

СОДЕРЖАНИЕ

Том 100, номер 10, 2021

- Sulcichiton anseeuwi* gen. n. and sp. n. (Mollusca, Polyplacophora, Acanthochitonidae) from the tropical West Pacific
B. I. Sirenko 1083
- Two new species of oribatid mites (Acari, Oribatida) of the superfamily Achipterioidea Thor 1929 from tropical forests of Cuba
S. G. Ermilov, U. Ya. Shtanchaeva, L. S. Subías 1092
- Новые виды группы видов *Thinodromus lunatus* (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Восточной Азии
М. Ю. Гильденков 1100
- Морфологическая изменчивость бархатниц *Aphantopus hyperantus* и *Erebia ligea* (Lepidoptera, Satyridae) в аллопатрических и аллохронных микропопуляциях
Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин 1110
- Блохи мышевидных грызунов в горах Южного Казахстана
М. В. Кулемин, Л. П. Рапопорт, Ж. Б. Кобешова, З. С. Бекжанова, К. Н. Ауезов 1124
- Особенности ультраструктуры клеток мезонефроса карася (*Carassius gibelio*, Cypriniformes, Cyprinidae) в разных условиях солености
Е. А. Флёрова, Е. Г. Евдокимов 1130
- Синтаксическая организация песни птиц
В. В. Иваницкий, И. М. Марова 1145
- Разнообразие пневматизации ушной капсулы у большой песчанки (*Rhombomys opimus*, Rodentia, Gerbillinae)
Е. Г. Потапова 1159
- Влияние энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana* и *Metarhizium robertsii* на физиологические и поведенческие показатели красной полевки (*Myodes rutilus*, Rodentia, Scuridae) в стрессовых условиях
Е. А. Новиков, П. А. Задубровский, Е. Ю. Кондратюк, В. Ю. Крюков, Е. В. Новикова, В. В. Глухов 1165
- Значение береговых лежищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 4. Поведение нерпы на береговых лежищах на острове Тонкий (архипелаг Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений
Е. А. Петров, А. Б. Купчинский, В. А. Фиалков, А. А. Бадардинов 1175
-

Краткие сообщения

- Находка азиатского барсука (*Meles leucurus* Hodgson 1847) на правом берегу Волги в Саратовской области
М. Л. Опарин, С. В. Сухов, Э. Х. Ескова 1195
-

Хроника и информация

- Международная научная конференция “Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана и сопредельных стран” 26–27 марта 2021 г.
Т. Н. Дуйсебаева, И. В. Доронин, И. И. Арифурова, П. А. Джелали, Ю. А. Зима, М. А. Чирикова 1198
-
-

Contents

Volume 100, No 10, 2021

<i>Sulcichiton anseeuwi</i> gen. n. and sp. n. (Mollusca, Polyplacophora, Acanthochitonidae) from the Tropical West Pacific <i>B. I. Sirenko</i>	1083
Two New Species of Oribatid Mites (Acari, Oribatida) of the Superfamily Achipterioidea Thor 1929 from Tropical Forests of Cuba <i>S. G. Ermilov, U. Ya. Shtanchaeva, L. S. Subías</i>	1092
New Species of the <i>Thinodromus lunatus</i> Species Group (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from East Asia <i>M. Yu. Gildenkov</i>	1100
Morphological Variability of the Satyrid Butterflies, <i>Aphantopus hyperantus</i> and <i>Erebia ligea</i> (Lepidoptera, Satyridae) in Allopatric and Allochronous Micropopulations <i>E. Yu. Zakharova, A. O. Shkurikhin</i>	1110
Fleas of Mouse-Like Rodents in the Mountains of Southern Kazakhstan <i>M. V. Kulemin, L. P. Rapoport, Zh. B. Kobeshova, Z. S. Bekzhanova, K. N. Auezov</i>	1124
Fine Structural Features of Mesonephridial Cells in the Crucian Carp (<i>Carassius gibelio</i> , Cypriniformes, Cyprinidae) in Different Salinity Conditions <i>E. A. Flerova, E. G. Evdokimov</i>	1130
The Syntactic Organization of a Bird Song <i>V. V. Ivanitskii, I. M. Marova</i>	1145
Diversity of the Ear Capsule Pneumatization in the Great Jird (<i>Rhombomys opimus</i> , Rodentia, Gerbillinae) <i>E. G. Potapova</i>	1159
Effects of the Entomopathogenic Fungi, <i>Beauveria bassiana</i> and <i>Metarhizium robertsii</i> , on the Physiological and Behavioral Traits of the Northern Red-Backed Vole (<i>Myodes rutilus</i> , Rodentia, Cricetidae) in Stressful Conditions <i>E. A. Novikov, P. A. Zadubrovskiy, E. Yu. Kondratyuk, V. Yu. Krukov, E. V. Novikova, V. V. Glupov</i>	1165
The Importance of Coastal Rookeries in the Life of the Baikal Seal (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Pinnipedia). 4. Behavior of Seals on Coastal Rookeries of Tonkiy Island, Ushkanyi Islands, Lake Baikal, Based on Video Observations <i>E. A. Petrov, A. B. Kupchinsky, V. A. Fialkov, A. A. Badardinov</i>	1175

Brief Communications

Record of the Asian Badger (<i>Meles leucurus</i> Hodgson 1847) on the Right Bank of the Volga River in the Saratov Region <i>M. L. Oparin, S. V. Suhov, E. H. Escova</i>	1195
---	------

Chronicle and Information

International Scientific Conference “Amphibians and Reptiles of Kazakhstan and Adjacent Countries” 26–27 March 2021 <i>T. N. Duysenbaeva, I. V. Doronin, I. I. Arifulova, P. A. Jelali, Y. A. Zima, M. A. Chirikova</i>	1198
--	------

УДК 595.182.4(265.5)

**SULCICHITON ANSEEUWI GEN. N. AND SP. N. (MOLLUSCA,
POLYPLACOPHORA, ACANTHOCHITONIDAE)
FROM THE TROPICAL WEST PACIFIC**

© 2021 B. I. Sirenko*

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

*e-mail: marine@zin.ru

Received September 1, 2020

Revised November 27, 2020

Accepted March 30, 2021

A new genus and species of the family Acanthochitonidae is described from tropical waters of the West Pacific. The new genus, unlike the other genera of the family, has 5 tegmentum areas (jugal, 2 pleural and 2 lateral) on the intermediate valves, vs. 3 areas (jugal and 2 pleurolateral), a common state in the family. In addition, the new genus has grooves with narrow partitions in the pleural areas. It also lacks pustules typical of the other genera of the family. Besides this, the new genus is characterized by significantly thickened cusps of major lateral teeth of the radula, which are divided with grooves. Lastly, the genus has only 3 gills on each side. Comparisons are made between the structure of the tegmentum of the new genus and two other genera, *Bassethulia* and *Pseudotonicia*, that also have grooves.

Keywords: chiton, taxonomy, new genus, new species, Spratly Islands, Pacific Ocean

DOI: 10.31857/S0044513421100123

The family Acanthochitonidae Pilsbry 1893 is one of the most diverse chitonid families in the tropical waters of the World Ocean including the West Pacific. Of all the genera of the family Acanthochitonidae the genus *Acanthochitona* Gray 1821 is the most widely distributed in tropical and subtropical waters. According to World Register of Marine Species (WoRMS) 81 species of the genus *Acanthochitona* are now known. The genera *Notoplax* H. Adams 1862 and *Leptoplax* Dall 1882 have 41 and 11 species respectively. The remaining seven genera have fewer than ten species each (WoRMS). The most complete species composition of this family has been studied in Australia, Vietnam and Japan, where 38, 20 and 11 species are now known respectively (Iredale, Hull, 1925; Saito, 2000, 2017; Sirenko, 2012; Sirenko, Saito, 2017). Indonesia has 11 species (Sowerby, 1841; Nierstrasz, 1905; Schwabe, 2005, 2007) and in Philippines waters are 7 species (Carpenter in Pilsbry, 1892; Nierstrasz, 1905; Ang, 1967; Saito, 2006). It should be noted here that the latter two areas represent a part of the Coral Triangle with the highest species diversity of marine animals. A small number of chiton species may indicate that not only acanthochitonids, but other species of polyplacophoran fauna in those areas, are poorly studied. There are species in the family with a wide distribution, such as *Acanthochitona biformis* (Nierstrasz 1905), *Craspedochiton laqueatus* (Sowerby 1841), and new species, but most species can be classified as endemic.

Recently, due to the use of new methods of collecting benthic invertebrates, French colleagues (Bouchet, 2009; Bouchet et al., 2002) and the author (Sirenko, 2012) have caught several small specimens of quite unusual chitons off the Philippines, the Spratly Islands (Truong Sa), Vietnam in the South China Sea and Vanuatu. A careful study of these specimens showed that they belong to a new, yet undescribed, species of chiton with unusual features of tegmentum structure and radular teeth. The presence of 20 tufts of needles on the perinotum, as well as the slit formula (5/1/4), indicated that they belonged to the family Acanthochitonidae. However, there is no genus in this family in which species possess the same mosaic of unique morphological traits as the collected specimens. All known genera of this family have more or less developed pustules on the valves. The collected chitons do not have pustules, but show longitudinal grooves on the pleural areas, which are absent in all genera of the family Acanthochitonidae except for two. Moreover, in contrast to three areas (jugal and two pleuro-lateral) found in all other Acanthochitonidae species, the new chitons have five areas on the intermediate valves. Instead of two combined pleurolateral areas, there are two pleural and two narrow lateral areas. All morphological traits of the shell mentioned above, as well as an unusual head of the major lateral teeth of radula, provide a basis for describing a new genus.



Fig. 1. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. South China Sea, Spratly Islands, holotype (ZISP 2382) BL – 3.4 mm: Whole animal, dorsal view.

Sixteen studied specimens collected by the French expeditions Campagne PANGLAO 2003 near Philippines and SANTO 2006 near Vanuatu were kindly placed at my disposal by Dr. Philippe Bouchet (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, MNHN). Two additional specimens were collected during the first expedition of the Joint Russian-Vietnamese tropical research and technology center in Spratly Islands in 2018.

Specimens selected for a scanning electron microscopy (SEM) study were boiled in 7% KOH for 5–7 minutes, and then boiled twice in fresh water or were treated with Sodium hypochlorite (NaOCl) with a control under microscope and then rinsed in fresh water. Also several valves (usually valves I, II, IV, V and VIII), half of the radula and a portion of the girdle were chosen for a Scanning Electron Microscope FEI SEM Quanta 250 scan. The remains of radulae and girdles were dried and put in Canada balsam for examination under a light microscope.

Class Polyplacophora Gray 1821

Subclass Neoloricata Bergenhayn 1955

Order Chitonida Thiele 1909

Superfamily Cryptoplacoidea H. & A. Adams 1858

Family Acanthochitonidae Pilsbry 1893

Genus *Sulcichiton* Sirenko gen. n.

Type species. *Sulcichiton anseeuwi* Sirenko sp. n.

Diagnosis. Tegmentum of intermediate valves with five areas: jugal, two pleural and two lateral. Pleural areas with 8–9 narrow, longitudinal, slightly curve, forwardly converging grooves. Head valve, lateral areas of intermediate valves and postmucronal area of tail valve covered with small granules. Girdle dorsally covered with small, flattened, distally rounded, oval spicules, among them larger spicules found. Twenty tufts of slightly bent needles around shell. Girdle with marginal fringe of long, straight, longitudinally ribbed, sharply pointed spines and large, flat, sharply pointed scales. Three gills in one side. Three thickened denticles of head of major lateral radula teeth with deep grooves between them.

Distinctive diagnosis. Five areas in tegmentum of intermediate valves (vs three areas in other genera), small granules in head valve, lateral areas of intermediate valves and in postmucronal area of tail valves (vs only pustules in other genera), grooves in pleural areas (vs no grooves in other genera except two ones), 3 gills on each side (vs 10 gills and more on each side in other genera), grooves between cusp in major lateral teeth of radula (no grooves between cusps in other genera).

