейств Coleoptera. На ослабленные дубы нападают *Chrysobothris affinis* (Fabricius 1794), *Agrilus biguttatus* (Fabricius 1777), *A. angustulus angustulus* (Illiger 1803), *Plagionotus arcuatus* (Linnaeus 1758), *P. detritus* (Linnaeus 1758), *Mesosa myops* (Dalman 1817) и *Scolytus intricatus* (Ratzeburg 1837). Под корой погибших дубов проходят развитие личинки 15 видов усачей и 2 видов долгоносиков (табл. 1). Особый интерес представляет находка усача *Leiopus linnei* Wallin, Nylander & Kvamme 2009, описанного десять лет назад из Скандинавии (Wallin et al., 2010). Дополнительное питание на листьях дуба проходят имаго *A. biguttatus*, *A. angustulus angustulus*, *A. clavipes* и *S. scalaris hieroglyphica*.

Комплекс ризофагов был представлен тремя видами: *Melolontha hippocastani* Fabricius 1801, *Amphimallon solstitiale* (Linnaeus 1758) и *Stenocorus meridianus* (Linnaeus 1758). Имаго *M. hippocastani* проходит дополнительное питание, в том числе и на листьях дуба. Среди щелкунов в дубраве обычны следующие виды: *Agrypnus murinus* (Linnaeus 1758), *Agriotes obscurus* (Linnaeus 1758), *A. lineatus* (Linnaeus 1767), *A. sputator* (Linnaeus 1758), *Dalopius marginatus* (Linnaeus 1758), *Melanotus castanipes* (Paykull 1800), *M. villosus* (Fourcroy 1785), *Hemicrepidius niger* (Linnaeus 1758), *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius 1801), *Denticollis linearis* (Linnaeus 1758), *Ctenicera pectinicornis* (Linnaeus 1758), *Paraphotistus nigric*ornis (Panzer 1799), *Selatosomus aeneus* (Linnaeus 1758). Однако прямая трофическая связь личинок этих жуков с дубом нами не установлена.

Таким образом, комплекс насекомых-фитофагов дуба черешчатого в долине р. Сива включает 95 видов насекомых из 23 семейств четырех отрядов: Lepidoptera (45.3%), Coleoptera (43.1%), Hymenoptera (9.5%) и Diptera (2.1%). Листья поедает 71 вид насекомых. При этом 58 наносят повреждение на стадии личинки и 13 – при допол-

нительном питании на стадии имаго. Среди последних видов – карпофаги, ксилофаги, ризофаги дуба и насекомые, не связанные на личиночной стадии с деревом, насчитывают 2, 4, 1 и 6 видов соответственно. Монофагия наблюдается у галлообразователей (100%), минеров (75%), карпофагов (25%) и ксилофагов (4%). Желуди, древесину и корни дуба повреждают 4, 24 и 3 вида соответственно. Комплекс сложен из типичных представителей фитофагов *Q. robur*, однако имеет две особенности.

Первая особенность связана с обедненностью видового состава комплекса. Низкая теплообеспеченность на северо-востоке ареала дуба ограничивает возможность существования значительного числа видов фитофагов дерева. Пойменная дубрава р. Сивы, являясь самой северной в Удмуртии, не имеет в составе энтомокомплексов такие виды как *Lucanus cervus* (Linnaeus 1758) (Lucanidae), *Attelabus nitens* (Scopoli 1763), *Coeliodes trifasciatus Bach* 1854, *Orchestes quercus* (Linnaeus 1758) (Curculionoidea), *Rhagium sycophanta* (Schrank 1781), *Anoplodera sexguttata* (Fabricius 1775), *Phymatodes testaceus* (Linnaeus 1758), *Clytus arietis* (Linnaeus 1758) и *Cyrtoclytus capra* (Germar 1824) (Cerambycidae). Между тем в южных районах Удмуртии эти виды хорошо известны (Дедюхин, 2005; 2012; Красная книга Удмуртской Республики, 2012). Кроме того, в комплексе фитофагов исследованной территории отсутствуют такие заметные и экономически значимые виды как *Aleimma loeflingiana* (Linnaeus 1758) (Tortricidae), *Lycia hirtaria* (Clerck 1759), *Erannis defoliaria* Leach 1815, *Operophthera fagata* (Scharfenberg 1805) (Geometridae), *Eriogaster lanestris* (Linnaeus 1758) (Lasiocampidae), *Peridea anceps* (Goeze 1781) (Notodontidae), *Euproctis chrysorrhoea* Linnaeus 1758, *Parocneria detrita* (Esper 1785) (Lymantriidae). В итоге, если в нашем случае был выявлен 71 вид насекомых, повреждающих листья *Q. robur* (табл. 1), то по югу ареала дерева, например, в Молдавии, Воронежской и Волгоградской областях РФ – 243 (Плугарь, 1963), 184 (Моравская, 1954; 1957; 1975) и 140 (Моравская, 1952) видов филлофагов соответственно. Схожая картина была показана при исследовании зонально-поясной фауны филлофагов лиственницы (Плешанов, 1982). Если в районах с низкой теплообеспеченностью при сумме биологически активных температур 800–1200° на лиственнице обитает от 6 до 12 видов филлофагов, то в древостоях с умеренной (1200–1600°) и высокой теплообеспеченностью (1600–2000°) на дереве встречается от 23 до 31 и от 48 до 60 видов соответственно (Плешанов, 1982). В условиях низкой теплообеспеченности конкурентное преимущество получают виды фитофагов, для развития которых необходима относительно небольшая сумма эффективных температур.

Вторая особенность выражается в стабильно низкой численности большинства членов комплекса. За более чем 35-летний период функционирования биостанции “Сива” не было отмечено ни одного случая реализации эруптивного типа динамики численности фитофагов. Это относится в том числе и к популяциям таких экономически значимых видов, как *Altica quercetorum*, *Acrocercops brongniardella*, *Tortrix viridana*, *Cydia triangulella*, *Malacosoma neustria*, *Phalera bucephala*, *Calliteara pudibunda* и *Lymantria dispar*. На примере ареала последнего вида было показано, что при продвижении с юга на север в популяциях филлофага происходит смена типов динамики численности с эруптивного на продромальный и далее на стабильный (Эпова, Плешанов, 1995, стр. 12). На наш взгляд, трансформация типов динамики численности в популяциях насекомых может быть связана с зональным изменением их стаций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность С.В. Барышниковой (Зоологический институт РАН, С.-Петербург – далее ЗИН), А.О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва – далее ИПЭЭ), С.В. Василенко (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), М.Г. Волковичу (ЗИН), М.Л. Данилевскому (ИПЭЭ), С.В. Дедюхину (Удмуртский государственный университет, Ижевск), А.В. Ковалеву (ЗИН), Б.А. Коротяеву (ЗИН), М.Ю. Мандельштаму (Институт экспериментальной медицины РАМН, С.-Петербург), А.Ю. Матову (ЗИН), В.Г. Миронову (ЗИН), С.В. Недошивиной (ЗИН), А.В. Селиховкину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, С.-Петербург), С.Д. Середюк (Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург), С.Ю. Синеву (ЗИН), А.В. Фролову (ЗИН), А.М. Шаповалову (ЗИН), Н.Н. Юнакову (ЗИН), Виту Кубану (Vit Kubáň) (Чехия, Брно) за помощь в подтверждении определения собранного материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова Е.М., Свиридов А.В., Рощиненко В.И., 1989. Фауна пядениц и совок (Geometridae, Noctuidae) Удмуртии // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск: УдГУ. С. 108–121.

Апостолов Л.Г., 1981. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов Центрального Приднепровья. Киев: Вища школа. 281 с.

Вайнштейн Б.А., 1950. Листогрызущие вредители дуба и их сезонная динамика // Зоологический журнал. Т. 29. Вып. 2. С. 107–112.

Вредители леса, 1955. М.; Л.: Издательство АН СССР. Т I., Т II. 1097 с.

Гамаюнова С.Г., Новак Л.В., Войтенко Ю.В., Харченко А.Е., 1999. Массовые хвое- и листогрызущие вредители леса. Харьков: Украинский научно-исследователь-

ский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г.Н. Высоцского. 172 с.

Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А., 2012. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Товарищество научных изданий КМК. 339 с.

Горчаковский П.Л., 1968. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск: Институт экологии и животных. Вып. 59. 207 с.

Гусев В.И., 1984. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников. М.: Лесная промышленность. 472 с.

Дедюхин С.В., 2005. Жуки-усачи (Coleoptera, Cerambycidae) национального парка "Нечкинский" (с обзором фауны семейства в Удмуртии) // Вестник Удмуртского Университета. Биология. № 10. С. 81–96.

Дедюхин С.В., 2009. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) национального парка "Нечкинский" // Вестник Удмуртского Университета. Биология. Науки о Земле. Вып. 1. С. 101–116.

Дедюхин С.В., 2009а. Материалы к фауне долгоносикообразных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) национального парка "Нечкинский" // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. Вып. 2. С. 34–48.

Дедюхин С.В., 2012. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: "Издательство Удмуртский университет". 340 с.

Добрынин А.П., Коммисарова М.Г., 2012. Самые северные дубравы России. Вологда: "Полиграф-книга". 188 с.

Довнар-Запольский Д.П., 1953. Энтомофауна дуба в пределах европейской части Советского Союза. Автореф. дис. ... канд. сельскохоз. наук. Воронеж. 12 с.

Довнар-Запольский Д.П., 1954. Очерк энтомофауны черешчатого дуба (*Quercus robur*) в европейской части СССР // Зоологический журнал. Т. 33. Вып. 4. С. 794–806.

Дубровин В.В., 1987. Экология и динамика численности зимней пяденицы в дубравах лесостепи. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж: Воронежский лесотехнический институт. 19 с.

Зелинская Л.М., 1964. Непарный шелкопряд и зеленая дубовая листовертка в лесах Южного Преднепровья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Институт зоологии. 19 с.

Зерова М.Д., Котенко А.Г., Сергина Л.Я., Толканиц В.И., 1989. Энтомофаги дубовой листовертки и непарного шелкопряда юго-запада Европейской части СССР. Киев: Наукова Думка. 200 с.

Ивашов А.В., 1977. Физиолого-биохимические основы взаимодействия дуба черешчатого и дубовой зеленой листовертки в лесных биогеоценозах Присамарья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск: Днепропетровский государственный университет. 24 с.

Ильинский А.И., Евлахова А.А., Сиротина М.И., Швецова О.И., Андреева Г.И., Кондаков Ю.П., Звоскова Г.А., Распопов П.М., Черная Г.С., 1965. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Изд-во Лесная промышленность. 525 с.

Красная книга Удмуртской Республики, 2012. Чебоксары: Перфектум. 458 с.

Линдеман Г.В., 1966. Заселение дуба стволовыми вредителями в связи с его ослаблением и отмиранием в дубравах лесостепи (на примере Теллермановского леса) // Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука. С. 75–96.

Лямцев Н.И., 2014. Очаги размножения непарного шелкопряда в европейской России // Лесной вестник. № 6. С. 78–85.

Мезенцев А.И., 1980. Вредители стволов и ветвей, их значение и борьба с ними в очагах усыхания дуба в лесостепной части Харьковской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков: Харьковский сельскохозяйственный институт. 17 с.

Мешкова В.Л., 2009. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. Харьков: Планета-принт. 396 с.

Моравская А.С., 1952. Насекомые-вредители дуба в условиях степного лесоразведения засушливого Юго-Востока. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Московский государственный университет. 15 с.

Моравская А.С., 1954. Вредители листвы основных древесных пород Теллермановского леса (предварительное сообщение) // Сообщения института леса АН СССР. Вып. 3. С. 30–38.

Моравская А.С., 1957. Повреждаемость насекомыми рано- и позднораспускающихся форм дуба и ильмовых пород // Сообщения института леса АН СССР. Вып. 8. С. 44–63.

Моравская А.С., 1975. Насекомые-фитофаги дубравных лесов // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука. С. 199–210.

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

Плугарь С.Г., 1963. Некоторые результаты изучения энтомофауны дуба в лесах Молдавии // Вредная энтомофауна Молдавии и меры борьбы с ней. Кишинев: Издательство "Картя Молдовеняскэ". С. 7–38.

Плугарь С.Г., 1964. Вредная энтомофауна дуба в лесах Молдавии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев: Академия наук Молдавской ССР. 22 с.

Покозий И.Т., 1965. Важнейшие листогрызущие и почвообитающие вредители дуба в Придонецкой части Украины и борьба с ними. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Харьков: Харьковский сельскохозяйственный институт. 40 с.

Померанцев Д.В., 1949. Вредные насекомые и борьба с ними в лесах и лесных полосах юго-востока европейской части СССР. М., Л.: Гослесбумиздат. 212 с.

Пономарев В.И., Клобуков Г.И., Орозумбеков А.А., Серый Г.А., 2014. Влияние погодных факторов на результативность феромонного мониторинга непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Вып. 207. С. 202–211.

Прокопенко Н.И., 1975. Дубовая зеленая листовертка (*Tortrix viridana* L.) в насаждениях Харьковской и Ворошиловской областей в 1961–1971 гг. и мероприятия по борьбе с ней. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков: Харьковский сельскохозяйственный институт. 18 с.

Рубцов В.В., Рубцова Н.Н., 1984. Анализ взаимодействия листогрызущих насекомых с дубом. М.: Наука. 183 с.

Рубцов В.В., Уткина И.А., 2008. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Институт лесоведения РАН. 302 с.

Саввин И.М., 1979. Вредные лесные насекомые и их роль в отмирании дубрав Чувашской АССР. Автореф. дис. ... канд. сельскохоз. наук. Л.: Лесотехническая академия. 17 с.

Сахаров Н., 1928. Вредные для лесных и садовых насаждений бабочки. Аткарск: Типография № 1 Промкомбината Аткарского УИКа. 51 с.

Селиховкин А.В., Магдеев Н.Г., Поповичев Б.Г., Ахматович Н.А., 2014. Доминирующие вредители леса в системе контроля плотности популяций в республике Татарстан // Лесной вестник. № 6. С. 93–101.

Удмуртская Республика. Атлас. Масштаб 1 : 100000, 2009. ФГУП “Уралаэрогеодезия”. 124 с.

Уткина И.А., 1991. Восстановление листвы дуба черешчатого после дефолиации крон листогрызущими насекомыми. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Лаборатория лесоведения АН СССР. 24 с.

Шевырев И.Я., 1891. О вредных насекомых степных лесничеств в 1889 г. СПб.: Типография В. Демакова. 139 с.

Ханисламов М.Г., Гирфанова Л.Н., Яфаева З.Ш., Степанова Р.К., 1962. Условия формирования резерваций и нарастания численности непарного шелкопряда в Башкирии // Исследование очагов вредителей леса в Башкирии. Уфа: БФ АН СССР. С. 32–66.

Эпова В.И., Плешанов А.С., 1995. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН. 47 с.

Pedunculate Oak (*Quercus robur*) Distribution Map., 2020. European Forest Genetic Resources Programme [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.euforgen.org/distribution-maps. Дата обновления: 5.02.2020

Ponomarev V.I., Napalkova V.V., Klobukov G.I., 2019. Forecasting the phenology of gypsy moth development and the time frames for the pest control based on sum of effective temperatures according to latitudinal origination of population // Modern Synthetic Methodologies for Creating Drugs and Functional Materials (MOSM2018). Proceedings of the II International Conference. C. 040042.

Wallin H., Nylander U., Kvamme T., 2010. Two sibling species of *Leiopus* Audinet-Serville, 1835 (Coleoptera: Cerambycidae) from Europe: *L. nebulosus* (Linnaeus, 1758) and *L. linnei* sp. nov. // Zootaxa. P. 31–45.

PHYTOPHAGOUS INSECTS OF THE PEDUNCULATE OAK (*QUERCUS ROBUR*) IN THE NORTHEAST OF ITS DISTRIBUTION AREA

I. V. Ermolaev[1, *], V. I. Ponomarev[2], A. A. Vasil’ev[3], M. S. Kumaeva[3]

[1]*Tobolsk Complex Scientific Station, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Tobolsk, 626152 Russia*

[2]*Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620130 Russia*

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

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

A significant part of the complex of phytophagous insects associated with the pedunculate oak (*Quercus robur* L.) was studied for the first time in the Northeast of its distribution range. The investigation was carried out during 2013–2017 near the Udmurt University’s Biological Station (56°82′ N, 53°90′ E) in a floodplain oak forest of the Siva River, Votkinsk District, Udmurt Republic. The complex of oak phytophagous insects includes 95 species from 23 families and four orders: Lepidoptera (45.3%), Coleoptera (43.1%), Hymenoptera (9.5%), and Diptera (2.1%). Leaves are damaged by 71 insect species. Of them, 58 species do this at the larval stage and further 13 species as an additional nutrition at the imaginal stage. Acorns, wood, and oak roots are damaged by 4, 24, and 3 species, respectively. The complex is composed of typical phytophagous insects of *Q. robur*, being characterized by a poor species composition and a stably low abundance of most species.

Keywords: pedunculate oak, *Quercus robur*, phytophages, Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 652–659

УДК 595.773.4

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО МОРФОЛОГИИ ЛИЧИНОК РОДА *STRONGYLOPHTHALMYIA* HELLER 1902 (DIPTERA, STRONGYLOPHTHALMYIIDAE)

© 2021 г. Н. П. Кривошеина*

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

**e-mail: dipteranina@rambler.ru*

Поступила в редакцию 12.02.2020 г.
После доработки 23.04.2020 г.
Принята к публикации 24.04.2020 г.

Установлено, что личинки рода *Strongylophthalmyia* развиваются в зоне коры древесных стволов (березы, осины, дуба, ильма, клена и маакии), предпочитают лежащие на земле или надломленные стволы, где обитают в частично переработанном или относительно свежем лубе вблизи скоплений сока. Личинки – сапрофлеофаги, взрослые личинки выступают в роли сапро-некрофагов. Для личинок характерны древовидно разветвленные передние и своеобразные трехлопастные задние дыхальца, расположенные в середине заднего края последнего сегмента. Фарингеальный склерит имеет слабо развитый дорсальный бугорок в основании вентрального отростка. Морфологическое своеобразие личинок подтверждает вывод Хеннига о выделении рода в самостоятельное семейство.

Ключевые слова: Strongylophthalmyia, *S. stackelbergi*, *S. ustulata*, *S. pictipes*, сапрофлеофаги, сапронекрофаги, дендробионты, личинки, морфология, описание, определительная таблица

DOI: 10.31857/S0044513421040103

Семейство Strongylophthalmyiidae представлено одним родом *Strongylophthalmyia* Heller 1902. Род длительное время рассматривался в семействе Psilidae, но Хенниг (Hennig, 1958) признал его обособленность от родов семейства Psilidae и выделил в самостоятельное семейство. Ряд авторов включает его в семейство Tanypezidae (Colless, McAlpine, 1970; Cogan, 1980; Ferrar, 1987). *Strongylophthalmyia* – новое название для рода *Strongylophthalmus* Hendel 1902, так как последнее было преоккупировано. Виды рода обитают преимущественно в Ориентальной области, где зарегистрировано около 31 вида (Iwasa, 1998). В Палеарктике известны 8 видов: *S. pictipes* Frey 1935, *S. raricornis* Shatalkin 1981, *S. stackelbergi* Krivosheina 1981, *S. ustulata* (Zetterstedt 1847), *S. japonica* Iwasa 1992, *S. caliginosa* Iwasa 1992, *S. paula* Shatalkin 1993 и *S. crinita* Hennig 1940. В Неарктике и Неотропике известно по одному виду (Кривошеина, 1981; Krivosheina, 1984; Шаталкин, 1981, 1993; Shatalkin, 1995).

Сведения по биологии видов практически отсутствуют. Имеется лишь краткое указание на обитание личинок под корой лиственных деревьев (Мамаев и др., 1977). Имаго S. *ustulata* были собраны на стволе осины в Финляндии (Steyskal, 1977). Личинки этого вида обитают под корой осины на территории России (Московская и Вологодская обл., Краснодарский край, Бурятия и Амурская обл.), а *S. pictipes* – на территории Горного Алтая и Бурятии. Личинки *S. stackelbergi* выведены из-под коры березы на о-ве Кунашир и ильма, дуба, клена и маакии амурской в Приморском крае.

Известные личинки Psilidae – типичные фито- и флеофаги – питаются растительными тканями, проделывая ходы в стеблях и корнях однодольных и двудольных растений или питаются тканями коры и древесины деревьев (Ferrar, 1987). Некоторые *Chyliza* выводятся в Северной Америке из скоплений сока: *Ch. annulipes* Macquart 1835 из скоплений сока на *Pinus virginiana* Mill. (Teskey, 1976); пупарии *Ch. erudita* Melander 1920 найдены в скоплениях сока по краям ран *Pinus strobus* L. (Wehrle, 1930), а *Ch. notata* Loew 1869 – из ран на стволах вяза (Pechuman, 1943).

На основании имеющихся в коллекции ИПЭЭ РАН материалов в данной статье приводятся сведения по образу жизни и морфологии личинок 3 видов рода *Strongylophthalmyia*. Каждой серии собранных личинок, куколок и вышедших из них имаго присвоен сквозной порядковый номер, который приводится в материале.

Род ***Strongylophthalmyia*** Heller 1902
(рис. 1, *1–6*; 2, *1–10*)

Характеристика личинок. Тело удлиненное, слегка уплощено дорсо-вентрально и несколько сужено в переднем отделе, состоит из 3 грудных и 8 брюшных сегментов, головной сегмент очень маленький. Ротоглоточный аппарат склеротизован, небольшой, полностью втянут в первые грудные сегменты, и ротовые крючки не выступают снаружи. Покровы тела светлые, беловатые или слегка желтоватые, гладкие, без заметных папилл или бугорков. Слегка выступают лишь ползательные валики, расположенные на всех брюшных сегментах. Последний сегмент тела с двумя терминальными короткими конусовидными бугорками. Передние дыхальца, расположенные на боковых сторонах тела на границе I и II грудных сегментов, удлиненные, с двумя разобщенными в вершинной части отделами, несущими пальцевидные выступы с овальными дыхальцевыми отверстиями. Задние дыхальца расположены на коротких конусовидных бугорках, расстояние между бугорками почти в 2 раза превышает их ширину. Атриум дыхалец слегка удлиненный, на вершине с тремя разобщенными выступами, при этом один более узкий, заметно обособлен от двух сближенных более широких выступов. Их вершины со стигмальными пластинками, несущими по одному отверстию, окруженному решетчатыми структурами (рис. 1, *5*).

Анальная щель, расположенная в среднем отделе последнего сегмента с вентральной стороны, продольная. Анальная пластинка поперечная, достаточно узкая, ее длина в несколько раз меньше ширины (рис. 1, *4*).

Ротоглоточный аппарат типичного для личинок круглошовных двукрылых строения (рис. 1, *1*; 2, *1*). Ротовые склериты сильно склеротизованы, как и удлиненные гипостомальные и парастомальные склериты. Фарингеальный склерит светлый, практически не склеротизован, кроме переднего краевого отдела. Характерный признак личинок двух исследованных видов – наличие загнутого назад вентрального выступа базального склерита ротовых крючков (мандибул). Фарингеальный склерит с хорошо развитой фарингеальной мембраной, что подтверждает отсутствие хищничества. Образ жизни личинок, их медленные, спокойные перемещения наиболее соответствуют такому типу питания, как сапрофагия, точнее сапрофлеофагия. В то же время для них, как и для большинства ксилобионтов, наиболее характерна не просто сапрофагия, а сапро-некрофагия, способствующая ускорению развития при питании разлагающимися органическими остатками.

Биология. Виды рода приурочены к лесным районам. Личинки обычны во влажном лубе лиственных пород деревьев, окукливаются в его верхних слоях под мертвой коркой (Krivosheina, 1984).

Strongylophthalmyia stackelbergi Krivosheina 1981
(рис. 1, *1–6*; 2, *8–10*)

Материал. 6 личинок, 2 пупария, 6♂♂, 4♀♀, **Россия**, Приморский край, Лазовский заповедник, Корпадь, 22.06.1979, 6.07.1979, 20.07.1979, № 143, 167, 342, личинки под корой дуба (*Quercus mongolica* Fisch.) (сем. Fagaceae), клена (*Acer mandshuricum* Maxim.) (сем. Aceraceae) и маакии (*Maackia amurensis* Rupr.et Maxim.) (сем. Leguminosae); Приморский край, Уссурийский заповедник, 17.04.1969, № 27, под корой ильма (*Ulmus propinqua* Koidz.) (сем. Ulmaceae); Сахалинская обл., Кунашир, Серноводск, 23.09.1972, № 177, 178, под корой березы (*Betula mandshurica* (Regel) Nakai) (Betulaceae); там же, Менделеево, 22.09.1976, № 94, 25.09.1976, № 105, в лубе березы (Н. Кривошеина).

Описание. Личинка. Тело удлиненное, белое с легким желтоватым оттенком и с четкой сегментацией, слегка расширено в среднем отделе, сужено и закруглено в переднем отделе и не расширено сзади. Все брюшные сегменты с четкими овальными ползательными валиками, но на границе III грудного и I брюшного сегментов значительно меньше остальных. Анальная пластинка расположена в среднем отделе последнего сегмента, поперечная, с параллельными передней и задней сторонами, не сужена и равномерно закруглена на боковых сторонах (рис. 1, *4*). Ее длина в 4 раза меньше ширины. Анальная щель продольная.

Ползательные валики широкие с шипиками различных размеров, часть которых образуют поперечные ряды различной длины (рис. 1, *6*). Поля ограничены спереди и сзади простым рядом небольших сближенных однородных шипиков (a, b). К ним примыкают 2 ряда более крупных шипиков (c, d), между которыми расположены 4 ряда мелких структур. Крупные шипики сопровождают разрозненные мелкие шипики.

Передние дыхальца удлиненные, лопастевидные, их передняя часть разделена на 2 части, каждая из которых несет по 10 пальцевидных выступов со стигмальными овальными отверстиями на вершине (рис. 1, *2*). Задние дыхальца расположены на коротких цилиндрических бугорках в среднем отделе последнего сегмента (вид сбоку, рис. 1, *3*). Бугорки удалены друг от друга на расстояние, в 2 раза превышающее их ширину (рис. 1, *4*). Дыхальца с удлиненным атриумом, с тремя выступами в верхнем отделе, из них один более узкий, удален на большее расстояние от двух более широких и сближенных (рис. 1, *5*). Все они несут на вершине по одному овальному отверстию, окруженному узкой полоской темных решетчатых структур, занимающих всю вершин-

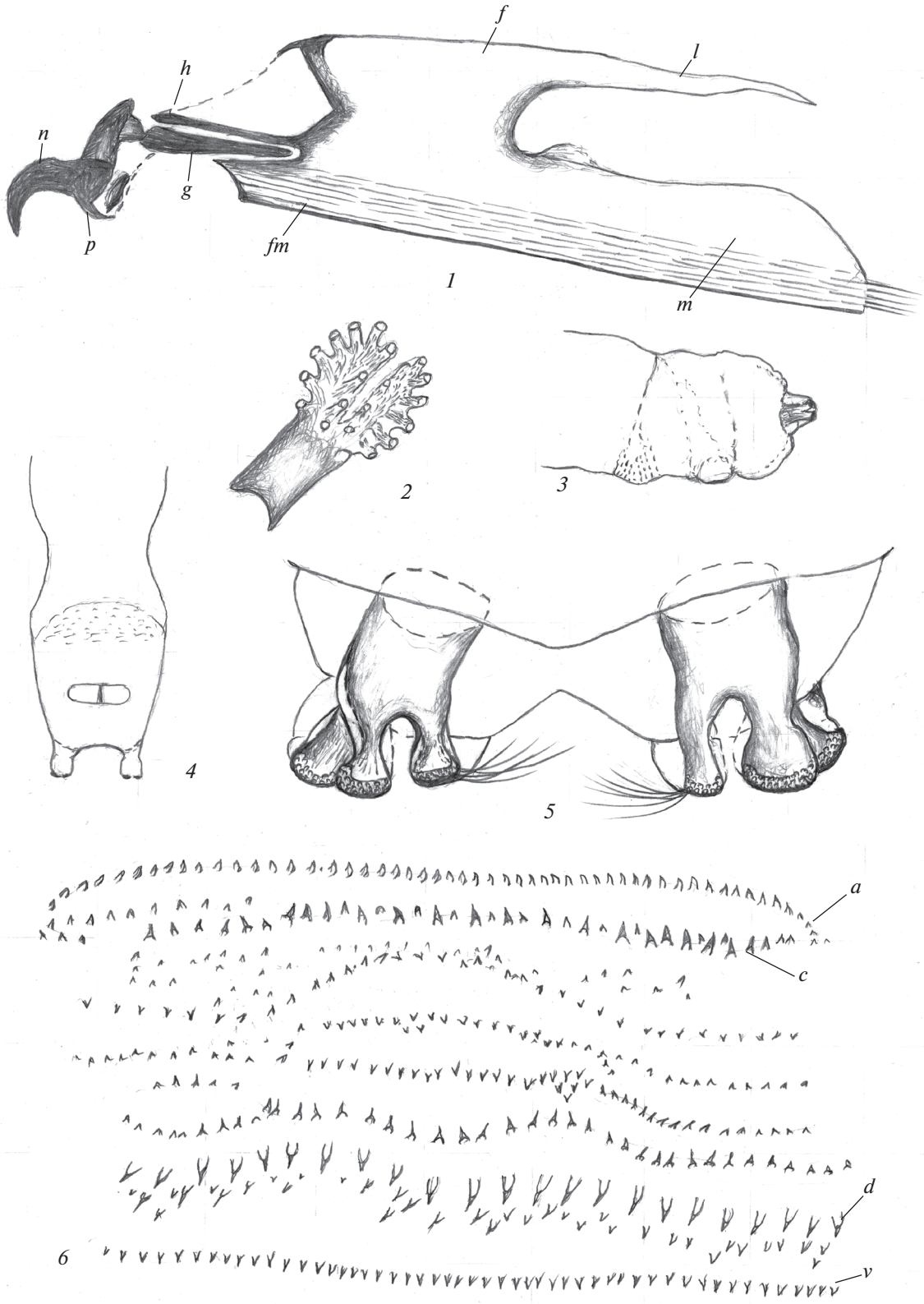


Рис. 1. Личинка *Strongylophthalmyia stackelbergi* Krivosheina 1981: *1* – ротоглоточный аппарат, *2* – переднее дыхальце, *3* – терминальный конец тела сбоку, *4* – терминальный конец тела снизу, *5* – задние дыхальца, *6* – кутикулярные структуры последнего сегмента тела (*f* – фарингеальный склерит, *g* – гипостомальный склерит, *h* – парастомальный склерит, *k* – фарингеальная мембрана, *l* – дорсальный отросток фарингеального склерита, *m* – вентральный отросток фарингеального склерита, *n* – ротовые крючки, *p* – вентральный выступ базального склерита ротовых крючков).

ную часть выступов. Стигмальная пластинка дыхалец с хорошо развитыми перисперакулярными железами, несущими длинные темные волоски.

Ротоглоточный аппарат с достаточно хорошо склеротизованными ротовыми, гипостомальными и парастомальными склеритами и светлым, практически прозрачным фарингеальным склеритом (рис. 1, *1*). Фарингеальная мембрана хорошо развита, массивная. Ротовые крючки обычной серповидной формы, акцессорные склериты отсутствуют. Вентральный выступ базального склерита ротовых крючков узкий, удлиненный, направлен назад. Дорсальный отросток фарингеального склерита узкий, короче вентрального. Вентральный отросток широкий массивный, с небольшим слабо очерченным дорсальным бугорком в основании.

Длина тела 5 мм.

Пупарий удлиненно-овальный, слегка сужен на уровне грудных и трех последних брюшных сегментов, светло-коричневый, окрашен равномерно, заметно уплощен дорсо-вентрально. Дорсальная и вентральная поверхности сегментов на большем протяжении гладкие. Боковые стороны брюшных сегментов с узкими складками, наиболее заметными на четырех последних брюшных сегментах.

Передние дыхальца по строению соответствуют аналогичным структурам личинок, двухлопастные, ветвистые, расположены на боковой стороне I грудного сегмента (рис. 2, *8, 9*). Последний сегмент тела с конусовидными бугорками, на вершине которых расположены задние дыхальца (рис. 2, *10*). Вершина атриума с одним более узким выступом, четко отделенным от более сближенных двух других относительно широких выступов. В целом структура атриума аналогична его структуре у личинок, но бугорки, несущие дыхальца, иной формы. Они конусовидные, в основании удалены друг от друга на расстояние, не превышающее размер дыхалец.

Длина пупария 3.5 мм.

Биология. Личинки предпочитают лежащие на земле или нависающие над землей стволы березы, ильма, ясеня, клена, дуба и маакии амурской. Обитают в частично переработанном, буроватом лубе или в относительно свежем лубе вблизи скоплений сока. Перед окукливанием личинки концентрируются в верхних частях луба. Пупарии встречаются в темном лубе среди древесной трухи непосредственно под коркой. На территории Лазовского заповедника личинки обнаружены в стволах дуба в свалке стволов около арбузной бахчи, заселенных личинками дровосеков *Mesosa myops* Dalman 1817, и златками (Н. Кривошеина, М. Кривошеина, 2019). Личинки *S. stackelbergi* сосредоточены преимущественно с нижней стороны стволов, часто непосредственно в колыбельках дровосеков. В таких же свалках около бахчи, в стволах маакии амурской с сохранившимися узкими полосками свежего луба, перемежающегося с участками частично переработанного бурого луба, личинки *S. stackelbergi* обитают в лубяных волокнах, частично пронизанных мицелием, на границе с заболонью. Совместно с ними встречаются небольшие личинки-сапрофлеофаги *Teucholabis esakii* (Alexander 1924) и *T. yezoensis* Alexander 1924 (Limoniidae). На относительно свежих участках луба первоначально поселяются личинки-флеофаги – *Lenitovena pteropleuralis* (Hendel 1927) (Tephritidae), вблизи которых поселяются личинки жуков *Elacatis kraatzii* Reitter 1879 (Othniidae). Тип питания личинок жуков не известен, но судя по их постоянным биотопическим связям с личинками пестрокрылок, они способны питаться или непосредственно соком, или пропитанными соком субстратами. На частично отработанных этими видами субстратах им постоянно сопутствуют личинки-сапронекрофаги львинок *Maackiana laminiformis* Krivosheina 1973 (Stratiomyidae). Вокруг скоплений этих видов постоянно присутствуют хищные личинки жуков Histeridae, двукрылых *Lonchaea* Fallén 1820 (Lonchaeidae) и *Phaonia* Robineau-Desvoidy 1830 (Muscidae). Совместно с личинками *S. stackelbergi* в лубяных волокнах встречаются личинки *Milichiella argyrogaster* (Perris 1876) (Milichiidae), являющиеся широко известными сапрофагами, питающимися древесными остатками (Ferrar 1987), и личинки-сапроксилофаги Sciaridae. На участках с плесенью под корой клена личинки *S. stackelbergi* встречались совместно с коллемболами, а хищники были представлены личинками *Phaonia* sp. (Miscidae).