Two genera, *Pseudotonicia* Ashby 1928 and *Bassethullia* Pilsbry 1928, are the only ones recorded for the Acanthochitonidae in which lateral and pleural areas possess grooves. However the grooves in these genera have a different structure than those in *Sulcichiton*. In the new genus grooves occupy the entire surface of the pleural area. In the *Pseudotonicia* the surface is formed by small grooves and triangular pits occupying only a part of the pleural and lateral areas. In the *Bassethullia* pleural and lateral areas are formed by ridges and grooves, often with pustules. Gowlett-Holmes (1991) considers that “the similarities between the two groups (*Bassethullia* and *Pseudotonicia*) may be attributable to convergent evolution towards a similar habitat rather than common ancestry”. Apart from grooves, the three genera discussed have few common features. It may indicate that the similarities in tegmentum grooves development in these genera are convergent and do not reflect true homology. The habitat conditions of the new genus living on coral reefs are significantly different from those of the two above-mentioned genera living in temperate waters, which may indicate the independent development of grooves in the new genus.

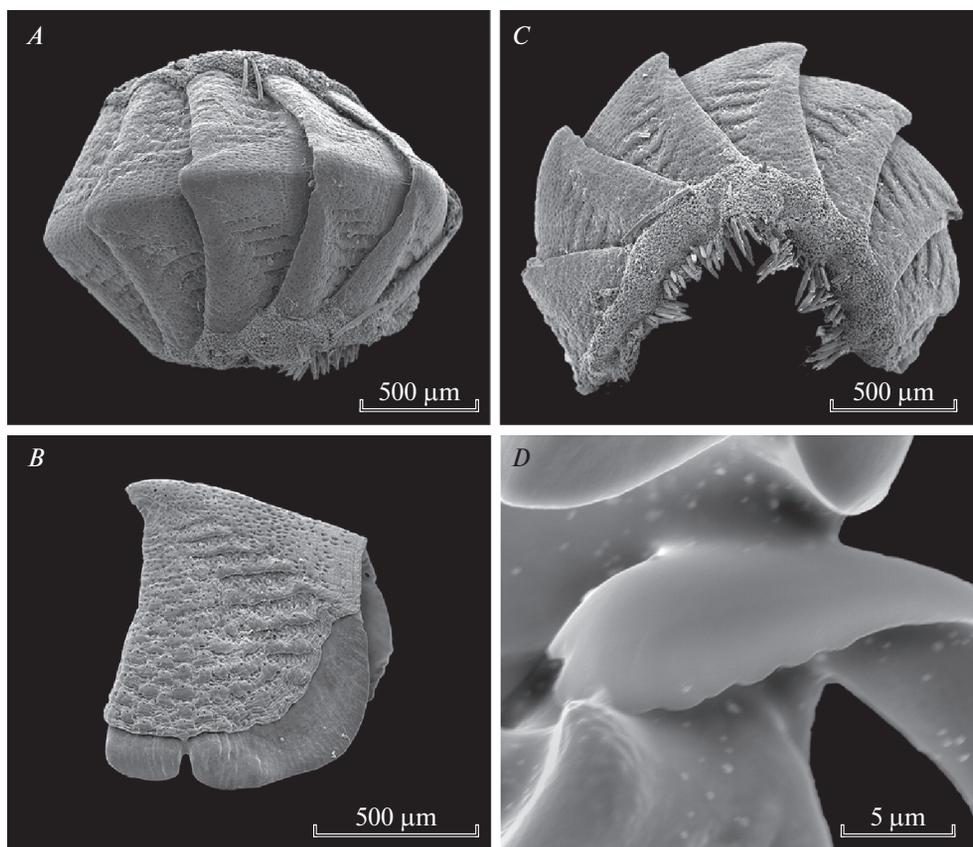


Fig. 2. *Sulcichiton anseewi* gen. n. et sp. n. Philippines, paratype (MNHN-IM-2013-49561) BL – 3.5 mm *A, B*), paratype (MNHN-IM-2013-49561) BL – 3.4 mm (*C, D*): *A* – whole animal, dorsal view; *B* – whole animal, lateral view; *C* – valve V, lateral view; *D* – heads of major lateral teeth and undulating edge of top of major uncinular radula tooth.

Distribution. The Pacific Ocean: Spratly Islands (Truong Sa), Vietnam, the South China Sea, off Philippines and Vanuatu, 9–90 m in depth.

E t y m o l o g y. From the Latin sulcus, groove, referring to grooves in pleural areas.

***Sulcichiton anseewi* Sirenko sp. n.**
(Figs 1–9)

Type material. Holotype and one paratype are kept in Zoological Institute Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia, (ZISP), other paratypes are in MNHN. Holotype (ZISP 2382) now disarticulated, consisting of SEM stub of valves I, II, V, VIII, part of perinotum and radula, mount of part of perinotum and radula and vial with other valves, and paratype (ZISP 2383).

Type locality. The South China Sea, Spratly Islands, 10°10'17" N, 114°21'59.2" E, 48–50 m depth.

Material examined. **Philippines**, PANGLAO 2004, stn L51–60, 9°37.7' N, 123°47.9/48.1' E, 62 m, 2 spms (MNHN-IM-2013-49561) BL 3.5 mm, 19–22.10.2003; PANGLAO 2004, stn L65–68, 9°29.9' N, 123°55.1' E, 55 m, 3 spms (MNHN-IM-

2013-49557) BL 2.0–2.5 mm, 27.10.2003; PANGLAO 2004, stn B7, 9°35.9' N, 123°51.8' E, 4–30 m, 6 paratypes (MNHN-IM-2013-49558) BL 1.5–2.5 mm, 05.06.2004; PANGLAO 2004, stn B19, 9°29.4' N, 123°56.0' E, 75–80 m, 2 paratypes (MNHN-IM-2013-67051) BL 2.5–3.4 mm, 21.06.2004; PANGLAO 2004, stn L41, 9°31.3' N, 123°41.2' E, 90–100 m, 1 spm (MNHN-IM-2013-49559) BL 1.5 mm, 01.07.2004; SANTO 2006, **Vanuatu**, stn EP39, 15°33.6'/33.7' S, 167°16.3'/16.5' E, 75–80 m, 1 paratype (MNHN-IM-2007-32003) BL 3.0 mm, 17.10.2006; **South China Sea, Spratly Islands**, sample 22, SCUBA, 10°10'17" N, 114°21'59.2" E, 6–9 m, holotype (ZISP 2382) BL 3.4 mm, 04.12.2018, leg. B. Sirenko; sample 23, SCUBA, 10°10'17" N, 114°21'59.2" E, 48–50 m, paratype (ZISP 2383) BL 3.0 mm, 05.12.2018, leg. B. Sirenko.

Description. Holotype body length (BL) 3.4 mm. Shell elongate-oval (Fig. 7), highly elevated (elevation ratio in valve V 0.46). Valves carinated, beaked, side slopes straight. Color of tegmentum creamy white with light brown streak in pleural areas, valve III is monochrome reddish.

Head valve semicircular, posterior margin V-shaped; anterior slope straight; structured with small, weakly

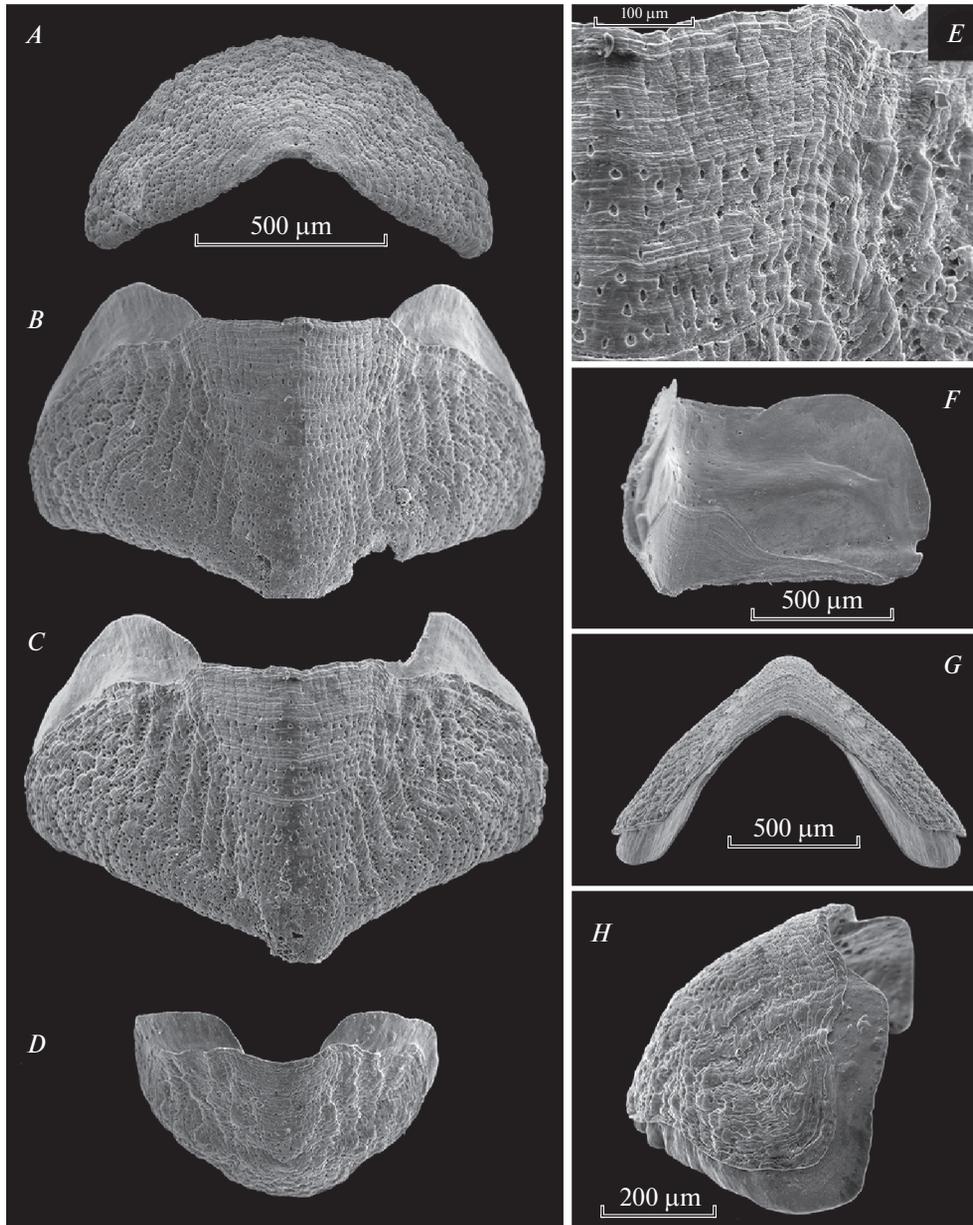


Fig. 3. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. South China Sea, Spratly Islands, holotype (ZISP 2382) BL – 3.4 mm: *A* – valve I, dorsal view; *B* – valve II, dorsal view; *C* – valve V, dorsal view; *D* – valve VIII, dorsal view; *E* – valve V, tegmentum sculpture in jugal and pleural areas; *F* – valve IV, ventral view; *G* – valve V, rostral view; *H* – valve VIII, lateral view.

expressed, flattened granules. Intermediate valves roughly trapezoidal in outline, anterior margin straight between apophyses, then there is a small notch and a convex front edge of pleural area, hind margin slightly concave at both sides of beak; jugum wide wedge-shaped, with wavy side. Areas of intermediate valve differ from each other only in sculpture. Pleural areas structured with 8–9 grooves, lateral areas formed like head valve and jugal area smooth. Longitudinal grooves of pleural areas shallow, slightly curve, forwardly converging. Tail valve much smaller than head valve, trapezoidal, anterior margin concave in jugal ar-

ea, mucro posterior, antemucronal and postmucronal slopes slightly convex, pleural areas sculptured like pleural areas of intermediate valves, and postmucronal area like head valve and lateral areas.