На о-ве Кунашир имаго выведены в основном из лубяных волокон упавших стволов березы. Кора стволов достаточно прочная, но эпидермис отходит в виде тонкой пленки. Под корой в скоплениях натеков сока встречались личинки рассмотренного вида *Strongylophthalmyia*, но взрослые личинки, как правило, концентрировались непосредственно под эпидермисом.

Распространение. Вид зарегистрирован в Приморском крае (Лазовский и Уссурийский заповедники) и на о-ве Кунашир (Менделеево, Серноводск).

Strongylophthalmyia ustulata (Zetterstedt 1847) (рис. 2, *1–7*)

Материал. 4 личинки, 6 ♂♂, 5 ♀♀. **Россия**, Московская обл., Красная Пахра, 20.05.1973; Вологодская обл., Никольское, 6.06.1983, № 122, 123; Краснодарский край, ст. Северская, 10.07.1970, № 61, 62; Бурятия, Бабушкин, 5.06.1976, 6.06.1976, № 92, 96, 107, 108 (Н. Кривошеина); Амурская обл, Кундур, 4.05.1975, 14.05.1975, № 95, 99, 165 (А. Зайцев), личинки под корой осины – *Populus tremula* L. (сем. Salicaceae).

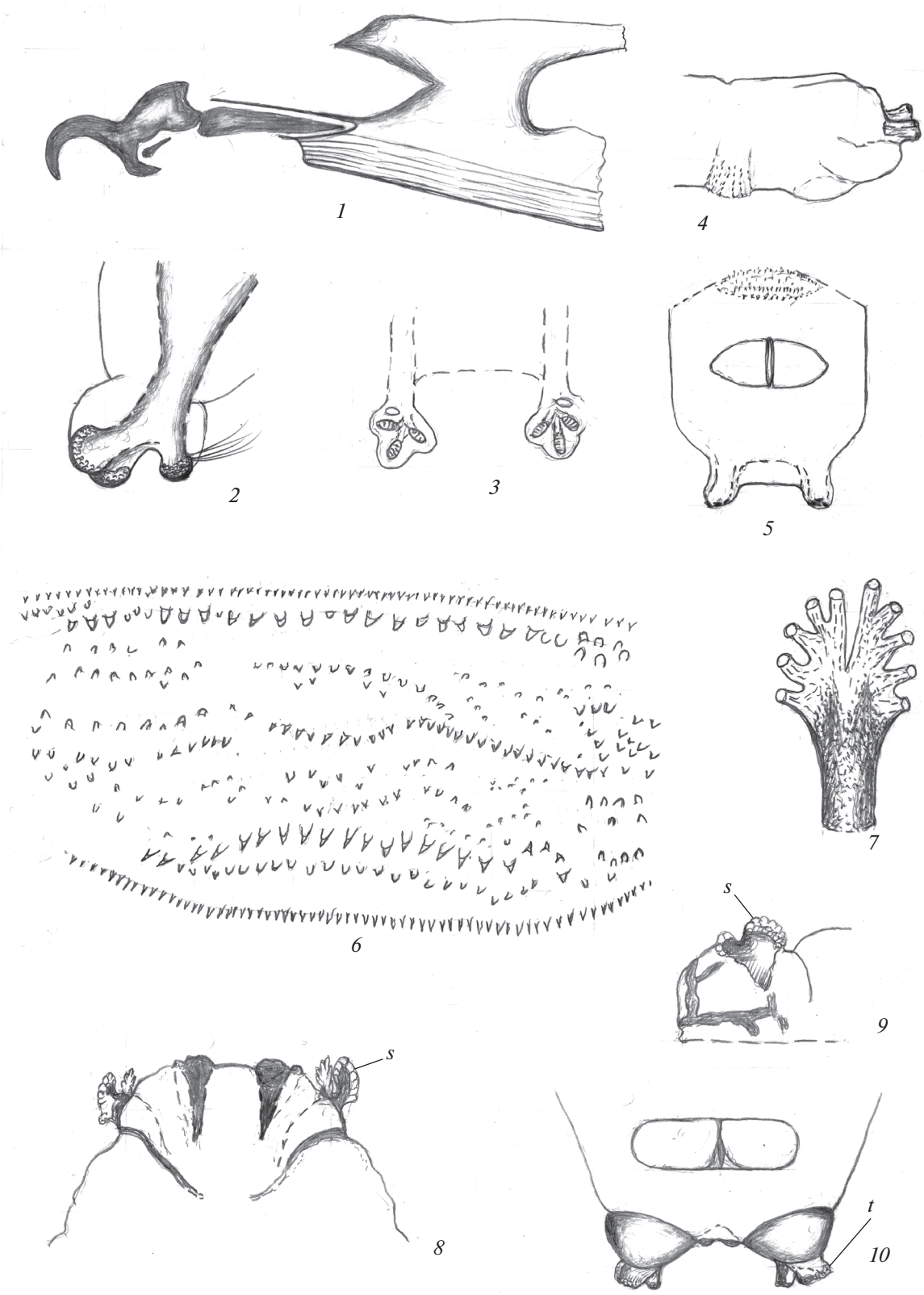


Рис. 2. Личинка *Strongylophthalmyia ustulata* (Zetterstedt 1847) (*1–7*), пупарий *Strongylophthalmyia stackelbergi* Krivosheina 1981 (*8–10*): *1* – ротоглоточный аппарат; *2*, *3* – задние дыхальца; *4*, *5* – терминальный конец тела сбоку и снизу; *6* – кутикулярные структуры последнего сегмента тела; *7* – переднее дыхальце; *8*, *9* – передний конец тела снизу и сбоку; *10* – терминальный конец тела снизу: *s* – переднее дыхальце, *t* – заднее дыхальце.

Описание. Личинка. Тело светло-желтое, с четкой сегментацией и поперечными овальными ползательными валиками, несущими поперечные ряды заостренных и овальных шипиков различных размеров. Шипики образуют четкий широкий параллельносторонний поясок (вид сбоку), ограниченный спереди и сзади рядом небольших и однородных, плотно сидящих шипиков. На границе III грудного и I брюшного сегментов валик меньших размеров и с более слабо выраженными шипиками. Сегменты тела гладкие, без развитых бугорков или папилл. Последний сегмент с дорсальной стороны с глубокой продольной узкой срединной складкой, доходящей до основания бугорков (рис. 2, *4*). Такие же глубокие складки расположены на наружной стороне сегмента, сбоку от бугорков. Терминальный конец последнего сегмента с двумя короткими светлыми цилиндрическими бугорками, которые окрашены, как и все сегменты тела, и которые несут на вершине задние дыхальца. Терминальные бугорки широко расставлены, удалены друг от друга на расстояние, в 2 раза превышающее ширину бугорка (рис. 2, *5*).

Анальная пластинка поперечно-овальная с продольной узкой щелью. Ширина пластинки в 2.5 раза превосходит ее длину (рис. 2, *5*).

Трахейная система амфипнейстического типа. Передние дыхальца расположены на боковой стороне грудных сегментов, на границе I и II грудных сегментов. Дыхальца лопастевидные, с двумя разветвленными вершинными долями, несущими по 5 пальцевидных коротких выступов (рис. 2, *7*). Атриум удлиненный, цилиндрический, длина его неразветвленного основания равна длине разветвленного вершинного отдела. Задние дыхальца с удлиненным атриумом, вершина которого с тремя короткими выступами, из которых один несколько у́же двух других и отделен от них широкой выемкой (рис. 2, *2*, *3*). На вершинах всех выступов по одному стигмальному отверстию, окруженному темной полоской из решетчатых структур, занимающей всю вершинную часть выступов (рис. 2, *2*). Поверхность стигмальной пластинки с периспиракулярными железами, несущими длинные волоски.

Ротоглоточный аппарат типичного для личинок круглошовных двукрылых строения, с хорошо развитыми серповидными ротовыми крючками, но без акцессорных, дополнительных, склеритов (рис. 2, *1*). Вентральные выступы ротовых крючков (мандибул) достаточно массивные, конусовидные, их вершина направлена назад. Гипостомальные и парастомальные склериты удлиненные, последние стержневидные. Фарингеальный склерит массивный, но светлый, слабо склеротизован. Его дорсальные отростки узкие, короче массивных вентральных. Вентральные отростки фарингеального склерита с небольшим дорсальным бугорком в основании. Фагингеальная мембрана хорошо развита, широкая, что подтверждает отсутствие хищничества.

Биология. Личинки зарегистрированы под пологом деревьев только в стволах осин, преимущественно лежащих на земле или опирающихся на ветви и нависающих на небольшой высоте над землей. В Краснодарском крае личинки обитали в лежащих на земле под пологом леса стволах осины, где концентрировались с их северной стороны. Личинки обитали в толстой коре, местами светлой, почти свежей, с ходами короедов; взрослые личинки концентрировались на участках с переработанными волокнами в темной трухе под коркой вблизи трещин. Под корой личинкам сопутствовали личинки-некрофаги Lonchaeidae, личинки-сапронекрофаги *Neopachygaster meromelaena* Dufour 1841 (Stratiomyidae) и хищные личинки Empididae.

В Вологодской обл. личинки были характерны для смешанных переувлажненных лесов вблизи водоемов. Личинки обитали в лежащих на земле стволах осины преимущественно с темным, значительно переработанным лубом, где концентрировались на теневой стороне стволов в темной трухе непосредственно под коркой. Личинки были рассеяны по стволу, иногда наблюдались скопления нескольких экземпляров. На территории Бурятии (Бабушкин) и Амурской обл. (Кундур) личинки также были обнаружены в лубяных волокнах лежащих на земле стволов и их обрубков, где обитали как в толще луба, так и в его поверхностных слоях непосредственно под коркой. В качестве их спутников среди волокон луба были отмечены личинки-сапронекрофаги *Homalocephala albitarsis* Zetterstedt 1838 [=*H. biumbrata* (Wahlberg 1839)] (Otitidae).

Личинки – сапрофлеофаги, питаются бродящим соком и разлагающимся лубом, в конце развития у взрослых личинок преобладает сапронекрофагия, т.е. питание органическими остатками животного происхождения.

Распространение. Вид распространен в Европе, включая европейскую часть России, а также в Бурятии и Амурской обл.

Strongylophthalmyia pictipes Frey 1935

Материал. 2 пупария, 2 ♂♂, 1 ♀. **Россия**, Горный Алтай, Артыбаш, 21.06.1981, № 139, личинки под корой осины, вылет имаго 30.06.1981; Бурятия, Бабушкин, 5.06.1976, № 94; 6.06.1976, № 107, 110, под корой осины; там же 7.06.1976 № 123; 10.06.1976 № 156, под корой березы – *Betula* sp. (Н. Кривошеина).

Распространение. Вид описан по материалам из Финляндии, зарегистрирован на территории России в Горном Алтае (Артыбаш) и в Бурятии (Бабушкин).

Биология. Материал по личинкам недостаточен для их морфологического исследования, поэтому приводится только описание мест обитания личинок *S. pictipes*.

Личинки были обнаружены в лесных насаждениях на открытых местах, вдоль линий электропередач, в лежащих на земле стволах осины (Бурятия, Бабушкин). Личинки встречались среди лубяных волокон, при этом взрослые личинки концентрировались в их верхних слоях непосредственно под коркой. Их обычно сопровождали личинки-сапронекрофаги рода *Homalocephala* Zetterstedt 1838 (Ulidiinae) и хищные личинки *Megamerina dolium* (Fabricius 1805) (Megamerinidae).

На Алтае личинки обнаружены в стволе осины, нависающей над землей на высоте 1 м. Ствол заселен личинками дровосека *Saperda*, а толстые ветки заселены короедами рода *Trypophloeus* Fairmaire 1869. Кора прочная, луб местами светлый, местами темный, по границе светлого и темного луба обитают личинки-сапронекрофаги *Xylomya czekanovskii* Pleske 1925 (Xylomyidae). По границе старых ходов личинок усачей на участках с черным лубом обитают личинки-сапронекрофаги *Neopachygaster secernibilis* Krivosheina 1973 (Stratiomyidae). За ними охотятся по всему стволу личинки *Phaonia* sp. (Muscidae). Среди волокон луба обитают личинки-сапрофаги *Pseudotephritis corticalis* (Loew 1873) (=*trypetoptera* Hennig 1939) и личинки-сапронекрофаги *Lonchaea* sp. (Lonchaeidae). Вокруг сучков под коркой энергично перерабатывают лубяные волокна личики Sciaridae. Личинки *S. pictipes* встречаются среди лубяных волокон в различных участках коры, но предпочитают поверхностные слои волокон непосредственно под коркой, где концентрируются также пупарии.

Личинки двух исследованных видов различаются следующим образом.

– Передние дыхальца несут около 20 пальцевидных выступов. Анальная пластинка узкая, параллельносторонняя, ее ширина в 4 раза превышает длину. Вершина вентрального выступа базального склерита мандибул узкая, заостренная, направлена назад. Конусовидные бугорки пупария, несущие задние дыхальца, разобщены. Ползательные валики вдоль средней линии не менее чем с 8 поперечными рядами шипиков. Личинки обитают под корой дуба, клена, маакии, ильма и березы..... .....*Strongylophthalmyia stackelbergi* Kriv.

– Передние дыхальца несут не более 10 пальцевидных выступов. Анальная пластинка несколько расширена, ее ширина в 2.5 раза превосходит длину. Вершина вентрального выступа базального склерита мандибул конусовидная, направлена назад. Ползательные валики вдоль средней линии не более, чем с 6 поперечными рядами шипиков. Личинки обитают под корой осины..... .....*Strongylophthalmyia ustulata* (Zett.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До последнего времени положение семейства в системе Acalyptrata окончательно не установлено. Род *Strongylophthalmyia* сближался то с Psilidae, то с Tanypezidae. Имеющиеся сведения по изученным личинкам Psilidae (Ferrar, 1987) говорят об их существенных отличиях от личинок *Strongylophthalmyia*. Так, для личинок *Chyliza* Fallén 1820 и *Psila* Meigen 1803 характерны массивные гипостомальные склериты и слабо выраженный вентральный выступ базального склерита мандибул. Отростки фагингеального склерита равной длины или даже дорсальные несколько превосходят вентральные. Не выражен дорсальный бугорок вентрального фарингеального отростка. Склеротизованные бугорки, несущие задние дыхальца, слиты или сближены в основании. Перитрема дыхалец массивная и сильно склеротизована. Передние дыхальца в виде простой веерoвидной пластики с 5–15 пальцевидными выступами. Личинки в стеблях и на корнях различных растений, фитофаги, отдельные виды наносят существенный вред корнеплодам.

Кажется вполне закономерным вывод о существенном отличии видов рассматриваемого рода от представителей семейства Psilidae, в состав которого род был включен при описании (Heller, 1902).

Семейство Tanypezidae представлено в основном в Неотропическом регионе, в Палеарктике известен один вид *Tanypeza longimana* Fallén 1820, который вместе с *T. picticornis* Knab & Shannon, 1916 был зарегистрирован в Америке севернее Мексики (Foote, 1970).

Опубликованное морфологическое исследование личинки *T. longimana* (Foote, 1970) говорит о некотором ее сходстве с личинками *Strongylophthalmyia*. Для личинки характерны удлиненные, двуветвистые с 17 пальцевидными выступами передние дыхальца, хорошо развиты вентральные конусовидные выступы базальных склеритов мандибул, вершины которых направлены вентрально вниз или назад, удлиненные гипостомальные склериты. Но наблюдается совершенно иной тип строения заднего отдела трахейной системы и задних дыхалец, хотя образ жизни личинок обоих родов однотипен. Наблюдаются также различия в строении дорсальной перемычки и дорсальных отростков фарингеального склерита ротоглоточного аппарата. Таким образом, можно отметить несколько большее сходство рода *Strongylophthalmyia* с *Tanypeza* Fallén 1820, чем с представителями Psilidae, но в целом для решения таксономических вопросов необходимо дальнейшее более детальное исследование всего комплекса признаков родственных групп Acalyptrata.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кривошеина Н.П., 1981. Новые палеарктические виды двукрылых рода *Strongylophthalmyia* Hell. (Diptera, Strongylophthalmyiidae // Энтомологическое обозрение. Т. 60. Вып. 1. С. 183–186.

Кривошеина Н.П., Кривошеина М.Г., 2019. Ксилофильные двукрылые (Insecta, Diptera) Лазовского государственного заповедника (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 4. № 3. С. 78–92.

Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А., 1977. Определитель личинок хищных насекомых – энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука. 392 с.

Шаталкин А.И., 1981. *Claraeola crassula* sp. n. (Pipunculidae) и *Strongylophthalmyia raricornis* sp. n. (Strongylophthalmyiidae) – новые своеобразные двукрылые фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 60. № 5. С. 791–793.

Шаталкин А.И., 1993. К систематике мух семейства Strongylophthalmyiidae (Diptera) // Зоологический журнал. Т. 72. № 10. С. 124–131.

Colless D.Y., McAlpine D.K., 1970. Diptera (Flies). Chapter 34. The Insects of Australia. Australia: Melbourne University Press. P. 656–670.

Cogan B.H., 1980. Family Tanypezidae. In: Crosskey R.W. (ed.). Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region. London: British Museum (Natural History). P. 588.

Ferrar P., 1987. A Guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha. Entomonograph V. 8. Part 1: text. Leiden – Copenhagen: E.J. Brill/ Scandinavian Science Press. 478 p.

Foote B.A., 1970. The larvae of *Tanypeza longimana* (Dipteras: Tanypezidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 63. P. 235–238.

Frey R., 1935. Neue Diptera brachycera aus Finland und angrenzenden Ländern. III // Notula Entomologica. V. 15. P. 97–101.

Heller K.M., 1902. Strongylophthalmyia nom. nov. für *Strongylophthalmus* Hendel // Wiener entomologische Zeitung. Bd. 21. P. 226.

Hendel F., 1902. *Strongylophthalmus*, eine neue Gattung der Psiliden // Wiener entomologische Zeitung. Bd. 21 (5). P. 179–182.

Hennig W., 1958. Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen // Beiträge zur Entomologie. Bd. 8 (5/6). P. 506–688.

Iwasa M., 1992. The genus *Strongylophthalmyia* Heller (Diptera, Strongylophthalmyiidae) from Japan, with descriptions of two new species // Japanische Journal of Entomology. V. 60 (3). P. 660–666.

Iwasa M., 1995. Occurrence of *Strongylophthalmyia ustulata* Zetterstedt (Diptera, Strongylophthalmyiidae) from Japan and North Korea // Japanische Journal of Entomology. V. 63. P. 57–58.

Iwasa M., 1998. Family Strongylophthalmyiidae. In: Papp L., Darvas B. (eds). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. V. 3. Higher Brachycera. Budapest: Science Herald. 880 p.

Krivosheina N.P., 1984. Family Strongylophthalmyiidae. In.: Soós A. and Papp L. (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. V. 9. Micropezidae – Agromyzidae. Budapest: Akadémiai Kiadó. P. 27–28.

Pechuman L.L., 1943. Notes on the biology of *Chyliza notata* (Diptera, Psilidae) // Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. V. 38. P. 97.

Shatalkin A.I., 1995. New and little known species of Lauxaniidae and Strongylophthalmyiidae (Diptera) // Russian Entomological Journal. V. 4. № 1–4. P. 145–157.

Steyskal G.C., 1971. Notes on the genus *Strongylophthalmyia* Heller, with a revised key to the species (Diptera: Strongylophthalmyiidae) // Annals of the Entomological Society of America. V. 64 (1). P. 141–144.

Steyskal G.C., 1977. Family Strongylophthalmyiidae. In: M.D. Delfinado, D.E. Hardy (eds). A catalog of the Diptera of the Oriental Region. V. III. Honolulu: University Press of Hawaii. P. 21–23.

Teskey H.J., 1976. Diptera larvae associated with trees in North America // Memoirs of the Entomological society of Canada. № 100. P. 1–51.

Wehrle L.P., 1930. A note on the food habits of *Chilyza erudita* Mel. (Diptera) // Journal of Economic Entomology. V. 23. P. 286.

FIRST DATA ON THE LARVAL MORPHOLOGY OF THE GENUS *STRONGYLOPHTHALMYIA* HELLER 1902 (DIPTERA, STRONGYLOPHTHALMYIIDAE)

N. P. Krivosheina*

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

**e-mail: dipteranina@rambler.ru*

Larvae of the genus *Strongylophthalmyia* Heller 1902 (Diptera, Strongylophthalmyiidae) have been discovered for the first time to develop under the bark of deciduous trees (*Betula* sp., *Populus* sp., *Quercus* sp., *Acer* sp. and *Maackia* sp.). They prefer fallen or broken trunks, inhabiting partly consumed or fresh bast near sap aggregations. The larvae are saprophloeophages, mature larvae being sapronecrophages. The larvae have dendritic branching anterior spiracles and peculiar three-lobed posterior spiracles situated in the middle of the posterior margin of the ultimate body segment. The pharyngeal sclerite shows a weakly developed dorsal tubercle at the base of the ventral cornua. The morphological features of the larvae testify to the correct conclusion drawn by Hennig who promoted this genus into a separate family.

Keywords: Strongylophthalmyia, *S. stackelbergi*, *S. ustulata*, *S. pictipes*, saprophloeophages, sapronecrophages, dendrobionts, larvae, morphology, description, key

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 660–670

УДК 599.322/.324;57.022

ЗАВИСИМОСТЬ РОСТА И ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ВОДЯНЫХ ПОЛЕВОК (*ARVICOLA AMPHIBIUS*, RODENTIA, ARVICOLINAE) ОТ СЕЗОНА РОЖДЕНИЯ И СЕМЕЙНЫХ ФАКТОРОВ

© 2021 г. Г. Г. Назарова[a, *], Л. П. Проскурняк[a], Е. И. Южик[a, b]

[a] *Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия*

[b] *Институт молекулярной патологии и патоморфологии ФИЦ фундаментальной и трансляционной медицины, ул. Тимакова, 2, Новосибирск, 630117 Россия*

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

Поступила в редакцию 28.02.2020 г.
После доработки 18.03.2020 г.
Принята к публикации 04.04.2020 г.

В условиях вивария изучены рост и половое созревание водяных полевок, потомков постоянных родительских пар, в зависимости от календарных сроков рождения (май или сентябрь), семейной принадлежности и характеристик семейной среды (масса тела родителей, величина помета и соотношение полов при рождении). Результаты множественного регрессионного анализа показали, что ключевую роль в регуляции роста и репродуктивного развития у водяной полевки играют внутригодовые изменения длительности светового периода. По окончании зимнего периода половое созревание особей весенней когорты, судя по клеточному составу вагинальнах мазков у самок, содержанию тестостерона в крови самцов и аногенитальному расстоянию самцов, происходит быстрее, чем у особей осенней когорты. Показано, что масса тела имеет бóльшее значение для наступления готовности к размножению, чем возраст, поскольку особи осенних когорт, достигшие половой зрелости, не отличались по массе тела от весенних. На динамику массы тела достоверно влияет семейная принадлежность. Возраст полового созревания водяных полевок снижается с увеличением массы тела матери и доли самцов в помете при рождении.

Ключевые слова: водяная полевка, *Arvicola amphibius* L., сезон рождения, семья, рост, половое созревание, масса тела, тестостерон

DOI: 10.31857/S0044513421040127

Сезонная цикличность репродуктивной и метаболической активности наблюдается почти повсеместно среди живых организмов, эволюционировавших в умеренных и полярных широтах. Размножение – энергетически затратный процесс, находящийся под контролем разнообразных сигналов абиотической и биотической среды (Trainor et al., 2006; Bronson, 2009), благодаря этому рождение и воспитание потомства происходит в наиболее благополучное время года. Для видов, которые характеризуются коротким сроком беременности и которые обитают в умеренных широтах, – хомяков, мышевидных грызунов и полевок – нейроэндокринная активация репродуктивной оси происходит на исходе зимы и ранней весной, с увеличением продолжительности светового дня.

В регуляции полового созревания сезонноразмножающихся грызунов ключевую роль играет информация о продолжительности светового периода и направлении его изменения (Bronson, 2009). Хотя нейробиологическая основа до конца не ясна (Plant, 2015), известно, что гипоталамус животных с сезонным ритмом размножения обладает высокой пластичностью (Ebling, 2014). Для запуска центрального механизма полового созревания необходим специфический нервный сигнал из преоптической области гипоталамуса, тесно связанной с циркадными ритмами (Plant, 2012). В настоящее время ключевым триггером высвобождения гонадолиберина и запуска полового созревания считают кисспептин, секретируемый нейронами аркуатного ядра гипоталамуса (Cameron, 2011; Uenoyama et al., 2019). Важное значение имеет соматотропная гормональная ось, основные эффекторы которой – гормон роста и инсулиноподобный фактор роста 1 (Bartke et al., 2013; Yuan et al., 2012). Линии мышей с мутациями, снижающими функциональность соматотропной оси, имеют бóльшую продолжительность жизни и отсроченное половое созревание

по сравнению с мышами контрольной линии (Bartke et al., 2013). Все это свидетельствует о тесной сопряженности характеристик жизненного цикла, которые находятся под контролем факторов внешней среды и имеют существенную генетическую составляющую (Bronson, 1988; Bartke et al., 2013; Falconer, 1984).

Для мышевидных грызунов умеренных широт характерна поливариантность онтогенетического развития в зависимости от сезона рождения (Оленев, Григоркина, 2014). Такая гетерогенность популяции позволяет наиболее полно реализовать ее репродуктивный потенциал, а также поддерживать численность и генетическое разнообразие в популяции. Водяной полевке (*Arvicola amphibius* L.), обитающей в подтаежной зоне Западной Сибири, свойственна строгая сезонность размножения, причем длительность репродуктивного периода зависит от фазы популяционного цикла (Евсиков и др., 2001). Характеристики жизненных циклов особей разных когорт и влияющие на них факторы в настоящее время остаются слабо изученными.

Цель – изучить рост и половое созревание водяных полевок в зависимости от сезона рождения и условий раннего развития, связанных с семейной принадлежностью и характеристиками семейной среды (масса тела родителей, величина помета и соотношение полов при рождении). Задачи: 1) выяснить динамику роста особей весенней и осенней когорт водяной полевки, полученных от постоянных родительских пар, содержащихся в условиях естественного светового режима, стабильных температурных и кормовых условиях; 2) оценить содержание тестостерона в крови самцов в период полового созревания и выяснить его связь с сезоном рождения и массой тела; 3) оценить зависимость скорости роста и полового созревания от семейной принадлежности, массы тела родителей, величины и полового состава пометов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на водяных полевках, содержащихся в условиях вивария, при естественном световом режиме и свободном доступе к воде и корму (распаренная зерновая смесь, морковь, трава, пророщенный овес). Генетическая гетерогенность виварных животных поддерживается за счет пополнения особями из природных популяций и учета коэффициента родства при подборе родительских пар (не более 12.5%). В 2018 г. средний коэффициент инбридинга в лабораторной колонии составлял 6.01%.

В 2018 г. из 8 самцов и 8 самок возраста 289–478 дней были сформированы репродуктивные пары, которые содержались в соединенных трубкой-переходом клетках (25 × 25 × 48 см) в периоды 16–28 апреля и 12 августа–2 сентября без изменения состава пар. Факт спаривания и наступления беременности устанавливали по: 1) наличию спермы в вагинальном мазке; 2) наступлению продолжительного диэструса; 3) увеличению массы тела самки. Самца отсаживали от самки на 14–18-й день беременности. Детенышей отсаживали от матери в возрасте трех недель и содержали индивидуально.

От каждой пары получено 2 помета – один весной (8–13 мая), другой осенью (3–5 сентября). Средний интервал между родами составил 117 дней. Всего изучено 29 животных, родившихся весной (11 самцов и 18 самок), и 27 животных, родившихся осенью (17 самцов и 10 самок). Все исследуемые особи дожили до наступления половой зрелости.

Оценка роста и полового созревания

Индивидуально меченых детенышей взвешивали на весах “Ohaus sc6010”. Взвешивание проводили еженедельно от рождения до 10-недельного возраста, а в зимний период (январе и феврале), а также в мае, июне, августе и сентябре – в последнюю декаду каждого месяца; в период быстрого весеннего роста и полового созревания (в марте–апреле) – еженедельно, оценивая при этом их половую зрелость.

Наступление половой зрелости у самок определяли по: 1) открытию влагалища; 2) наличию ороговевших чешуй в вагинальном мазке (не менее 50% от общего числа клеток) – состояния, свидетельствующего о готовности самок к спариванию (Назарова и др., 2007). Половое созревание самцов оценивали по аногенитальному расстоянию. К половозрелым относили особей с аногенетальным расстоянием, превышающим 26 мм (Назарова, 2011).

Определение содержания тестостерона в крови

Уровень тестостерона в крови самцов определяли однократно 18.03.2018, в период полового созревания. Кровь брали из ретроорбитального синуса. Из крови выделяли сыворотку, затем ее хранили в пластиковых микропробирках при –20°С. Определение концентрации тестостерона (нМ/л) в сыворотке осуществляли с помощью набора реагентов для иммуноферментного анализа (ЗАО “Вектор-Бест”, г. Новосибирск). Чувствительность набора 0.2 нмоль/л, коэффициент вариации не превышает 8%. Концентрацию определяли по калибровочной кривой после измерения оптической плотности раствора с образцами сыворотки при основной длине волны 450 нм и референтной длине волны 620 нм на спектрофотометре “PowerWave XS2”.

Таблица 1. Масса тела родителей, плодовитость и половой состав пометов в зависимости от сезона года

Сезон года	Масса тела, г				Величина помета		Соотношение полов (% самцов)	
	матерей			отцов				
	при покрытии	после родов	при отъеме детенышей	при покрытии	при рождении	при отъеме от матери	при рождении	при отъеме от матери
Весна	144.2 ± 11.6	163.0 ± 9.9	140.9 ± 10.1	205.3 ± 10.2	4.2 ± 0.3	3.8 ± 0.4	35.0 ± 8.9	37.1 ± 8.3
Осень	182.3 ± 14.2	183.5 ± 14.2	146.2 ± 9.6	211.9 ± 8.4	4.4 ± 0.5	4.1 ± 0.5	58.5 ± 11.5	61.0 ± 11.3
Достоверность различий *p*	<0.001	<0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05

Статистический анализ данных

Статистическую обработку данных проводили, используя программу “Statistica 6.1”. Влияние сезона рождения, семейной принадлежности, пола на рост потомства определяли с помощью многомерного анализа (модуль “общая линейная модель”, GLM). В качестве факторных переменных использовали сезон рождения и идентификационный номер родительской пары. Сезон рождения включали в анализ как случайный фактор. Пол учитывали как ковариату. Влияние вышеперечисленных факторов на возраст полового созревания потомства и массу тела при достижении половой зрелости проводили отдельно для самцов и самок.

Для выяснения влияния на возраст полового созревания характеристик родителей (масса тела при спаривании) и условий семейной среды (величина помета, процент самцов при рождении) использовали общую линейную модель, включая сезон рождения как категориальную переменную.

Для оценки влияния сезона на гормональный статус самцов использовали непараметрический критерий Манна–Уитни, т.к. распределение уровня тестостерона в крови отличалось от нормального. Связь между содержанием тестостерона в крови с другими признаками устанавливали с помощью корреляции Спирмена. Для оценки достоверности сезонных различий признаков с нормальным распределением использовали критерий Шеффе. Различия между частотами устанавливали по методу χ^2. Средние значения в таблицах и тексте приведены со своими стандартными ошибками. Уровень статистической значимости принят $p < 0.05$.

Работа выполнена в соответствии с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Масса тела родителей, величина помета и соотношение полов при рождении в разные сезоны года

В апреле–мае масса тела размножавшихся самок при покрытии и родах была достоверно ниже, чем в августе–сентябре. Величина помета при рождении, отъеме от матери и половой состав пометов не различались (табл. 1).

Рост потомства

Результаты анализа зависимости массы тела потомства в разном возрасте от сезона рождения, семейной принадлежности (идентификационного номера родительской пары) и пола, выполненного с помощью GLM, приведены в табл. 2. Достоверное влияние сезона рождения обнаружено в возрасте трех недель и сохранялось до июня следующего года, т.е. во взрослом состоянии. Половые различия массы тела установлены, начиная с возраста шести недель. Графики динамики массы тела самок и самцов весенней и осенней когорт представлены на рис. 1*а*–1*в*.

Влияние семейной принадлежности обнаружено уже при рождении и сохранялось на протяжении всего исследованного периода онтогенеза, что свидетельствует о существенном влиянии генетических факторов на динамику роста массы тела.

Таблица 2. Влияние сезона рождения, принадлежности к семейной группе и пола на массу тела потомства

Возраст, календарные сроки	Эффекты	*SS*	*df*	*MS*	*F*	*P*
0 нед	Сезон рождения	0.11	1	0.11	0.37	>0.05
	Семейная принадлежность	6.16	7	0.88	2.85	**<0.05**
	Пол	0.23	1	0.23	0.74	>0.05
3 нед	Сезон рождения	203.09	1	203.09	22.76	**<0.001**
	Семейная принадлежность	798.76	7	114.11	12.79	**<0.001**
	Пол	9.70	1	9.70	1.09	>0.05
6 нед	Сезон рождения	1025.59	1	1025.59	23.23	**<0.001**
	Семейная принадлежность	681.01	7	97.29	2.20	**<0.05**
	Пол	354.77	1	354.77	8.04	**<0.01**
10 нед	Сезон рождения	3009.62	1	3009.62	42.10	**<0.001**
	Семейная принадлежность	3073.84	7	439.12	6.14	**<0.001**
	Пол	1178.53	1	1178.53	16.49	**<0.001**
Январь	Сезон рождения	6681.65	1	6681.65	23.14	**<0.001**
	Семейная принадлежность	9752.53	7	1393.22	4.82	**<0.001**
	Пол	4815.28	1	4815.28	16.68	**<0.001**
Февраль	Сезон рождения	18017.19	1	18017.19	21.08	**<0.001**
	Семейная принадлежность	13900.89	7	1985.84	2.32	**<0.01**
	Пол	13077.47	1	13077.47	15.30	**<0.001**
Март	Сезон рождения	34773.12	1	34773.12	36.71	**<0.001**
	Семейная принадлежность	27060.27	7	3865.75	4.08	**0.001**
	Пол	39659.30	1	39659.30	41.87	**<0.001**
Апрель	Сезон рождения	24056.07	1	24056.07	27.80	**<0.001**
	Семейная принадлежность	46573.30	7	6653.33	7.69	**<0.001**
	Пол	61491.26	1	61491.26	71.07	**<0.001**
Май	Сезон рождения	11636.87	1	11636.87	18.62	**<0.001**
	Семейная принадлежность	50927.27	7	7275.32	11.64	**<0.001**
	Пол	43233.68	1	43233.68	69.19	**<0.001**
Июнь	Сезон рождения	5510.42	1	5510.42	7.06	**0.01**
	Семейная принадлежность	39716.07	7	5673.72	7.27	**<0.001**
	Пол	33019.22	1	33019.22	42.33	**<0.001**
Август	Сезон рождения	2817.05	1	2817.05	2.62	>0.05
	Семейная принадлежность	41465.61	7	5923.66	5.52	**<0.001**
	Пол	23299.76	1	23299.76	21.72	**<0.001**
Сентябрь	Сезон рождения	1389.38	1	1389.38	1.37	>0.05
	Семейная принадлежность	37300.09	7	5328.58	5.24	**<0.001**
	Пол	7417.82	1	7417.82	7.30	**<0.01**

Жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты.

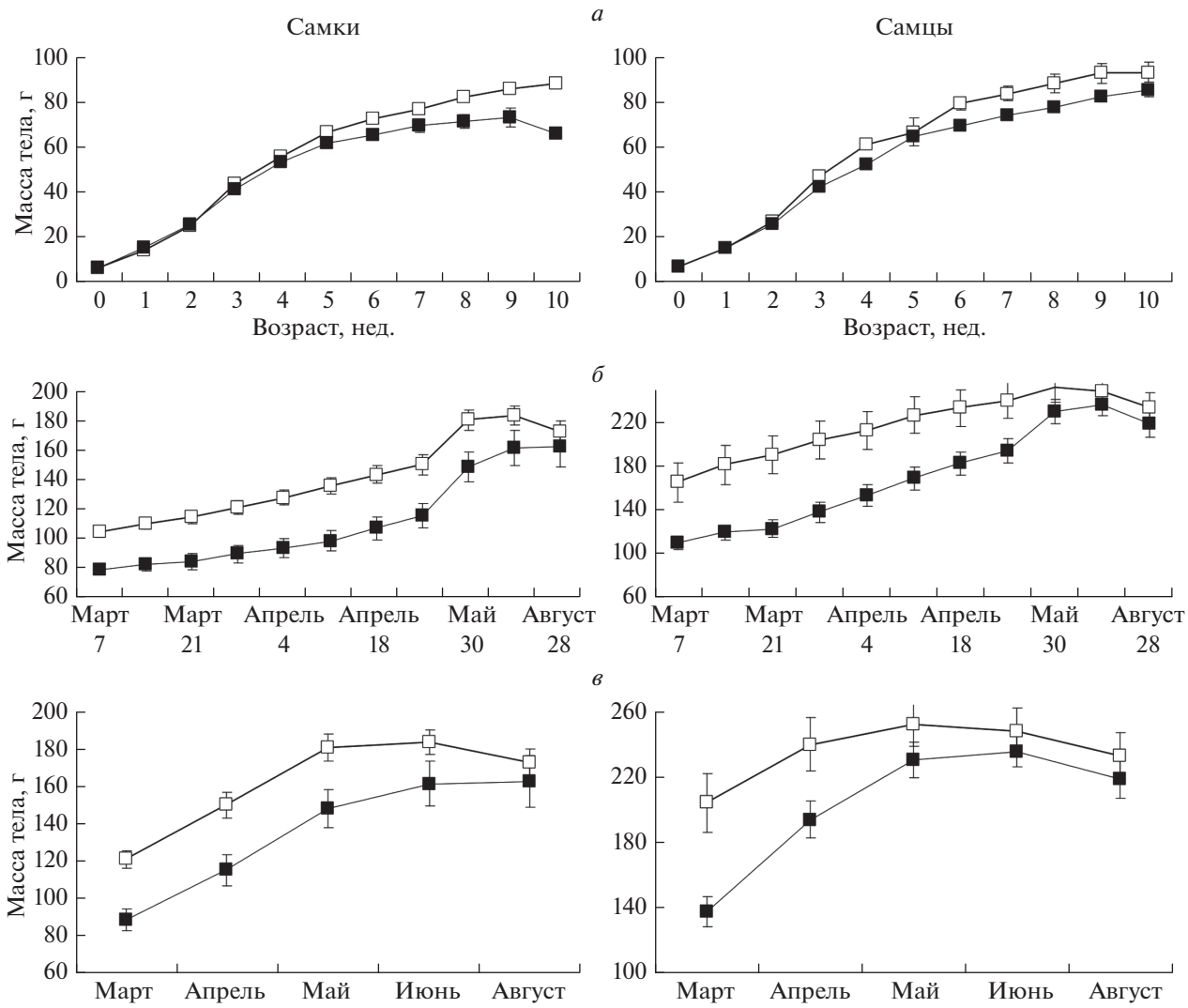


Рис. 1. Динамика массы тела особей весенней и осенней когорт: *а* – в первые 10 недель жизни, *б* – в осеннее-зимний период, *в* – в весенне-летний период. Светлые квадраты – весенняя когорта, темные – осенняя.

Половое созревание потомства

Влияние идентификационного номера родителей и сезона рождения на возраст полового созревания самок

Результаты статистического анализа, выполненного с помощью GLM, показали, что возраст самок при достижении половой зрелости достоверно связан с сезоном рождения (открытие влагалища: $F_{1,19} = 269.7$, $p < 0.001$; наступление рецептивного репродуктивного состояния: $F_{1,19} = 286.2$, $p < 0.001$). Возраст открытия влагалища и наступления рецептивного состояния не зависит от семейной принадлежности ($F_{7,19} = 1.54$, $p > 0.05$ и $F_{7,19} = 2.15$, $p > 0.05$ соответственно). Из представленных на рис. 2 зависимостей следует, что половое созревание самок весенней когорты начинается и завершается в более ранние календарные сроки, чем у самок осенней когорты.

В среднем, наступление рецептивного состояния регистрируется через 7.0 ± 2.3 дней после открытия влагалища. Физиологическая готовность к размножению самок осенней когорты наступает в более молодом возрасте, на 96 дней раньше, чем у самок весенней когорты (табл. 3).

Влияние семейной принадлежности и сезона рождения на массу тела самок при открытии влагалища и наступлении физиологической готовности к спариванию

Масса тела при открытии влагалища зависит от сезона рождения ($F_{1,19} = 9.81$, $p < 0.01$) и семейной принадлежности ($F_{7,19} = 4.25$, $p < 0.01$). Масса тела при достижении физиологической готовно-

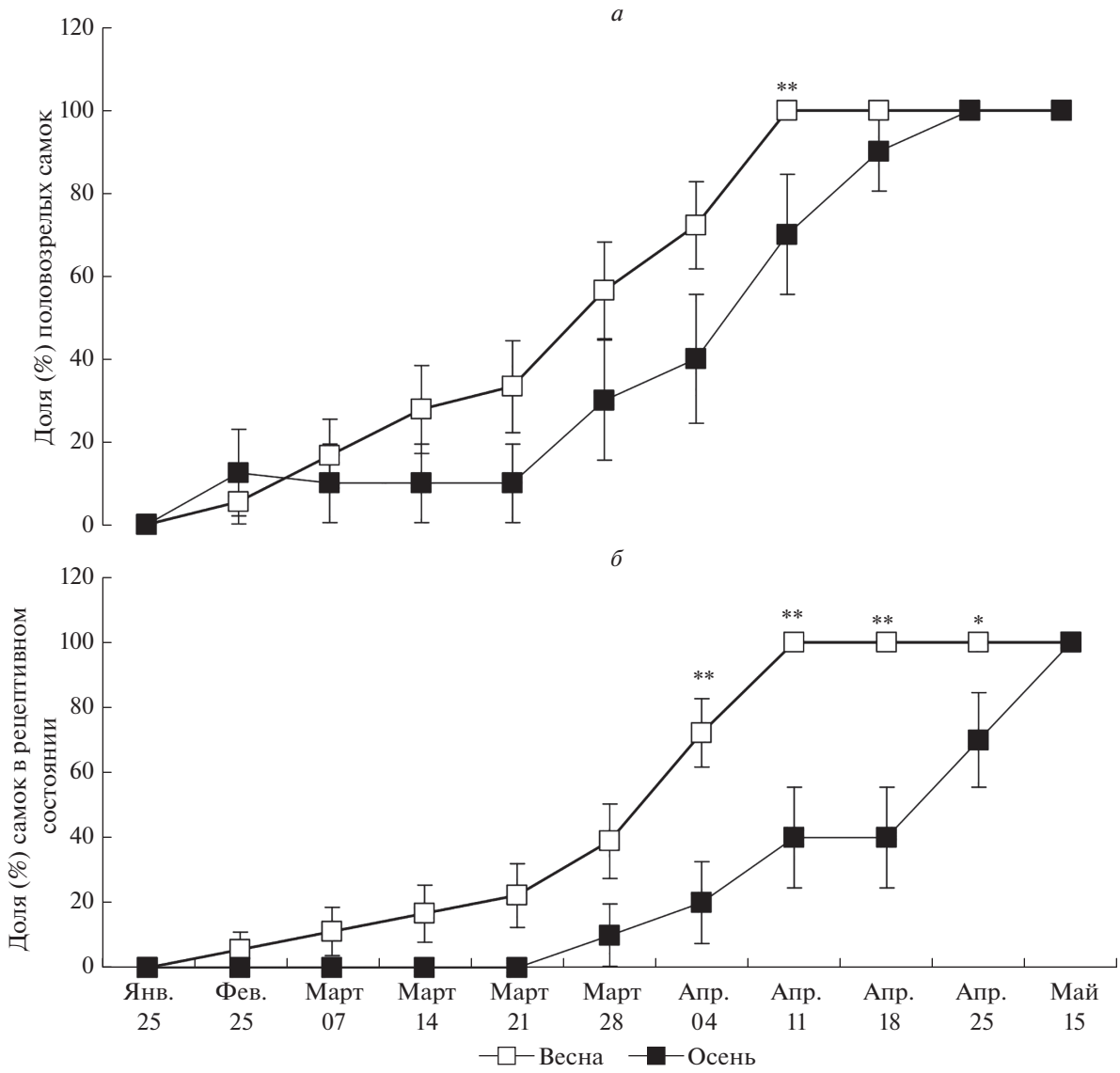


Рис. 2. Доля половозрелых самок: *а* – с открытым влагалищем, *б* – в рецептивном физиологическом состоянии в разные календарные даты в зависимости от сезона рождения. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

сти к спариванию связана только с семейной принадлежностью ($F_{7,19} = 2.48$, $p < 0.05$) и не зависит от сезона рождения ($F_{1,19} = 0.20$, $p > 0.05$), табл. 3. Результаты работы свидетельствуют о существовании критического порога массы тела, необходимого для завершения полового созревания самок. Вероятно, генетический фактор определяет скорость роста, а масса тела определяет наступление половой зрелости у самок водяной полевки.

Влияние семейной принадлежности и сезона рождения на половое созревание самцов

У самцов, как и у самок, возраст полового созревания связан с сезоном рождения ($F_{1,19} = 227.94$, $p < 0.001$) и не зависит от семейной принадлежности ($F_{7,19} = 2.41$, $p > 0.05$). На массу тела достигших половой зрелости самцов сезон рождения и семейная принадлежность не влияют ($F_{1,19} = 4.15$, $p > 0.05$ и $F_{7,19} = 2.26$, $p > 0.05$ соответственно).

Рис. 3 иллюстрирует динамику полового созревания самцов весенней и осенней когорт. Из представленных результатов следует, что самцы весенней когорты достигают половой зрелости в более ранние календарные сроки. Достоверных различий массы тела самцов весенней и осенней когорт при достижении ими половой зрелости не наблюдалось (табл. 3).

Таблица 3. Возраст и масса тела при наступлении половой зрелости особей весенней и осенней когорт

Сезон рождения	Самки				Самцы	
	возраст, дни		масса тела, г		возраст, дни	масса тела, г
	открытия влагалища	наступления рецептивного состояния	при открытии влагалища	при наступлении рецептивного состояния		
Весна	322.0 ± 3.4 (18)	324.7 ± 3.1 (18)	119.6 ± 4.4 (18)	122.8 ± 4.2 (18)	323.9 ± 5.3 (11)	208.0 ± 11.8 (11)
Осень	213.7 ± 5.1 (10)	228.5 ± 4.6 (10)	96.0 ± 5.2 (10)	114.8 ± 4.6 (10)	232.1 ± 3.8 (17)	192.4 ± 6.9 (17)
Достоверность различий *p*	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	>0.05	**<0.001**	>0.05

Примечания. В скобках – число животных. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия между средними показателями весенних и осенних когорт.

Содержание тестостерона в крови самцов, родившихся в разные сезоны года

От сезона рождения зависит содержание тестостерона в крови самцов на следующий год после рождения, в марте, ($U = 38.5$, $Z = 3.21$, $p < 0.01$). У самцов весенней генерации оно существенно выше (рис. 4).

Выявлены сильные корреляции между содержанием тестостерона в крови самцов, их массой тела ($r_s = 0.76$, $p < 0.001$) и аногенитальным расстоянием ($r_s = 0.74$, $p < 0.001$).

Влияние семейных факторов на половое созревание потомства

Величина помета при рождении

Результаты статистического анализа полученных данных с использование GLM (факторная переменная – сезон рождения, предикторные – масса тела матери, отца, величина помета и процент самцов при рождении) показали, что от величины помета при рождении исследуемые характеристики жизненной истории потомства не зависели.

Соотношение полов при рождении

С увеличением доли самцов в пометах снижаются возраст открытия влагалища у самок ($\beta = -0.37 \pm 0.13$, $p < 0.05$) и возраст наступления рецептивного состояния ($\beta = -0.45 \pm 0.10$, $p < 0.001$). Физиологическая готовность самок к спариванию наступает при меньшей массе тела ($\beta = -0.33 \pm 0.14$).

Репродуктивное развитие самцов не зависит от соотношения полов в помете.

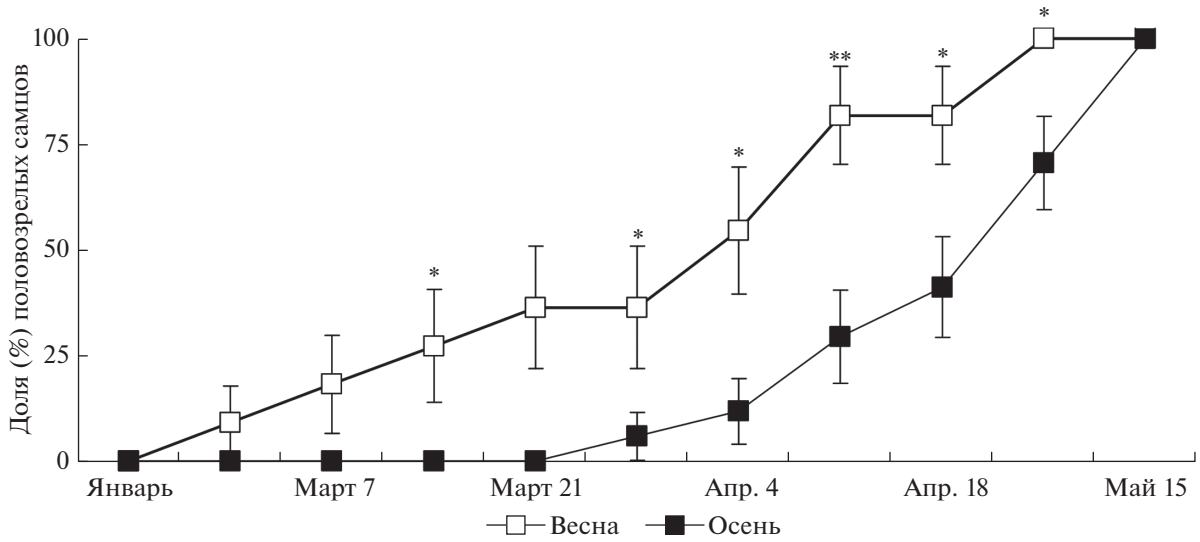


Рис. 3. Доля половозрелых самцов в разные календарные даты в зависимости от сезона их рождения (весна, осень). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

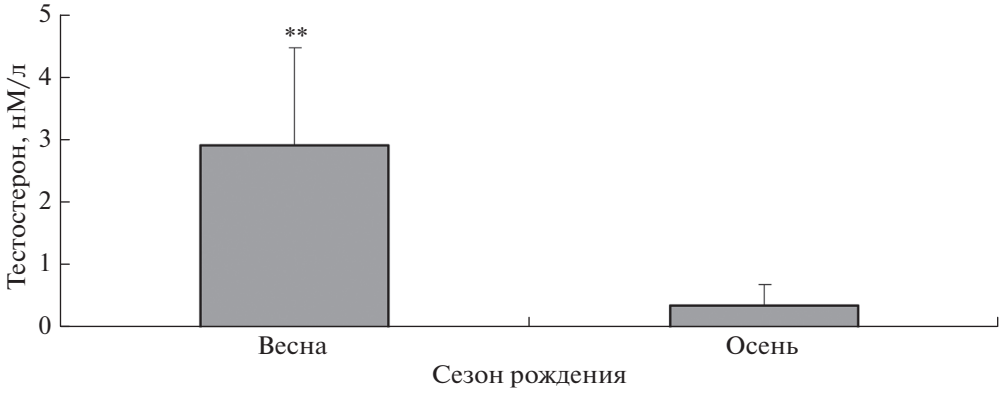


Рис. 4. Содержание тестостерона в период полового созревания (март) в крови самцов, родившихся в разные сезоны года. ** $p < 0.01$.

Масса тела матери

С повышением массы тела матери снижается возраст наступления физиологической готовности к спариванию у дочерей ($\beta = -0.15 \pm 0.07$, $p < 0.05$), при этом обнаружена положительная связь между массой тела матерей и половозрелых дочерей в возрасте открытия влагалища и наступления рецептивного состояния ($\beta = 0.39 \pm 0.10$, $p < 0.001$ и $\beta = 0.33 \pm 0.10$, $p < 0.01$ соответственно). Установлено достоверное влияние массы тела матери на возраст и массу тела самцов при достижении ими половой зрелости ($\beta = -0.20 \pm 0.08$, $p < 0.05$ и $\beta = 0.38 \pm 0.17$, $p < 0.01$ соответственно). Таким образом, результаты статистического анализа, учитывающего совместное влияние сезонных и семейных факторов, показали, что потомство более крупных матерей растет быстрее и достигает половой зрелости раньше.

Масса тела отца

Достоверного влияния массы тела отца на репродуктивное развитие потомства не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение факторов, влияющих на рост водяных полевок, выявило его зависимость от сезона рождения. Замедление роста особей осенней когорты, по сравнению с весенней, происходит после отъема от матери, в возрасте трех недель, и сохраняется на протяжении всего первого года жизни. Связано это, очевидно, с различной продолжительностью светового периода, поскольку другие условия содержания и состав родительских пар не менялись. Ранее экспериментально было доказано, что скорость роста водяных полевок зависит от продолжительности светлого времени суток (Евсиков и др., 1989).

Половое созревание особей весенней когорты происходило в более ранние календарные сроки. У грызунов биологические различия особей, связанные с сезоном рождения, обнаружены еще в середине прошлого века (Шварц и др., 1964). В природных популяциях водяных полевок особи весенних когорт отличаются от осенних ускоренным метаболизмом, более высокой скоростью роста и полового созревания (Евсиков и др., 2001; Соловьев, 2006). Связанная с сезоном рождения адаптивная регуляция роста и полового созревания обнаружена у полевки-экономки (*Microtus oeconomus*). В соответствии с моделью оптимального распределения ресурсов генерации, рожденные в конце лета и осенью, останавливают рост и возобновляют его только весной. Зимой крупные полевки хуже выживают, а высокая скорость роста весной положительно коррелирует с успехом размножения (Gliwicz, 1996). Аналогичные закономерности развития осенних генераций отмечены у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и других видов полевок *Microtus gregalis*, *Microtus arvalis*, *Microtus middendorffi*, *Microtus agrestis*, *Myodes glareolus* как в природных популяциях, так и в лабораторных условиях (Шварц и др., 1964; Ивантер, Леонтьев, 2013; Оленев, Григоркина, 2014). Разница в половом созревании весенних и летних генераций отмечена и у сезонно размножающихся хомячков рода *Phodopus* (Феоктистова, 2008). Сезонная динамика уровня тестостерона в крови самцов хомячка Робовского (*P. roborovskii*) отражает репродуктивную активность: зимой базальный уровень тестостерона самый низкий, его рост отмечается перед началом сезона размножения (в феврале–марте), самый высокий уровень тестостерона отмечен в летние месяцы на пике размножения, затем уровень гормона снижается и остается низким с сентября по январь (Феоктистова, 2008). Таким образом, дифференциальное размножение особей в популяции связано с гетерогенностью возрастного состава, что играет важ-

ную роль в поддержании генетической структуры популяций (Оленев, Григоркина, 2014).

Результаты выполненного исследования выявили достоверное влияние семейной принадлежности на динамику массы тела потомства, что свидетельствует о генетической обусловленности темпов роста. Показано наличие положительной связи между массой тела матери и массой тела потомства при достижении половой зрелости, влияние отца статистически незначимо. Таким образом, потомство более крупных матерей растет более быстрыми темпами.

Обнаружен новый интересный результат – масса тела достигших половой зрелости зверьков весенней и осенней когорт достоверно не различалась. Вероятно, половое созревание у водяной полевки в большей степени зависит от массы тела, чем от возраста. Возможно, необходимо достижение критического порога массы тела для наступления полового созревания. С физическими кондициями животных связан успех размножения у водяной полевки (Назарова, Евсиков, 2011).

Сопряженная вариабельность возраста полового созревания и массы тела обнаружена в популяционных и лабораторных исследованиях на других млекопитающих. У монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) ограничение пищи сопровождается снижением массы тела и массы репродуктивных органов у особей разного пола (Karakas et al., 2005). У пашенной полевки (*Microtus agrestis*) половое созревание полевок из популяций с особями, имеющими бóльшую массу тела, наступает в более ранние календарные сроки (Ergon et al., 2001). У самцов енота-полоскуна (*Procyon lotor*) половое созревание связано с сезонными изменениями, но при достижении критической массы тела половое созревание наступает раньше, в ювенильной стадии развития (Okuyama et al., 2013). Центральный механизм, реализующий этот феномен, связан с регуляцией секреции кисспептина в гипоталамусе, которую модулируют метаболические сигналы, такие как лептин и грелин (Uenoyama et al., 2019).

Величина помета у многоплодных грызунов значительно влияет на скорость роста (определяется доступностью материнского молока) и полового созревания. В экспериментах с манипуляцией численного состава пометов показано, что самки из больших пометов созревают позже, чем из малых, а масса тела при половом созревании у них одинакова (Drickamer, 1981). У крыс с увеличением числа детенышей в помете половое созревание самок наступает позже. Частично это связано со скоростью роста, а частично – с функцией надпочечников. Кортикостерон во взаимодействии с лютеинизирующим и фолликулостимулирующим гормонами ускоряет половое созревание. У крыс в пометах малой величины базальный уровень кортикостерона ниже, а стресс-реактивность выше (Rivest, 1991). Мы не обнаружили влияния величины помета на половое созревание у водяной полевки.

Соотношение полов в помете – еще один фактор, изученный в данном исследовании, который может влиять на скорость полового созревания потомства через: 1) эффект взаимного расположения эмбрионов в матке (vom Saal, 1989); 2) материнское поведение и его программирующее влияние на репродуктивное развитие потомства (Cameron, 2011); 3) феромональный эффект (Vandenberg, 1980; Johnston, 2003). Физиологические эффекты соотношения полов в пометах и гормонального статуса матери на репродуктивное развитие потомства выявлены в ряде исследований на млекопитающих. Выяснено, что у свиней фармакологически стимулированный эструс наступал чаще у самок, родившихся в пометах, в которых численно преобладали самцы (Seyfang et al., 2017). При увеличении доли самцов в помете возраст полового созревания потомков снижается (Lamberson et al., 1988). Эти эффекты могут быть опосредованы как внутриутробным влиянием тестостерона, так и воздействием феромонов при взрослении. Известно, что самки быстрее созревают в присутствии запаха самца (Vandenberg, 1980; Johnston, 2003). У крыс высокий уровень эстрадиола в период беременности ускоряет открытие влагалища у самок-потомков (Hilakivi-Clarke et al., 1997). Имплантаты с тестостероном также ускоряют открытие влагалища, но не влияют на овуляцию, что, скорее всего, связано с тканеспецифичной ароматизацией тестостерона во влагалищном эпителии (Rivest, 1991).

Материнская забота программирует репродуктивное развитие потомков через тканеспецифичную экспрессию рецепторов эстрогена ERα. В зависимости от выраженности материнской заботы количество рецепторов ERα изменяется и на нейронах гипоталамуса, секретирующих кисспептин, который является ключевым фактором в запуске сигнала для полового созревания (Cameron, 2011; Uenoyama et al., 2019). Заботливые матери, которые чаще вылизывают детенышей, выращивают самок, отличающихся высокой степенью заботы о потомках (Cameron, 2011). В реализацию этого эффекта, по-видимому, вовлечены эпигенетические изменения (метилирование ДНК). Известно, что в крысиных пометах матери чуть чаще вылизывают самцов, поэтому самки из пометов с высоким процентом самцов несколько недополучают материнской заботы, что приводит к их более раннему созреванию и более раннему участию в размножении (Cameron, 2011). У водяной полевки механизмы, опосредующие влияние полового состава пометов на возраст полового созревания самок, не изучены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сезонные факторы, а именно внутригодовые изменения длительности светового периода, играют ключевую роль в регуляции роста и репродуктивных процессов у водяной полевки. При содержании водяных полевок в условиях естественного светового режима обнаружены достоверные различия динамики массы тела особей весенних и осенних когорт, родившихся в постоянных родительских парах; причем эти различия сохранялись на протяжении первого года жизни. По окончании зимнего периода половое созревание особей весенних когорт происходит более быстрыми темпами, благодаря чему они могут вступать в размножение раньше, чем особи осенних генераций. В регуляции скорости полового созревания имеют значение условия раннего развития – масса тела матери и половой состав пометов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.8.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Музыка В.Ю., Назарова Г.Г., и др., 2001. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка. Сер. “Виды фауны России и сопредельных стран”. Ред. Пантелеев П.А. М.: Наука. С. 386–412.

Евсиков В.И., Скорова С.В., Назарова Г.Г., Мошкин М.П., 1989. Влияние фотопериода на рост и репродуктивную функцию водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Экология. № 6. С. 58–63.

Ивантер Э.В., Леонтьев И.А., 2013. К изучению размножения и экологической структуры популяции темной полевки (*Microtus agrestis*) в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С. 116–125.

Назарова Г.Г., 2011. Аногенитальное расстояние как прогностический признак половой зрелости самцов водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоологический журнал. Т. 90. № 1. С. 121–122.

Назарова Г.Г., Евсиков В.И., 2011. Эволюционная экология плодовитости животных: адаптивные возможности потомков предопределяются условиями их пренатального развития (на примере водяной полевки, *Arvicola terrestris* L.) // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 15. № 3. С. 585–592

Назарова Г.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И., 2007. Вероятность наступления эструса и спаривания у водяной полевки, *Arvicola terrestris* L., зависят от физического состояния самок, полового опыта и поведения брачных партнеров // Зоологический журнал. Т. 86. № 12. С. 1507–1512.

Оленев Г.В., Григоркина Е.Б., 2014. Функциональные закономерности жизнедеятельности популяций грызунов в зимний период // Экология. № 6. С. 428–438.

Соловьев В.А., 2006. Водяная полевка (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) европейского Северо-Востока. Сыктывкар (Коми НЦ УрО РАН). 180 с.

Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. 414 с.

Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А., Оленев В.Г., Покровский А.В. и др., 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журнал общей биологии. Т. XXV. № 6. С. 417–433.

Bartke A., Sun L.Y., Longo V., 2013. Somatotropic signaling: trade-offs between growth, reproductive development, and longevity // Physiological Reviews. V. 93. № 2. P. 571–598.

Bronson F.H., 1988. Mammalian reproductive strategies: genes, photoperiod and latitude // Reproduction Nutrition Development. V. 28. P. 335–347.

Bronson F.H., 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 364. P. 3331–3340.

Cameron N.M., 2011. Maternal programming of reproductive function and behavior in the female rat // Frontiers in Evolutionary Neuroscience. V. 3. A. 10.

Drickamer L.C., 1981. Selection for age of sexual maturation in mice and the consequences for population regulation // Behavioral and Neural Biology. V. 31. P. 82–89.

Ebling F.J., 2014. Hypothalamic control of seasonal changes in food intake and body weight // Frontiers in neuroendocrinology. V. 37. P. 97–107.

Ergon T., Lambin X., Stenseth N.C., 2001. Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to immediate environment // Nature. V. 411. P. 1043–1045.

Falconer D.S., 1984. Weight and age at puberty in female and male mice of strains selected for large and small body size // Genetics Research. V. 44. P. 47–72.

Gliwicz J., 1996. Life history of voles: growth and maturation in seasonal cohorts of the root vole // Miscellania Zoologica. V. 19. № 1. P. 1–12.

Hilakivi-Clarke L., Clarke R., Onojafe I., Raygada M., Cho E., et al., 1997. A maternal diet high in n-6 polyunsaturated fats alters mammary gland development, puberty onset, and breast cancer risk among female rat offspring // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 94. P. 9372–9377.

Johnston R.E., 2003. Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition // Journal of Mammalogy. V. 84. P. 1141–1162.

Karakas A., Camsan C., Serin E., Gunduz B., 2005. Effects of photoperiod and food availability on growth, leptin, sexual maturation and maintenance in the Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) // Zoological Science. V. 22. P. 665–670.

Lamberson W.R., Blair R.M., Rohde Parfet K.A., Day B.N., Johnson R.K., 1988. Effect of sex ratio of birth litter on subsequent reproductive performance of gilts // Journal of Animal Science. V. 66. P. 595–598.

Okuyama M.W., Shimozuru M., Abe G., Nakai M., Sashika M. et al., 2013. Timing of puberty and its relationship with body growth and season in male raccoons (*Procyon lotor*) in Hokkaido // Journal of reproduction and development. V. 59. № 4. P. 361–367.

Plant T.M., 2012. A comparison of the neuroendocrine mechanisms underlying the initiation of the preovulatory LH surge in the human, Old World monkey and rodent // Frontiers in Neuroendocrinology. V. 33. № 2. P. 160–168.

Plant T.M., 2015. Neuroendocrine control of the onset of puberty // Frontiers in Neuroendocrinology. V. 38. P. 73–88.

Rivest R.W., 1991. Sexual maturation in female rats: hereditary, developmental and environmental aspects // Experientia. V. 47. № 10. P. 1027–1038.

Seyfang J., Kirkwood R.N., Tilbrook A.J., Ralph C.R., 2017. The pre-ovulatory luteinizing hormone surge is affected by the sex ratio of a gilt's birth litter // Manipulating Pig Production XVI, Melbourne, Australia. Clayton, VIC Australia. V. 57. № 12. P. 2474.

Trainor B.C., Martin L.B.I, Greiwe K.M., Kuhlman J.R., Nelson R.J., 2006. Social and photoperiod effects on reproduction in five species of Peromyscus // General and Comparative Endocrinology. V. 148. № 2. P. 252–259.

Uenoyama Y., Inoue N., Nakamura S., Tsukamura H., 2019. Central mechanism controlling pubertal onset in mammals: a triggering role of kisspeptin // Frontiers in Endocrinology. V. 10. A. 312.

Vandenbergh J.G., 1980. The influence of pheromones on puberty in rodents // Cemical signals. Vertebrates and aqatic invertebrates. Eds D.R.M. Silverstein. New York; London: Plenum Press. P. 229–241.

vom Saal FS., 1989. Sexual differentiation in litter-bearing mammals: influence of sex of adjacent fetuses in utero // J. Anim. Sci. V. 67. № 7. P. 1824–1840.

Yuan R., Meng Q., Nautiyal J., Flurkey K., Tsaih S.W. et al., 2012. Genetic coregulation of age of female sexual maturation and lifespan through circulating IGF1 among inbred mouse strains // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 109. № 21. P. 8224–9229.