Aesthete pores arranged sinuously-circularly in head valve, lateral areas of intermediate valve and in postmucronal area of tail valve, in longitudinal rows in jugal area, and mainly in grooves in pleural areas of intermediate valves. Pores tear- or oval-shaped. Their size varies from 6–13 µm.

Articulamentum rather thin, translucent throughout, with transverse callus in middle of valves, a few

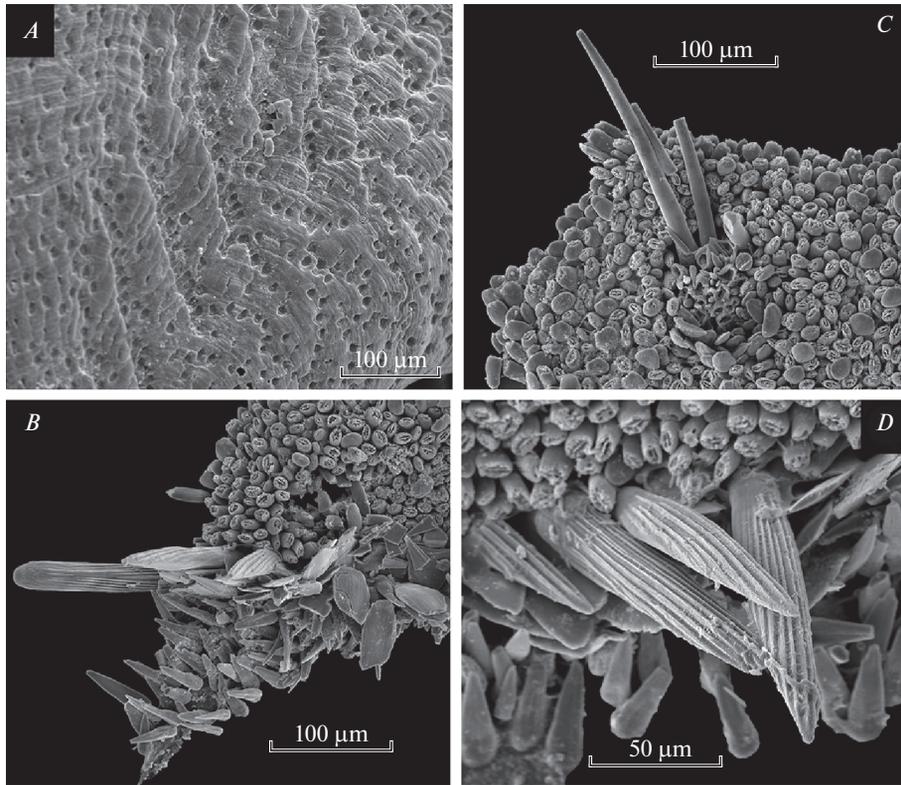


Fig. 4. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. South China Sea, Spratly Islands, holotype (ZISP 2382) BL – 3.4 mm: *A* – valve V, tegmentum sculpture in jugal, pleural and lateral areas; *B*, *D* – dorsal spicules, marginal spines and scales and ventral spicules; *C* – dorsal spicules and tuft of needles and scales.

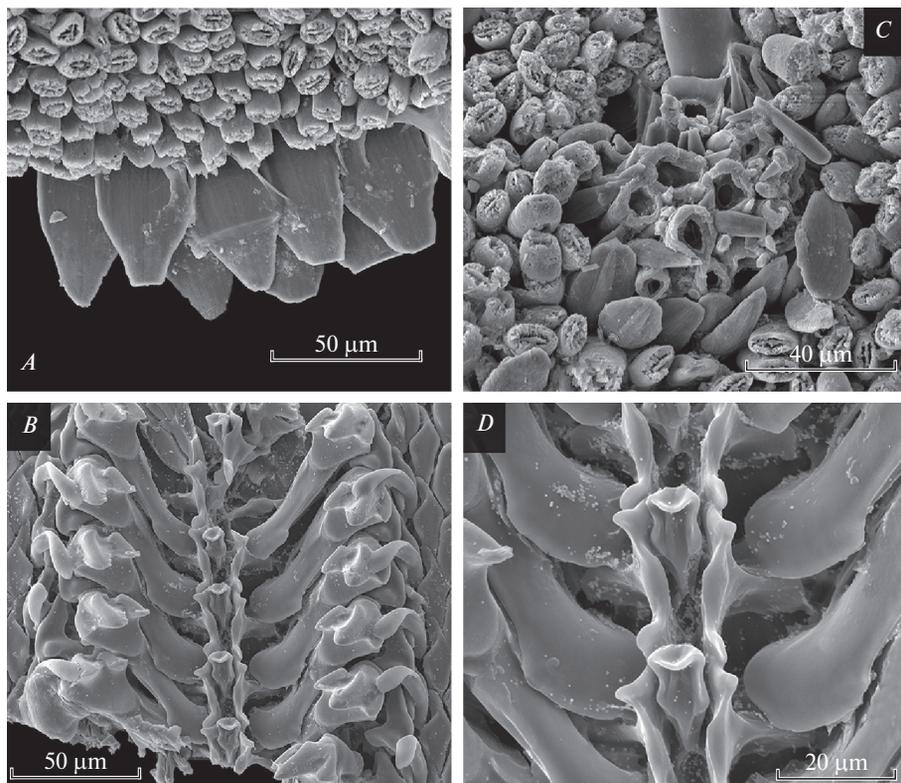


Fig. 5. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. South China Sea, Spratly Islands, holotype (ZISP 2382) BL – 3.4 mm: *A* – dorsal spicules and marginal scales; *B* – part of radula; *C* – needle of tuft, chitinous cups, scales and dorsal spicules; *D* – central part of radula.

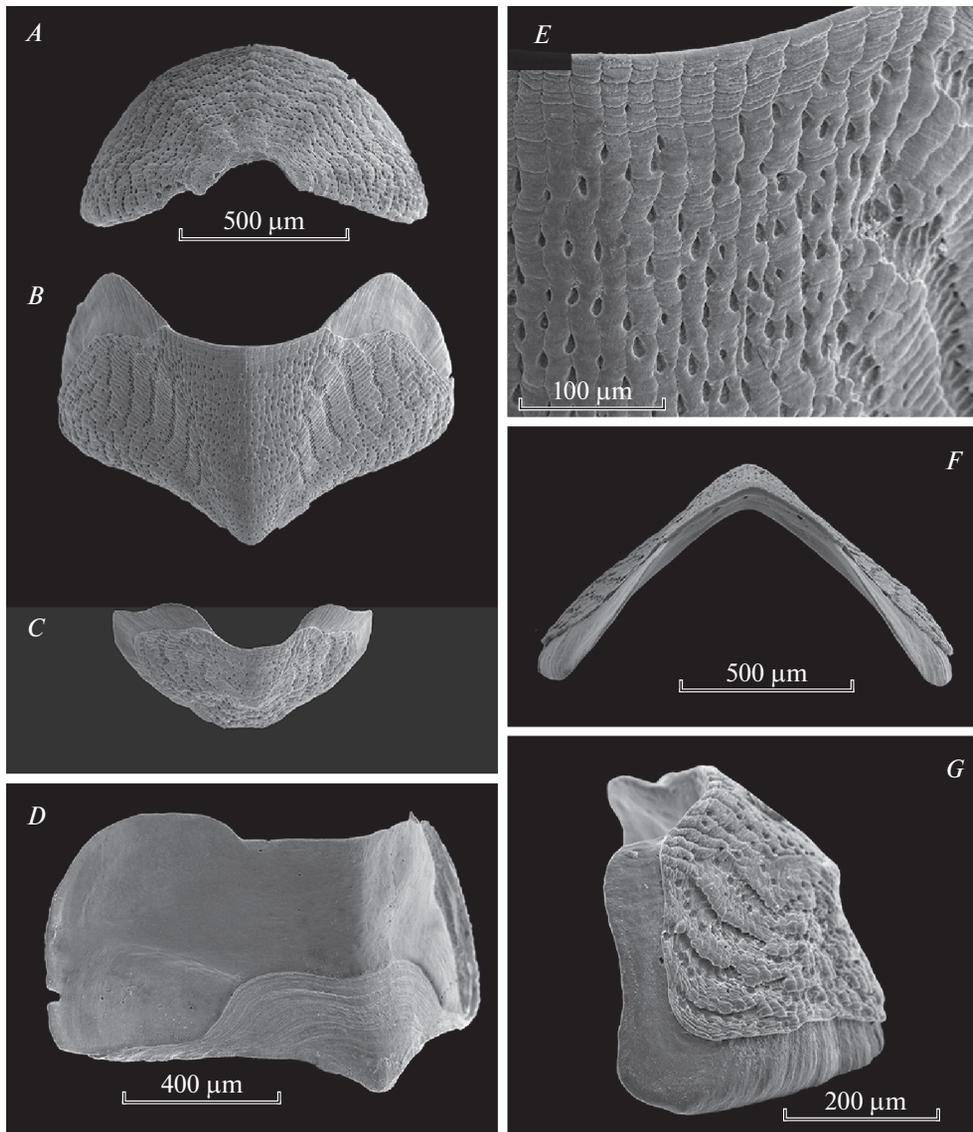


Fig. 6. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. Vanuatu, paratype (MNHN-IM-2007-32003) BL – 3.0 mm: *A* – valve I, dorsal view; *B* – valve V, dorsal view; *C* – valve VIII, dorsal view; *D* – valve V, ventral view; *E* – valve V, tegmentum sculpture in jugal and pleural areas; *F* – valve V, rostral view; *G* – valve VIII, lateral view.

pores under jugum. Apophyses triangular in intermediate valves and trapezoidal in tail valve. Slit formula 5/1/4. Slit rays clearly indicated by rows of rare pores.

Girdle narrow, white around of sutural tufts, banded with brown streaks between tufts. Dorsal side of girdle beset with minute $25 \times 11 \mu\text{m}$, oval in profile smooth spicules with destroyed top alternating with rare, larger, up to $32 \times 17 \mu\text{m}$ round-top spicules; 20 tufts of needles around shell, each tuft with about 10 long, straight or slightly bent smooth needles $230\text{--}500 \times 19\text{--}20 \mu\text{m}$ rising from a chitinous cup; tufts surrounded by flat, sharply pointed, smooth scales $31 \times 15 \mu\text{m}$ with one longitudinal rib. There is a marginal fringe of longitudinally ribbed, feather-like sculptured spines $118 \times 24 \mu\text{m}$ and two rows of flat, sharply point-

ed, smooth, large, scales $78 \times 35 \mu\text{m}$. Ventral spicules narrow, peaky, small $35\text{--}40 \times 11 \mu\text{m}$.

Radula of the holotype 0.7 mm long, with 28 transverse rows of mature teeth. Central tooth elongate tulip-shaped, with central cavity in top, thick semicircular blade and small keel at basal half; first lateral tooth with thickened antero-dorsal corner; major lateral tooth with tricuspid head; cusps pointed, somewhat thickened; central cusp longer than others; there are grooves between cusps, major uncinial teeth with undulating edge of top.

Holotype has 3 gills on each side. The dry paratype (MNHN-IM-2013-67051) with BL 3.5 mm from Philippines has 2 or 3 gills on each side (It was difficult to see), arranged between valve VII and valve VIII.