THE GROWTH AND PUBERTY OF WATER VOLES (*ARVICOLA AMPHIBIUS*, RODENTIA, ARVICOLINAE) IN RELATION TO BIRTH SEASON AND FAMILY FACTORS

G. G. Nazarova[1, *], L. P. Proskurnyak[1], E. I. Yuzhik[1, 2]

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

[2]*Institute of Molecular Pathology and Pathomorphology, Federal Research Center of Fundamental and Translational Medicine, Timakova str., 2, Novosibirsk, 630117 Russia*

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

In vivarium conditions, the growth and puberty of the offspring of constant parental pairs have been studied in relation to the calendar terms of birth (May or September) and the characteristics of the family environment (identification number of the parental pair, body mass of parents, litter size, and sex ratio at birth). The results of multiple regression analysis show that intra-annual changes in the duration of the light period play the key role in the regulation of growth and reproductive development in the water vole. At the end of the winter period, the puberty of spring cohort individuals, based on the cellular composition of vagina smears in females, the testosterone content in the blood of males and their anogenital distance, occurs faster than in autumn cohort individuals. Body weight is shown to be more important to the onset of reproductive activity than age, because individuals of spring and autumn cohorts that reached puberty did not differ in body weight. The growth dynamics are significantly affected by the identification number of parents. The puberty age of water voles is decreased with an increasing body mass of the mother and the proportion of males in the litter at birth.

Keywords: water vole, *Arvicola amphibius* L., season of birth, family, growth, puberty, body mass, testosterone

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 671–685

УДК 59.000/591.5

ЗНАЧЕНИЕ БЕРЕГОВЫХ ЛЕЖБИЩ В ЖИЗНИ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA). 2. ПОВЕДЕНИЕ НА ЛЕЖБИЩАХ

© 2021 г. Е. А. Петров[a], *, А. Б. Купчинский[a], В. А. Фиалков[a], А. А. Бадардинов[a]

[a] *Байкальский музей Иркутского Научного Центра, пос. Листвянка, Иркутская обл., 664520 Россия*

**e-mail: evgen-p@yandex.ru*

Поступила в редакцию 30.01.2020 г.
После доработки 17.12.2020 г.
Принята к публикации 17.12.2020 г.

По литературным данным приведено описание некоторых характерных форм поведения байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) как на береговых лежбищах, так и в непосредственной близости от них. Рассмотрены территориальное поведение, социальные взаимоотношения, терморегуляторное поведение, игровое и другие формы поведения на лежбищах, а также дана характеристика нагульных отлучек животных с лежбищ. Особое внимание уделено сну и питанию. Сделана попытка оценить возможности использования нерпой различных органов чувств (зрение, обоняние, слух и т.д.) при обитании на лежбищах.

Ключевые слова: байкальская нерпа, береговые летние залежки, формы поведения, органы чувств

DOI: 10.31857/S0044513421060106

Несколько месяцев в году, пока нет льда, основная часть популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) живет в пелагиали открытого “моря” и не нуждается в твердом субстрате. Теперь этот (нагульный) период продолжается около 210 дней – примерно с половины мая по декабрь, а лет 20–30 назад он был короче и не превышал 6 месяцев. За лето большое количество байкальских нерп ежегодно выходят на берег, где проводят какое-то время. Об особенностях поведения этих нерп и пойдет речь в данном сообщении. Мы стремились охватить все стороны поведения байкальской нерпы в период, когда животные находятся на береговых лежбищах, и в период, который предваряет выход тюленей на твердый субстрат, и показать читателю, что уже известно по теме статьи, прежде чем познакомить его с фактическими данными, полученными при анализе видеоматериалов.

Первым, кто дал характеристику поведения нерпы на берегу, был А.И. Мартос, сообщивший, что: ”Старые тюлени во время побоек (на летних лежбищах) ревут, а молодые охают, как люди. Они лукавы, боязливы и поспешны; спят крепко; разбуженные ото сна, тотчас робеют, устремляются в бег, и тогда перед собою плюют водою, дабы дорога сколь только можно была скользка для настигающего“ (Мартос, 1823, цит. по: Иванов, 1938). В настоящем обзоре дан критический анализ современных публикаций.

Выбор места для выхода на берег и территориальное поведение

Выбор места лежбища. Очевидно, что местоположение того или иного участка лежбища должно чем-то отличаться от соседних участков, на которые нерпы почему-то не выходят (т.е. они не являются частью лежбищ). Чем же? Мы не знаем, но, во всяком случае, не наличием лучшей кормовой базы, по сравнению с другими районами, поскольку даже если участки разделяет сотня-другая метров, место предполагаемого нагула животных с этих лежбищ будет одним и тем же. Но, несомненно, у нерп существуют лежбища, которые они предпочитают остальным, а потому используют чаще других, например лежбища на Ушканьих о-вах. Но даже среди них у нерп есть участки, пользующиеся популярностью, и есть места, где животные появляются реже или вовсе не появляются (Петров, 2009). Нельзя сказать, что нерпы при выборе места тяготеют преимущественно к стабильному и защищенному от волн субстрату – в условиях Ушканьих о-вов это не так. Так, самый “любимый” лежбищный участок (Камушек) – огромный камень на северной оконечности о-ва Тонкий – находится в наиболее

непостоянной по гидрометеорологическим условиям конечной части мыса. Под влиянием ветров и волнений эта залежка часто разрушается, перетекая на подветренную сторону острова, либо животные переходят на лежбища на соседних островах. Но с прекращением непогоды нерпы снова идут на Камушек. Еще нагляднее эта избирательность выглядит при выборе больших по площади участков береговой линии. Таким образом, мотивация животных при выборе места для лежбища остается неизвестной.

После исчезновения плавающих льдов "почти у каждого лежбища неотлучно держится незначительное количество нерп", которые считаются "местными". Это молодые животные, которые как бы поджидают "очередной привал... половозрелых нерп", а сами на берег не выходят (Иванов, 1938, с. 54). Но еще до привала у лежбищ появляются взрослые самцы ("гонцы"), которые тоже не выходят на лежку. Потом "подваливают" взрослые самки и начинается освоение лежбища, ритуал, который Т.М. Иванов (1938, с. 54) описывает достаточно подробно. Похожие сцены, главным образом, с защитой занимаемого камня от посягательств со стороны сородичей наблюдали и позже (Петров, 2009), но некоторые элементы ритуала "открытия лежбищ", описанного применительно к взрослой крупной самке, больше никто не упоминает. Так, 14 июля 1936 г. первые выходы сопровождались "несколько видоизмененными играми", во время которых, кроме прочего, взрослая самка "время от времени... выскакивала из воды, обнажая все тело, и, упав с громким плеском обратно, вновь продолжала свое стремительное движение под водой. Этой игрой было привлечено шесть нерп, после чего первая самка выбралась и улеглась на камне" (Иванов, 1938, с. 55). Подобные игры Т.М. Иванов считал характерными только для первого привала животных (о привалах смотрите сообщение № 1).

Поведение в воде и выход на берег. Неоднократно отмечали, что первые посетители Камушка и близко расположенных мест залежек в тихую погоду занимают свои места с раннего утра. "Уже в 6 часов утра на них [на камнях] могут лежать десятки животных, успевших обсохнуть" (Петров, 2009, с. 36). Обычно одиночные животные (или несколько особей), как нам кажется, в надводном положении (на самом деле беспрерывно выныривая и ныряя на минимальную глубину) довольно быстро приближаются к берегу со стороны Большого Ушканьего о-ва или открытого "моря". Приблизившись, нерпы начинают внимательно осматриваться, иногда высоко высовываясь из воды (вытягивая шею). Осматривая лежбища, нерпа часто "встает столбиком", обнажаясь наполовину, и покачивается из стороны в сторону, в такт ударам задних ластов (рис. 1) (Иванов, 1938). Если на камнях еще никого нет, то разведка может затянуться, если там уже кто-то лежит, осмотр и принятие решения ускоряются. Пастухов (1993) полагал, что у нерпы имеется "рефлекс подражания", проявляющийся в том, что сто́ит одной-двум особям выбраться на берег и устроится на нем, как их примеру следуют другие животные. Это, несомненно, так, правда, насколько сильно развит такой "рефлекс", неясно. В любом случае, подплывающие к месту предполагаемой залежки нерпы (даже если там уже лежит паратройка нерп) тщательно и достаточно долго осматриваются, подныривают, и далеко не всегда сразу выбираются на сушу (Петров, 2009). Как известно, у животных структура сообщества поддерживается на основе комплекса поведенческих реакций, чаще всего проявляющихся во время конфликтов между особями одного вида. Это нападения на соперника, бегство от него, преследование, а также взаимные угрозы, демонстрации (подчинения, угроз и другие) и иные элементы агрессивного (агонистического) поведения. Рассредоточенное существование нерпы в период открытой воды подразумевает некоторую враждебность к себе подобным, однако агрессия в "открытом море" вряд ли возможна и уместна. Другое дело – ограниченный участок твердого субстрата, береговые лежбища. Заметим, что агрессия в данном случае не связана с голодом или иными физиологическими потребностями, а служит только одной цели – занять место на лежбище.

С другой стороны, считается, что совместный отдых животных способствует сохранению мирных отношений на лежбище между всеми участниками залежек. Но конкуренция за территорию у байкальской нерпы, несомненно, существует и чаще проявляется в борьбе за отдельные валуны, камни, на которых не могут одновременно комфортно разместиться несколько особей. У байкальской нерпы, судя по имеющимся сведениям, агрессию чаще проявляет тот, кто уже обосновался на камне (Петров, 2009) (рис. 2), чаще всего он наносит конкуренту "сильные удары" передними ластами, сопровождая их "рюханьем"[1]; описана даже выгодность позиции обороняющегося (на камне) (Иванов, 1938). Но по отношению к самке, первой занявшей лежку, нередко агрессию проявляют другие нерпы, желающие выбраться на занятый камень, тем или иным способом вынуждая ее покинуть камень или поделиться местом. Используются ложная тревога, одновременное наступление с флангов, кусание друг друга, но "самым верным приемом, к которому прибегает незначительное количество особей, является

[1] "Рюханье" – звуки, издаваемые взрослой нерпой во время обороны своего участка на камне, среднее между ревом быка и хрюканьем большой испуганной свиньи (пояснение Т.М. Иванова).

брызгание водой, наступающая бьет передними ластами по воде перед головой лежащей на камне нерпы так, чтобы брызги летели на нее; такой атаки не выдерживает ни одна нерпа и после двух-трех удачных ударов настойчивого конкурента бросается в воду" (наблюдение на Ушканьих о-вах в 1935 г.) (Иванов, 1938 с. 55).

Судя по публикациям, складывается впечатление, что в целом нерпы – животные не агрессивные. Но если кто-то пытается захватить "насиженное" место на камне, хозяин камня вполне может не только замахнуться ластом, но и нанести удар, правда, цели он достигает редко – у непрошеного гостя прекрасная реакция, чтобы вовремя увернуться. То же самое относится и к другому распространенному приему: резкий угрожающий выпад головой в сторону противника только демонстрирует готовность защищать свою территорию (Иванов, 1938; Петров, 2009). Этого обычно бывает достаточно, чтобы конкурент убрался восвояси[2].

Вообще у ластоногих процесс внедрения на лежбище каждого нового животного сопровождается позными, мимическими и звуковыми демонстрациями, форма проявления которых зависит от иерархического статуса участников (Лисицына, 1978). Речь идет об ушастых тюленях, а в нашем случае может быть лучше говорить – проявление зависит от размерно-весовой категории: молодым (более слабым) особям трудно занять и удержать лежку среди более крупных собратьев, их чаще оттесняют на края лежбища.

На береговых (или ледовых) залежках, несмотря на кажущееся спокойствие и "сонный" вид, звери постоянно начеку. Для более полной характеристики вида добавим, что только в одном случае нерпа теряет бдительность – во время линьки. "В этот период к линяющему зверю можно "подойти" очень близко (на лодке с белым парусом) и, если не делать резких движений, даже дотронутся до него. Некоторые нерпы становятся удивительно "смелыми" и, наблюдая за человеком, лишь отворачиваются от него или прячут голову в воду" (Петров, 2009, с. 159). Но это на льду (рис. 3). Линяющие животные на берегу ведут себя точно так же, как вылинявшие, хотя, конечно, сходят в воду они тоже неохотно.

Время пребывания нерп на суше. Если говорить в целом о популяции, то береговые лежбища функционируют с июля по август (Иванов, 1938), иногда с июня, захватывая и сентябрь (Пастухов, 1993). Что касается отдельных особей, то если животных никто и ничто не беспокоит, то основная их масса проводит на суше по нескольку часов в день (наблюдения на Ушканьих о-вах), а в целом в районе лежбищ – от 1 до 4 дней (Иванов, 1938). Некоторые особи без видимых причин покидают лежбище (и неизвестно, возвращаются ли), другие подходят с лежбищ, расположенных севернее (Иванов, 1938). Несмотря на эти сведения, на наш взгляд, неясно, есть ли ротация состава залегающих на лежбище нерп или изо дня в день на берегу лежат одни и те же особи. Некоторые особи остаются на лежбище несколько суток (Пастухов, 1993, с. 123), но это, скорее всего, пересказ сведений Т.М. Иванова, и из текста непонятно, покидают ли они берег, например, на ночь, а потом возвращаются или лежат на камнях безвылазно.

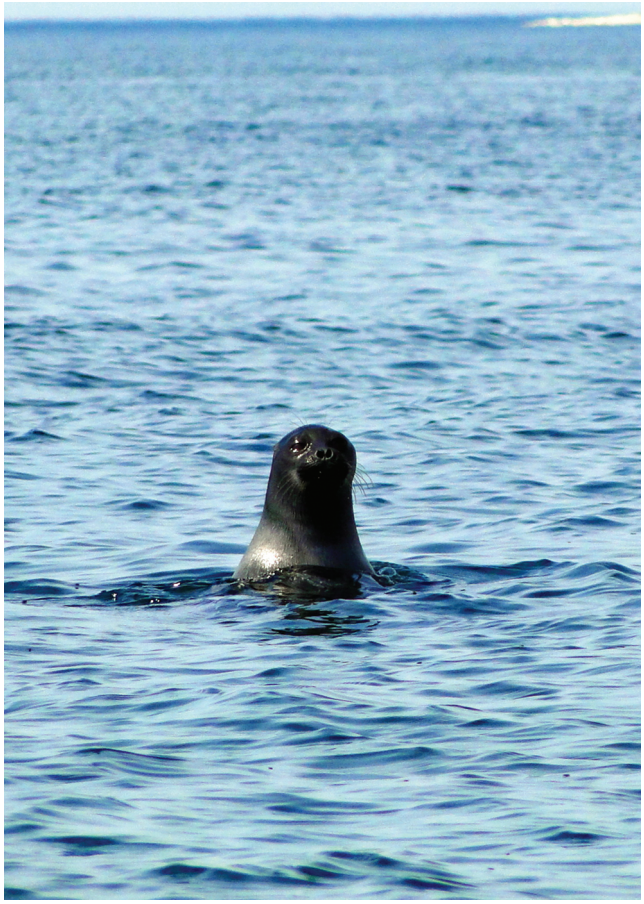


Рис. 1. Типичная поза при внимательном осмотре лежбища или любого подозрительного объекта (фото Е.А. Петрова).

В случае паники (от испуга) нерпы мгновенно покидают свое место, бросаясь в воду (Иванов, 1938; Пастухов, 1993). Особенно стремительно это происходит, когда животные залегают на крупных камнях (валунах), а не на береговой линии. Но "убегают" они своеобразно. При наблюдении сверху за лежкой, расположенной на при-

[2] Единственный пример истинной агрессии показывают самцы – во время гона они, отгоняя надоедливого щенка, иногда наносят ему реальные раны на коже (Пастухов, 1993), которые хотя и не опасны, но могут оставаться на всю жизнь (не исключено, что виноват не самец, а самка – никто не наблюдал).

Рис. 2. Небольшой, почти затопленный камень тоже используется для лежки, но места на нем мало. Такое проявление “агрессии”, скорее, выглядит жеманством, и все-таки даже более крупная нерпа не вытеснила мелкую (фото Е.А. Петрова).

брежных, частично затопленных камнях (скалах) прямо под крутым, абразивным берегом, благодаря прекрасной прозрачности воды, было видно, как испуганные нерпы (особенно, если причина испуга никому непонятна), оказавшись в родной стихии, быстро успокаиваются. Это проявляется

Рис. 3. Во время весенней линьки нерпы становятся намного смелее, иной раз она, чтобы не видеть опасность, прячет голову под воду или отворачивается (фото Е.А. Петрова).

в том, что нерпы, первоначально бросившись в воду и устремившись от берега в сторону "моря", далеко не уплывают. Буквально в нескольких метрах они вдруг, как по команде, замирают на месте (развернувшись головой к берегу) и какое-то время, почти не шевелясь, остаются под водой. Спустя 1–3 мин они возвращаются к месту лежки, и начинается обряд ее нового обследования. Однако в этом случае выход на берег происходит быстрее (Петров, 2009).

Некоторые формы поведения байкальской нерпы

Социальные отношения. Т.М. Иванов считал, что "общественность у байкальской нерпы довольно ясно выражена" и "нет... периода в годичном цикле этих животных, когда нельзя было бы обнаружить более или менее крупных скопищ тех или иных возрастных групп зверей" (Иванов, 1938 с. 28). Однако, "мы не вправе рассматривать любое скопище животных как сообщество" (Тинберген, 1969, с. 149), и с этим трудно не согласиться. Хотя залежки (группы) нерп на береговых лежбищах бывают многочисленными (рис. 4), наблюдаемые взаимоотношения животных не выглядят строго иерархическими (Петров, 2009). Если не считать наличие иерархии непременным атрибутом полноценного социального (общественного) поведения, то поведение нерп на берегу, несомненно, является таковым.

Терморегуляторное поведение. Нерпы не могут долгое время находиться под жгучим солнцем – им становится жарко и некомфортно (Пастухов, 1993; Петров, 2009). В таких условиях, чтобы от-

Рис. 4. На северном участке лежбища на о-ва Долгий 5 июня 2018 г. залегало 400–500 нерп (низкий уровень воды). На дальнем плане южная оконечность о-ва Тонкий, которая в качестве лежбища нерпой не используется (фото Е.А. Петрова).

дать лишнее тепло во внешнюю среду, в организме нерпы происходит перераспределение кровотока в периферических тканях (Баранов и др., 1988, 1988а, 1992). Если гемодинамических реакций недостаточно, нерпа использует так называемое терморегуляторное поведение. К нему можно отнести переворачивание с одного бока на другой (при этом солнцу подставляются более холодные участки тела, а нагретые – прячутся в тень), а также уход в воду (Петров, 2009). Если уходить не хочется, нерпа использует другие приемы, в частности расправляет задние ласты и некоторое время держит их в таком положении. Этим достигается увеличение их площади, и отдача тепла через ласты тоже увеличивается. Нередко нерпа помахивает расправленными ластами, увеличивая съем тепла (Петров, 2009).

Сон – форма активности мозга, без которой невозможно функционирование организма в состоянии бодрствования. У нерпы на береговых лежбищах сон – кажется, главное занятие, основная форма поведения (рис. 5 и 6). У тюленей, как и у наземных млекопитающих, физиологически выделяют две фазы. Первая – это медленноволновой сон (медленный), затрагивающий синхронно кору двух полушарий и подкорковые отделы мозга (билатерально-симметричный медленный сон). При медленном сне спящий субъект неподвижен, т.е. тюлени не могут спать во время движения (Лямин и др., 2006, 2014). После медленного сна у нерпы следует вторая фаза сна – быстрого, но наиболее глубокого парадоксального. Парадоксальный сон у настоящих тюленей может происходить как в воде (т.е. они могут спать в воде), так и на воздухе. Но эпизоды парадоксального сна у настоящих тюленей в целом короче, чем у ушастых тюленей (Лямин и др., 2006), у которых эта фаза может продолжаться более 10 мин (Косенко и др., 2012). В другой работе утверждается, что у китообразных и ластоногих (вероятно, имеется в виду северный морской котик) отсутствует или значительно сокращена фаза парадоксального сна (Лямин и др., 2014). У байкальской нерпы, по мнению О.И. Лямина, при парадоксальном сне тонус мышц шеи падает, частота пульса понижается, а когда “тело тюленя или хотя бы его ноздри находятся под водой, зверь задерживает дыхание на несколько минут

Рис. 5. Спокойно отдыхающие (и спящие) нерпы, давно лежащие на камне, выражают полное удовольствие (фото www.i.pinimg.com). Почесывание – один из наиболее часто наблюдаемых элементов поведения нерп.

вплоть до прекращения эпизода сна, когда он выныривает и делает очередной вдох", после чего может наступить следующий эпизод сна (цит. по: Петров, 2010, с. 161). Таким образом, байкальская нерпа может спать как в подводном положении (с задержкой дыхания), так и на плаву (тогда ее ноздри находятся над поверхностью воды) или на суше. В неволе молодые байкальские нерпы погружаются под воду или ложатся на дно и спят в фазе парадоксального сна (сон более крепкий). Взрослые так тоже поступают, но реже. Во время медленного сна нерпы спят в толще воды, обычно животом вниз, или в вертикальном положении в позе "поплавком" (О.И. Лямин, цит. по: Петров, 2010, с. 162).

Эта поза сна в воде ранее упоминалась в качестве характерной позы сна под названием "столбиком" (в вертикальном положении, голова втянута в жировой мешок, ноздри наружи). Вторая характерная поза сна – тело нерпы, находясь в горизонтальном положении, "зависает" в толще воды на незначительной глубине (часто видна спина) (Петров, 2009). Однако, если во время сна под водой для вдоха нужно поднимать голову или всплывать, то каждый раз приходится пробуждаться (Лямин и др., 2006), поэтому такой сон происходит урывками. Однако, если судить по закрытым глазам, то в обоих случаях для вентиляции легких нерпа может не просыпаться.

В природе байкальские нерпы, оказываясь на твердом субстрате, кажется, только и делают, что пытаются поспать. Типичной позой сна считается положение, когда тело неподвижно, а глаза закрыты. Выспаться нерпе плохо удается отчасти по причине беспокойства, производимого соседями, отчасти из-за чрезвычайной осторожности самих животных – даже, казалось спящие нерпы, периодически без видимых причин поднимают голову и осматриваются. Находясь на воздухе, на твердом субстрате, во время сна из-за позного тонуса шейных мышц шея вытягивается, а голова спящего зверя "падает" (касаясь субстрата) (Петров, 2010). На суше нерпа может спать крепко, и тогда её тело остается относительно долгое время неподвижным. По наблюдениям в неволе, спящие на бортике бассейна нерпы могут спать настолько крепко, что не слышат, как в небольшое помещение с бассейном заходят люди (Петров, 2009). Во время сна у настоящих тюленей существенно меняются параметры функционирова-

Рис. 6. Это не крик, а глубокий вдох (зевание). Нерпы часто зевают, широко раскрывая пасть. Обратите внимание на подвернутые задние ласты – нерпа не хочет погружать их в воду (охлаждать) (фото www.fs3.fotoload.ru).

ния дыхательной и сердечно-сосудистой систем. Даже визуально можно заметить, что дыхание во время сна на воздухе у тюленей прерывистое. Они как бы совершают короткие ныряния: дыхательные паузы (апноэ) в несколько минут чередуются с короткими периодами гипервентиляции. Сколько времени байкальская нерпа расходует на сон в естественной среде обитания – неизвестно, но по некоторым оценкам в свободный ото льда период на сон затрачивается не более 2–4 часов в сутки, причем дневного времени, поскольку в темное время нужно добывать пропитание (Петров, 2009). Каспийская нерпа спит примерно столько же – 15% суток (т.е. около 4 часов), в неволе животным не нужно заботиться о пропитании, и каспийская нерпа спит до 12 ч в сутки (Мухаметов, 1986), но байкальская нерпа, по нашим наблюдениям, не делает этого даже в неволе.

Поведение, связанное с питанием. Животные, залегающие на береговых лежбищах, периодически уходят в море, очевидно, на кормежку. Насколько продолжительны (и как далеки) отлучки животных “в море” для питания мы не знаем, однако, по впечатлениям, если уж нерпы выбрались на береговые лежбища, то большую часть светового дня они проводят на них. Полагают, что к вечеру часть залежки уходит в море, а к ночи лежбища покидают все животные, отправляясь на кормежку (Гурова, Пастухов, 1974; Петров, 2003, 2009). Однако те же авторы приводят описание дневной охоты нерп, как вблизи берега, так и на расстоянии 500–700 м от лежбищ. Тем более трудно допустить, будто животные в дневное время совершают сотни более глубоких, чем ночью, погружений (Петров и др., 1993; Stewart et al., 1996) бесцельно. Вероятно, что время питания, равно как и его продолжительность, могут в той или иной мере изменяться (Гурова, Пастухов, 1974).

Четыре нерпы, отловленные летом 1990 г. на лежбищах Ушканьих о-вов и там же отпущенные на свободу (после оснащения телеметрической аппаратурой), быстро покинули этот район. Пока на Байкале не встал лед, тюлени постоянно находились в движении и практически постоянно ныряли на 2–6 мин преимущественно на небольшие глубины (10–50 м). При этом каждая из четырех нерп с сентября по начало мая преодолела 400–1600 км пути, если считать прямыми отрезками

(Петров и др., 1993; Stewart et al., 1996; Петров, 2003). Короткие ныряния (не превышающие аэробный лимит ныряния) проходят в аэробном режиме и не доставляют нерпе никаких осложнений с точки зрения энергетики. В таком режиме она может оставаться очень долго, проводя под водой до 90% времени суток (Петров, 2009). Максимальная глубина погружения неполовозрелых особей превысила 300 м, а время ныряния – > 40 мин (Петров и др., 1993). В последнее время получены новые данные о поведении нерпы в пелагиали озера, например, о так называемых дрейфовых погружениях, во время которых нерпа предположительно отдыхает и переваривает пищу (например, Watanabe et al., 2004; 2015). Наблюдения в природе за двумя свободно плавающими нерпами показали, что, находясь вдали от берега в течение 24 ч, животные в среднем 80% времени провели под водой, т.е. практически непрерывно совершали ныряния (средняя глубина 69 м), затрачивая на ныряние в среднем 6.0 мин (n = 315). В сумерках и на рассвете ныряния были более глубокими (до 245 м) и продолжительными (до 13.5 мин) (Ватанабэ и др., 2004; Watanabe et al., 2004).

Можно предположить, что нерпы на береговых лежбищах появляются как раз после таких ныряний. Ночью нерпы ныряли неглубоко и плавали медленнее. В течение дня нерпы постоянно ныряли в спокойном режиме, но иногда были отмечены ускорения в движении, наблюдатели связывали их с активной охотой на рыб (Ватанабэ и др., 2004; Watanabe et al., 2004). В другом подобном исследовании четыре нерпы, свободно плавающие в озере, в среднем через каждые 1.2 мин ныряли на короткое время (в среднем на 7 мин, максимум на 15.4 мин). Средняя глубина ныряний составила 66 м, а максимальная – 324 м (Ватанабэ и др., 2006; Watanabe et al., 2006). Высокую нырятельную активность, разумеется, связывают с поиском пищи. Однако на 1315 снимках, сделанных с помощью цифровой камеры, прикрепленной к животному, только на одном изображении (на глубине 54 м в 14 ч 32 мин) видна голомянка (*Comephorus* sp.) (Watanabe et al., 2004). Характер нырятельного поведения нерпы японские авторы объясняют тем, что в светлое время суток тюлени питаются рыбой и для ее поиска используют зрение, а в темное время суток питаются ракообразными (образующими плотные скопления в верхних слоях пелагиали) и, мол, используют при этом осязание (Ватанабэ и др., 2004).

Утверждение, на наш взгляд, голословное и довольно спорное. До сих пор считалось, что нерпа питается преимущественно в сумеречно-ночное время суток (ряд авторов, см. Петров, 2003), чему, правда, противоречат данные Т.М. Иванова (1938). В любом случае, питание нерп, обитающих летом вокруг Ушканьих о-вов, похоже, недостаточно хорошее (Егорова и др., 1992). У нерп, добытых сетями непосредственно у островных береговых лежбищ, в среднем в пищевом комке (у всех особей) преобладала малая голомянка (*Comephorus dybowski*), жирной большой голомянки (*C. baicalensis*) было мало, еще меньше было длиннокрылки (*Cottocomephorus inermis*) и желтокрылки (*C. grewinki*) (общая восстановленная масса съеденной рыбы в среднем составила 635 г, n = 15). Зато у 20% особей отмечены отолиты сиговых, а у 35% особей кишечник был буквально набит исключительно ракообразными. Раковая диета обнаружена у всех проанализированных сеголеток и у 67% неполовозрелых особей; среди взрослых особей было всего 9% “ракоедов” (Егорова и др., 1992). В старой публикации, касающейся летнего питания нерпы в районе Ушканьих о-вов, отмечены большая доля малой голомянки и длиннокрылого бычка и отсутствие большой голомянки и омуля (Иванов, 1938). В другой работе автор, на наш взгляд искусственно, разделил полученные данные, так сказать “обратным исчислением”, на две группы – особей, питающихся в открытом Байкале (если в пробе обнаруживалось много отолитов глубоководных голомянок), и особей, питающихся в прибрежно-соровой зоне (если голомянок мало) (Пастухов, 1993). Заметим, чтобы попасть из прибрежно-склоновой зоны в открытый Байкал, нерпе достаточно 20–30 мин, если не меньше. Тем не менее, в питании нерп, якобы нагуливающихся в прибрежно-склоновой зоне, отмечено заметное присутствие донных бычков и отсутствие сиговых (Пастухов, 1993).

Даже из таких скудных сведений понятно, что кормовая база нерпы в окрестностях Ушканьих о-вов не постоянная и довольно скудная. Питание ракообразными подтверждает это – оно не характерно для нерпы, но может свидетельствовать об очень больших концентрациях *Macrohectopus branickii* в окрестностях Ушканьих о-вов (других ракообразных, обитающих в пелагиали, в Байкале нет). Трудно сказать, насколько важен малокалорийный *Macrohectopus* в целом для пропитания популяции байкальской нерпы, но такие родственники нерпы, как ларга, акиба, крылатка и лахтак потребляют тысячи тонн беспозвоночных (в основном ракообразных и моллюсков) и значение этой пищи для них велико (Бухтияров, 1986). Правда, обитают упомянутые виды в морях. Наличие сиговых в питании “ушканских” нерп тоже говорит о недостатке основных объектов рациона. Кроме того, есть сведения, что “перед подходом омуля нерпа уходит с лежбищ”, избегая теплой и малопрозрачной “омулевой воды” (Иванов, 1938, с. 60).

Полагают, что средняя глубина ныряния (около 70 м) может означать предельную глубину (с учетом ошибки определения), на которой нерпа еще может визуально обнаруживать свою жертву

(Watanabe et al., 2004). Утверждение сомнительное, но зрение при поиске жертв у нерпы, вероятно, имеет огромное значение, учитывая высокую прозрачность воды. Показано, например, что ларга при уровне освещенности, которую создает полная Луна в океанической воде, различает движущийся объект на глубине 360 м, а в прибрежных водах – на глубине 80 м (Wartzook, 1979, цит. по: Андреев, 1986). Отметим, что японские ученые придают большое значение ракообразным и рассуждают, как и где нерпа может ими питаться, не зная российских источников и нередко делая ложные "открытия". Ссылаясь на работы по обыкновенному тюленю (Dehnhardt et al., 1998, 2001, цит. по: Watanabe et al., 2004), они предполагают, что байкальская нерпа использует вибриссы для обнаружения пищевых объектов. Между тем такое предположение для байкальской нерпы было сделано около 100 лет назад (Иванов, 1938), а то, что вибриссы (осязание) – "прибор обнаружения" съедобных объектов на ближней дистанции, давно продемонстрировано экспериментально (Петров, 2003, 2009). О том, что нерпа использует ракообразных в качестве пищи, также давно известно (Егорова и др., 1992; Пастухов, 1993), но японцы об этом тоже не догадываются.

Поведение линяющих животных. Линяющие животные, выбираясь на твердый субстрат, вероятно, должны как-то использовать его. И на льду это действительно так (Пастухов, 1993; Петров, 2009). Т.М. Иванов утверждает, что и на береговых лежбищах линяющая нерпа, когда ей не мешают другие особи, пытающиеся занять ее место, "скатываясь с камней то на одном, то на другом боку, "вышоркивает" старую шерсть" (Иванов, 1938, с. 56). Особенно усердно чешутся звери, сильно зараженные вшами (*Echinophthirius horridus* var. *baicalensis* Ass), обитающими в кожно-волосяном покрове животных. Удивительно, но о таком поведении нерпы на берегу больше никто не упоминает (Пастухов, 1993; Петров, 2003, 2009).

Органы чувств

Байкальская нерпа на суше и в водной среде использует возможности своих органов чувств не в одинаковой мере.

Зрение. Зрительная система байкальского тюленя функционирует в специфических условиях: не только в двух средах (в пресной прозрачной воде и в воздухе), но и в условиях крайних уровней освещенности – от яркого солнечного света (на льду) до практически полной темноты при погружении на большие глубины (до 400–500 м). Из первого описания органов зрения мы узнаем, что глазное яблоко по отношению к размерам животного у нерпы огромно (его диаметр у пятилетней самки 47 мм, вес около 200 г), глаза нерпы снабжены третьим веком, зрачок вертикальный, способный к расширению (Иванов, 1938). В воздушной среде глаза байкальской нерпы не могут долгое время оставаться открытыми – у животных часто наблюдается обильное "слезотечение" (Петров, 2009), хотя слезных желез у них нет. Функцию слез играет белковая слизь, выделяемая Гардеровой железой, очень хорошо развитой у тюленей. Слизь имеет такой же коэффициент преломления, что вода, и это позволяет нерпам видеть предметы под водой без искажения. На берегу нерпа открывает глаза, чтобы осмотреться, а в другое время глаза либо закрыты, либо "прищурены". По этой причине закрытые глаза у нерпы не означают, что она спит. Зрение нерпы оценивается как удовлетворительное на воздухе и очень хорошее в водной среде (но уступающее обонянию по значимости в жизни) – пешего охотника на льду нерпа замечает с расстояния 1.5–2 км, а белый парусок, используемый им для подкрадывания к жертве, различает на расстоянии 150–200 м (Иванов, 1938). Однако есть и иные данные, говорящие, что на воздухе нерпа видит неважно. Летом на береговых лежбищах нерпа издалека замечает движущегося по берегу человека, но не может отличить его от камней, если он остается неподвижным, даже на расстоянии нескольких метров (Петров, 2009, с. 21). С подветренной стороны к залежке нерп можно подойти довольно близко, если передвигаться медленно, с остановками, и внимательно следить за поведением животных. Днем нерпа прекрасно видит ставные сети в прозрачной воде в районе лежбищ Ушканьих о-вов, тем более, если они выставлены в поверхностном слое. Она искусно обходит их, подныривая буквально в метре и не задевая полотна. Но в ночное время в эти же сети ловятся животные всех возрастов. Если вода мутнее, например, как осенью в Чивыркуйском заливе, то нерпа попадает в сети даже днем (хотя больше ловится ночью). В апреле кормящие самки попадают в подледные сети крайне редко, а щенки – в 50% случаев (Петров, 2009).

Дорсо-фронтальное положение глаз обеспечивает нерпе одновременное восприятие предмета двумя глазами, после чего оба изображения сливаются в единое целое (бинокулярное зрение). С накоплением новых данных в последние годы зрительные органы ластоногих исследователи рассматривают как высокоорганизованную сенсорную систему, занимающую важное место в жизни этих животных, особенно в водной среде; описаны механизмы амбивалентного зрения ластоногих (Масс, 2014), хотя многое остается неясным. В сетчатке глаза у тюленей преобладают палочковые рецепторы, работающие в условиях недостаточного освещения. Этих фоторецепторов у ластоногих в 20–40 раз больше, чем колбочек (Hanke et al., 2009), т.е. примерно как у наземных хищников-универсалов, или – по другим данным –

колбочки составляют всего около 1% от всех фоторецепторов (Griebel, Peichl, 2003). Есть ли у настоящих тюленей цветовое зрение, пока не известно. У гренландских, кольчатых и серых тюленей удается вырабатывать условный рефлекс на несколько цветов (например, Пахомов, 2019), но, по мнению автора исследования, это не означает наличие у них цветового зрения.

Недавно проведенное изучение морфологии и гистологии глаза байкальской нерпы показало, что ретинальная разрешающая способность (соответственно, и острота зрения) у нерпы выше, чем у ларги, обыкновенного, гренландского и каспийского тюленей. При условии, что прозрачность поверхностных слоев воды Байкала доходит до 40 м, острота зрения 2.3′ позволяет на расстоянии 40 м различать детали размером 2.7 см, т.е. зрение позволяет различать не только предметы среды, но и объекты охоты. Поскольку высокая острота зрения функционально бесполезна в мутной (мало прозрачной) воде, то повышенную остроту зрения байкальской нерпы рассматривают как адаптацию к прозрачной воде Байкала (Масс, 2019).

Обоняние, обонятельная сигнализация (поведение) байкальской нерпы остается одним из наименее исследованных аспектов, хотя обонятельные контакты могут играть важную роль в социальной жизни животных. Например, самка сивуча отличает своего щенка только после обнюхивания (Белонович и др., 2006). Судя по наблюдениям за поведением кормящих самок и щенков байкальской нерпы непосредственно на льду Байкала, у них происходит то же самое (Петров, 2009), хотя в данном случае перепутать своего щенка с соседским очень трудно. Заметим, что самка нерпы не проявляет явной агрессии по отношению к чужому щенку в случае контакта и даже может кормить его (Петров, 2003, 2009). Из практики охотников известно, что спокойно лежащие на льду нерпы (в том числе спящие) периодически поднимают голову выше обычного с тем, чтобы не только осмотреться, но и уловить и понюхать воздушные потоки, и если даже очень слабый ветерок дует от охотника в сторону нерпы, трофея ему не видать (Иванов, 1938).

Известно наличие четко ощутимого, неприятного, если не сказать противного для человека запаха, исходящего от взрослых самцов байкальской нерпы (Иванов, 1938; Пастухов, 1993). Специфически пахнет даже вода в отверстиях во льду, используемых самцами для дыхания (Петров, 2009). Предполагают, что таким образом самец не только метит свою территорию (что, пожалуй, очевидно), но и привлекает эстральных (текучих) самок. Однако никаких специальных исследований этого вопроса не проводилось и даже кто кого привлекает и ищет (самец самок или самки самцов) точно неизвестно, но считается, что самцы находят самок, когда те еще продолжают выкармливать щенков (Пастухов, 1993; Петров, 2003, 2009). Однако “пахучие железы” функционируют постоянно (а не только во время гона) — даже камни, на которых лежали самцы, долго сохраняют их запах.

Осязание. На помощь нюху (носу), вероятно, приходят и вибриссы (осязательные механочувствительные длинные жесткие волосы) на морде нерпы (Иванов, 1938). При обнюхивании предмета они расправляются, так же как при охоте за подкаменщиками (Петров, 2003). Опыты в бассейне показали, что для опознавания предмета (пищевого объекта) нерпа одновременно использует и зрение и вибриссы, причем, если она не имела возможности предварительно “ощупать”, например, несъедобный муляж рыбки, то она все равно хватала его зубами; если такая возможность была, то нерпа определяла несъедобность вибриссами (Петров, 2003) и уже не покушалась на кусок пластилина. При линьке вибриссы быстро выпадают и “к моменту начала смены основного волоса успевают отрасти примерно на 1/3 своей окончательной длины” (Иванов, 1982, с. 35), что говорит об их важной роли. В настоящее время идут активные исследования структуры вибрисс у ластоногих, пытаются определить роль и значение этих механорецепторов, включая гидродинамическое восприятие и т.д. (например, Hanke et al., 2013).

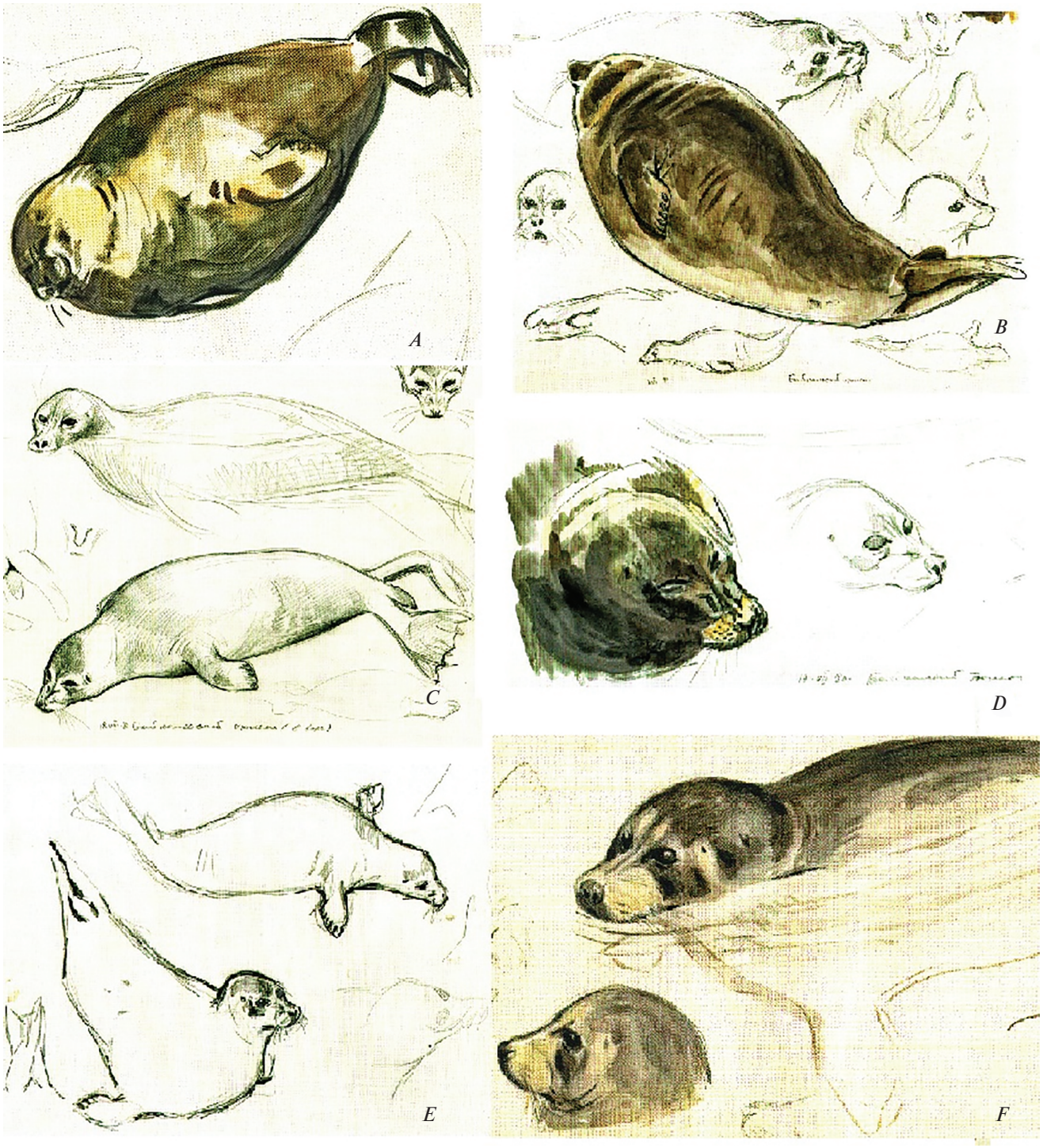
Звуковая (акустическая) сигнализация широко используется ушастыми тюленями, т.е. теми ластоногими, которые создают гаремы и сложные по структуре залежки. Для настоящих тюленей это не характерно, и байкальская нерпа не исключение. Тем не менее нерпа издает звуки. На берегу в условиях большой скученности нерпы обмениваются акустическими сигналами, которые можно определить как хрипы, посвист при втягивании носом воздуха, фырканье, рюханье (недовольных) (Пастухов, 1993 с. 122). Сюда можно добавить угрожающие звуки, которые издают обычно крупные особи по отношению к мелким собратьям, надумавшим пристроиться рядом со старшим. Известно, что самка и щенок обмениваются звуковыми сигналами, похожими на мычание, а щенок “скулит” и “плачет”, когда подзывает мать, или если он голоден (Петров, 2009), но на берегу родительского общения уже нет. Акустические сигналы усиливаются при большой плотности залегания животных, что объясняется увеличением вероятности возникновения конфликтных ситуаций. На лежбище байкальской нерпы всегда довольно шумно, но вокальную деятельность нерп выявить на слух сложно, поскольку их сигналы заглушаются шумом волн, криком чаек, постоянными всплесками воды от

перемещений животных (но фырканья и хрипы различить можно).

Под водой вокализационная деятельность нерп выражена, возможно, лучше, чем на воздухе. К сожалению, результаты исследования подводных звуков байкальской нерпы, проведенные американскими учеными на Байкале еще в 1980-х годах (Робертом Элснером и Джанет Томас), а также учеными из Института океанологии имени П.П. Ширшова РАН, не стали достоянием научного сообщества (Петров, 2009). Описаны громкие звуки, издаваемые байкальской нерпой в неволе над водой и под водой, когда она "с силой выдувает воздух из легких через плотно сомкнутые ноздри" (Баранов и др., 2014). Полагают, что такими звуками при содержании в неволе животные привлекают к себе внимание, выражают отрицательные эмоции (возмущение, протест, нетерпение), а самки, готовые к спариванию, ими привлекают самцов во время брачных игр. Сравнив физические характеристики этих звуков с теми, что удалось записать в природе подо льдом, ученые пришли к заключению о нерпичьем происхождении изучаемых звуков, и считают, что они являются эффективным способом коммуникации. Мол, самки подают сигналы, облегчающие самцам находить их, поэтому подавляющая часть взрослых самок успешно спариваются. Ученые считают, что эти звуки распространяются на большие расстояния по подледному звуковому каналу, возникающему на Байкале в зимне-весенний период (его описали П.П. Шерстянкин и Л.Н. Куимова в 1992, цит. по: Баранов, 2014), который гораздо эффективнее, чем летний приповерхностный канал.

Слух у байкальской нерпы развит очень хорошо. Необычные шумы в воздушной среде (звуки, не связанные с волнением или возникающие при движении или разрушении льда) нерпа слышит с расстояния в десятки метров (Иванов, 1938). Несомненно, настоящие тюлени слышат звуки и под водой, несмотря на то что при попадании воды на вибриссы, морду, нижнюю часть шеи или область головы вокруг слухового отверстия (не говоря о реальном нырянии) наружные слуховые проходы закрываются. У настоящих тюленей ушные раковины редуцированы, а слуховой проход представляет собой S-образную трубку, расположенную непосредственно под кожей. Чтобы предотвратить попадание воды в слуховой проход, происходит его перегибание в месте коленообразного изгиба с помощью наружных и внутренних мышц, что подтверждено экспериментально. Было показано, что закрывание слухового прохода может происходить непроизвольно, даже раньше погружения животного под воду, и нормальное звукопроведение без потери чувствительности в водной среде осуществляется только при закрытом слуховом проходе. В экспериментах, проведенных на каспийском тюлене показано, что звук, источник которого находится впереди животного, может проходить и по тканям головы, но сигнал при этом ослабевает в 1.5–2 раза по сравнению с восприятием через органы слуха (обзор: Солнцева, 2017). У байкальской нерпы закрывание происходит за счет смещения внешней хрящевой пластинки назад и вниз. Она сдавливает эластичный начальный участок слухового прохода, прижимая переднюю верхнюю стенку прохода к противоположной стенке. У некоторых особей хрящевая пластинка слегка смещается вбок, образуя снаружи "ушки" – выступ высотой 1–3 мм (Липатов, 1986), которые иной раз хорошо заметны. Замыкание ушных проходов происходит рефлекторно – практически мгновенно. "Подводный" слух тюленей, насколько нам известно, исследован плохо, но анатомические структуры, обеспечивающие восприятие звуков у морских млекопитающих, описаны. Например, показано, что благодаря анатомическим особенностям среднего уха, у ластоногих коэффициент

Рис. 7. Некоторые характерные позы байкальской нерпы (рисунки В.М. Смирина (2010) с комментариями Е.А. Петрова (2010); указаны страницы в источнике). *A* – "Нерпа, спящая на боку. В такой позе долго не поспишь – голова падает. Поэтому нерпа довольно часто приподнимает ее, осматривается вокруг и снова принимает ту же позу. Задние ласты свернуты, что помогает снизить теплоотдачу" (с. 162) (рисунок В.М. Смирина). *B* – "Самец нерпы недостаточно упитан, что хорошо видно по "шарпеистой" коже на шее и загривке..." (с. 160) (рисунок В.М. Смирина). *C* – "Вверху – спокойно плывущая, точнее плавающая взрослая нерпа осматривает "берег". Внизу – поза, характерная для животного, сходящего в воду. Нерпа нюхает на всякий случай воздух над водой (смотрите, как у нее расправились вибриссы), отталкивается передними ластами и дергается всем телом вперед, высоко взметнув задними ластами" (с. 156) (рисунок В.М. Смирина). *D* – "Дремлющий самец с немного втянутой "в шею" головой (слева). Его морда вытянута, на щеках характерные морщины... В принципе, животное может и спать, потому и задержало дыхание (ноздри сомкнуты). Набросок справа как бы продолжает тот, что слева. Нерпа что-то услышала, резко открыла глаза и задышала, одновременно включив обоняние" (с. 150) (рисунок В.М. Смирина). *E* – "Вверху – резкий изгиб хвостовой части тела, разнонаправленность движения тела по оси "хвост–голова" – типичное бегство при панике, от страха. ...В ход идут и передние ласты, во всяком случае, для "отмашки". Эта поза очень характерна для байкальской нерпы. Маленькие нерпята точно так убегают по льду, если их резко выдергивают из логова. Внизу – поза повышенного внимания. Нерпа пытается что-то рассмотреть впереди себя, для чего приподнимает переднюю часть тела и вытягивает шею. Чтобы сохранить равновесие, она приподнимает и заднюю часть тела" (с. 154) (рисунок В.М. Смирина). *F* – "вверху... лениво плывущий тюлень... возможно, он ... "висит" в воде...передние ласты вяло шевелятся, сохраняя нужное положение тела ... внизу – очевидно, животное рассматривает что-то "на берегу" (с. 153) (рисунок В.М. Смирина).



передачи звукового давления в 1.5–2 раза выше аналогичного коэффициента у наземных форм. Это определяет высокую эффективность работы периферической слуховой системы при ориентации млекопитающих в водной среде и значительно расширяет диапазон воспринимаемых ими частот (обзор: Солнцева, 2017).

Характерные позы

У байкальской нерпы выработались характерные позы при разных типах поведения. Специальных исследований этого вопроса не проводилось, но некоторые сведения приведены в монографии Петрова (2009). В книге В. Смирина “Портреты зверей северной Евразии. Ластоно-

гие” можно посмотреть зарисовки байкальской нерпы в различных жизненных ситуациях (Смирин, 2010) (рис. 7).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В качестве выводов можно констатировать, что летний период жизни байкальской нерпы, ее поведение на береговых лежбищах, на которых часть популяции проводит довольно много времени, изучены недостаточно. Практически ничего не известно о социальной жизни животных и о мотивации образования массовых залежек на берегу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Бориса Владимировича Смирина за разрешение использовать несколько замечательных рисунков Владимира Моисеевича Смирина в нашей статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев Ф.Б., 1986. Об органе зрения ламантина и других сирен // Ламантин. Морфологические адаптации. М.: Наука. С. 342–350.

Баранов Е.А., Гранин Н.Г., Кучер К.М., Макаров М.М., 2014. О возможности подводной акустической коммуникации байкальских нерп (*Pusa sibirica* Gm.) на больших расстояниях в период обитания подо льдом // Морские млекопитающие Голарктики (Сборник научных трудов. Т. 1. По материалам VIII Международной конференции, Санкт-Петербург 22–27 сентября 2014 г. С.-Петербург. С. 47–52.

Баранов В.И., Баранов Е.А., Елагин О.К., Петров Е.А., Шошенко К.А., 1988. Кровоток в коже и подкожном жире байкальской нерпы // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 24. № 3. С. 437–444.

Баранов В.И., Елагин О.К., Петров Е.А., Чермных Н.А., Шошенко К.А., 1988а. Региональный кровоток при охлаждении и обогреве у байкальской нерпы // Экология. № 6. С. 75–77.

Баранов В.И., Елагин О.К., Корохов В.П., Петров Е.А., Чермных Н.А., Шошенко К.А., 1992. Органное кровообращение байкальской нерпы при изменении температуры и нырянии. Бионика (Украина). № 25. С. 98–108.

Белонович О.А., Рожнов В.В., Мамаев Е.Г., Бурканов В.Н., 2006. Обонятельные контакты сивучей (*Eumetopias jubatus*) // Морские млекопитающие Голарктики (сборник научных трудов по материалам IV Междунар. конференции, Санкт-Петербург, Россия 10–14 сентября 2006 г.). С.-Петербург. С. 64–67.

Бухтияров Ю.А., 1986. Роль беспозвоночных в питании тюленей Охотского и Берингова морей // Морские млекопитающие (тезисы докладов IX Всесоюзного совещания по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих, г. Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). Архангельск. С. 71–72.

Ватанабэ Ю., Баранов Е.А., Сато К., Наито Ю., Миязаки Н., 2004. Поведение байкальского тюленя под водой в естественных условиях // Морские млекопитающие Голарктики (сборник научных трудов по материалам III Междунар. конференции, Коктебель, Крым, Украина 11–17 октября 2004 г.). Москва. С. 147–148.

Ватанабе Ю., Баранов Е.А., Сато К., Наито Я., Миязаки Н., 2006. Влияние плотности тела на характер гребных движений у байкальской нерпы // Морские млекопитающие Голарктики (сборник научных трудов по материалам IV Международной конференции, Санкт-Петербург, Россия 10–14 сентября 2006 г.). С.-Петербург. С. 123–124.

Гурова Л.А., Пастухов В.Д., 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука. 186 с.

Егорова Л.И., Елагин О.К., Иванов М.К., Казачишина И.Ю., Петров Е.А., 1992. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 1. Метод и результаты исследования питания в конце 80-х годов // Сибирский биологический журнал. № 4. С. 40–47.

Иванов М.К., 1982. Кожно-волосяной покров байкальской нерпы // Морфофизиологические и экологические исследования байкальской нерпы. Новосибирск. С. 20–39.

Иванов Т.М., 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Иркутск. Т. VIII. Вып. 1-2. С. 5–119.

Косенко П.О., Высоцкий А.Л., Лапьерр Дж.Л., Сигал Дж.М., Мухаметов Л.М., Лямин О.И., 2012. Электрофизиологическое исследование сна у моржа (*Odobenus rosmarus*) // Морские млекопитающие Голарктики (Сборник научных трудов. Т. 1. По материалам IV Четвертой Международной конференции, Суздаль, Россия 24–28 сентября 2012 г.). Москва. С. 314–319.

Липатов Н.В., 1986. Механизм закрывания наружных слуховых проходов настоящих тюленей под водой // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих (тезисы докладов IX Всесоюз. совещания, Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). Архангельск. С. 245–246.

Лисицына Т.Ю., 1978. Поведение моржей на самцовом лежбище // Морские млекопитающие (тезисы докладов VII Всесоюз. совещания г. Симферополь, 20–23 сентября 1978 г.). М. С. 199–200.

Лямин О.И., Мухаметов Л.М., Зигель Д.М., 2006. Поведенческие и физиологические адаптации водных и полуводных млекопитающих к необходимости спать в водной среде // Морские млекопитающие Голарктики (сборник научных трудов по материалам IV Международной конференции, Санкт-Петербург, Россия 10–14 сентября 2006 г.). С.-Петербург. С. 334–337.

Лямин О.И., Косенко П.О., Мухаметов Л.М., Сигал Дж.М., 2014. Нейрофизиологические и нейрохимические аспекты однополушарного сна у северного морского котика // Морские млекопитающие Голарктики (Сборник научных трудов. Т. 1. По материалам VIII Международной конференции, Санкт-Петербург 22–27 сентября 2014 г.). С.-Петербург. С. 283–148.

Масс А.М., 2014. Механизмы амбивалентного зрения морских млекопитающих // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов. Т. 1. По материалам VIII Междунар. конференции, Санкт-Петербург 22–27 сентября 2014 г.). С.-Петербург. С. 304–312.

Масс А.М., 2019. Оценка разрешающей способности зрительной системы байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов. Т. 1. Москва. С. 201–203.

Мухаметов Л.М., 1986. Сон дельфинов и ластоногих // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих (тезисы докладов IX Всесоюз. совещания, Архангельск, 9–11 сентября 1986 г.). Архангельск. С. 283–284.

Пастухов В.Д., 1993. Нерпа Байкала. Новосибирск: Наука. 272 с.

Пахомов М.В., 2019. Исследование способности серых и гренландских тюленей ассоциировать объекты по признаку цветности // Морские млекопитающие Голарктики. Сборник научных трудов. Т. 1. Москва. С. 243–249.

Петров Е.А., 2003. Байкальская нерпа: эколого-эволюционные аспекты. Автореф. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ. 38 с.

Петров Е.А., 2009. Байкальская нерпа. Улан-Удэ: ИД "Экос". 176 с.

Петров Е.А., 2010. Байкальский тюлень (нерпа) *Pusa* (*Phoca*) *sibirica*, Baikal seal // Смирин В. Портреты зверей северной Евразии. Ластоногие. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. С. 150–163.

Петров Е.А., Сиделева В.Г., Стюарт Б., Мельник Н.Г., 1993. Питание байкальской нерпы: состояние проблемы. 5. Нырятельное поведение и экология питания // Сибирский биологический журнал. Известия СО РАН. № 6. С. 32–41.

Смирин В., 2010. Портреты зверей Северной Евразии. Ластоногие. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. 264 с.

Солнцева Г.Н., 2017. Адаптивные особенности периферического отдела слуховой системы млекопитающих в онтогенезе // Труды ВНИРО. Т. 168. С. 80–104.

Тинберген Н., 1969. Поведение животных. Пер. с англ. М.: Мир. 192 с.

Griebel U., Peichl L., 2003. Colour vision in aquatic mammals – facts and open questions Aquatic Mammals. V. 29. № 1. P. 18–30.

Hanke F., Hanke W., Scholtyssek C., Dehnh G., 2009. Basic mechanisms of pinniped vision // Experimental Brain Research V. 199 (3–4). P. 299–311.

Hanke W., Wieskotten S., Marshall C.D., Dehnhardt G., 2013. Hydrodynamic perception in true seals (Phocidae) and eared seals (Otariidae) // Journal of Comparative Physiology. V. 199 (6). P. 421–440.

Stewart B., Petrov E., Baranov E., Timonin A., Ivanov M., 1996. Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal Seals, *Phoca sibirica* // Marine Mammal Science. № 12/5. P. 623–631.

Watanabe Y., Baranov E A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N., 2004. Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night // Marine Ecology progress series. V. 279. P. 283–289.

Watanabe Y., Baranov E.A., Sato K., Naito Y., Miyazaki N., 2006. Body density affects stroke patterns in Baikal seals // The Journal of Experimental Biology. № 209. P. 3269–3280.

Watanabe Y., Baranov E.A., Miyazaki N., 2015. Drift dives and prolonged surfacing periods in Baikal seals: resting strategies in open waters? // The Journal of Experimental Biology. № 218. P. 2793–2798.

THE IMPORTANCE OF THE SHORE IN THE LIFE OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA). 2. ROOKERY BEHAVIOR

E. A. Petrov[1, *], A. B. Kupchinsky[1], V. A. Fialkov[1], A. A. Badardinov[1]

[1]*Baikal Museum, Irkutsk Scientific Center, Listvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia*

**e-mail: evgen-p@yandex.ru*

Based on the literature record, some forms of the behavior of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) are described, both on shore rookeries and in their immediate vicinity. Territorial behavior, social relations, thermoregulatory behavior, game and other forms of behavior on rookeries are considered, as well as the animals leaving the rookeries for feeding (diet, behavior at free swimming in the nature) are characterized. Special attention is paid to sleep and nutrition, as well as to molting. An attempt is made to assess the use of different sensory organs (vision, smell, hearing etc.) when living in rookeries. The effectiveness of hunting for fish is noted to be determined by jointly using the organs of vision and the vibrissae. Several characteristic postures of the seal are described.

Keywords: Baikal seal, coastal summer rookeries, forms of behavior, sensory organs

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 686–689

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.16:597.8

СЛУЧАИ ЛЕЙКИЗМА И МЕЛАНИЗМА У КАВКАЗСКОГО ТРИТОНА (*LISSOTRITON LANTZI*, AMPHIBIA, CAUDATA, SALAMANDRIDAE)

© 2021 г. Е. А. Кидова[a], Я. А. Вяткин[a], А. А. Кидов[a], *

[a] *Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, Москва, 127550 Россия*

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

Поступила в редакцию 24.02.2020 г.
После доработки 23.04.2020 г.
Принята к публикации 03.05.2020 г.

Ключевые слова: кавказский тритон, тритон Ланца, *Lissotriton lantzi*, лейкизм, меланизм

DOI: 10.31857/S0044513421040061

В литературе аномалии окраски земноводных описаны достаточно полно (Jablonski et al., 2014; Aguilar-Lopez et al., 2017; Kolenda et al., 2017). Животные, аберрантно окрашенные, отмечаются как в природе (Велиева, 1975; Muratet et al., 2010; Busack, Donaire, 2014; Henle et al., 2017), так и в лабораторных популяциях (Hermann, 2001; Raffaëlli, 2013). Наиболее часто для амфибий приводятся случаи альбинизма и лейкизма (леуцизма) (Brame, 1962; Hulbert, 1971; Thiesmeier, Hornberg, 1988; Mitchell, Church, 2002; Литвинчук, Боркин, 2009; Valdez-Villavicencio, Peralta-Garcia, 2014; Lunghi et al., 2017) и значительно реже – случаи меланизма (Alho et al., 2010; Hermann, 2001). Длительное время по всему миру, включая Россию, поддерживаются в искусственных условиях альбиносные линии у аксолотлей мексиканской амбистомы (*Ambystoma mexicanum* (Shaw et Nodder 1798)) (Barr, 1988; Khattak et al., 2014; Reiss et al., 2015) и испанского ребристого тритона (*Pleurodeles waltl* Michahelles 1830) (Joven et al., 2015). По нашим данным, в коллекциях европейских и отечественных террариумистов уже получены несколько поколений лейкистов тритона Лауренти (*Triturus carnifex* (Laurenti 1768)). В культуре известны также и аксолотли – лейкисты (Hermann, 2001; Raffaëlli, 2013).

Тритон Ланца, или кавказский тритон (*Lissotriton lantzi* (Wolterstorf 1914)), – эндемичный для лесного пояса Кавказа вид, известный с территории России, Азербайджана, Армении, Южной Осетии, Абхазии, Грузии и Турции (Skorinov et al., 2014). В связи со снижением численности, он на правах подвида обыкновенного тритона (*L. vulgaris* Linnaeus 1758) внесен в Красную книгу Российской Федерации (категория редкости: 2 – сокращающийся в численности узкоареальный подвид) (Кузьмин, 2001). Для накопления в лабораторных условиях резерва особей кавказского тритона, начиная с 2015 г., в лабораторном кабинете зоокультуры РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева (Москва) ведутся работы по созданию технологии культивирования этого уязвимого вида (Кидов, Немыко, 2018; 2019). К настоящему времени в неволе уже получено потомство от тритонов третьего поколения (Кидов и др., 2019). В данной работе приводятся первые сведения о случаях лейкизма и меланизма у тритонов Ланца, рожденных в лаборатории.

Лейкисты были обнаружены в 2019 г. в потомстве только одной пары тритонов из второго поколения, рожденного в лабораторных условиях (рис. 1). Эта группа происходит от животных с горы Стрижамент (ст. Новоекатериновская, Кочубеевский р-н, Ставропольский край, Россия). Личинки характеризовались желтыми, без пятен, кожными покровами и нормально окрашенными глазами. Лейкисты (18 экз.) демонстрировали пониженные темпы роста (были заметно мельче живущих с ними сибсов-ровесников) и погибли, не пройдя метаморфоз, при длине тела (L) 12.4–21.3 мм (17.52 ± 0.585, SD = 2.482) и длине хвоста (Lcd) 11.0–20.1 мм (15.27 ± 0.598, SD = 2.537). Вероятно, эта аберрация окраски может быть обусловлена инбридингом у разводимых в неволе тритонов.

Аномально темная личинка (меланист) тритона Ланца была отмечена в 2018 г. в потомстве животных, пойманных на Черноморском побережье Кавказа (пос. Малый Утриш, Супсехский сельский округ, муниципальное образование город-курорт Анапа, Краснодарский край) (рис. 2). Меланистическая особь не уступала по темпам роста другим личинкам, однако не демонстрировала признаков прохождения метаморфоза. К возрасту двух лет (февраль 2020 г.) педоморф-меланист достиг общей длины тела (TL) 83 мм.

Рис. 1. Лейкисты (четыре справа) и нормально окрашенные молодые *Lissotriton lantzi*.

Рис. 2. Меланист и нормально окрашенный *Lissotriton lantzi* в возрасте года.

Таким образом, у тритона Ланца отмечены случаи лейкизма и меланизма. К настоящему времени нами в условиях зоокультуры были выращены до завершения метаморфоза и выпущены в природу более 6 тыс. молодых особей *L. lantzi*, поэтому лейкизм и меланизм у этого вида следует считать исключительно редким явлением. По всей видимости, личинки-лейкисты у кавказского тритона обладают пониженной выживаемостью, а единственный обнаруженный меланист является педоморфной особью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Велиева З.Д., 1975. Фауна и экология земноводных юго-востока Азербайджанской ССР. Дис. ... канд. биол. наук. Баку. 129 с.

Кидов А.А., Немыко Е.А., 2018. Размножение тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) (Salamandridae, Amphibia) в искусственных условиях // Современная герпетология. Т. 18. № 3–4. С. 125–134. https://doi.org/10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-125-134

Кидов А.А., Немыко Е.А., 2019. Репродуктивная характеристика тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914), с полуострова Абрау (Северо-Западный Кавказ, Россия) // Труды Зоологического института РАН. Т. 323. № 2. С. 120–126. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2019.323.2.120

Кидов А.А., Немыко Е.А., Вяткин Я.А., Железнова Т.К., 2019. Репродуктивные показатели самок тритона Ланца, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff, 1914) различных возрастных групп в зоокультуре // Естественные и технические науки. № 11 (137). С. 154–160.

Кузьмин С.Л., 2001. Обыкновенный тритон Ланца *Triturus vulgaris lantzi* (Wolterstorff, 1914) // Красная книга Российской Федерации. М.: АСТ-Астрель. С. 314–315.

Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., 2009. Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus* complex) на территории России и сопредельных стран. СПб.: Европейский дом. 592 с.

Aguilar-Lopez J.L., Sandoval-Comte A.-A., Pineda E., Vazquez-Corzas F.G., 2017. *Reohyla miotympanum*, abnormal coloration. Natural history note // Herpetological Review. V. 48. № 1. P. 169–170.

Alho J.S., Herczeg G., Soderman F., Laurila A., Jonsson K.I., Merila J., 2010. Increasing melanism along a latitudinal gradient in a widespread amphibian: local adaptation, ontogenic or environmental plasticity? // BMC Evolutionary Biology. V. 10. P. 317.

Barr L., 1988. Hypersensitivity to light of the iris (sphincter pupillae) of the albino axolotl (*Ambystoma mexicanum*) // Journal of Experimental Biology. V. 137. P. 589–596.

Brame A.H., 1962. A survey of albinism in salamanders // Abh. Ber. Naturk. Vorgesch. Magdeburg. V. 11. № 3. P. 65–74.

Busack S.D., Donaire D., 2014. Albinism in *Pleurodeles waltl* // Boletin de la Asociacion Herpetologica Espanola. V. 25. № 1. P. 12–14.

Henle K., Dubois A., Vershinin V., 2017. A review of anomalies in natural populations of amphibians and their potential causes // Mertensiella. V. 25. P. 57–164.