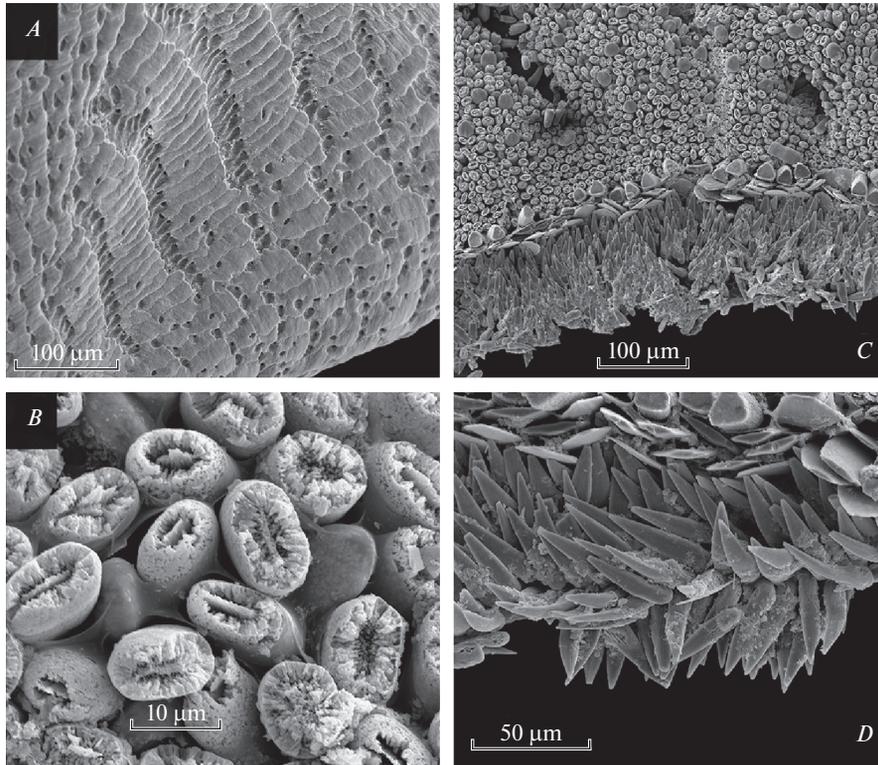


Fig. 7. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. Vanuatu, paratype (MNHN-IM-2007-32003) BL – 3.0 mm: *A* – valve V, tegmentum sculpture in jugal, pleural and lateral areas; *B* – dorsal spicules; *C* – dorsal spicules, marginal spines and scales and ventral spicules; *D* – marginal spines and scales and ventral spicules.

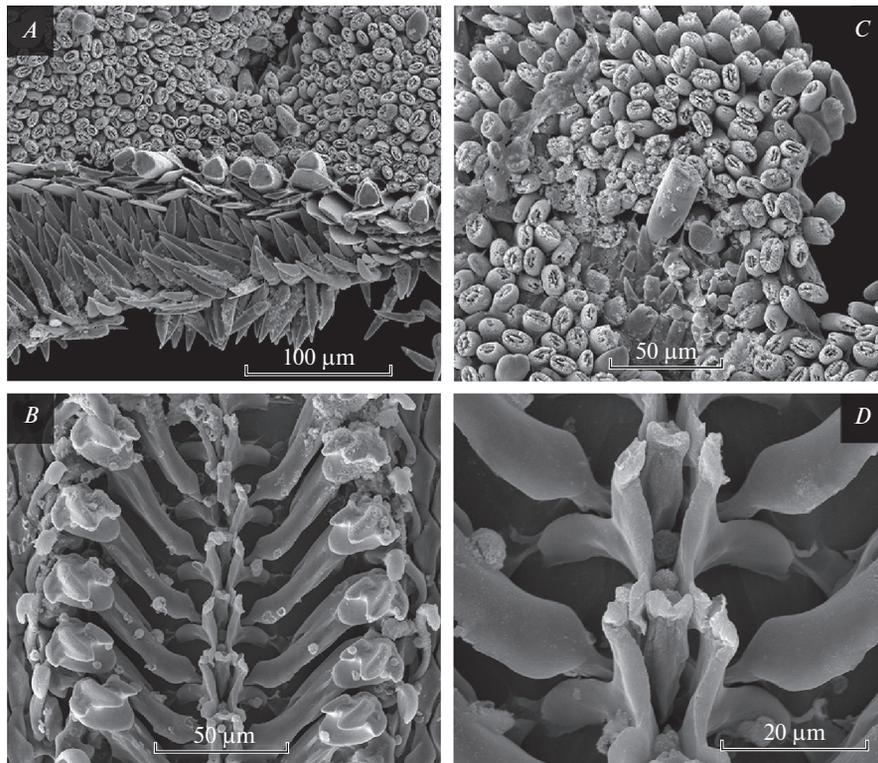


Fig. 8. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. Vanuatu, paratype (MNHN-IM-2007-32003) BL – 3.0 mm: *A* – dorsal spicules, marginal spines and scales and ventral spicules; *B* – part of radula; *C* – dorsal spicules and two fragments of needles of tuft; *D* – central and first lateral teeth of radula.

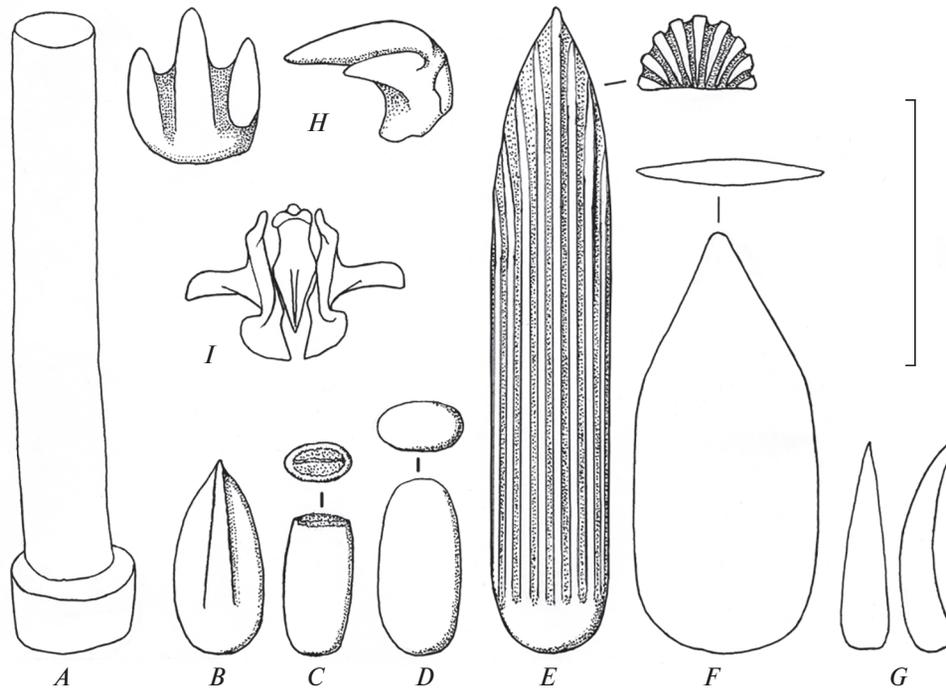


Fig. 9. *Sulcichiton anseeuwi* gen. n. et sp. n. South China Sea, Spratly Islands, holotype (ZISP 2382) BL – 3.4 mm: *A* – tuft needles rising from a chitinous cup; *B* – scale around tuft of needles; *C*, *D* – dorsal spicules; *E* – marginal feather-like sculptured spine; *F* – marginal scale; *G* – ventral spicules; *H* – heads of major lateral teeth of radula; *I* – central and first lateral teeth; Scale bar: 50 μ m.

Other specimens was dry, curved and it was not possible to count their gills.

All the studied paratypes collected from the Philippines, Vanuatu and the Spratly Islands have features that do not differ from those of the holotype. The only difference was the thin partitions at the bottom of the tegmentum grooves in a small paratype from Vanuatu, which can be explained by age variability.

Distinctive diagnosis. The new species is similar to several species of the genus *Acanthochitona* (*A. saitoi* Sirenko 2012, *A. savinkini* Sirenko 2012, *A. lanae* Sirenko et Saito 2017, *A. nigra* Sirenko et Saito 2017, and *A. ostreaphila* Sirenko et Saito 2017) from studied areas by having small dorsal spicules in girdle, but differs from them by having unique sculpture of tegmentum, in the presence of a small number of gills, and by the absence of pustules on tegmentum.

Distribution. Spratly Islands (Truong Sa), Vietnam in South China Sea (9–48 m), off Philippines (30–90 m) and Vanuatu (75–80 m).

Etymology. Named after my colleague Bruno Anseeuw (Royal Belgium Institute of Natural Sciences, Merelbeke, Belgium), who first made the assumption that this species belongs to a new genus.

ACKNOWLEDGEMENTS

The Panglao Marine Biodiversity Project was a joint project of MNHN (Principal Investigator (PI): Philippe Bouchet) and University of San Carlos, Cebu City (PI: Danilo Largo), funded by grants from the Total Foundation, the French Ministry of Foreign Affairs, and the Asean Regional Center for Biodiversity Conservation (ARCBC), and operating under a permit from the Philippine Bureau of Fisheries and Aquatic Resources (BFAR). The material described in the present paper was also collected during the SANTO 2006 MNHN/PNI/IRD expedition, under a permit issued to Dr Philippe Bouchet. The Marine Biodiversity part of the expedition, a part of Census of Marine Life's CReefs programme, was specifically funded by grants from the Total Foundation and the Sloan Foundation. I thank Dr Bertrand Richer de Forges, Principal Investigator on board R/V Alis, who collected the specimens. I would like to thank Philippe Bouchet (NMHN) for the loan material, Ludmila Sluchevskaya (Zoological Zhurnal) and unknown reviewer for their valuable comments, Hoang Thuy Duong, Do Huu Quyet, Nguyen Tai Tu and the Administration of the Joint Russian-Vietnamese tropical research and technology center for organization of expeditions to Spratly Islands, Bruno Anseeuw (Merelbeke, Belgium) for his guess about new genus, Floyd Sandford (Coe College, Cedar Rapids, IA, USA) for polishing the English, Pavel Kijashko (ZISP) for beautiful color photograph of the holotype, Alexey Miroljubov (ZISP) for his technical assistance with SEM procedures and Galina

Kuznetsova (ZISP), who prepared the digital plates. Scientific research was performed using equipment of the “Taxon” Research Resource Center (http://www.ckp-rf.ru/ckp/3038/?sphrase_id=8879024) of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg). This work was supported by State scientific program “Taxonomy, biodiversity and ecology of invertebrates from Russian and adjacent waters of the World Ocean, continental water bodies and damped areas AAAA-A19-119020690072-9”.

REFERENCES

- Ang E.Z., 1967. Loricates of the Philippines // Natural and applied Science Bulletin of the University of the Philippines. V. 20. P. 383–464.
- Bouchet P., 2009. From specimens to data, and from shells to molluscs: The Panglao Marine Biodiversity Project // Vita Malacologica. V. 8. P. 1–8.
- Bouchet P., Lozouet P., Maestrati P., Heros V., 2002. Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site // Biological Journal of the Linnean Society. V. 75. P. 421–436.
- Iredale T., Hull A.F.B., 1923–1926. A monograph of the Australian loricates, I–VIII // Australian Journal of Zoology, 3, 186–194, pls. 26–27 (1923); 227–238, pls. 33–34; 277–297, pls. 35–37 (1924); 339–362, pls. 39–40; 4: 75–111, pls. 9–12 (1925); 164–185, pls. 18–20; 256–276, pl. 37; 324–328, pl. 49 (1926).
- Gowlett-Holmes K.L., 1991. Redefinition of the genus *Notoplax* H. Adams, 1861, and recognition of the monotypic New Zealand genus *Pseudotonicia* Ashby, 1928 (Mollusca: Polyplacophora: Acanthochitonidae) // Journal of the Malacological Society of Australia. V. 12. P. 77–88.
- Nierstrasz H.F., 1905. Die Chitonen der Siboga-Expedition // Siboga Expeditie. B. 48. S. 1–112. Taf. 1–8.
- Pilsbry H.A., 1892. Polyplacophora // Tryon G.W. (Ed.). Manual of Conchology. V. 14. Philadelphia: Academy of Natural Sciences. P. 1–128. Pls. 1–30.
- Saito H., 2000. Polyplacophora // Okutani T. (Ed.). Marine mollusks in Japan. Tokyo: Tokai University Press. P. 4–23.
- Saito H., 2006. Shallow water chitons (Mollusca: Polyplacophora) from Puerto Galera, Mindoro Island, the Philippines // Memoir of the National Science Museum, Tokyo. V. 44. P. 119–133.
- Saito H., 2017. Polyplacophora // Okutani T. (Ed.) Marine mollusks in Japan, 2nd edition. Tokyo: Tokai University Press. P. 46–55, 728–738.
- Schwabe E., 2005. Class Polyplacophora. Dharma B. (Ed.) Recent & Fossil Indonesian Shells. ConchBooks, Hackenheim. P. 52–55.
- Schwabe E., 2007. Taxonomic notes on chitons. 5 *. On some problematica and a new record of Polyplacophora from Indonesia // Spixiana. V. 30. № 2. P. 145–158.
- Sirenko B.I., 2012. Chitons (Mollusca, Polyplacophora) of Nha Trang Bay, South Vietnam // Benthic fauna of the Bay of Nha Trang, South Vietnam. V. 2. Britayev T.A. & Pavlov D.S. (Eds). Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 56–122.
- Sirenko B.I., Saito H., 2017. New species of chitons of the superfamily Cryptoplacoidea (Mollusca: Polyplacophora) from Vietnamese waters // Zootaxa. № 4299. P. 451–506.
- Sowerby G.B. (II), 1841. Descriptions of several new species of chitones, brought by H. Cuming, Esq., from the Philippine Islands // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 9. P. 61–62.