Hermann H.-J., 2001. Terrarien Atlas. Band 1. Kulturgeschichte, Biologie und Terrarienhaltung von Amphibien, Schleichenlurche, Schwanzlurche, Froschlurche (erster Teil). Melle: Mergus. 1152 p.

Hulbert D., 1971. Albinitisch-neotenische Larve vom Feuersalamander, *Salamandra salamandra* // Aquarien Terrarien. № 8. P. 276.

Jablonski D., Alena A., Vlček P., Jandzik D., 2014. Axanthism in amphibians: A review and the first record in the widespread toad of the *Bufotes viridis* complex (Anura: Bufonidae) // Belgian Journal of Zoology. V. 144. № 2. P. 93–101. https://doi.org/10.26496/bjz.2014.69

Joven A., Kirkham M., Simon A., 2015. Husbandry of Spanish ribbed newts (*Pleurodeles waltl*) in: Anoop Kumar and András Simon (eds.), Salamanders in regeneration research: methods and protocols // Methods in Molecular Biology. V. 1290. P. 47–70. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2495-0_4

Khattak S., Murawala P., Andreas H., Kappert V., Schuez M., Sandoval-Guzmán T., Crawford K., Tanaka E.M., 2014. Optimized axolotl (*Ambystoma mexicanum*) husbandry, breeding, metamorphosis, transgenesis and tamoxifen-mediated recombination // Nature Protocol. V. 9. № 3. P. 529–540. https://doi.org/10.1038/nprot.2014.040

Kolenda K., Najbar B., Najbar A., Kaczmarek P., Kaczmarski M., Skawinski T., 2017. Rare colour aberrations and anomalies of amphibians and reptiles recorded in Poland // Herpetology Notes. V. 10. P. 103–109.

Lunghi E., Monti A., Binda A., Piazzi I., Salvadori M., Cogoni R., Riefolo L.A., Biancardi C., Mezzadri S., Avitabile D., Ficetola G.F., Mulargia M., Manca S., Blaimont P., Di Cerbo A.R., Manenti R., 2017. Cases of albinism and leucism in amphibians in Italy: new reports // Natural History Sciences. V. 4. № 1. P. 73–80.

Mitchell J.C., Church D.R., 2002. Leucistic marbled salamanders (*Ambystoma opacum*) in Virginia // Virginia Natural History Society / Banisteria. № 20. P. 67–69.

Muratet J., Deso G., Vacher J.-P., 2010. Un cas de leucisme chez le Crapaud commun *Bufo bufo* (Linneus, 1758) // Bulletin de la Société Chimique de France. V. 134. P. 51–54.

Raffaëlli J., 2013. Les Urodèles du Monde. Deuxième Édition. Plumelec: Penclen. 480 p.

Reiss C., Levit G.S., Hossfeld U., Olsson L., 2015. The Mexican axolotl in Russia. The history of an early laboratory animal as a transnational process, 1864–1940 // Историко-биологические исследования. Т. 7. № 3. С. 29–38.

Skorinov D.V., Doronin I.V., Kidov A.A., Tuniyev B.S., Litvinchuk S.N., 2014. Distribution and conservation status of the Caucasian newt, *Lissotriton lantzi* (Wolterstorff 1914) // Russian Journal of Herpetology. V. 21. № 4. P. 251–268.

Thiesmeier B., Hornberg C., 1988. Eine leukistische Larve von *Euproctus asper* (Duges, 1852) (Caudata: Salamansridae) // Salamandra. V. 24. № 2/3. P. 187–188.

Valdez-Villavicencio J.H., Peralta-Garcia A., 2014. *Aneides lugubris* (arboreal Salamander): leucism // Herpetological Review. V. 45. № 1. P. 108.

CASES OF LEUCISM AND MELANISM IN THE CAUCASIAN SMOOTH NEWT (*LISSOTRITON LANTZI*, AMPHIBIA, CAUDATA, SALAMANDRIDAE)

E. A. Kidova[1, *], Ya. A. Vyatkin[1, *], A. A. Kidov[1, *]

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

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

Lantz's newt, or the Caucasian smooth newt (*Lissotriton lantzi*), is endemic to the forest belt in the Caucasus. Descriptions of the first cases of leucism and melanism in this newt species observed in captivity are given. All leucist larvae (18 specimens) were found in the offspring of a single female, and all died before metamorphosis. The melanistic newt is a paedomorphic specimen that still lasts for two years. Based on the study of more than 6.000 lab-grown larvae of *L. lantzi*, the authors note that leucism and melanism are very rare in this species.

Keywords: the Caucasian smooth newt, Lantz's newt, *Lissotriton lantzi*, leucism, melanism

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 690–692

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.115.31

REDISCOVERY OF THE PERSIAN DWARF SNAKE (*EIRENIS PERSICUS*, OPHIDIA, COLUBRIDAE) IN QAZVIN PROVINCE, IRAN

© 2021 г. A. A. Kidov*

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

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

Received May 17, 2019
Revised September 22, 2020
Accepted September 27, 2020

Keywords: Persian dwarf snake, *Eirenis persicus*, distribution, Qazvin Province, Iran

DOI: 10.31857/S0044513421060052

For the long time the Persian dwarf snake (*Eirenis persicus* (Anderson 1872)) (Fig. 1), has been regarded as a widespread polymorphic species. It was believed that its range covers a vast territory from southern Armenia, south-eastern Turkey and north-eastern Iraq in the west to north-eastern Pakistan in the east (Bannikov et al., 1977; Baran, 1978; Latifi, 1991; Sindaco et al., 2000; Khan, 2002; Ananjeva et al., 2006; Tuniyev et al., 2019).

The main part of the range is located in Islamic Republic of Iran, where *E. persicus* is known from Bushehr, Fars, Hormozgan, Kerman, Khuzestan, Ilam, Kermanshah, Markazi, Tehran, Mazandaran and North Khorasan provinces (Latifi, 1991; Safaei-Mahroo et al., 2015). Later, based on the use of traditional morphometrics, ecological niche modeling, and genetic studies, it was found that *E. persicus* is a complex with six taxa. It is likely that each of these forms is a distinct species (Rajabizadeh et al., 2015). Moreover, in addition to the above regions, *E. persicus* sensu lato was found in Sistan va Baluchestan, Southern Khorasan, Golestan, Kohgiluyeh va Boyer-Ahmad, Yazd, Isfahan, Chahar Mahaal va Bakhtiari, and Lorestan provinces. *E. persicus* sensu stricto inhabits the territo-

Fig. 1. The Persian dwarf snake (*Eirenis persicus*). The vicinity of Moallem Kalayeh (Qazvin Province, Iran). 20 May 2019.

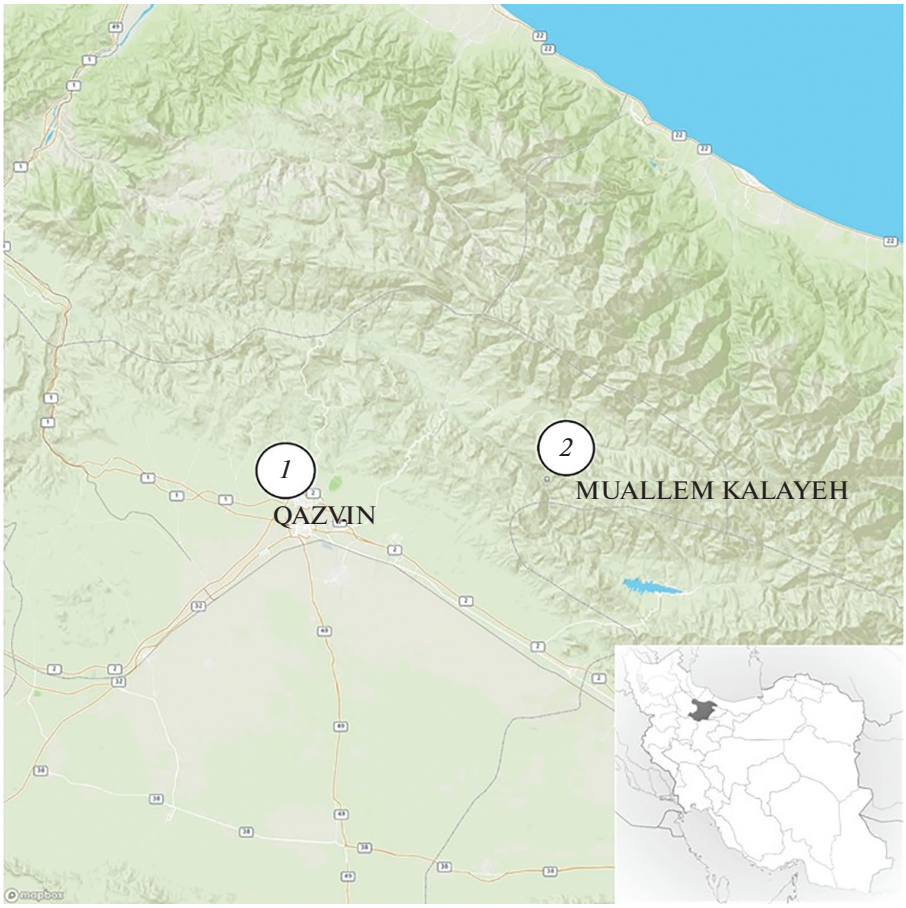


Fig. 2. Finds of *Eirenis persicus* in Qazvin Province, Iran: *1* – Qazvin town (Dotsenko, 1986), *2* – the vicinity of Moallem Kalayeh (our data).

Fig. 3. Habitat of *Eumeces schneideri*, *Heremites auratus*, *Eirenis collaris*, *E. persicus*, *E. punctatolineatus*, *Telescopus fallax*, *Macrovipera lebetina*, and *Xerotyphlops vermicularis* in the vicinity of Moallem Kalayeh (Qazvin Province, Iran).

ry from southern Zagros to the coast of the Persian Gulf, as well as in Fars, Isfahan, Khuzestan and Bushehr provinces (Rajabizadeh et al., 2015).

There remains uncertainty about the taxonomic status of the Persian dwarf snake from Armenia and Northern Iran (Tehran and Markazi provinces).

In the vast majority of research, there was no mention of findings of this species in Qazvin Province. However, Dotsenko (1986)[1] in his PhD thesis noted a record of *E. persicus* for the vicinity of the city of Qazvin (Fig. 2). According to her data, a specimen of the Persian dwarf snake is stored in the Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg.

On May 20, 2019, we discovered *E. persicus* on the southern macroslope of the Alborz Ridge in the vicinities of Moallem Kalayeh, Alamut-e Sharqi District, Qazvin Province (36°21′ N; 50°09′ E; 1780 m a. s. l.) (Fig. 3). The snake was found in a rocky area in mountain-xerophytic steppe. In this locality we also met other species of reptiles: *Eumeces schneideri* (Daudin 1802), *Heremites auratus* (Linnaeus 1758), *Eirenis collaris* (Ménétries 1832), *Eirenis punctatolineatus* (Boettger 1892), *Telescopus fallax* Fleischmann 1831, *Macrovipera lebetina* (Linnaeus 1758), and *Xerotyphlops vermicularis* (Merrem 1820). It is believed that this herpetocomplex with Mediterranean and Southwest Asiatic species (including *E. persicus*) is typical for the Armenian Highland and the Western part of Iranian Plateau (Tuniyev et al., 2019). Records of *E. persicus* also expectable in a north-western direction along southern slopes of Alborz and Talysh Ridges to the Armenian Highland. Use of MaxEnt in distribution modeling of *E. persicus* sensu lato that was carried by Rajabizadeh et al. (2015), also confirms this possibility. Use of MaxEnt in distribution modeling of *E. persicus* sensu lato that was carried by Rajabizadeh et al. (2015), also confirms this possibility.

[1] *Dotsenko I.B.*, 1986. Snakes of the genus *Eirenis* (Serpentes, Colubridae) of Palearctic. PhD Thesis. Ukrainian Academy of Sciences, I.I. Shmalgausen Institute of Zoology, Kiev. 250 p. [In Russian].

ACKNOWLEDGEMENTS

This study would have been impossible without the help of I.I. Fatullayev (Astara district, Republic of Azerbaijan) who assisted me in a field. Thanks to Dr. S.N. Litvinchuk (Institute of Cytology of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia) who took the trouble to edit and translate this article into English.

REFERENCES

Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V., 2006. Colored atlas of the reptiles of the North Eurasia (taxonomic diversity, distribution, conservation status). Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers. 245 p.

Bannikov A.G., Darevsky I.S., Ishchenko V.G., Rustamov A.K., Shcherbak N.N., 1977. The Handbook of Amphibians and Reptiles of the USSR, Moscow. 415 p. [In Russian].

Baran I., 1978. Some rare species of snakes from Turkey // Ann. Naturhist. Mus. Wien. V. 81. P. 261–265.

Khan M.S., 2002. Annotated checklist of amphibians and reptiles of Pakistan // Asiatic Herpetological Research. V. 10. P. 191–201.

Latifi M., 1991. The Snakes of Iran. Oxford: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.159 p.

Rajabizadeh M., Nagy Z.T., Adriaens D., Avci A., Masroor R., Schmidtler J., Nazarov R.A., Esmaeili H.R., Christiaens J., 2015. Alpine-Himalayan orogeny drove correlated morphological, molecular, and ecological diversification in the Persian dwarf snake (Squamata: Serpentes: *Eirenis persicus*) // Zoological Journal of the Linnean Society. P. 1–36. https://doi.org/10.1111/zoj.12342

Safaei-Mahroo B., Ghaffari H., Fahimi H., Broomand S., Yazdanian M., Majd E.N., Saeed S., Yousefkhani H., Rezazadeh E., Hosseinzadeh M.S., Nasrabadi R., Rajabizadeh M., Mashayekhi M., Motesharei A., Naderi A., Kazemi S.M., 2015. The herpetofauna of Iran: checklist of taxonomy, distribution and conservation status // Asian Herpetological Research. V. 6. № 4. P. 257–290. https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.140062

Sindaco R., Venchi A., Carpaneto G.M., Bologna M.A., 2000. The reptiles of Anatolia: a checklist and zoogeographical analysis // Biogeographia. V. 21. P. 441–554.

Tuniyev B.S., Orlov N.L., Ananjeva N.B., Agasian A.L., 2019. Snakes of Caucasus: Taxonomical Diversity, Distribution, Conservation. St. Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 276 p.

ПОВТОРНАЯ НАХОДКА ПЕРСИДСКОГО ЭЙРЕНИСА (*EIRENIS PERSICUS*, OPHIDIA, COLUBRIDAE) В ПРОВИНЦИИ КАЗВИН, ИРАН

А. А. Кидов*

Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, Москва, 127550 Россия

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

Приведены новые данные о распространении персидского эйрениса (*Eirenis persicus*) в Северо-Западном Иране. Ранее этот малоизвестный вид был зарегистрирован только в окрестностях города Казвин. 20 мая 2019 г. змея этого вида была обнаружена в окрестностях города Моаллем-Келайе (район Аламут-е-Шарги, провинция Казвин).

Ключевые слова: персидский эйренис, *Eirenis persicus*, распространение, провинция Казвин, Иран

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 693–702

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.512.1

ВЫЖИВАНИЕ НЕПОЛНОЦЕННОГО СЛЕТКА СЕРОЙ ВОРОНЫ (*CORVUS CORNIX*, CORVIDAE) ДЛИТЕЛЬНОЕ ВРЕМЯ ПОД РОДИТЕЛЬСКОЙ ОПЕКОЙ

© 2021 г. А. Н. Соловьев*

Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, Киров, 610000 Россия

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

Поступила в редакцию 25.02.2020 г.
После доработки 03.06.2020 г.
Принята к публикации 09.06.2020 г.

Ключевые слова: серая ворона, расстройство глотания, родительский инстинкт

DOI: 10.31857/S0044513421040140

Серая ворона (*Corvus cornix* L. 1758) до конца 1960-х гг. не упоминалась в качестве вида, гнездящегося в населенных пунктах европейского востока, но уже в 1970–1980-е гг. она освоила городские территории (Птицы городов..., 2001), став типичным постоянным обитателем городов. По окончании гнездового цикла рассредоточивается по свалкам бытовых отходов и другим кормным местам пригорода, а перед подкочевкой зимующих ворон в сентябре вновь начинает придерживаться своих гнездовых территорий в городе. Птенцов кормят оба родителя. Птенцы вылетают преимущественно в середине июня. Через неделю-полторы покинувшие гнездо молодые начинают летать, но еще некоторое время держатся с родителями, которые их подкармливают. В июле семейные стайки обычно распадаются.

Квартальная планировка определяет характер размещения гнезд ворон на городской территории, где границами их гнездовых участков служат отчетливо выраженные линейные разрывы в сплошной застройке – улицы, внутриквартальные проезды, замкнутые металлические ограждения, аллеи в парках, а также обособленные ограждениями территории школ, больниц, детских садов, где есть контейнеры с пищевыми отходами. В пределах одного квартала чаще бывает только одно жилое гнездо даже при обилии зеленых насаждений и нескольких контейнеров для ТБО. Сохраняя в условиях города присущий им гнездовой консерватизм, вороны при стабильности биотопических условий постоянно гнездятся на одних и тех же гнездовых участках, по несколько лет в одних и тех же гнездах (Соловьев, 2012; 2014).

Наблюдения за семейством серых ворон с неполноценным потомком на постоянной гнездовой территории в Кирове велись на протяжении трех лет. Регулярно осуществлялась фотофиксация объектов наблюдений, а в периоды насиживания гнездо обследовалось с использованием дистанционной видеокамеры, квадрокоптера и автовышки.

Киров (Вятка) – один из старейших городов на востоке европейской территории России в средней части южно-таежной подзоны. Для современного города характерна прямоугольная планировка кварталов. Первые гнезда серой вороны появились в городе в начале 1970-х годов – во дворах детских садов, в больничных парках, скверах. В середине 1980-х гнезда располагались уже не только в тихих местах, но и на центральных улицах с оживленным движением, у подъездов домов и не только на высоких деревьях, но и на низкорослых кленах ясенелистных и даже на крупных ивах и рябинах у контейнеров с бытовыми отходами. При уплотнении кварталов высотными зданиями со сплошным твердым покрытием без зеленых насаждений и газонов отмечено заметное уменьшение гнездящихся в городе ворон (Соловьев, 2014).

Годы наблюдений (2016–2019) характеризовались погодными аномалиями.

В 2016 г. была своевременная по наступлению и быстротечная (укороченная) весна, очень раннее и удлиненное лето, средняя по датам наступления и нормальная по продолжительности осень, ранняя зима. Первый заморозок в воздухе наблюдался 9-го октября – на месяц позднее обычного. Первый снеговой покров установился на 17 дней позднее среднемноголетней даты и оказался постоянным – на 11 дней раньше средней даты. Практически отсутствовал период подготовки биоты к зимнему режиму (предзимье) – многие деревья и кустарники ушли под снег с неопавшими (сирень – с зелеными) листьями и

Рис. 1. Задержавшийся в развитии птенец серой вороны. 10.11.2016 г. Фото автора.

хвоей (лиственница). Ноябрь выдался зимним месяцем, на 1–4°С холоднее обычного, без оттепелей. В самые холодные дни в середине ноября среднесуточные температуры были на 11–12°С ниже обычного – минимальная опускалась до –25, –27°С. Часто выпадали осадки в виде снега, мокрого снега, дождя. После сильной метели 8 ноября установился высокий снеговой покров, а 13–14 ноября наблюдалось редкое явление – “ледяной дождь” и ветки деревьев покрылись ледяной коркой, под тяжестью которой ломались. За ноябрь снега выпало на 15% выше средних значений. Декабрь тоже оказался холодным и многоснежным, температура воздуха по ночам опускалась до –30–40°С и ниже, днем – от –10 до –28°С.

Морозная зима 2016/2017 г., холодная весна и холодное дождливое лето 2017 г. отрицательно сказались на развитии растений и животных. К концу зимы высота снежного покрова составила 125% среднемноголетней. Апрель выдался холодным (аномалия –1.3°С) с установлением вторичного снежного покрова до 20 см снега. Такой возврат зимы в апреле случается раз в 60–70 лет. При северном затоке воздушных масс 4–10 мая аномалия среднесуточной температуры составляла –3–10°С. Обильные снегопады 9–10 мая образовали временный снежный покров. В целом май и июнь 2017 г. были холодными и дождливыми.

В 2018 г. были нормальные по наступлению и продолжительности зима и весна, позднее и укороченное лето, поздняя и удлиненная осень.

Зима 2018/2019 г. началась вовремя, была ровной, без оттепелей и сильных морозов, но с частыми снегопадами и очень редкими солнечными днями. Весна началась рано, с солнечных первых дней марта, но 5–6 марта выпало 6 см снега, замело все расчищенные дороги и тротуары в городе.

Частично перелинявший с маховыми и рулевыми перьями юношеского наряда задержавшийся в развитии нелетающий птенец серой вороны впервые был замечен 9.12.2016 г. во время снегопада при температуре –18°С внутри городского квартала. Кричал, выпрашивая корм (рис. 1).

Рис. 2. Кормление. 12.10.2016 г. Фото автора.

У него был нарушен акт глотания – рефлекторный мышечный акт, при котором в результате поочередного сокращения и расслабления мышц пищевой комок (болюс) переводится через глотку и пищевод в желудок. Ротовая фаза – произвольная, может управляться сознанием, глоточная – непроизвольная, быстрая, короткая. Нарушение акта глотания (дисфагия), вероятно, было связано с ненормальным развитием подвижного нёба и подъязычного аппарата.

Птенца кормили оба родителя отрыжкой из полупереваренной пищи (рис. 2). Он взбирался по веткам на деревья, время от времени кричал. После кормления некоторое время сидел спокойно, взбирался на ветку, пытаясь расклевать древесную кору или щепку, срывать и клевать ягоды рябины (рис. 3). Спускался на землю в поисках корма, пытался кормиться вместе с голубями (рис. 4), подбирал щепки и даже кости (рис. 5). Обе взрослые находились поблизости (рис. 6). При появлении наблюдателя поднимали крик.

В третьей декаде марта 2017 г. наблюдаемая пара ворон начала строить новое гнездо на тополе, молодой держался поблизости. Поодаль было старое гнездо на клене, к которому они также присаживались, и в результате новое гнездо на тополе осталось недостроенным, а самка стала насиживать кладку из двух яиц в старом. Молодой сидел поблизости, на клене. Иногда спускался на снег, пытался собирать корм, иногда захватывал клювом косточку или палочку, взбирался с ней по веткам на клен, но ронял и снова усаживался ждать. Проголодавшись, начинал кричать. Самка в гнезде тоже время от времени кричала. Подлетал самец, кормил самку или молодого, присаживался к нему (рис. 7). Визуально сильно похудел.

После сильного ливня и холодных ночей с заморозками многие гнезда с насиживающими самками ворон были брошены.

Рис. 3. Птенец пытается клевать ягоды рябины. 9.09.2016 г. Фото автора.

Рис. 4. Безуспешное кормление с голубями. 22.12.2016 г. Фото автора.

Рис. 5. Птенец с костью. 08.04.2017 г. Фото автора.

Сильно похудевшая особь, судя по габитусу самка, неуверенно перелетала по веткам ближайшего от гнезда клена, у нее был нездоровый вид. Молодой все время держался поблизости, иногда бегал по газону, пытался собирать корм, но брал все подряд наугад. Местные жители пытались подкармливать его хлебом, овсяной кашей. Он пытался клевать, поднимал вверх клюв, но глотать хлеб не получалось, а манную кашу склевывал. Когда ставили пластиковую плошку с кормом и к ней подлетали взрослые, молодой подбегал, хватал клювом плошку, пытался унести ее, опрокидывал. Приносимая ему пища в основном доставалась голубям и никоим образом не “разгружала” ворон-родителей.

К концу первого года жизни молодой по примеру взрослых при появлении наблюдателя стал выражать неудовольствие – стучал клювом по ветке, на которой сидел, и обламывал мелкие ветки, роняя их на землю, прятался в листве, убегал с неуклюжими взлетами.

После полной линьки на втором году жизни молодой достиг облика и размеров взрослой вороны. В новом оперении стал хорошо летать, уверенно перелетать с дерева на дерево, залетать высоко на тополя и на крыши домов, улетать за пределы гнездовой территории, но по-прежнему не мог самостоятельно кормиться. Большую часть времени проводил в ожидании корма, сидя на одном из постоянных мест, время от времени подавая голос. С ним рядом по-прежнему находились обе взрослые вороны.

Всю вторую зиму семейство серых ворон находилось на своей гнездовой территории. В начале апреля самка села в одно из двух старых гнезд. Тихо покрикивала, выпрашивая корм. Хорошо летающий молодой держался вблизи гнезда на телеантенне на крыше пятиэтажного дома или в кро-

Рис. 6. Родители наблюдают за потомком. 10.12.2016 г. Фото автора.

не тополя. Иногда пытался клевать, но у него по-прежнему не получалось глотать.

Самец подкармливал самку, но ей приходилось покидать гнездо, чтобы покормить молодого, когда тот, находясь поблизости, начинал кричать. При появлении наблюдателя подавал голос самец, и молодой замолкал. В конце дня при солнечной погоде самец и молодой сидели на крыше 3-этажного дома.

В результате обильного снегопада 22.04.2018 г. установился вторичный снеговой покров. В конце апреля самка поранила ногу, лишившись пальцев на правой лапке (рис. 8), но продолжала сидеть в гнезде и оставила его лишь в конце апреля, когда кладка погибла от переохлаждения. Вновь начала насиживание в новом гнезде на тополе в середине мая, когда у других ворон начали появляться птенцы. В результате затяжного ненастья в первой декаде июня и эта кладка погибла от переохлаждения и 20 июня самка оставила гнездо.

В начале июня 2018 г. самец повредил левую лапку, лишившись на ней пальцев, а 27 июня был замечен без обеих лапок, но держался на двух культях и не покидал семейство. Третью зиму самец без лапок, самка без лапки и молодой по-прежнему держались вместе на своей территории, особняком от зимовавших в городе ворон, которые в конце марта покинули город. По-прежнему все трое кормились на земле в границах своей территории.

С начала апреля безногий самец не появлялся, по-видимому, он погиб.

Несколько дней в начале апреля самка и молодой сидели рядом на ветке у старого гнезда (рис. 9),

Рис. 7. Самец отгоняет припрашивающую корм залетную особь. 28.06.2017 г. Фото автора.

Рис. 8. Одноногая самка. 22.06.2018 г. Фото автора.

Рис. 9. Молодой (слева) и самка. 05.04.2019 г. Фото автора.

а 5 апреля появилось новое небольшое гнездо у ствола на высоте 10 м на другом тополе вблизи клена со старым гнездом. Его построила самка без правой лапки. С 7 апреля она начала насиживать кладку из 5 яиц: 42 × 28, 42.5 × 28, 40.5 × 28, 43 × 29, 43.2 × 28 мм (рис. 10).

У серых ворон пары постоянные, в данном случае новая пара не сформировалась, взрослый самец не наблюдался, возможно, он успел оплодотворить самку или эта кладка стала результатом тесного инбридинга (мать–сын). Молодой попрежнему держался вблизи нового гнезда или на земле под гнездом. Время от времени кричал, выпрашивая корм. Иногда улетал за пределы гнездовой территории. Когда вблизи гнезда на землю высыпали корм, самка слетала с гнезда, и к ней подлетал молодой, клевал ее, требуя покормить. С середины мая, когда у других ворон начали появляться птенцы, самка продолжала сидеть в гнезде, время от времени проветривая его и перекладывая кладку. Сидела очень плотно, не слетая с гнезда даже при его фотосъемке с использованием камеры на длинной штанге.

В конце июня самка покинула гнездо и больше не наблюдалась. Молодой некоторое время продолжал придерживаться гнездовой территории, где чаще наблюдался утром и вечером.

Таким образом, семейство серой вороны с неполноценным потомком, страдающим врожденным нарушением глотательного рефлекса, – постоянно держалось на гнездовой территории в течение трех лет. За это время молодой в затянувшейся стадии фледглинга (fledgling) – оперившегося, но зависимого от родителей, начавшего летать, но не способного жить самостоятельно и находящегося под опекой родителей, – менял

Рис. 10. Последняя кладка. 20.05.2019 г. Фото автора.

дислокацию в пределах гнездовой территории: небольшой части квартала, ограниченной жилыми зданиями. Продолжая кормить его и по окончании послегнездового этапа, самка ежегодно приступала к откладке яиц и насиживанию, даже после того, как получила увечье сама, а затем и у самца оказались повреждены пальцы обеих ног, а после его гибели "прибегла" к тесному инбридингу. Вследствие недостаточности питания самка была вынуждена покидать гнездо, и когда самцу приходилось добывать корм на троих, а затем, когда она одна добывала его для себя и потомка. В результате этих вынужденных отлучек при крайне неблагоприятных погодных условиях в инкубационные периоды в течение всех трех лет подряд кладки погибали от переохлаждения. При насиживании в норме 18–21 сутки в экстремальных условиях самка неудачно насиживала в 2017 г. – 41 сутки (7.04–17.05); в 2018 г. – 18 суток (10.04–27.04, брошено) и повторно в новом гнезде 38 суток (14.05–18.06); в 2019 г. – 51 сутки (7.04–27.05).

Подобные уродцы в городской среде отмечались и раньше, и позднее, но они вскоре исчезали. Описываемый факт тем удивительнее, что наблюдался на протяжении трех лет при аномальных погодных условиях. Заторможенность в развитии слетка с физическим пороком (нарушением глотания) позволила ему пользоваться заботой своих родителей больше положенного времени. Он начал летать только на второй год жизни и на протяжении трех лет продолжал "выпрашивать" корм, тогда как в норме в трехмесячном возрасте у молодых особей изменяется голос и им не "даются" те стимулирующие получение корма крики, которые характерны для выпрашивания. У слетка с пороком развития такая способность сохранялась годы, что вызывало проявление родительского инстинкта у ворон-родителей и позволяло длительно выживать неполноценной птице даже в условиях погодных аномалий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Птицы городов Среднего Поволжья и Предуралья, 2001. Казань. 272 с.

Соловьев А.Н. 2012. Зависимость численности гнездящихся в городе ворон от характера сбора бытовых отходов // Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии. Материалы X Междунар. конф. Москва–Казань. С. 240–243.

Соловьев А.Н. 2014. Динамика гнездования врановых птиц в урболандшафтах европейского востока // Известия РАН, серия биологическая. № 5. С. 529–538.

THE SURVIVAL OF A DEFECT NESTLING OF THE HOODED CROW (*CORVUS CORNIX*, CORVIDAE) DURING A LONG TIME UNDER PARENTAL CARE

A. N. Soloviev*

Professor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, 610000 Russia
**e-mail: biomon@mail.ru*

For three years, a pair of Hooded crows, or Grey ravens (*Corvus cornix*) bolus-fed their ill nestling suffering from both a congenital developmental pathology and a congenital swallowing disorder. The male chick gained flight ability only in the second year following a full molt. It could not feed on its own and spent most of the time in the nesting area waiting for food, screaming and stimulating the feeding reflex of its parents. Every year, the adult birds started nesting, but they continued feeding their chick, while the new clutches died because of lengthy bad weather conditions. In the third year, after the death of the male, the female built a new nest and laid an egg clutch, probably from her own son. Compared to normally incubating for 18–21 days, the female sat in the nest for 41 days in 2017, unsuccessfully, for 18 days in 2018, again unsuccessfully (the nest was abandoned), and for 38 days again in a new nest, and again unsuccessfully, as well as for 51 days in 2019, once again unsuccessfully. Obviously, crying offspring in an inferior condition can stimulate the feeding reflex in the Grey raven as long as several years.

Keywords: Grey raven, swallowing disorder, parental instinct

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 703–707

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.5;599.742.2

OBSERVATION OF A SUBADULT MALE, AN ADULT FEMALE AND TWO CUBS OF THE ASIATIC BLACK BEAR (*URSUS THIBETANUS*) HIBERNATING JOINTLY

© 2021 г. S. A. Kolchin*

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

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

Received May 27, 2020
Revised August 4, 2020
Accepted August 9, 2020

Keywords: Asiatic black bear, intraspecific association, mixed-aged litter, Sikhote-Alin, *Ursus thibetanus*

DOI: 10.31857/S0044513421060064

Despite examples in the literature of low sociality among species of the Ursidae family compared to other groups of carnivores (Gittleman, 1989), some observations of intraspecific interactions between bears suggest revising or expanding this established understanding may be appropriate. Friendly associations have been described for the brown bear *Ursus arctos* (Bledsoe, 1975; Zhiryakov, Grachev, 1993; Kudaktin, Chestin, 1993; Naves et al., 2014) and the sloth bear *Melursus ursinus* (Laurie, Seidensticker, 1977; Joshi et al., 1999). Cases of different individuals sharing dens have been described for the brown bear (Bobyr, 1985) and the American black bear *Ursus americanus* (Goodrich, Stiver, 1989; Schwartz et al., 1987). Females adopting unrelated cubs, absent human intervention, has been observed in brown bears (Hornocker, 1962; Erickson, Miller, 1963; Bledsoe, 1975; Barnes, Smith, 1993; Maksimov, Lepskaya, 2009), American black bears (Benson, Chamberlain, 2006) and polar bears *Ursus maritimus* (Atkinson et al., 1996; Derocher, Wiig, 1999; Lunn et al., 2000), as well as observations of family groups of brown bear, including cubs from multiple litters (Erickson, 1964; Dean et al., 1992; Swenson, Haroldson, 2008).

Temporal associations of typically solitary Asiatic black bears (*Ursus thibetanus ussuricus*) of different sexes and ages were first described during periods when an abundance of food resources enabled an increase in social tolerance. The formation of a complex family group has been observed for rehabilitated cubs subsequently released into the wild. Such was the case for a 3.5-year-old orphaned female that, two years after her release, independently approached and accompanied the man who raised her along with three orphaned cubs in the forest (Kolchin, 2015). Sysoev (1966) reported about the meeting of a group including a subadult male, an adult female and two cubs in late autumn. Reunion of a subadult bear from a previous litter with its mother and her new offspring is a rare event that has previously been disputed for the Asiatic black bear (Bromlei, 1965).

In this communication, we describe the first record of joint hibernation of a mixed group of Asiatic black bears, consisting of a subadult male, an adult female and two cubs.

Observations were made in 2014/15 on the western macro slope of Central Sikhote-Alin (Russian Far East) in the upper reaches of the Gorbun River (basin of the Bira River, 47°04″, 134°35″). In September 2014, a camera trap (Bushnell Trophy Cam 119736C) was set near the den of an Asiatic black bear, located in the hollow trunk of the Korean pine *Pinus koraiensis*. The denning tree grew within a stand of old-growth Korean pine-broadleaved forest on a slope of northwestern exposure, at an altitude of 240 m above sea level. The outer hollow, which is the entrance to the den, was formed at the site of a branch breaking off the trunk at a height of 10 m from the ground. The internal hollow occupied by animals had a diameter of 130 cm and was located above the roots of the tree. There was a plentiful crop of Korean pine nuts and Mongolian oak acorns *Quercus mongolica*, the main autumn food sources for the Asiatic black bear, when observations were made.

During two periods of camera trapping (September 5 – November 30, 2014 and March 16 – May 10, 2015) individuals of this group were detected 103 times: 76 and 27 detections, respectively.

On September 6 and 13, 2014, a subadult (2–3+ years old) bear and a cub accompanying him were observed near the den. On September 30, these individuals visited the den at the same time with an old female (she had a distinctive, torn right ear) and another cub

Fig. 1. Mixed family of Asiatic black bear at the denning tree. The subadult male is pictured in the center of the photo. 5.11.2014, Gorbun River Basin (Russian Far East).

(the cubs were not individually identifiable). After spending 15 min at the denning tree, all four bears left in the same direction. On November 5, after a first, mild snowfall, all four individuals appeared at the tree together and climbed into the hollow (Fig. 1). In two days, the cubs and the subadult bear began leaving the den daily to eat Korean pine nuts nearby. The adult female left the den only twice, briefly on November 10 and 12. On the evening of November 12, before a heavy snowfall, all four animals climbed into the hollow, where they remained until spring.

Beginning March 28, 2015, the bears periodically left the den. On April 24, the subadult bear left the den permanently, while both cubs remained inside with the adult female. The adult female and cubs left the den for long periods of time and fed nearby, but continued to use the hollow daily for rest and sleep. On May 7, the adult female and cubs permanently left the den.

During the observation periods, adult male bears also visited the den: one and four detections were made in autumn 2014 and spring 2015, respectively. On November 9, 2014, an adult male approached the den after the subadult bear hid inside. The adult female and two cubs were also inside the den at the time. The adult male spent the next 10 minutes near the hollow (the camera recorded only the lower part of the trunk). On April 1, 2015, the adult male bear actively sniffed the trunk of the occupied denning tree, rubbed his back against the trunk, and then climbed up to the hollow. Movements of male bears were also recorded near the den on April 23, May 9 and 10, 2015. Based on individual characteristics of one male (torn ear and the shape of the chest blaze), detections on April 1 and 23 and May 10 were assigned to this particular individual. In two cases, male bears could not be specifically identified.

In the summer of 2015, both 1.5-year-old cubs were separated from the adult female, which corresponds to the typical age at dispersal for the Asiatic black bear at a time when the mother's next breeding cycle begins (June–July).

A camera trap detected a subadult bear and an adult female, separate from each other and any cubs, three times: July 23 (adult female), May 21 (subadult bear) and July 25 (subadult bear). A 1.5-year old cub was detected near the den once on July 20. During autumn of 2015, no individuals of this group were detected near the den.

In April–May 2015, in addition to setting camera traps to identify possible family relationships between bears, scat samples were collected non-invasively near the den (n = 12). Samples were stored in airtight containers filled with granular silica gel (KSKG

GOST 3956–76). The integrity of the DNA in the samples was influenced by the duration of exposure to air at temperatures above freezing, storage and transportation. Genetic analysis of samples was carried out in the DNA-laboratory of the Norwegian Institute of Bioeconomy Research Svanhovd (NIBIO), Svanvik, Norway. Nuclear DNA isolation was performed using PSP Spin Stool DNA Plus Kit (Invitek) (system for collection, transportation and storage of stool samples and subsequent DNA purification) according to the manufacturer's instructions. Of the 12 samples, sufficient DNA for genotyping was isolated in only eight. The genotyping process was carried out using a procedure for brown bears, a species the laboratory specializes in. For this reason, the identifications to individual are given conditionally. PCR-amplification was performed according to the protocol used by Andreassen et al. (2012). Of the eight brown bear microsatellite markers used (MU09, MU10, MU23, MU59, Mu05, G10L, MU51, MU50) three were unsuitable for the Asiatic black bear, and one was identical in all individuals. Thus, conditional genotyping was performed using four markers (Mu05, MU09, MU10, MU51). Five individuals were identified – three females and two males. The ML-Relate program was used to analyze family relationships. Results showed a high probability of relatedness for two female individuals (likely the cubs) and a high probability of these individuals being sisters (relation coefficient 0.79). Results for another pair of individuals (a female and male; most likely the adult female and subadult male) showed a high probability of these individuals being mother and son (coefficient 0.50). With the exception of one of the males who was unrelated to the other individuals, it was not possible to assess the degree of relatedness for the remaining individuals using the available data. Before genetic analysis was conducted, a subadult male was previously misidentified as an "adult female" (Kolchin, 2017).

The first mentions of a "pestun" or "babysitter bear" (a young bear from a previous litter that spends time with a female and her new cubs) are found in Russian hunting literature regarding brown bears (Cherkasov, 1867; Shirinsky-Shikhmatov, 1900). Taking an anthropomorphic view, the social role of the pestun was described as assisting the mother in raising younger siblings. In fact, the presence of a subadult bear can have negative consequences for the viability of the new cubs. Yudin (2006) describes observations of a mixed litter of the Asiatic black bear in captivity wherein 2-year-old males hibernated in the same den with their pregnant mother. In January, the female gave birth, but the exact number of cubs was unknown. The young males actively suckled milk, pushing newborns off the nipples. In the spring, only one unusually small cub emerged from the den, showing signs of exhaustion. A similar case of a 2-year-old male associating with his mother and a new cub that died from exhaustion was described for brown bears in Scandinavia (Swenson, Haroldson, 2008). The authors describe two cases of cubs being separated from their mother in the breeding season during their first and second years of life. After mating, the females reunited with the cubs and hibernated with them in the same den, giving birth to new offspring. The exceptional rarity of observed mixed-aged litters (two out of 406 for radio-collared females) (Swenson, Haroldson, 2008) indicates that a pregnant female reuniting with previous offspring may be maladaptive: with more bears in the den, the likelihood of newborns dying from starvation or unintentional injury by older siblings can be high.

In two cases similar to ours, multi-generational hibernation in the same den have been described for the American black bear (Schwartz et al., 1987). In the first case, a female overwintered with her 1-year-old cub and 4-year-old daughter from a previous litter. In the second case, a female overwintered with her 1-year-old male cub and a 2-year-old female, who was the daughter of another female. A case of an adult female hibernating with two 1-year-old cubs and a subadult individual (not older than 3 years) was described for brown bears in the Caucasus (Bobyr, 1985). Examples of lactating females adopting cubs are widely known for different bear species (Hornocker, 1962; Atkinson et al., 1996; Benson, Chamberlain, 2006, et al.). It can be assumed that subadult bears associating with a female and cubs is more likely outside the den than subadult bears hibernating with a pregnant female within a den where there is an obvious risk to cubs.

The behavioral mechanisms underlying the reunion a young bear from a previous litter with a female and her new cubs were revealed during experimental work with orphaned Asiatic black bear and brown bear cubs (Kolchin, 2015; Pazhetnov, Kolchin, 2015). An orphaned, female Asiatic black bear was removed from the den at 2.5 months of age, and subsequently imprinted on the appearance, smell and voice of the author, which resulted in an instinctive impulse to follow the author during daily excursions in the forest. In fact, a surrogate family was formed between the female cub and two male cubs being kept in the same forest enclosure, where the author acted as a surrogate mother. Following rehabilitation, the female was released into the wild in a familiar area near the enclosure at an age of 1.5 years. Two years passed with no contact between the female and the author. At this time, the author was working with a new group of orphaned Asiatic black and brown bear cubs. The female, now 3.5 years old, lived in the vicinity of the enclosure, and followed the tracks of the author, but avoided direct contact with him in spring and summer. At the end of September–October, the female found the author and cubs by following their scent and accompanied them on excursions. The female exhibited affiliative behavior with the author and cubs, including play. There was a plentiful crop of acorns at the time which the bears had been feeding on since Au-

gust. With an abundance of food available, the female likely engaged in intensive feeding, allowing her to meet her nutritional needs and facilitate social interactions. When the author carried out work with a new group of Asiatic black bear cubs the following year, the female avoided direct contact with the author all season and, in the case of casual encounters with he and the cubs, she left or hid in trees. The Korean pine nut and acorn crops failed in the autumn, so the bears faced a shortage of food sources.

In times of abundant food a decrease in intraspecific competition for food resources allows for more tolerant relationships between bears. Bears may exhibit friendly behavior or form temporary associations between related or familiar individuals, including between a female with cubs and bears from previous litters. Of the 11 such known associations of Asiatic black bears, 10 were recorded during periods of abundant Korean pine nuts and acorns (Kolchin, 2015). At the same time, failure of autumn mast crops can result in cubs separating from their mother prematurely at an age of 8–9 months. Numerous observations of orphaned cubs were made in the fall of 2015, when Korean pine nuts, acorns and other food sources were absent throughout Asiatic black bear range in Sikhote-Alin (Kolchin et al., 2017).

ACKNOWLEDGMENTS

The author is grateful to J. Schregel for performing the genetic analysis of samples and to A.S. Kuznetsova, K.F. Tirronen and P.A. Sorokin for helping interpret it. Special thanks to M.D. Riley for the English proof-reading.

REFERENCES

Andreassen R., Schregel J., Kopatz A., Tobiassen C., Knappskog P.M., Hagen S.B., Kleven O., Schneider M., Kojola I., Aspi J., Rykov A., Tirronen K.F., Danilov P.I., Eiken H.G., 2012. A forensic DNA profiling system for Northern European brown bears (*Ursus arctos*) // Forensic Science International: Genetics. V. 6. Is. 6. P. 798–809.

Atkinson S.N., Cattet M.R.L., Polischuk S.C., Ramsay M.A., 1996. A case of offspring adoption in free-ranging polar bears (*Ursus maritimus*) // Arctic. V. 49. P. 94–96.

Barnes V., Smith R., 1993. Cub adoption by brown bears, *Ursus arctos middendorffi*, on Kodiak Island, Alaska // Canadian Field-Naturalist. V. 107. P. 365–367.

Benson J.F., Chamberlain M.J., 2006. Cub adoption by a translocated Louisiana black bear // Ursus. V. 17. Is. 2. P. 178–181.

Bledsoe W.T., 1975. The social life of an unsociable giant // Audubon. V. 77. Is. 3. P. 2–16.

Bobyr G.Y., 1985. Winter ecology of the brown bear in the Northwest Caucasus // Ekologicheskiye issledovaniya na Severo-Zapadnom Kavkaze. M. P. 43–56 [in Russian].

Bromlei G.F., 1965. Bears of the south Far East of the USSR. M.: Nauka [in Russian].

Cherkasov A.A., 1867. Brown bear // Zapiski okhotnika Vostochnoy Sibiri. SPb. P. 61–98 [in Russian].

Dean F.C., McIntyre R., Sellers R.A., 1992. Additional mixed-age brown bear, *Ursus arctos*, associations in Alaska // Canadian Field-Naturalist. V. 106. P. 257–259.

Derocher A.E., Wiig Ø., 1999. Observation of Adoption in Polar Bears (*Ursus maritimus*) // Arctic. V. 52. Is. 4. P. 413–415.

Erickson A.W., 1964. A mixed-age litter of brown bear cubs // Journal of Mammalogy. V. 45. P. 312–313.

Erickson A.W., Miller L.H., 1963. Cub adoption in the brown bear // Journal of Mammalogy. V. 44. Is. 4. P. 584–585.

Gittleman J.L., 1989. Carnivore group living: comparative trends // Carnivore behavior, ecology, and evolution. Boston: Springer. 183–207.

Goodrich J.M., Stiver S.J., 1989. Co-occupancy of a den by a pair of Great Basin black bears // Great Basin Naturalist. V. 49. Is. 3. P. 390–391.

Hornocker M.G., 1962. Population characteristics and social and reproductive behavior of the grizzly bear in Yellowstone National Park. M.S. Thesis. Montana State Univ., Missoula. 94 p.

Joshi A.R., Smith J.L.D., Garshelis D.L., 1999. Sociobiology of the myrmecophagous sloth bear in Nepal // Canadian Journal of Zoology. V. 77. Is. 11. P. 1690–1704.

Kolchin S.A., 2015. Complex social grouping of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) and ecological and behavioral aspects of their forming // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. V. 120. Is. 5. P. 36–45 [in Russian].

Kolchin S.A., 2017. A case of joint hibernation of two adult females and two cubs of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) // VI Vserossiyskaya konferentsiya po povedeniyu zhivotnykh. M.: Tovarishchestvo Nauchnykh Izdaniy KMK. [in Russian].

Kolchin S.A., Tkachenko K.N., Yudin V.G., Oleinikov A.Yu., Sal'kina G.P., 2017. The Tragedy of the Asiatic Black Bear // Priroda. V. 9. P. 58–69 [in Russian].

Kudaktin A.N., Chestin I.E., 1993. The Caucasus // Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Distribution, ecology, use and protection. M.: Nauka. P. 136–170.

Laurie A., Seidensticker J., 1977. Behavioural ecology of the sloth bear (*Melursus ursinus*) // Journal of Zoology (London). V. 182. P. 187–204.

Lunn N.J., Paetkau D., Calvert W., Atkinson S., Taylor M., Strobeck C., 2000. Cub adoption by polar bears (*Ursus maritimus*): determining relatedness with microsatellite markers // Journal of Zoology. V. 251. P. 23–30.

Maksimov V.V., Lepskaya E.V., 2009. Adoption of the cub by the bear female in South-Kamchatka Reserve in 2009 // Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters. (Materials of X international scientific conference). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress. P. 294–296.

Naves J., Ramos D., Fernandez-Gil A., Ruano A., Delibes M., 2014. Observations of winter aggregation and social behavior of brown bears in the Cantabrian Mountains (Spain) // Proceeding of the 23rd International Conference on Bear Research and Management. P. 57.

Pazhetnov V.S., Kolchin S.A., 2015. Social behavior of bears: a bear-pestun // Biology in the school. № 4. P. 13–20 [in Russian].

Schwartz C.C., Miller S.D., Franzmann A.W., 1987. Denning ecology of three black bear populations in Alaska // International Conference on Bear Research and Management. V. 7. P. 281–291.

Shirinsky-Shikhmatov A.A., 1900. On the bear's tracks. Feature articles. M.: tipografiya I.A. Balandina. 154 p. [in Russian].

Swenson J.E., Haroldson M.A., 2008. Observations of mixed-aged litters in brown bears // Ursus. V. 19. Is. 1. P. 73–79.

Sysoev V.P., 1966. On the bear's tracks: feature article. Khabarovsk: Knizhnoye Izdatel'stvo. 39 p. [in Russian].

Yudin V.G., 2006. The breeding of the Himalayan bear // Bears of Russia and adjacent countries: state of populations, the system man – bear, exploitation, protection, reproduction (Materials of VII All-Russian conference of the bear specialists). Krasnogorsk: Delovoy Mir. P. 158–163 [in Russian].

Zhiriakov V.A., Grachev Y.A., 1993. Central Asia and Kazakhstan // Bears: brown bear, polar bear, Asian black bear. Distribution, ecology, use and protection. M.: Nauka. P. 170–206.

НАБЛЮДЕНИЕ СОВМЕСТНОГО ЗАЛЕГАНИЯ В БЕРЛОГУ МОЛОДОГО САМЦА, ВЗРОСЛОЙ САМКИ И ДВУХ ДЕТЕНЫШЕЙ ГИМАЛАЙСКОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS THIBETANUS*)

С. А. Колчин*

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

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

Мы сообщаем о первой регистрации залегания в одной берлоге молодого самца, взрослой самки и двух медвежат-сеголеток гималайского медведя. Молодой самец, наиболее вероятно, являлся детенышем самки из предыдущего выводка. Наблюдение сделано во время обильного урожая кедровых орехов и желудей – основных осенних кормов гималайского медведя на Дальнем Востоке России. В условиях трофического комфорта повышение социальной толерантности может сопровождаться временным объединением в группу родственных или знакомых особей.

Ключевые слова: внутривидовые ассоциации, гималайский медведь, Сихотэ-Алинь, смешанные выводки, *Ursus thibetanus*

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 708–710

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

90 ЛЕТ НИНЕ ПАВЛОВНЕ КРИВОШЕИНОЙ

© 2021 г. Н. А. Озерова[a], *, М. Г. Кривошеина[b], **

[a] Институт истории естествознания и техники имени С.И. Вавилова РАН, Москва, 125315 Россия

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

*e-mail: ozerova-nad@yandex.ru

**e-mail: kriv2260@rambler.ru

DOI: 10.31857/S004451342106009X

29 октября 2020 г. исполнилось 90 лет Почетному диптерологу мира, профессору, доктору биологических наук, заслуженному деятелю науки РФ Нине Павловне Кривошеиной.

Нина Павловна родилась в Москве в семье рабочих. В 1948 г. она окончила с золотой медалью школу № 131 г. Москвы и решила поступать на биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова. Ее заинтересовало направление в биологии с медицинским уклоном, связанное с трансмиссивными заболеваниями, которое разрабатывал академик Евгений Никанорович Павловский. На третьем курсе Нина Павловна поступила на кафедру энтомологии. После четвертого курса вместе с профессором Николаем Павловичем Наумовым (заведующим кафедрой зоологии позвоночных) она ездила на практику в Казахстан на станцию Джусалы (Кызылкумы), в окрестности Аральска, где участвовала в противочумных исследованиях. Поскольку практика была связана с работами на противочумной станции, то и дипломная работа была посвящена блохам и клещам, паразитирующим на песчанках, — переносчикам чумы.

Нина Павловна окончила биофак МГУ с красным дипломом и в 1953 г. поступила в аспирантуру при кафедре энтомологии МГУ. Исследования, которыми занималась Н.П. Кривошеина в это время, были связаны с большой программой по изучению кровососущих насекомых. В 1957 г. она защитила кандидатскую диссертацию на тему “Фауна и биология мокрецов (Heleidae) Окской поймы”.

Заведующий кафедрой энтомологии Биологического факультета МГУ профессор Евгений Сергеевич Смирнов рекомендовал взять на работу Н.П. Кривошеину Меркурию Сергеевичу Гилярову, заведующему Лабораторией морфологии и экологии почвенных беспозвоночных в Институте морфологии животных АН СССР (в настоящее время Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН). 5 марта 1958 г. Н.П. Кривошеина поступила на работу в Институт в должности младшего научного сотрудника. Первой работой в Институте явилось написание раздела “Двукрылые” в “Определителе обитающих в почве личинок насекомых” (1964). Эта книга была удостоена Государственной премии СССР.

Работа систематика была невозможна без регулярных командировок в Зоологический институт Академии наук (г. Ленинград). В 1960-е гг. ученые готовили к печати “Определитель насекомых европейской части СССР”. Н.П. Кривошеина подготовила 3 раздела определителя. Во время

этой работы у нее сложились дружеские отношения с ведущим советским диптерологом, профессором Александром Александровичем Штакельбергом, который впоследствии много помогал ей в работе и как специалист-систематик определял выведенный из древесины имагинальный материал по разным семействам двукрылых.

В 1968 г. Н.П. Кривошеина защитила докторскую диссертацию на тему "Эволюция двукрылых насекомых (Diptera) в свете изучения личиночных форм" и стала сотрудником вновь организованной Группы экологии сообществ наземных беспозвоночных, которую возглавил Борис Михайлович Мамаев. В 1969 г. она получила повышение и стала старшим научным сотрудником. С 1971 по 1978 гг. группа была преобразована в лабораторию. После ухода Б.М. Мамаева из Института в 1978 г. лаборатория вновь была преобразована в группу, и Н.П. Кривошеина стала ее руководителем. В 1985 г. было утверждено новое название – Группа экологии и морфологии ксилобионтов, а в 1986 г. Н.П. Кривошеина стала работать в должности главного научного сотрудника. С 2006 г. группа вошла в состав Лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии, руководимой членом-корреспондентом РАН Беллой Рафаиловной Стригановой.

Н.П. Кривошеина участвовала во многих экспедициях, объездив практически всю территорию СССР. В ходе экспедиционных исследований проводились сборы личинок насекомых-ксилобионтов — разрушителей древесины. Научное направление по изучению личиночных форм двукрылых насекомых в те годы развивалось в основном в СССР. Н.П. Кривошеина являлась ведущим специалистом в этой области не только на территории нашей страны, но и в мире, и активно делилась своими знаниями с коллегами, определяя для них личинок двукрылых. Н.П. Кривошеина в течение нескольких лет читала лекции по медицинской энтомологии на курсах при Центральном институте усовершенствования врачей (г. Москва), для студентов кафедры энтомологии Биофака МГУ, на курсах для судебно-медицинских экспертов при Московской областной прокуратуре. В 1985 г. Н.П. Кривошеиной была объявлена благодарность за плодотворное участие в расследовании тяжкого преступления – убийства, виновного в котором удалось изобличить только благодаря энтомологической экспертизе.

Под руководством Н.П. Кривошеиной было защищено 5 кандидатских диссертаций. В 1996 г. ей было присвоено ученое звание профессора по специальности "Энтомология".

В 1975–2002 гг. Н.П. Кривошеина работала в Экспертном совете ВАК по биологическим наукам. В течение многих лет была членом Ученых советов при Московском лесотехническом институте, при Научно-исследовательском институте судебной медицины, членом секции "Защиты леса" при Научном совете по проблемам леса Академии наук. В 1991–2012 гг. работала в качестве председателя Государственной аттестационной комиссии на дневном и заочном отделениях Естественно-экологического (Биолого-химического) факультета Московского педагогического областного университета по специальностям "Биология и химия" и "Биоэкология".

Благодаря международным командировкам по линии научного обмена Н.П. Кривошеина проводила большую работу по определению отечественных и зарубежных коллекционных материалов, обмену специальной литературой, необходимой для научной работы, имела возможность участвовать в широком обсуждении научных проблем, касающихся вопросов систематики, экологии и биологии двукрылых. Наиболее плодотворным было сотрудничество с немецкими коллегами Х. Шуманном (Dr. H. Schumann), В. Моригом (Dr. W. Mohrig), Ф. Менцелем (Dr. F. Menzel) и финскими коллегами В. Хакманом (Dr. W. Hackman) и М. Нуортева (M. Nuorteva).

За свою долгую и плодотворную научную жизнь Н.П. Кривошеина написала более 250 статей в ведущих российских и зарубежных журналах. Ее работы по насекомым-разрушителям древесно-кустарниковой растительности и их энтомофагам, по насекомым-вредителям сельскохозяйственных культур, по систематике и экологии двукрылых насекомых, а также теоретическим аспектам экологической и морфологической эволюции двукрылых насекомых находят широкое признание зоологов, экологов, практиков лесного и сельского хозяйства. Н.П. Кривошеина впервые детально исследовала образ жизни представителей 15 семейств и 60 родов двукрылых и жесткокрылых насекомых, описала 1 новое семейство (Glutopidae), 4 новых рода и более 200 новых для науки видов двукрылых насекомых.

Н.П. Кривошеина — автор и соавтор 11 монографий, наиболее значимыми из которых являются: "Определитель личинок двукрылых насекомых-обитателей древесины" (1967), "Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых" (1969), "Определитель личинок хищных насекомых – энтомофагов стволовых вредителей" (1977), "Насекомые – разрушители грибов в лесах европейской части СССР" (1986), "Определитель наземных личинок комаров-болотниц (Diptera, Limoniidae и Pediciidae) России" (2011), "Определитель двукрылых насекомых подотряда Brachycera-Orthorrphapha по личинкам" (2015). Н.П. Кривошеина также является соавтором 5 коллективных справочников и каталогов, изданных за рубежом. Все эти работы широко используются в качестве учебных пособий для студентов и практиков лес-

ного и сельского хозяйства, а также медицинских энтомологов.

За плодотворную научную деятельность Н.П. Кривошеина была награждена почетными грамотами: Президиума АН СССР в связи с 250-летием Академии наук СССР (1974), ВАК и Президиума центрального комитета профсоюза работников просвещения за особые заслуги в работе по аттестации научных и научно-педагогических кадров (1982); Профсоюза работников РАН в связи с 275-летием Академии (1999). Н.П. Кривошеина удостоена государственных наград: ордена “Знак почета” (1971), медали “Ветеран труда” (1984), “В память 850-летия Москвы” (1997). В 1999 г. Н.П. Кривошеиной присвоено почетное звание “Заслуженный деятель науки Российской Федерации”. За особые заслуги в области изучения двукрылых насекомых в 1990 г. Н.П. Кривошеиной присвоено звание “Почетный диптеролог мира”. За успешную работу по изучению микродиптера – разрушителей древесины, проводимую совместно с учеными Германии, в 1996 г. награждена юбилейной медалью Университета г. Грейфсвальда.

Коллеги, близкие и друзья поздравляют Нину Павловну с юбилеем, желают ей здоровья и новых научных достижений.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 711–720

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ВЛАДИМИРОВИЧА АНДРЕЕВА (12.11.1948–07.12.2020)

© 2021 г. Л. Я. Боркин[a], *, А. В. Кондратьев[b], **, Л. В. Соколов[a], ***

[a] Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

[b] Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: Leo.Borkin@zin.ru

**e-mail: akondratyev@ibpn.ru

***e-mail: leonid-sokolov@mail.ru

DOI: 10.31857/S0044513421060039

Российская зоология понесла большую утрату. Поздно вечером 7 декабря 2020 г. на 73-м году жизни после тяжелого онкологического заболевания дома в Санкт-Петербурге скончался известный зоолог и замечательный человек, доктор биологических наук, заведующий лабораторией орнитологии Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН (Магадан) Александр Владимирович Андреев, автор многих научных статей и книг (рис. 1).

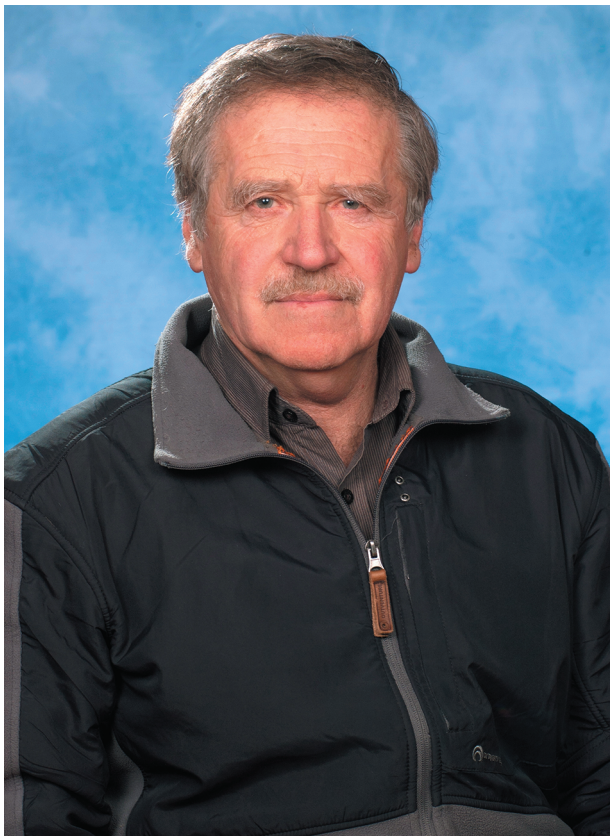


Рис. 1. А.В. Андреев. Фото Д.И. Плотникова, 12.12.2011.

Это печальное известие буквально ошеломило очень многих людей, как в разных концах нашей огромной страны, так и за рубежом. Еще совсем недавно, в июне–августе 2020 г., несмотря на бушующую вокруг пандемию коронавируса, Александр Владимирович был в расцвете сил и полон энергии, успешно провел непростую по условиям экспедицию на крайнем северо-востоке страны, преодолев около четырех тысяч километров, среди которых половина пути была пройдена на моторной лодке по рекам Омолон и Колыма.

В середине сентября он вернулся в родной Санкт-Петербург и здесь занемог. Начались различные обследования, обнаружившие онкологическое заболевание. Пребывание дома в семье после некоторого улучшения чередовалось с лечением в медицинских учреждениях. В день рождения, который оказался последним, его даже выписали из очередной больницы, и он готовился к первому сеансу химиотерапии.

Все близкие и друзья, конечно, надеялись на его выздоровление. 6 декабря один из нас (ЛБ) даже послал по электронной почте письмо его жене с просьбой уточнить русские названия птиц, которых он встретил в Гархвальских Гималаях (штат Уттаракханд, Индия) в ходе экспедиции Санкт-Петербургского союза ученых в 2019 г. Александр Владимирович был одним из соавторов большой статьи с описанием этой экспедиции, которая готовилась к печати (Боркин и др., 2021). Однако 7 декабря в 23:00 он умер от внезапной остановки сердца.

Александр Владимирович родился 12 ноября 1948 г. в Ленинграде в семье профессиональных художников. Поскольку родители в поисках подходящего жилья переезжали с места на место, Саше пришлось учиться последовательно в трех школах. Природой он заинтересовался в раннем детстве, сначала занимаясь ловлей рыб и раков на лесной окраине города в Шувалово с глубокими

карьерами. Потом у него дома появился аквариум с экзотическими рыбками.

В 1960 г. любознательный школьник записался в кружок юных гидробиологов в знаменитом Дворце пионеров (Аничков дворец) на Невском проспекте, в самом центре города. Здесь под руководством Т.Г. Жадиной[1] он, кроме рыб, занимался аксолотлями и болотными черепахами. В 1962 г. Саша перешел в кружок охотников-следопытов, которым руководил М.В. Калинин[2] и где можно было стрелять из пневматической винтовки, а зимой по воскресеньям выезжать за город на лыжах. В своих неопубликованных воспоминаниях Александр Владимирович написал, что его "<...> профессиональная биологическая карьера вышла из стен Аничкова дворца", где он нашел своих первых учителей в биологии.

После окончания школы-десятилетки № 188 с серебряной медалью, успешно сдав на вступительных экзаменах физику, Саша в 1966 г. поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета имени А.А. Жданова (ныне Санкт-Петербургский государственный университет). После второго курса, когда для студентов наступило время выбора своей научной специализации, он без каких-либо колебаний записался на кафедру зоологии позвоночных животных. Александр уже твердо знал, что будет изучать птиц.

В те годы на кафедре преподавали орнитолог проф. А.С. Мальчевский (1915–1985), который заведовал кафедрой, эколог проф. Г.А. Новиков (1910–1980), палеонтолог и герпетолог доцент Л.И. Хозацкий (1913–1992), читавший курс сравнительной анатомии. Частный курс орнитологии вел Г.А. Носков (1937–2017), а курс териологии – доцент О.В. Петров (1916–2000), специалист по экологии грызунов (он же преподавал и зоогеографию).

О том, как готовить и проводить полевые исследования, рассказывал орнитолог Ю.Б. Пукинский (1932–1997), прославившийся своими исследованиями уссурийских птиц и зверей (на реке Бикин, север Приморского края). Его необычный спецкурс, проходивший в весьма живой атмосфере общения, с массой полезных практических советов (например, о максимальном весе и упаковке рюкзака) вызывал особый интерес у студента Андреева, регулярно задававшего конкретные вопросы.

В те годы на кафедре среди преподавателей и соответственно студентов доминировал интерес к экологии птиц и млекопитающих. Упор делался на животных региона.

Александр попал в группу А.С. Мальчевского, конечно, не случайно и скорее всего слышал о нем еще от М.В. Калинина. Однако он стал заниматься не совсем тем, что тогда было в фокусе интересов этого маститого орнитолога (локальные популяции у птиц в связи с гнездовым консерватизмом и дисперсией молодняка, наследование пения, и т.д.).

Осенью 1967 г. А.С. Мальчевский познакомил студента со своим бывшим учеником Р.Л. Потаповым (1933–2018), который работал в зоологическом музее Зоологического института АН СССР. Тот приступил тогда к подготовке монографии по тетеревиным птицам для серии "Фауна СССР" (см. Андреев, 2018) и увлек начинающего орнитолога изучением экологии этих птиц на многие годы. Не удивительно, что именно его А.В. Андреев считал своим учителем в орнитологии и с благодарностью вспоминал всю свою жизнь.

Уже в начале своего обучения в университете Александр стал совершать выезды в дальние регионы страны. В августе 1967 и 1968 годов он вместе с более старшим по возрасту В.Г. Свешниковым, который впоследствии стал физиологом животных, посетил Кольский п-ов. Именно с этих студенческих поездок начинается длинный список совершенных экспедиций, который Александр Владимирович составил в 2011 г.

Однако поворотной в его жизни следует считать длительную экспедицию на Командорские о-ва (V–IX 1969), которая оказала на него огромное влияние. Результатом этой поездки стала курсовая работа Александра "К орнитофауне островов Медного и Топоркова (Командорские острова)" (1970).

Вероятно, именно после этой экспедиции он понял, где хотел бы работать орнитологом после университета. Тогда северо-восток Азии, по его выражению, и завладел душой. Изменить это не смогла даже поездка в июне–августе 1970 г. в Хосровский и Дилижанский заповедники (Армения), о которой он потом часто тепло вспоминал.

Дипломная работа А.В. Андреева "Материалы по зимней экологии тетеревиных птиц по наблюдениям в Ленобласти и Новгородской области" (1971, руководители А.С. Мальчевский и Р.Л. Потапов) была оценена комиссией на 5 с плюсом.