SULCICHITON ANSEEUWI GEN. N. ET SP. N. (MOLLUSCA, POLYPLACOPHORA, ACANTHOCHITONIDAE) ИЗ ТРОПИЧЕСКИХ ВОД ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Б. И. Сиренко*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: marine@zin.ru

Описаны новый род *Sulcichiton* gen. n. и новый вид *S. anseeuwi* sp. n. семейства Acanthochitonidae из тропических вод западной части Тихого океана. Новый род, в отличие от других родов семейства, имеет 5 полей тегментума на промежуточных щитках (югальное, 2 плевральных и 2 латеральных), а не 3 (югальное и 2 плевро-латеральных) как обычно в этом семействе. Новый род имеет на плевральных полях продольные желобки с узкими перегородками. У нового рода отсутствуют пустулы на тегментуме, которые являются типичными для других родов семейства. Кроме того, у нового рода зубцы имеют значительные утолщения наконечника крючковой пластинки радулы и отделены друг от друга желобками. Наконец, новый род имеет только 3 жабры на каждой стороне. Проведены сравнения между скульптурой тегментума нового рода и двух других родов *Bassethulia* и *Pseudotonicia*, которые также имеют желобки на тегментуме.

Ключевые слова: хитон, таксономия, новый род, новый вид, о-ва Спратли, Тихий океан

УДК 595.4

TWO NEW SPECIES OF ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA) OF THE SUPERFAMILY ACHIPTERIOIDEA THOR 1929 FROM TROPICAL FORESTS OF CUBA

© 2021 S. G. Ermilov^{a, *}, U. Ya. Shtanchaeva^{b, **}, L. S. Subías^{b, ***}

^aTyumen State University, Tyumen, 625003 Russia

^bComplutense University, Madrid, 28040 Spain

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: umukusum@mail.ru

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

Received August 9, 2020

Revised September 21, 2020

Accepted November 12, 2020

Two new species of oribatid mites representing the superfamily Achipterioidea are described from Cuba. *Epactozetes cubaensis* sp. n. (Epactozetidae) differs from all other species of the genus in, (1) the presence of an elongate trapezoid interlamellar region, (2) having comparatively larger foveolae on the notogaster, and (3) the morphology of the lamellae. *Parachipteria neotropica* sp. n. (Achipteriidae) differs from all species of the genus in the presence of monodactylous legs and in having foveolate and striate pertomorphs.

Keywords: *Parachipteria*, *Epactozetes*, taxonomy, morphology, Neotropical Region

DOI: 10.31857/S0044513421100044

Presently, the Cuban oribatid mite (Acari, Oribatida) fauna is understudied (e.g. Balogh, Mahunka, 1974; Socarrás, Palacios-Vargas, 1999; Prieto Trueba, Schatz, 2004; Niedbała, 2009; Ermilov, 2016a).

During the taxonomic identification of materials from Cuba, we found two new species of the superfamily Achipterioidea. One of the species belongs to the genus *Epactozetes* Grandjean 1930 (family Epactozetidae Grandjean 1930) and the other – to the genus *Parachipteria* Hammen 1952 (family Achipteriidae Thor 1929). The genus *Epactozetes* comprises two species which are distributed in the Neotropical region (Subías, 2020, electronic update). The genus *Parachipteria* comprises seven species which are distributed in the Holarctic and Oriental regions (Subías 2020, electronic update); hence, we have recorded this genus in the Neotropical region for the first time. The main goal of our paper is to describe and illustrate these new species.

MATERIALS AND METHODS

Specimens. The specimens are distributed among two institutions: the Senckenberg Museum of Natural History, Görlitz, Germany (SMNH); and the Tyumen State University Museum of Zoology, Tyumen, Russia (TSUMZ).

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

Drawings were made with a camera lucida using a Leica transmission light microscope “Leica DM 2500”.

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

Abbreviations and notations. *Prodorsum*: *lam* = lamella; *rr* = rostral ridge; *inr* = interlamellar region; *ro*, *le*, *in*, *bs* = rostral, lamellar, interlamellar, and bothridial setae, respectively; *bo* = bothridium; *tu* = tutorium; *D* = dorsophragma; *P* = pleurophragma. *Notogaster*: *len* = lenticulus; *c*, *la*, *lm*, *lp*, *h*, *p* = notogastral setae; *Sa*, *S1*, *S2*, *S3* = sacculi; *ia*,

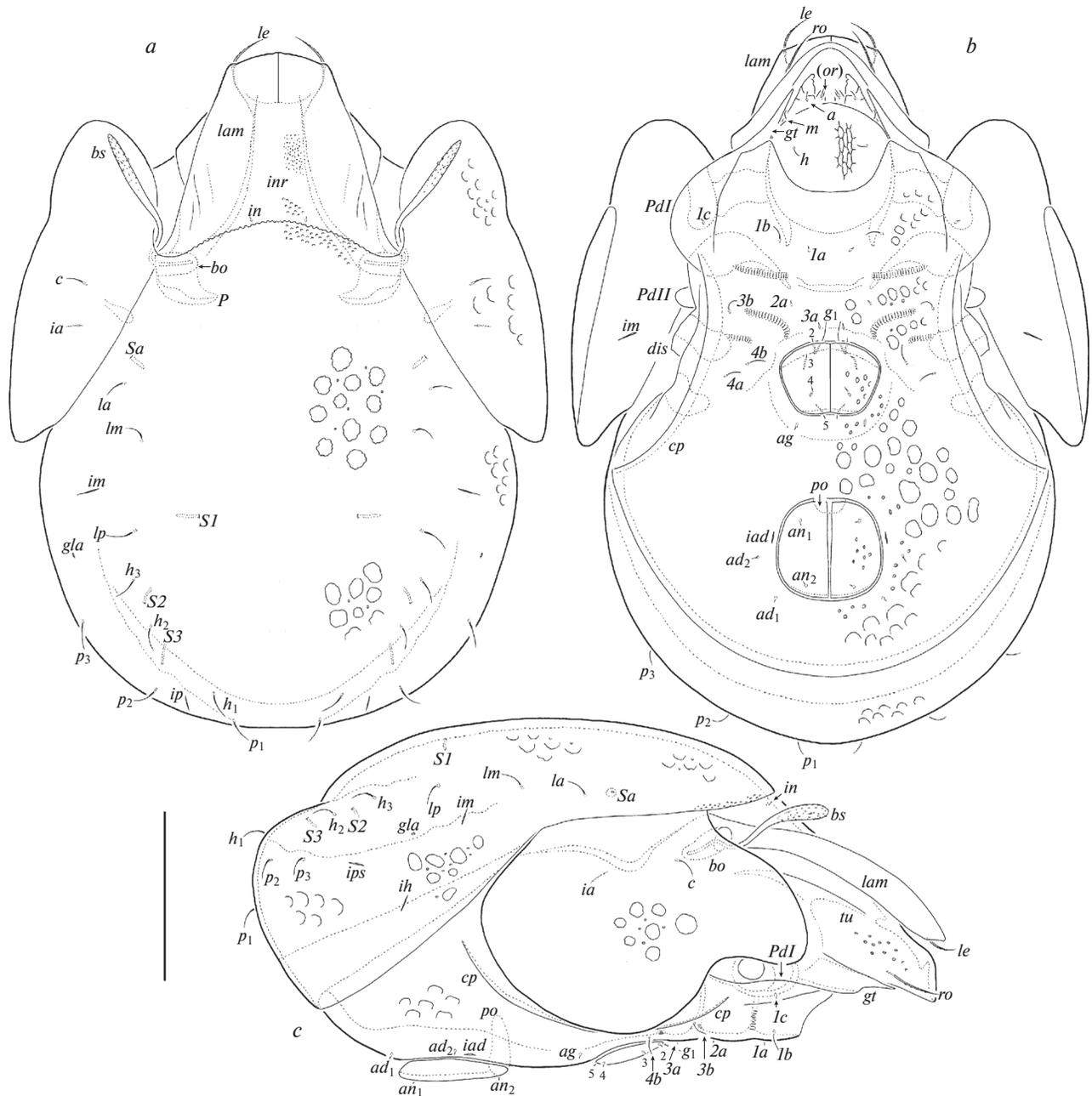


Fig. 1. *Epactozetes cubaensis* sp. n., adult: a – dorsal view, b – ventral view (legs not shown), c – lateral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μ m.

im, *ip*, *ih*, *ips* = lyrifissures; *gla* = opisthonotal gland opening. *Gnathosoma*: *a*, *m*, *h* = subcapitular setae; *or* = adoral seta. *Epimeral and lateral podosomal regions*: *1a*, *1b*, *1c*, *2a*, *3a*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, *4c* = epimeral setae; *gt* = genital tooth; *can* = capitular ange; *PdI*, *PdII* = pedotecta I, II, respectively; *dis* = discidium; *cp* = circumpedal carina; *Am*, *Ah* = humeral porose areas. *Anogenital region*: *g*, *ag*, *an*, *ad* – genital, aggenital, anal, and adanal setae, respectively; *iad* = adanal lyrifissure; *po* = preanal organ. *Legs*: *pa* = porose area; *t* –

tibia, tarsus, respectively; ϵ – leg famulus; ω , σ , ϕ – leg solenidia.

SYSTEMATICS

Epactozetes cubaensis Ermilov, Shtanchaeva
et Subías sp. n.
(Figs 1, 2)

M a t e r i a l. Holotype (♀) and six paratypes (4 ♂♂ , 2 ♀♀): Cuba, Cayajabos (Pinar del Río), litter and



Fig. 2. *Epactozetes cubaensis* sp. n., adult: *a* – leg I, right, antiaxial view (some solenidia broken); *b* – leg II, without tarsus, right, dorsoantiaxial view (some solenidia broken); *c* – leg III, without tarsus, left, antiaxial view; *d* – leg IV, left, antiaxial view. Scale bar 20 μ m.

Table 1. Leg setation and solenidia of adult *Epactozetes cubaensis* sp. n.

Leg	<i>Tr</i>	<i>Fe</i>	<i>Ge</i>	<i>Ti</i>	<i>Ta</i>
I	<i>v'</i>	<i>d, (l), bv''</i>	<i>(l), σ</i>	<i>(l), (v), φ₁, φ₂</i>	<i>(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), (pl), ε, ω₁, ω₂</i>
II	<i>v'</i>	<i>d, (l), bv''</i>	<i>(l), σ</i>	<i>l', (v), φ</i>	<i>(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv), ω₁, ω₂</i>
III	<i>v'</i>	<i>d, ev'</i>	<i>l', σ</i>	<i>(v), φ</i>	<i>(fi), (tc), (it), (p), (u), (a), s, (pv)</i>
IV	—	<i>d, ev'</i>	<i>d</i>	<i>(v), φ</i>	<i>fi'', (tc), (p), (u), (a), s, (pv)</i>

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.

moss in tropical forest, 24.VII.1994 (collected by E. Ruiz).