В 1971 г. Александр успешно окончил Ленинградский университет по специальности "биолог-зоолог" и уехал в Магадан, который тогда в памяти людей больше ассоциировался с трудовыми сталинскими лагерями. Этот выбор удивил многих его однокурсников. Уютному быту и налаженной жизни в Ленинграде он предпочел весьма дальний форпост советской науки. Однако туда его манила возможность изучения птиц крайнего северо-востока Азии.

[1] *Жадина Тамара Георгиевна*, в девичестве Персиянинова (1916–1999), известный педагог внешкольного образования, канд. биол. наук, руководитель кружка юных гидробиологов с 1957 г., в 1964 г. создала там же Клуб биологов, сотрудник Зоологического института АН СССР, жена (вторая) известного советского гидробиолога проф. В.И. Жадина (1896–1974).

[2] *Калинин Модест Владимирович* (1927–2015), охотовед, орнитолог, ученик А.С. Мальчевского.

Кроме того, в молодые годы Александр восхищался первопроходцами Сибири и великими исследователями Арктики. Одной из его любимых книг было описание знаменитой полярной экспедиции Фритьофа Нансена на судне "Фрам" в 1893–1896 гг.; кстати, Нансен первоначально был зоологом.

Позднее, в 1980 г. в документальном фильме об орнитологе Андрееве, снятом в Нижнеколымской тундре, он признавался: "Здесь, на Северо-Востоке, климат, пожалуй, и сохранился такой, какой был в ледниковое время. Вот меня и потянуло выяснить, что же и как тут происходит".

На северо-востоке страны Александр Владимирович остался на всю жизнь, не порывая, однако, тесных душевных, дружеских, семейных и научных связей с городом на Неве.

Получив приглашение известного паразитолога В.Л. Контримавичуса (1930–2016), который с 1968 г. руководил Отделом биологических проблем Севера в Северо-Восточном комплексном научно-исследовательском институте ДВНЦ АН СССР, молодой ленинградец 1 октября 1971 г. был принят в лабораторию зоологии этого отдела на должность старшего лаборанта с высшим образованием. На этой же по сути технической позиции он остался и 1 февраля 1972 г., когда отдел был преобразован в самостоятельный Институт биологических проблем Севера (ИБПС) ДВНЦ АН СССР.

Проработав лаборантом два года и два месяца, 8 декабря 1973 г. Александр поступил в очную аспирантуру при институте, которую успешно окончил с представлением диссертации 8 января 1977 г. Его руководителями были назначены А.С. Мальчевский и А.В. Кречмар.

Именно в этот начальный период своей самостоятельной научной деятельности, с декабря 1971 по январь 1976 гг., А.В. Андреев провел удивительные по сложности и невероятным физическим условиям исследования по зимней экологии птиц северо-востока Азии. Перед собой он поставил задачу понять, как происходит адаптация разных видов к обитанию в экстремально холодных условиях. Позднее в его книге "Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики" (Андреев, 1980, с. 3) было даже отмечено, что среди других районов Субарктики крайний северо-восток выделяется наиболее холодной и длительной зимой.

Действительно, уже в первый сезон своих полевых работ на удаленном стационаре на реке Омолон (правый приток Колымы), Александр столкнулся с температурами минус 55–57°С, которые удерживались в течение декабря 1971–января 1972 гг. Однако, как успокаивающе он сообщил в своей книге (с. 10), "среднедекадные температуры в эти месяцы были, конечно, выше" (от –50°С)! Для осуществления своих исследований молодой ученый построил бревенчатую избушку-лабораторию, в которой жил и работал.

От ежедневных тщательных наблюдений дотошного натуралиста А.В. Андреев перешел к разработке новых разнообразных методик и инструментов, к проведению остроумных полевых экспериментов, позволивших определить калорийность пищи птиц, их морфо-функциональные особенности, суточный бюджет времени, скорость движения при кормлении и т.п. В итоге ему удалось собрать уникальные данные по экологии и биоэнергетике 13 видов тетеревиных и воробьиных птиц, например по энергии существования каменного глухаря, белой и тундряной куропаток, рябчика при –40°С (Андреев, 1980, с. 94, табл. 22) и пр.

Поразительные научные исследования жизни птиц в экстремальных условиях принесли аспиранту не только выдающиеся результаты, но и позволили защитить 24 марта 1977 г. в Ленинградском государственном университете отличную кандидатскую диссертацию "Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики (крайний северо-восток Сибири)". Оппонентами были доктора наук, профессора Г.А. Новиков и Н.Н. Данилов (Свердловск), ведущим учреждением – Зоологический институт АН СССР.

В 1980 г. по итогам работ вышла уже не раз процитированная выше книга А.В. Андреева, имевшая то же название, что и диссертация. За эту книгу, изданную в Москве в издательстве "Наука", ему была присуждена премия Ленинского комсомола (1981).

Колымские исследования заслуженно прославили Александра Владимировича не только на родине. В 1992 г. он сделал доклад о результатах этих своих работ в США на заседании респектабельного Американского союза орнитологов (American Ornithologists' Union, существует с 1883 г.). Заседание проходило на Аляске, где понимают, что такое холод. После его выступления пораженные американские коллеги, стоя, минут 10 аплодировали бесстрашному русскому ученому, который не только провел важные исследования по поведению и биоэнергетике птиц в крайне суровых условиях, при температуре воздуха минус 50°С и в полной изоляции от человеческих поселений, но и сумел сам успешно выжить в окружении голодных хищников – волков, нередко заглядывающих в окно его избушки.

Александр Владимирович уже в студенческие годы выделялся своей самодостаточностью и не страдал мелким тщеславием. У него никогда не было стремления к формальной карьере, и на первом месте находились интересы к научным исследованиям, тяга к путешествиям и природе. Тем не менее в жизни все складывалось довольно удачно, и он последовательно поднимался по карьерной лестнице, переходя со ступеньки на ступеньку через каждые два-три года.

После окончания аспирантуры 8 января 1977 г. Александр был зачислен младшим научным сотрудником в лабораторию орнитологии, которой

Рис. 2. А.В. Андреев – строитель стационара (“глухариной” избушки) на р. Купка, бассейн р. Колыма, около 440 м над ур. м. Фото Ю.А. Слепцова, 15.09.2008.

заведовал ее основатель А.В. Кречмар. С 1 февраля 1980 г. переведен на должность старшего научного сотрудника той же лаборатории. 9 марта 1982 г. назначен исполняющим обязанности (и.о.) заместителя директора по науке.

В 1985 г. в институте происходили масштабные структурные преобразования. В состав лаборатории орнитологии вошли сотрудники бывшей лаборатории физиологии природных адаптаций, в результате чего укрупненная лаборатория получила название экспериментальной экологии. 20 марта 1985 г. Александр Владимирович стал и.о. заведующего этой лабораторией.

12 июня 1986 г. Президиум АН СССР присвоил А.В. Андрееву звание старшего научного сотрудника по специальности “зоология”. Через четыре года (1989) в институте вновь произошла очередная реорганизация, и большинство физиологов перешли в другую структуру. Поэтому лаборатория орнитологии вновь обрела свои прежние состав и название, а Александра Владимировича 1 февраля 1989 г. избрали ее заведующим.

4 апреля 1990 г. в Зоологическом институте АН СССР (Ленинград) А.В. Андреев защитил докторскую диссертацию на тему “Экологическая энергетика и адаптивные стратегии северных птиц”. Его официальными оппонентами были доктор наук В.Р. Дольник (1938–2013), а также два члена-корреспондента АН СССР И.А. Шилов (1921–2001) и Ю.И. Чернов (1934–2012) из Москвы. Такой сильный состав довольно именитых оппонентов встречается нечасто, что, несомненно, говорит об уважении к диссертанту. Ведущим учреждением выступила кафедра зоологии позвоночных Ленинградского университета. 21 декабря 1990 г. ему была присуждена степень доктора биологических наук.

С 16 декабря 1991 по 18 ноября 1992 гг. А.В. Андреев исполнял обязанности директора института, а с 10 декабря того же года по 11 сентября 1995 г. был заместителем директора института по научной работе, после чего вернулся на должность заведующего лабораторией орнитологии. Таким образом, он работал в руководстве института около 4 лет. Позже, 25 мая 2020 г. был назначен главным научным сотрудником и научным руководителем лаборатории орнитологии.

После защиты кандидатской диссертации Александр Владимирович продолжил исследования экологии птиц. Главным в тематике его научных интересов было изучение их экологических, физиологических и поведенческих особенностей в

приспособлении к различным условиям среды. Очень большое внимание при этом уделялось инструментальным методам исследования (измерению температуры и тепловых потоков, автоматической фоторегистрации, радиотелеметрическому прослеживанию), которые он начал применять одним из первых в стране. Многие приборы, в частности по измерению тепловых потоков в гнездах птиц во время инкубации, он конструировал сам.

Александр Владимирович был глубоким знатоком многих групп птиц, тем не менее его первой и главной "любовью" в орнитологии всегда были тетеревиные. На основании многолетних популяционно-экологических исследований он опубликовал в журнале "Oecologia" в 1988 г. на английском языке статью о десятилетних циклах белой куропатки (*Lagopus lagopus*) в Нижнеколымских тундрах.

Результатом многолетнего мониторинга популяции азиатской дикуши (*Falcipennis falcipennis*) в амурской тайге явилась серия его статей, а также первая в мире монография по биологии этого редкого и малоизученного эндемичного вида, ареал которого находится только в пределах России. Эти исследования имеют особое значение, так как азиатская дикуша занесена в Красную книгу МСОП и в Красную книгу Российской Федерации как сокращающийся в численности спорадически распространенный вид, эндемик России.

Объектом давнего, но никогда не угасающего интереса Александра Владимировича всегда оставался также каменный глухарь (*Tetrao urogalloides*). Для наблюдения над его токовой и гнездовой жизнью в разных уголках северо-востока Сибири А.В. Андреев строил таежные избушки (рис. 2) и закладывал постоянные площадки многолетнего детального, в том числе инструментального, мониторинга. Результаты этих уникальных наблюдений также нашли свое отражение в цикле статей как на русском, так и на английском языках.

Помимо тетеревиных, объектами пристального внимания А.В. Андреева становились и другие группы и виды птиц, интерес к расшифровке деталей биологии которых выливался в уникальные исследования и открытия, неизменно приносившие их автору очередное международное признание. Среди них можно назвать работы о биологии питания и маршрутах миграций розовой чайки (*Rhodostethia rosea*), о гнездовании и распределении малоизученных видов чистиковых птиц – короткоклювого пыжика (*Brachyramphus brevirostris*) и длинноклювого пыжика (*Brachyramphus perdix*).

Помимо исследований экологии и энергетики отдельных видов, Александр Владимирович уделял пристальное внимание вопросам фауны и распространения птиц, а также выявлению ключевых районов видового разнообразия орнитофауны в различных ландшафтах северо-востока Азии, неразрывно связывал это с проблемами и задачами охраны не только птиц, но и целых природных комплексов.

Результатом фаунистических исследований в пределах всего региона явились монографии, написанные им в соавторстве с коллегами по лаборатории А.В. Кречмаром и А.Я. Кондратьевым. Это – "Экология и распространение птиц на северо-востоке СССР" (Москва, 1978) и "Птицы северных равнин" (Ленинград, 1991). Обе вышли в издательстве "Наука" и сразу стали библиографической редкостью.

Результаты успешных исследований А.В. Андреева по изучению разнообразия орнитофауны северной части Тихого океана нашли применение в практике российского и международного сотрудничества по охране биологического разнообразия в странах Восточной Азии и регионах Берингова и Охотского морей. Он также организовал и провел кропотливую работу по инвентаризации водно-болотных угодий международного значения на северо-востоке России и впервые дал обзор их состояния в регионах дальневосточного севера.

Параллельно с этим им готовились сводки по ключевым орнитологическим территориям северо-востока Азии и разделы по птицам в "Красной книге севера Дальнего Востока", вышедшей в Магадане в 1998 г. Двумя годами ранее (1996) А.В. Андреев был избран вице-президентом Азиатского совета международного природоохранного общества BirdLife International и вошел в состав редакционной коллегии Красной книги птиц Азии ("Threatened Birds of Asia: The BirdLife International Red Data Book", 2001).

Будучи не только талантливым исследователем, но и умелым организатором и вдохновителем, Александр Владимирович организовал и провел в Магадане и других городах Сибири и Дальнего Востока целый ряд всесоюзных, всероссийских и международных совещаний и конференций. В их числе всесоюзный симпозиум "Изучение и охрана птиц в экосистемах севера" (Магадан, 1986), международная конференция "Популяции диких гусей в северной Азии" (Магадан, 1990), "Мониторинг восточно-азиатских популяций диких гусей" (Благовещенск, 1986).

Международная конференция, посвященная изучению и охране азиатских популяций гусей (Магадан, 1990), послужила основой как для долговременного международного сотрудничества с коллегами из Голландии, Германии, Японии, Южной Кореи и США (Аляски), так и целому циклу совместных с зарубежными партнерами работ по изучению распределения и миграций гусей азиатского континента. Для учетов гусей в тундрах использовалась также авиация, а в масштабных проектах по их отлову и мечению – пластиковые ошейники и спутниковые передатчики. За эти исследования Японское общество содействия прогрессу науки наградило Александра Владимировича престижной премией в 1995 г.

В 1986 г. А.В. Андреев начал долговременные исследования островных колониальных морских птиц. Для этого он вместе с А.Я. Кондратьевым

организовал долговременную орнитологическую станцию на небольшом острове Талан (площадь около 2.5 км^2), расположенном примерно в 100 км от Магадана на западной окраине Тауйской губы в Охотском море. Здесь гнездится около 1 млн птиц. До 1998 г. станцией руководил А.Я. Кондратьев, но после его отъезда из Магадана вся забота о ее поддержании и развитии легла на плечи Александра Владимировича.

За более чем тридцатилетнюю историю существования этой станции здесь проводили учеты и исследования коллеги из университетов и институтов России и Аляски, снимали фильмы о биологии морских птиц кинематографисты из Великобритании и Австрии, выполняли дипломные и аспирантские работы студенты и аспиранты университетов Магадана и Москвы.

В последние годы А.В. Андреев интересовался также исторической зоогеографией Северной Пацифики, пытаясь понять роль Берингии в формировании разнообразия ее орнитофауны. В 2012 г. он опубликовал ключевую статью под названием "Берингийская орнитология: на пути к новому синтезу". В ней освещается, как на различных этапах геологической истории Берингийская область по-разному влияла на эволюцию птиц Голарктики. Схематично, крупными мазками, это можно представить следующим образом.

Сначала в течение большей части третичного периода через область сибирско-американской суши шел обмен между орнитофаунами Старого и Нового Света. Затем по мере отступления пояса лесных формаций к югу в области Берингова пролива формировались разрывы ареалов, приводившие к изоляции видов на разных континентах и ускорявшие ход дивергенции дендрофильных птиц.

В плейстоцене процесс эволюции трансберингийских видов определялся множественными перестройками ландшафтов, возникновением географических барьеров и специфических "берингийских" местообитаний. В это время и сложился комплекс эндемичных берингийских видов и ряда сестринских форм, чьи миграционные трассы вели к областям зимовок на разных континентах.

В современную эпоху фаунистический обмен между континентами продолжается, причем преобладает "давление" со стороны Аляски, обусловленное трансформацией криоксерофильных ландшафтов древней Берингии в озерно-болотные и кочкарные тундры.

Новейший процесс, характеризующий состояние берингийской орнитофауны, – замещение видов, связанных с восточноазиатскими зимовками, близкими североамериканскими видами. По сравнению с другими частями Арктики Берингийская область отличается наиболее высоким видовым разнообразием и обилием птиц. Поэтому вопрос о сохранении ее природного наследия имеет приоритетное значение.

Существенную роль в получении новых данных о существовании у целого ряда сестринских таксонов птиц, обитающих по обе стороны Берингова пролива, глубокой внутривидовой дифференциации сыграли работы по сбору генетического материала в сотрудничестве с музеем Бёрка, расположенном в кампусе Вашингтонского университета в городе Сиэтл (The Burke Museum of Natural History and Culture, Seattle, штат Вашингтон, США). Они были инициированы и поддержаны А.В. Андреевым и показали в итоге, что Берингийская область играла в истории становления орнитофаун гораздо бóльшую роль, нежели просто служила "проходным двором" между континентами, как полагал в свое время Л.А. Портенко (1973).

Помимо своих любимых птиц, Александр Владимирович замечал и другие объекты природы. Так, в 1994 г. он опубликовал интересную статью по распространению и биологии сибирского углозуба (*Hynobius keiserlingii*, ныне род *Salamandrella*) на крайнем северо-востоке Азии (вместе с Н.Е. Докучаевым и Г.И. Атрашкевичем). В ней впервые были приведены данные по популяциям этого примитивного вида хвостатых амфибий, обитающим на северо-востоке Азии вплоть до побережья Северного Ледовитого океана.

Можно также назвать книгу "Наземные позвоночные Северо-Востока России" в двух изданиях (Магадан, 2005, 2006, соавторы Н.Е. Докучаев, А.В. Кречмар и Ф.Б. Чернявский). Другая его книга "Жизнь на пределе. Очерки биологии северных растений" (Магадан, 2007), написанная совместно с М.Т. Мазуренко, высоко ценится коллегами за целостное понимание северной природы. За нее в 2010 г. авторам присудили премию имени Ф.Р. Штильмарка I степени.

Еще в студенчестве Александр стал уделять непосредственное внимание охране природы, причем в практическом применении. Так, он был одним из организаторов кампании против незаконной вырубки диких елей для продажи в Ленинграде и сам участвовал в студенческих патрулях на железнодорожных вокзалах города ("Зеленая дружина"). Поэтому не удивительно, что он не мог пройти мимо проблемы охраны птиц северо-востока Азии и занимался ею много лет.

Для "Красной книги севера Дальнего Востока" (1998), "Красной книги Чукотского автономного округа" (2008) и двух изданий "Красной книги Магаданской области" (2008, 2019) А.В. Андреев вместе с коллегами не только подготовил разделы по птицам и млекопитающим, но и входил в состав редакционных коллегий всех этих изданий.

Закономерно, что от вопросов охраны птиц и их важнейших мест обитания – водно-болотных угодий и ключевых орнитологических территорий международного значения, инвентаризацией которых он занимался очень подробно и тщательно, – интерес и внимание Александра Владимировича сместились к вопросам анализа состояния

охраны природы на северо-востоке Азии в целом. Он обобщил обширные материалы, касающиеся состояния особо охраняемых природных территорий Магаданской обл., и показал, что их сеть регионального значения должна быть расширена.

В качестве этапа этого анализа в 2013 г. в Магадане вышла его замечательная монография "Эталоны природы Охотско-Колымского края", которая географически охватывает Магаданскую обл., а также прилегающие территории Хабаровского края (Охотский р-н) и Камчатской обл. (Пенжинский р-н). В этой хорошо изданной книге с цветными фотографиями и картами описана история создания особо охраняемых природных территорий различного ранга и анализируется размещение в регионе не только их, но и основных компонентов природного наследия, т.е. редких видов растений и животных, типичных и уникальных ландшафтов, особо ценных природных участков.

Автор обобщил сведения о формах и степени нарушенности природных экосистем Магаданской обл., описал основные угрозы, связанные с человеческой деятельностью. Он также провел анализ участков, еще не имеющих охранного статуса, но важных в отношении сохранения природного разнообразия, и разработал стратегию расширения и развития сети охраняемых природных территорий в Охотско-Колымском регионе, более других страдающем от россыпной золотодобычи.

Несколько последних лет были посвящены экспедициям в труднодоступные районы уникальных высокогорных озер на границе Магаданской обл. и Якутии. По итогам этих экспедиций Александром Владимировичем была начата подготовка к созданию здесь федерального национального парка "Черский".

В конце 1990-х–начале 2000-х гг. в качестве эксперта-эколога Александр Владимирович участвовал в работе частного американского благотворительного Фонда Джона и Кэтрин МакАртуров (The John D. and Catherine T. MacArthur Foundation). Он также участвовал в многочисленных экспертизах по оценке антропогенного воздействия на животный и растительный мир при хозяйственном освоении северо-востока России.

Летом 2019 г. А.В. Андреев в составе группы экспертов Санкт-Петербургского союза ученых принимал участие в обследовании соколиного питомника "Мурас" на озере Иссык-Куль (Киргизстан). Было отмечено, что создание аналогичного питомника в ареале кречета (*Falco rusticolus*), например на Камчатке, может подорвать экономическую базу нелегального вылова и контрабанды этих птиц из России и резко изменить сложившуюся негативную ситуацию. В связи с этим была разработана система рекомендаций, включающая возобновление регулярных исследований по экологии кречетов и других соколов в природе, на территории их естественного обитания в России.

Несомненные достижения А.В. Андреева в указанных выше научных областях принесли ему широкое международное признание. В частности это выразилось в избрании его в состав ряда престижных международных комитетов и обществ по орнитологии, в том числе членом Международного орнитологического комитета (The International Ornithological Committee, позже The International Ornithologists' Union), Немецкого общества орнитологов (Die Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, основано в 1850 г.), Комиссии МСОП по выживанию видов (IUCN Species Survival Commission), вице-президентом Азиатского совета BirdLife International (с 1996 г.).

А.В. Андреев также являлся членом редколлегии англоязычного журнала "Ornithological Science" (с 2002 г.), выпускаемого Орнитологическим обществом Японии (The Ornithological Society of Japan), и "Вестника СВНЦ ДВО РАН" (Магадан, с основания журнала в 2005 г.).

С 1979 г. он начал выезжать за границу для участия с докладами на различных международных форумах. Его часто приглашали для чтения лекций в Европу, Северную Америку и Азию. Следует отметить его прекрасное владение английским языком. В постсоветское время такие поездки стали практически ежегодными. Среди стран, где он побывал с научными целями, — Германия (ГДР: 1979, 1981, ФРГ: 1987, 1990, 1996, 1998), Канада (1982, 1988, 1991), Норвегия (1989), США (Аляска, 1992), Япония (1993, 1995, 2004, 2005), Австрия (1994, 1999, 2001), Великобритания (1994, 1998, 1999), Южная Корея (1995), Малайзия (1995), Индия (1996, 2011, 2013, 2014, 2015, 2017, 2018, 2019), Китай (2000, 2018) и Непал (2018).

В свою очередь постоянные и временны́е стационары и полевые базы А.В. Андреева в тайге, тундре и на морском побережье почти ежегодно посещали коллеги из Японии, США, Австрии, Германии. Вместе с ними он проводил работы по изучению биологии азиатской дикуши в амурской тайге и рябчика под Магаданом, по отлову и мечению гусей в анадырских тундрах, по изучению морских птиц на о-ве Талан, по организации практик для студентов германских университетов на охотоморском побережье, по съемкам фильмов о природе Северо-Востока и Охотского моря.

Он явно был желанным гостем для своих иностранных коллег, высоко ценивших его как ученого и человека. Александр Владимирович неоднократно посещал в качестве организатора и участника международные орнитологические конгрессы.

Так, в августе 1998 г. вместе с В.Е. Флинтом (Москва) и А.Ф. Ковшарем (Алма-Ата) его пригласили участвовать в работе XXII Международного орнитологического конгресса в Южной Африке (Дурбан). Здесь ему предоставили почетную привилегию выступить в первый же день с пленарным докладом "Энергетика и выживание птиц в экстремальных условиях" сразу после первого доклада руководителя исполкома конгресса. Перед началом конгресса он взял напрокат ма-

Рис. 3. А.В. Андреев у подножья холма с руинами исчезнувшей столицы царства Гуге, Цапаранг, впадина Замда (Tsaparang, Zamda County), юго-запад Тибета, около 3800 м над ур. м. Фото С.Н. Литвинчука, 6.07.2018.

шину и самостоятельно отправился путешествовать по стране (проф. АФ. Ковшарь, в письме 30.12.2020 Л.Я. Боркину).

Научную работу А.В. Андреев успешно сочетал с административной, проработав 35 лет на посту заведующего лабораторией. Все эти годы он пользовался большим, искренним уважением со стороны сотрудников. Как научный руководитель, подготовил большое число орнитологов.

В начале 1990-х годов половина молодых сотрудников лаборатории уехала в США, где успешно продолжают работать в области орнитологии, получив там научные степени (В.В Правосудов, Е.Р. Потапов, А.С. Китайский, С.В. Дровецкий). Среди его магаданских учеников, оставшихся в России, следует назвать кандидатов наук А.В. Кондратьева (1993), И.Г. Утехину (2004) и Е.Ю. Голубову (2007). В одной из служебных характеристик Александра Владимировича указано, что под его руководством было подготовлено и защищено 8 кандидатских диссертаций.

С 2011 г., уже в зрелом возрасте (63 года) Александр Владимирович увлекся непосредственным изучением птиц и природы далеких Гималаев и Тибета и принял участие в 1-й Западно-Гималайской комплексной биогеографической экспедиции Санкт-Петербургского союза ученых, СПбСУ (штат Химачал-Прадеш, Индия). Весной 2013 г. он с коллегами по СПбСУ обследовал засушливый запад Индии (штаты Уттар-Прадеш, Гуджарат, Раджастхан) между Аравийским побережьем Индийского океана и знаменитой пустыней Тар на границе с Пакистаном, которую относят к Палеарктике.

В 2014 г. он стал одним из учредителей Центра гималайских научных исследований СПбСУ. Среди главных задач этого Гималайского проекта были поиски южной границы Палеарктики и выявление особенностей распространения палеарктических видов на южном макросклоне Гималаев. Так крайний север и крайний юг этой обширной биогеографической области соединились в полевых исследованиях А.В. Андреева.

С учетом его заслуженного авторитета крупного ученого и бывалого, опытного полевика он быстро получил признание в качестве одной из ключевых фигур во всех экспедициях СПбСУ, охвативших Западные Гималаи (Джамму и Кашмир, Ладакх, Химачал-Прадеш, Уттаракханд в Индии), Центральные Гималаи (Непал) и Тибет (Китай).

К сожалению, последней для него оказалась экспедиция СПбСУ на запад Гархвала летом 2019 г. в район перехода между бассейнами Инда и Ганга (две экспедиции в Западные Гималаи 2020 г. не состоялись из-за пандемии коронавируса). В 2018 г. Александр Владимирович стал первым российским орнитологом, который обследовал фауну птиц юго-запада Тибета (рис. 3), куда планировал попасть еще Н.М. Пржевальский в ходе несостоявшейся 5-й Тибетской экспедиции (1888).

Александр Владимирович был членом Программного комитета по подготовке первой всероссийской междисциплинарной конференции “Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра” (Санкт-Петербург, 2018), в которой участвовали многие зоологи и на которой он выступил с интересным докладом по орнитофауне Западных Гималаев. Он входил также в оргкомитет по созданию Российской ассоциации исследователей Гималаев и Тибета, где сформирована сильная зоологическая секция.

На основе своих гималайских поездок Александр Владимирович опубликовал серию научно-популярных и научных статей (см. сайт http://www.ranaesc.ru/borkin.html). Однако бóльшая часть его материалов не была опубликована, так как он планировал подготовить монографию “Птицы Западных Гималаев”. Смерть, увы, прервала реализацию этого замысла. Остались его дневники, которые он вел в ходе экспедиций, а также тысячи чудесных фотографий.

Александр Владимирович был неплохим художником и замечательным фотографом. С детства он получил от своего отца, профессионального художника, необходимые навыки и понимание важности чувствовать изображение и композицию. Коллеги по работе называли Александра Владимировича “художником в науке”. Его многочисленные цветные фотографии опубликованы в научно-популярных статьях, описывающих поездки по Западным Гималаям, а также в книге “Извара, Н.К. Рерих, Гималаи” (Боркин, 2014).

Александр Владимирович был истинным натуралистом широкого профиля, горячо любящим и тонко понимающим природу во всех ее проявлениях, ощущающим себя частицей природы. Чувство восхищения и благоговейного удивления перед бесконечной сложностью живой природы пришло к нему очень рано и осталось с ним на всю жизнь. Он обладал огромным опытом полевых исследований, проходящих нередко в сложных условиях. В своих работах умело сочетал наблюдения в природе с экспериментальным подходом и необходимыми теоретическими построениями.

Подчас в экспедициях неожиданно возникали опасные ситуации. Так, по рассказам самого Александра Владимировича, бывало, медведи и росомахи проникали в бревенчатую избушку-лабораторию на Омолоне, чтобы поживиться припасами еды, и неоднократно приходилось изгонять их. В сентябре 2015 г. в тайге под Комсомольском-на-Амуре на него напал медведь. Спасла куртка и толстый дневник в ней, который был глубоко исцарапан когтями. “Вполне мог остаться там навсегда”, – написал вскоре Александр Владимирович в письме (24.09.2015, Л.Я. Боркину). Осенью 2011 г. в западно-гималайской долине Спити (штат Химачал-Прадеш, Индия) на очень узкой дороге, вьющейся по изгибам крутого склона горного хребта, встречный грузовик чуть не скинул в пропасть автомобиль “Тойота”,

в которой ехал А.В. Андреев с коллегами. Спасли секунды: еще немного и все бы погибли, но грузовик успел остановиться буквально в метре от нас.

А.В. Андреев, всецело преданный науке и природе, тем не менее, не был анахоретом, любил хорошую компанию и не избегал дружеских застолий. В университетские годы активно участвовал в работе "Зеленой дружины" (см. выше). В 1968 г. стал членом небольшого неформального студенческого клуба К-102, который потом перерос рамки тогдашней молодости и объединяет уже пожилых друзей и по сию пору, спустя более 50 лет. В советское время в Магадане участвовал также в работе добровольной народной дружины по охране общественного порядка, за что ему объявляли благодарность.

Позже, достигнув определенного признания, Александр Владимирович в некоторой мере стал даже, пожалуй, публичным человеком (по крайней мере, в Магадане), хорошо известным не только среди специалистов. С конца 1980-х годов он был постоянным ведущим передачи "Природа Севера" местного телевидения, очень популярной среди жителей города и области. Он также был снят в трех российских документальных фильмах. Это – "Из полевого дневника орнитолога Андреева" (1980),[3] а также два фильма из серии "Страна птиц" Светланы Быченко "Глухариные сады" (2014) и "Розовая чайка" (2021), выпущенных федеральным телевизионным каналом "Культура". Премьера последнего фильма состоялась уже после его смерти.

30 мая 2014 г. мэр Магадана С.В. Абрамов вручил А.В. Андрееву диплом и памятную медаль лауреата премии города Магадан "Человек года-2013" за достижения в сфере науки. Правда, правительственных (федеральных) наград Александру Владимировичу не присуждали. По академической линии время от времени он получал различного рода премии, почетные грамоты и благодарности за научные заслуги, в связи с официальными государственными юбилеями и т.д., которые давались многим. 19 апреля 2004 г. ему было выдано удостоверение "Ветеран труда".

Следует также отметить, что А.В. Андреев не чурался общественной деятельности в науке. Помимо указанного выше, в 1989 г. он стал членом-основателем Ленинградского (с 24 сентября 1991 г. Санкт-Петербургского) союза ученых, в те же годы участвовал в создании Дальневосточного союза ученых, который, однако, вскоре сошел на нет.

Уже в студенческие годы Александр выделялся своей самостоятельностью, независимостью в поведении и твердостью в характере, отсутствием суетности и немногословностью, пониманием того, что́ он делает, и мастеровитой деловитостью в житейских делах. Все это сочеталось с несомненной харизмой. В нем чувствовались мужская надежность, не сентиментальный, а несколько внешне суровый романтизм, веяло чем-то давно ушедшим из нашего потребительского общества. Одновременно он любил тонкий юмор и искусство, книги, посещал выставки. С возрастом эти его черты становились все рельефнее.

Александр Владимирович был замечательным человеком. Друзья и коллеги всегда высоко ценили его целеустремленность, широкий взгляд на явления природы, приверженность лучшим идеалам, принципиальность, неприятие зла и несправедливости. Он был надежным товарищем, а для многих и образцом для подражания.

По своему жизненному типажу, цельности характера и в какой-то мере даже по внешнему облику, к тому же как истый исследователь Севера, Александр Владимирович очень напоминал мужественных и бесстрашных героев Джека Лондона, американского писателя, любимого им и нами с детства.

Проработав в Магадане 49 лет, Александр Владимирович покинул наш мир, полный творческих замыслов, не успев завершить многие свои планы. Тем не менее он прожил насыщенную жизнь ученого и счастливого человека рядом с понимающей, заботливой женой, с которой они воспитали сына Фёдора и дочь Дарью. В последние годы ему большую радость доставляли любимые петербургские внучки. Он с удовольствием совершал вместе с ними прогулки на природе, показывая птиц, жаб, тритонов, других животных и рассказывая о встреченных растениях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны К.В. Регель (Магадан) и А.В. Бардину (Санкт-Петербург) за содействие в работе.

Работа выполнена в рамках проектов АААА-А19-119020590095-9 (ЗИН РАН) и АААА-А17-117122790002-8 (ИБПС ДВО РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А.В., 1980. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука. 175 с.

Андреев А.В., 2018. Роальд Леонидович Потапов (к 85-летию со дня рождения) // Русский орнитологический журнал. Санкт-Петербург. Т. 27. Экспресс-выпуск 1559. С. 357–366.

Боркин Л.Я., 2014. Извара, Н.К. Рерих, Гималаи. СПб.: Европейский Дом. 254 с.

Боркин Л.Я., Андреев А.В., Вершинин В.Л., Вершинина С.Д., Винарский М.В., Лопатина Е.Б., Неупокоева Н.И., 2021. Комплексная экспедиция Санкт-Петербургского союза ученых в Гархвальские Гималаи, Индия (2019): некоторые предварительные итоги // Биота и среда природных территорий. Владивосток. № 1. С. 106–145.

Орлов В., 1983. Ищите нас на Чукочьей // Вокруг света. № 2. С. 27–30.

Портенко Л.А., 1973. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ч. 2. Ленинград: Наука. 324 с.

[3] Автор и режиссер телефильма – Александр Косенков, оператор – Леонид Казавчинский (Новосибирск); фильм размещен на нескольких сайтах в интернете, включая YouTube. См. также Орлов (1983).