The holotype is deposited in the SMHM; six paratypes are deposited in the TSUMZ. Additional material (two adults): personal collection of U.Ya. Shtanchaeva and L.S. Subías. All specimens are preserved in ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body size: 207–215 × 140–149. Interlamellar region microtuberculate; basal part of prodorsum and anterior part of notogaster tuberculate; notogaster, pteromorph and ventral side of body foveolate. Lamellae distally truncate, anteromedially separated, but tightly connected. Interlamellar region elongate trapezoid. Rostral and lamellar setae of medium length, setiform, slightly barbed. Interlamellar seta minute, simple. Bothridial seta long, elongate clavate, barbed. All notogastral setae short, setiform, smooth. Four pairs of sacculi present, elongate. Epimeral setae *1b*, *3b*, *4a* and *4b* and genital seta g_1 short, setiform, smooth; other epimeral and anogenital setae minute, simple. Leg tarsus I and tibia IV with tooth dorsoproximally.

Description. Measurements. Body length: 215 (holotype), 207–215 (paratypes); notogaster width: 149 (holotype), 140–149 (paratypes). No difference between females and males in body size.

Integument (Figs 1a–1c). Body color brown. Cerotegument thin, gel-like. Anterolateral side of prodorsum and genital and anal plates with small scattered foveolae. Interlamellar region densely microtuberculate. Basal part of prodorsum and anterior part of notogaster with small tubercles. Basal part of lamella with some thin longitudinal ridges. Notogaster, pteromorph and ventral side of body with well-separated large (notogastral foveola with undulate internal margin) and with some small foveolae. Subcapitulum with dense longitudinally elongate foveolae, forming heavily reticulate pattern.

Prodorsum (Figs 1a, 1c). Rostrum broadly rounded. Lamellae distally truncate, anteromedially separated, but tightly connected. Interlamellar region elongate trapezoid. Translamella absent. Rostral (16–20) and lamellar (12–14) setae setiform, slightly barbed. Interlamellar seta (2) minute, simple. Bothridial seta (45–49) elongate clavate, barbed. Exobothridial seta not ob-

served. Tutorium poorly visible, ridge-like, with indistinct perpendicular prop.

Notogaster (Figs 1a, 1c). Dorsoposterior notogastral part depressed. Lateral part of pteromorph bilobed. All notogastral setae similar in length (8–10), setiform, thin, smooth. Four pairs of sacculi present, elongate. Lyrifissures *ia*, *im*, *ip*, *ih*, and *ips* and opisthonotal gland opening poorly visible.

Gnathosoma (Fig. 1b). Typical for Epactozetidae (e.g. Nübel-Reidelbach, Woas, 1992; Ermilov et al., 2013).

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 1b, 1c). Epimeral setal formula: 3–1–2–2. Setae *1b*, *3b*, *4a*, and *4b* (6–8) setiform, thin, smooth; *1a*, *1c*, *2a*, and *3a* (2) minute, simple. Genital tooth, pedotecta I and II, circumpedal carina and discidium of typical morphology.

Anogenital region (Figs 1b, 1c). Genital seta g_1 (6–8) setiform, thin, smooth; other anogenital setae (2) minute, simple.

Legs (Figs 2a–2d). Median claw strong, lateral claws thin, all smooth. Tarsus I and tibia IV with dorsal tooth proximally. Porose area on all femora and on trochanters III and IV poorly visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–4–2–4–18) [1–2–2], II (1–4–2–3–15) [1–1–2], III (1–2–1–2–15) [1–1–0], IV (0–2–1–2–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 1.

Remarks. *Epactozetes cubaensis* sp. n. differs from other known species of the genus (*E. imitator* Grandjean 1930 and *E. setosus* Balogh et Mahunka 1969 from the Neotropical region) in: 1) presence of an elongate trapezoid interlamellar region (*versus* the interlamellar region being elongate triangular in other species), 2) having comparatively larger foveolae on the notogaster (*versus* notogastral foveolae being clearly smaller in other species), and 3) the morphology of the lamellae (in particular, its lamellae are distally truncate, anteromedially separated, but tightly connected *versus* lamellae being distally triangular and well-separated in *E. imitator* and distally completely fused into a uniform rounded ledge in *E. setosus*).

Etymology. The specific name *cubaensis* refers to the place of origin, Cuba.

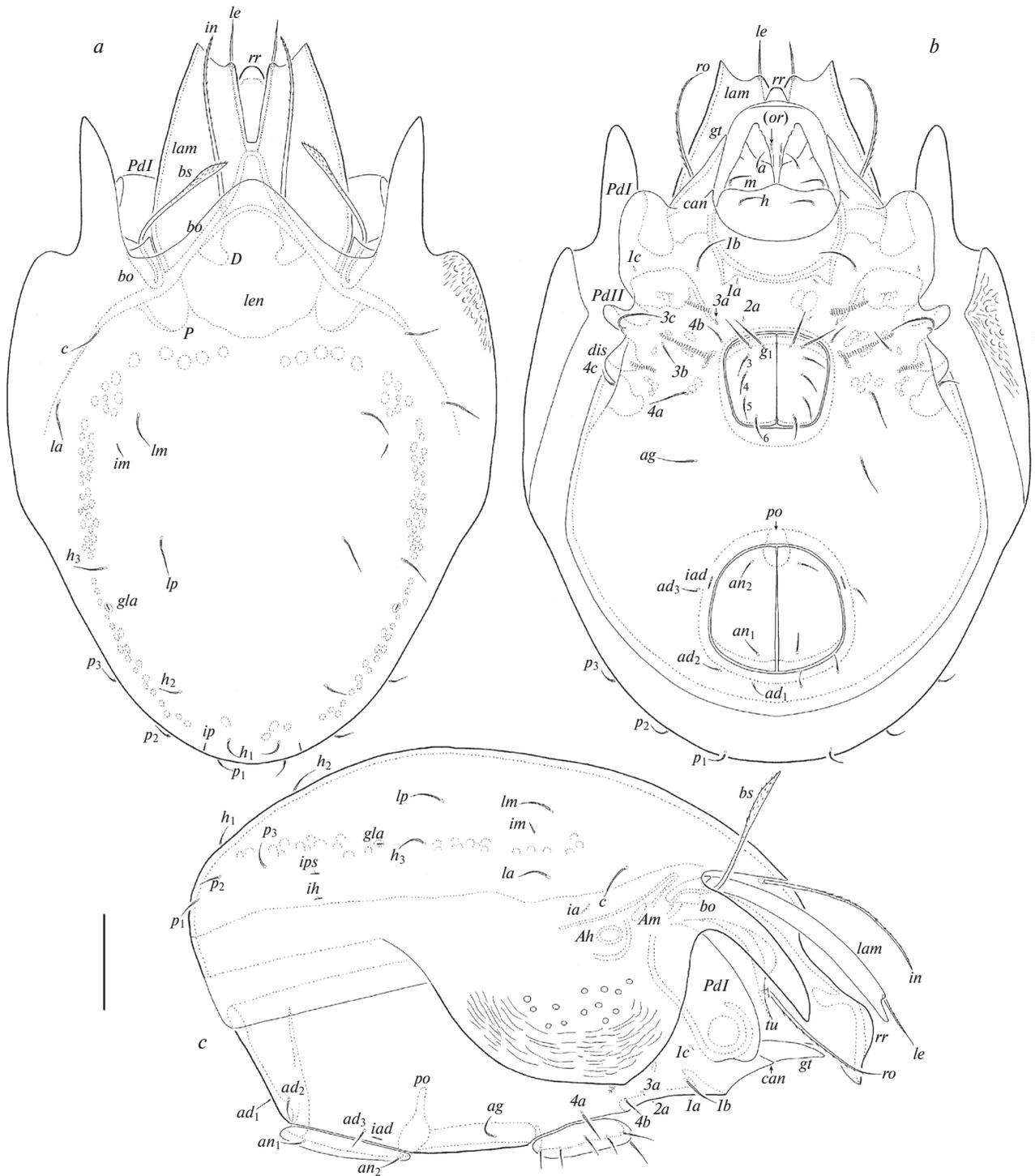


Fig. 3. *Parachipteria neotropica* sp. n., adult: *a* – dorsal view (legs not shown), *b* – ventral view (legs not shown), *c* – lateral view (gnathosoma and legs not shown). Scale bar 50 μ m.

Parachipteria neotropica Ermilov, Shtanchaeva et Subías sp. n.
(Figs 3, 4)

Material. Holotype (δ) and five paratypes (1 $\delta\delta$, 4 ♀♀): Cuba, Escalera de Jaluco (La Habana),

karst zone, litter in tropical forest, 22.VII.1994 (collected by E. Ruiz).

The holotype is deposited in the SMHM; five paratypes are deposited in the TSUMZ. Additional material (two adults): personal collection of U.Ya. Shtan-

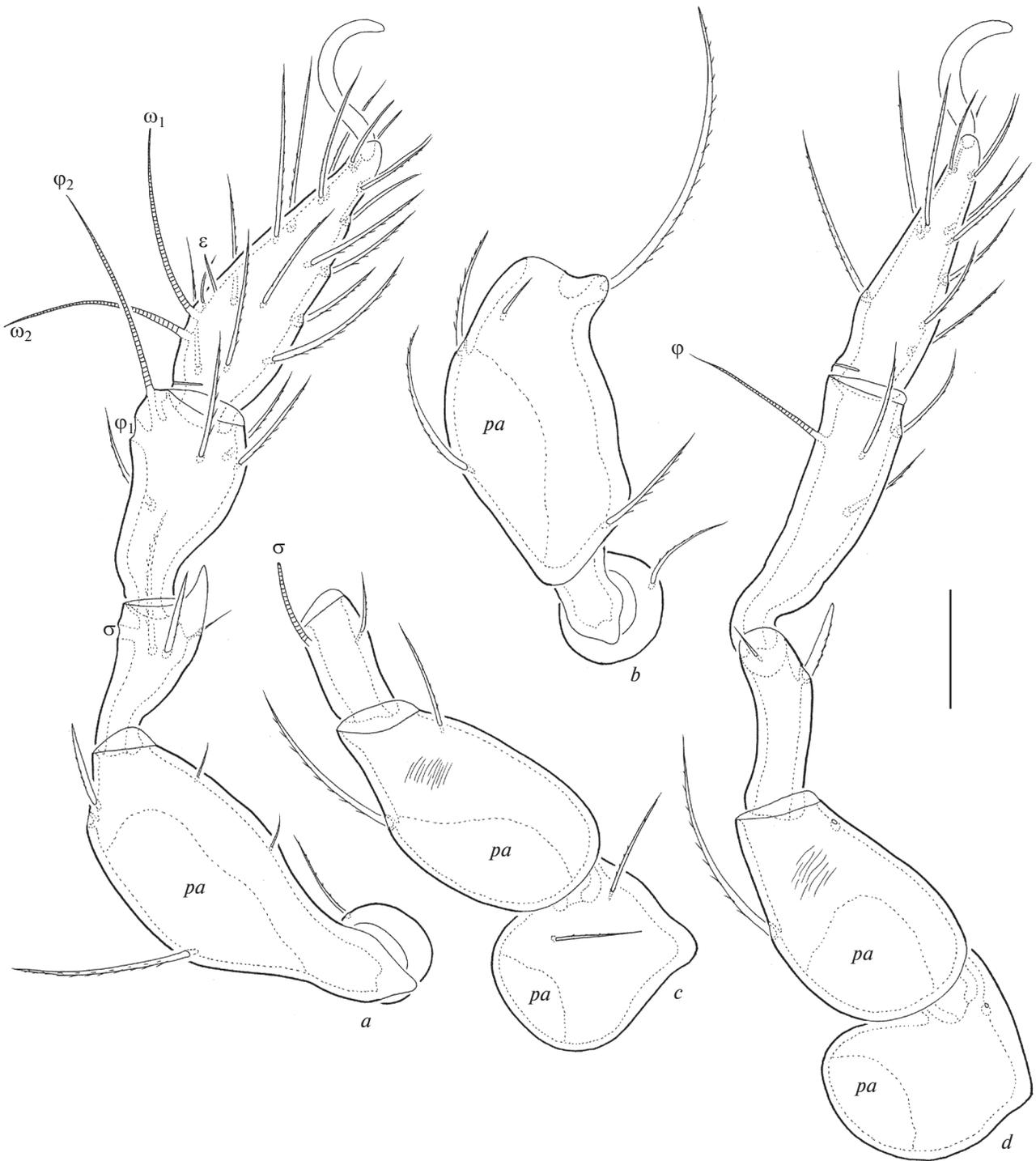


Fig. 4. *Parachipteria neotropica* sp. n., adult: *a* – leg I, right, antiaxial view (some solenidia and setae broken); *b* – trochanter and femur of leg II, right, antiaxial view; *c* – leg III, without tibia and tarsus, left, antiaxial view; *d* – leg IV, left, antiaxial view (some setae broken). Scale bar 20 μ m.

chaeva and L.S. Subías. All specimens are preserved in ethanol with a drop of glycerol.

Diagnosis. Body size: 298–365 \times 190–232. Lateral part of pteromorph striate and foveolate. Lamella slightly divergent anteromedially, with lateral

tooth distally, small tubercle medially and semi-oval indentation between them. Rostral seta long, setiform, barbed. Lamellar seta of medium length, setiform, slightly barbed. Interlamellar seta long, setiform, barbed. Bothridial seta long, with elongate, unilateral-

Table 2. Leg setation and solenidia of adult *Parachipteria neotropica* sp. n.

Leg	<i>Tr</i>	<i>Fe</i>	<i>Ge</i>	<i>Ti</i>	<i>Ta</i>
I	<i>v'</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>bv''</i> , <i>v''</i>	(<i>l</i>), <i>v'</i> , σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), φ_1 , φ_2	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), (<i>pl</i>), <i>l''</i> , ε , ω_1 , ω_2
II	<i>v'</i>	<i>d</i> , (<i>l</i>), <i>bv''</i> , <i>v''</i>	(<i>l</i>), <i>v'</i> , σ	(<i>l</i>), (<i>v</i>), φ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>), ω_1 , ω_2
III	<i>l'</i> , <i>v'</i>	<i>d</i> , <i>ev'</i>	<i>l'</i> , σ	<i>l'</i> , (<i>v</i>), φ	(<i>ft</i>), (<i>tc</i>), (<i>it</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>)
IV	<i>v'</i>	<i>d</i> , <i>ev'</i>	<i>d</i> , <i>l'</i>	<i>l'</i> , (<i>v</i>), φ	<i>ft''</i> , (<i>tc</i>), (<i>p</i>), (<i>u</i>), (<i>a</i>), <i>s</i> , (<i>pv</i>)

See Table 1 for explanations.

ly dilated, barbed head. Notogastral setae of medium length, setiform, roughened. Epimeral setae *Ib*, *3b*, *3c*, *4a*, *4b*, and *4c* and anogenital setae setiform, slightly barbed; other epimeral setae minute, simple. Legs monodactylous.

Description. *Measurements.* Body length: 315 (holotype), 298–365 (paratypes); notogaster width: 190 (holotype), 190–232 (paratypes). Males smaller than females: 298–315 × 190 versus 332–365 × 215–232.

Integument (Figs 3a–3c). Body color brown. Cerotegument thin, gel-like. Lateral part of pteromorph striate and foveolate. Antiaxial side of all femora slightly striate.

Prodorsum (Figs 3a, 3c). Rostrum broadly rounded. Anterior prodorsal part with strong median longitudinal ridge. Lamellae slightly divergent anteromedially, with lateral tooth distally, small tubercle medially (bearing lamellar seta) and slight, semi-oval indentation between them. Rostral seta (73–82) setiform, barbed. Lamellar seta (28–36) setiform, straight, slightly barbed. Interlamellar seta (94–98) setiform, barbed (except basal part). Bothridial seta (77–82) with long stalk and elongate, unilaterally dilated, barbed head. Exobothridial seta not observed. Tutorium ridge-like.

Notogaster (Figs 3a, 3c). Humeral process elongate triangular. Lateral part of pteromorph slightly pointed. Lenticulus present, but without distinct border. All notogastral setae (*c*, *la*, *lm* and *lp*, 18–20; others 14–16) setiform, roughened. Lyrifissures *ia*, *im*, *ip*, *ih*, and *ips* and opisthonotal gland opening poorly visible.

Gnathosoma (Fig. 3b). Typical for Achipteriidae (e.g. Ermilov, Minor, 2015; Ermilov, 2016).

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs 3b, 3c). Epimeral setal formula: 3–1–3–3. Setae *Ib* and *3c* (32–41), *4a* (28–36) and *3b*, *4b* and *4c* (14–20) setiform, slightly barbed; *1a*, *1c*, *2a*, and *3a* (2) minute, simple. Genital tooth, capitular ange, pedotecta I and II and discidium of typical morphology. Custodium absent.

Anogenital region (Figs 3b, 3c). Genital (g_1 , g_2 , 24–32; others 12–20), aggenital (24–32), anal (12–16), and adanal (12–16) setae setiform, slightly barbed.

Legs (Figs 4a–4d). Claw strong, smooth. Genua I and II with ventrodial tooth. Porose area on all fem-

ora and on trochanters III and IV poorly visible. Formulas of leg setation and solenidia: I (1–5–3–4–19) [1–2–2], II (1–5–3–4–15) [1–1–2], III (2–2–1–3–15) [1–1–0], IV (1–2–2–3–12) [0–1–0]; homology of setae and solenidia indicated in Table 2.

Remarks. *Parachipteria neotropica* sp. n. differs from other known species of the genus (*P. agenjo* (Pérez-Íñigo 1976) from Canary Islands, *P. floresiana* (Pérez-Íñigo 1992) and *P. insularis* (Pérez-Íñigo 1992) from Azores, *P. magna* (Sellnick 1928) from the Palearctic region, *P. orientalis* (Mondal et Kundu 1999) from India, *P. ovalis* (Koch 1835) from Alemania, and *P. punctata* (Nicolet 1855) from the Holarctic region and Saint Helena) in the presence of monodactylous (*versus* tridactylous) legs and in the pteromorphs being foveolate and striate (*versus* pteromorphs not foveolate and striate).

Etymology. The specific name *neotropica* refers to the place of origin, the Neotropical region.

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to Dr. Eduardo Ruiz (Complutense University, Madrid, Spain) for the collection of the samples of this study and Dr. Denis V. Sharapov (Tyumen State University, Tyumen, Russia) for English language editing.

REFERENCES

- Balogh J., Mahunka S., 1974. A foundation of the oribatid (Acari) fauna of Cuba // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 20. № 1–2. P. 1–25.
- Ermilov S.G., 2016. Additions to the oribatid mite fauna of Venezuela, with description of two new species of the family Achipteriidae (Acari, Oribatida) // Systematic and Applied Acarology. V. 21. № 12. P. 1591–1603.
- Ermilov S.G., 2016a. New species and records of oribatid mites of the superfamily Oripodoidea (Acari, Oribatida) from Cuba // Systematic and Applied Acarology. V. 21. № 4. P. 450–460.
- Ermilov S.G., Minor M., 2015. New species of oribatid mites (Acari: Oribatida) of the genera *Austrachipteria* (Achipteriidae), *Cultroribula* (Astegistidae) and *Microlamellarea* (Lamellareidae) from New Zealand // Biologia. V. 70. № 11. P. 1501–1519.
- Ermilov S.G., Sandmann D., Marian F., Maraun M., 2013. Two new species of oribatid mites of the genus *Truncoz-*

- etes* (Acari, Oribatida, Epactozetidae) from Ecuador // ZooKeys. № 303. P. 23–31.
- Niedbala W., 2009. New species of ptyctimous mites (Acari, Oribatida) from Cuba // Journal of Natural History. V. 43. № 7–8. P. 423–433.
- Norton R.A., 1977. A review of F. Grandjean's system of leg chaetotaxy in the Oribatei (Acari) and its application to the family Damaeidae // In: Dindal D.L., editor. Biology of oribatid mites. Syracuse, SUNY College of Environmental Science and Forestry. P. 33–61.
- Norton R.A., Behan-Pelletier V.M., 2009. Oribatida // A Manual of Acarology (TX). Lubbock: Texas Tech University Press. P. 430–564.
- Nübel-Reidelbach E., Woas S., 1992. Einige basale Arten der cepheiden und der pterogasterinen Entwicklungslinie der Höheren Oribatiden (Acari, Oribatei) // Andrias. V. 9. P. 75–119.
- Prieto Trueba D., Schatz H., 2004. Adiciones al catálogo de ácaros oribátidos (Acari, Oribatida) de Cuba // Revista Ibérica de Arachnología. V. 10. P. 303–310.
- Socarrás A.A., Palacios-Vargas J.G., 1999. Catálogo de los Oribatei (Acarina) de Cuba // Poeyana. № 470–475. P. 1–8.
- Subías L.S., 2020. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fósiles). 15ª actualización. Online version accessed in January 2020, 527 p. http://bba.bioucm.es/cont/docs/RO_1.pdf
- Travé J., Vachon M., 1975. François Grandjean. 1882–1975 (Notice biographique et bibliographique) // Acarologia. V. 17. № 1. P. 1–19.

ДВА НОВЫХ ВИДА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI, ORIBATIDA) НАДСЕМЕЙСТВА ACHIPTERIOIDEA THOR 1929 ИЗ ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ КУБЫ

С. Г. Ермилов^{1,*}, У. Я. Штанчаева^{2,**}, Л. С. Субиас^{2,***}

¹Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

²Университет Комплутенсе, Мадрид, 28040 Испания

*e-mail: ermilovacari@yandex.ru

**e-mail: umukusum@mail.ru

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

Описаны два новых вида панцирных клещей надсемейства Achipterioidea с Кубы. *Epactozetes cubensis* sp. n. (Epactozetidae) отличается от всех видов рода присутствием продолговато-трапециевидной межламеллярной области и более крупными ногогастральными ямками, а также строением ламелл. *Parachipteria neotropica* sp. n. (Achipteriidae) отличается от всех видов рода однокоготковыми ногами, а также ямистыми и линейными покровами птероморф.

Ключевые слова: *Parachipteria*, *Epactozetes*, таксономия, морфология, Неотропическая область

УДК 595.763.33

НОВЫЕ ВИДЫ ГРУППЫ ВИДОВ *THINODROMUS LUNATUS* (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE) ИЗ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

© 2021 г. М. Ю. Гильденков*

Смоленский государственный университет, Смоленск, 214000 Россия

*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 17.07.2020 г.

После доработки 19.11.2020 г.

Принята к публикации 23.11.2020 г.

Приведено описание шести новых для науки видов: *Thinodromus* (s. str.) *batuensis* sp. n. из Малайзии, с Борнео; *Thinodromus* (s. str.) *bhutaniensis* sp. n. из Бутана; *Thinodromus* (s. str.) *bruneiensis* sp. n. из Брунея; *Thinodromus* (s. str.) *indochinensis* sp. n. с территории бывшего Французского Индокитая; *Thinodromus* (s. str.) *salaengensis* sp. n. и *Thinodromus* (s. str.) *soppongensis* sp. n. из Таиланда. Для *Thinodromus* (s. str.) *cattiensis* Gildenkov 2017 и *Thinodromus* (s. str.) *deceptor* (Sharp 1889) приведены новые данные о распространении.

Ключевые слова: жуки-стафилины, таксономия, фаунистика, распространение

DOI: 10.31857/S0044513421080055

При обработке материала использованы стандартные методы по таксономии насекомых. Препарирование, измерения и рисунки выполнены с использованием микроскопа МБС-10, снабженного окуляр-микрометром и мерной сеткой. Препараты гениталий обработаны 10% КОН и зафиксированы в эупарале. Этикетки приведены в оригинальной транскрипции. В описаниях указано отношение длины к ширине для головы, передне-спинки и надкрылий, при этом использованы условные единицы: 7 условных единиц = 0.1 мм, соответственно 1 условная единица составляет около 0.0143 мм. Фотографии получены на Canon EOS 5D Mark III с объективом Canon MP-E 65 mm, использована технология extended focus.

Места хранения материала обозначены следующим образом: сMG – личная коллекция автора, Смоленск, Россия (private collection of Mikhail Gildenkov, Smolensk); сVA – личная коллекция Фолкера Ассинга, Ганновер, Германия (private collection of Volker Assing, Hannover); FMNH – Музей Естествознания Филда, Чикаго, США (Field Museum of Natural History); MNHG – Женевский музей естествознания, Швейцария (Muséum d'Histoire Naturelle Geneva); NHMW – Музей естествознания Вены, Австрия (Naturhistorisches Museum Wien); SMNS – Государственный музей естествознания, Штутгарт, Германия (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart).

Статья дополняет опубликованный ранее (Гильденков, 2017) обзор группы видов *Thinodromus lunatus* и продолжает серию работ автора по изучению рода *Thinodromus* Восточной биогеогра-

фической области (Гильденков, 2017, 2018, 2019; Gildenkov, 2018, 2019, 2020).

Thinodromus (s. str.) *batuensis* Gildenkov sp. n.
(рис. 1a; 2a–2c)

Материал. Голотип ♂ “Malaysia Sabah, Batu Punggul resort env., 26.06.1998 J. Kodada & Ciampor Lgt.” (MNHG).

Паратипы: 3♂♂, 2♀♀, 1ex. (teneral) “Malaysia Sabah, Batu Punggul resort env., 26.06.1998 J. Kodada & Ciampor Lgt.” (MNHG; 1♂, 1♀ – сMG); 1♂ “BORNEO: SABAH, Bingkor N Keningau, 400–500 m, 19.–20.XI.1996, leg. W. SCHAWALLER” (SMNS); 1♀ “BORNEO: SABAH, Bingkor N Keningau, 400–500 m, at light; 20.XI.1996, leg. D. Grimm” (SMNS); 1♀ “Malaysia, Sabah, Batu Punggul Resort env., 24.VI.–1.VII.1996, 11e, lower flour of forest vegetation (beating)” (NHMW).

Описание. Самец (голотип). Длина тела около 3.4 мм. Темно-бурый, ноги и основание антенн бурые; задние внутренние углы надкрылий бурые только на самой вершине, пришовное светлое пятно едва различимо (рис. 1a); покровы слабо блестящие. Тело покрыто умеренно длинными светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 25 : 41. Виски развиты очень слабо, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую поверхность головы (рис. 1a). Пунктировка поверхности неравномер-



Рис. 1. *Thinodromus* spp.: a – *Thinodromus* (s. str.) *batuensis* sp. n., голотип; b – *Thinodromus* (s. str.) *bhutaniensis* sp. n., голотип.

ная, мелкая и густая; у основания головы точки довольно четкие, более крупные, их диаметр примерно в 3 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, довольно блестящие; точки на темени и лбу значительно более нежные и примерно в 3 раза меньше фронтальных. Антенны довольно длинные, все членики, кроме 10-го, имеют длину, которая заметно превосходит их ширину; 10-й членик примерно равной длины и ширины (рис. 1a).

Переднеспинка довольно широкая, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 37 : 48. Пунктировка поверхности нежная, мелкая и густая, диаметр точек примерно в 6 раз меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками значительно больше их диаметра, промежутки гладкие, слабо блестящие. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 1a); в центральной части диска имеются два симметричных едва развитых продольных, овальных вдавления.

Надкрылья широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 58 : 68. Поверхность надкрылий четко, мелко и густо пунктирована. Диаметр точек примерно в 1.5 раза меньше диаметра фасетки глаза. Расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, слабо блестящие.

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

Эдегус имеет характерное строение (рис. 2a, 2b). Переднее склеротизованное ребро парамеры немного заходит на ее лопасть, нижний край парамеры угловидно оттянут и пигментирован. Передний щиток мешка эдегуса непарный, в виде длинной узкой пластины, загнутой на вершине в сторону мешка эдегуса (рис. 2a, 2b).

Самка (паратип). Имеет сходную с самцом окраску и сходные пропорции тела, половой диморфизм не выражен. Сперматека равно-раздельная (рис. 2c).

Дифференциальный диагноз. В группе видов “*lunatus*”, по строению непарного переднего щитка мешка эдегуса (рис. 2a, 2b), вид наиболее сходен с *T. cattiensis* Gildenkov 2017 и *T. spotus* Gildenkov 2017. От *T. cattiensis* (Гильденков, 2017: рис. 4c, 4d) отличается более длинным и заостренным на вершине (рис. 2a, 2b) передним щитком мешка эдегуса и строением парамер. Кроме того, отличается более крупными размерами тела, более четкой пунктировкой поверхности переднеспинки, заметно более крупной пунктировкой надкрылий. Отличается от *T. spotus* (Гильденков, 2017: рис. 5e, 5f) значительно более прямым (рис. 2a, 2b) передним щитком мешка эдегуса и

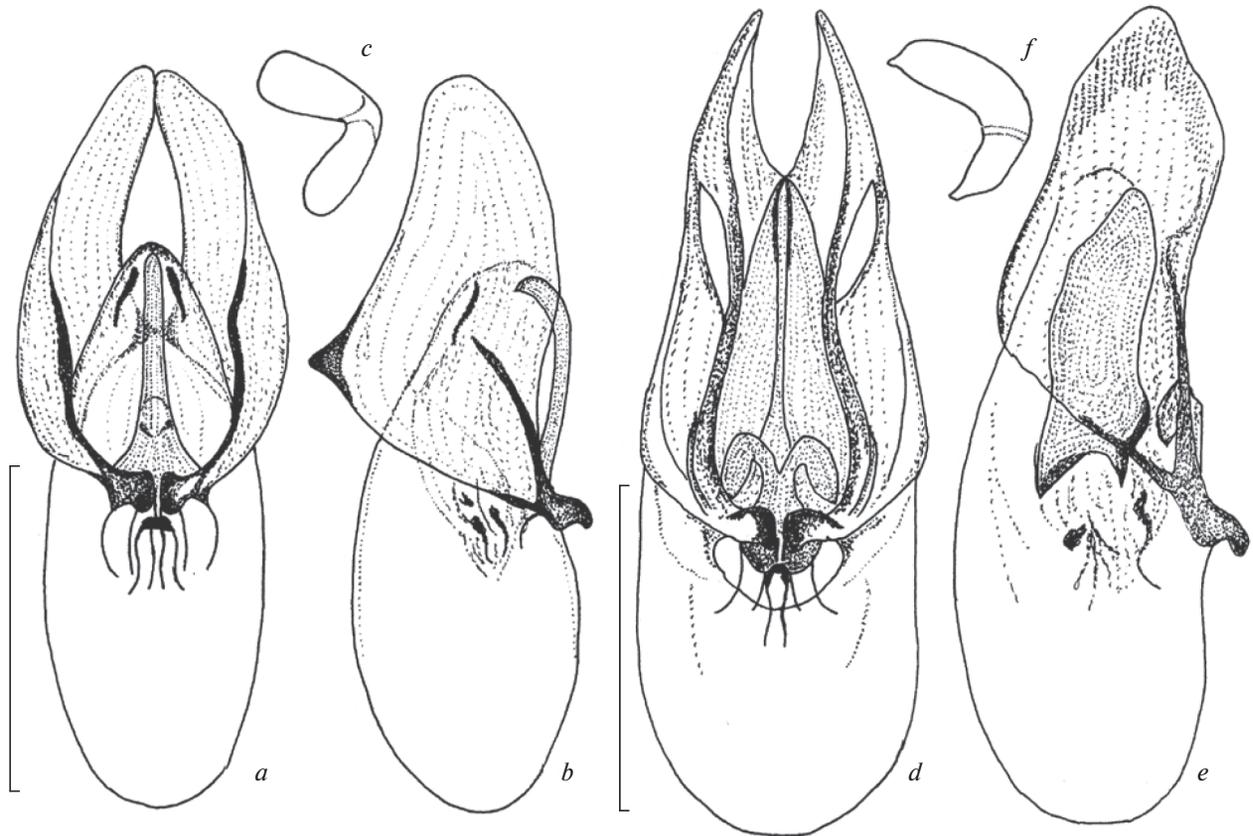


Рис. 2. Детали строения *Thinodromus* (эдеагус и сперматека): *T. batuensis*, голотип, эдеагус вентрально (а) и латерально (b), сперматека, паратип (с); *T. bhutaniensis*, голотип, эдеагус вентрально (d) и латерально (e), сперматека, паратип (f). Масштаб 0.25 мм.

формой парамер. Кроме того, отличается более крупными размерами тела, заметно более крупной пунктировкой надкрылий и менее развитым пришовным светлым пятном.

Распространение — Малайзия, Борнео.

Этимология. Назван в соответствии с областью распространения.

***Thinodromus* (s. str.) *bhutaniensis* Gildenkov sp. n.**
(рис. 1b; 2d–2f)

Материал. Голотип ♂ “BHUTAN: Wangdi Phodrang Pr. 44 km SSE Wangdi Phodrang Nyara Chhu, ca. 550 m 27°10'22" N 90°03'48" E 25.11.2005, leg. M. Jäch (22)” (NHMW).

Паратипы: 4♂♂, 1♀, 1 ex. “BHUTAN: Wangdi Phodrang Pr. 44 km SSE Wangdi Phodrang Nyara Chhu, ca. 550 m 27°10'22" N 90°03'48" E 25.11.2005, leg. M. Jäch (22)” (NHMW; 2♂♂ — cMG).

Описание. Самец (голотип). Длина тела около 3.9 мм. Черно-бурый, ноги и антенны темно-бурые; внутренние углы надкрылий красно-бурые только на самой вершине, пришовное светлое пятно едва различимо (рис. 1b); покровы умеренно блестящие. Тело покрыто умеренно длинными светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 29 : 47. Виски развиты очень слабо, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую поверхность головы (рис. 1b). Пунктировка поверхности довольно четкая, мелкая и густая, диаметр точек примерно в 2.5 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра. Антенны длинные, все членики заметно удлиненные (рис. 1b).

Переднеспинка довольно широкая, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 40 : 52. Пунктировка поверхности довольно четкая, мелкая и густая, диаметр точек примерно в 2.5 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками немного меньше их диаметра. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 1b); в центральной части диска имеются два симметричных слабо развитых продольных, овальных вдавления.

Надкрылья широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 73 : 80. Поверхность надкрылий четко, довольно крупно и густо пунктирована. Диаметр точек лишь немного меньше диаметра фасетки глаза. Расстояние между точка-



Рис. 3. *Thinodromus* spp.: a – *Thinodromus* (s. str.) *bruneiensis* sp. n., голотип; b – *Thinodromus* (s. str.) *indochinensis* sp. n., голотип.

ми заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, умеренно блестящие.

Брюшко четко, мелко и густо пунктировано, диаметр точек примерно равен диаметру точек на переднеспинке, расстояние между точками немного меньше их диаметра.

Эдеагус имеет характерное строение (рис. 2d, 2e). Переднее склеротизованное ребро парамеры на вершине заходит под лопасть, образуя своеобразную полость (рис. 2d), задний край парамеры пигментирован почти по всей длине, передний щиток мешка эдеагуса в виде двух широких невысоких пластин, закругленных к внешнему краю. Склеротизованные структуры в апикальной части мешка эдеагуса очень хорошо развиты, объемные, занимают не менее 25% объема всего мешка (рис. 2d, 2e).

С а м к а (паратипы). Имеет сходную с самцом окраску и сходные пропорции тела, половой диморфизм не выражен. Сперматека характерной формы, близкой к равно-раздельной (рис. 2f).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. В группе “*lunatus*” отличается от всех видов объемными склеротизованными структурами в апикальной части мешка эдеагуса и строением склеротизованных ребер парамер (рис. 2d, 2e). По строению переднего щитка мешка эдеагуса (рис. 2d) сходен со многими видами группы “*lunatus*”, в том числе с описанными ниже *T. indochinensis* и *T. salaengensis*, отличаясь от них более крупными размерами и характером пунктировки. По характеру пунктировки поверхности тела (рис. 1b) наиболее сходен с *T. socius* (Bernhauer 1904), *Thinodromus* (s. str.) *suratthaniensis* Gildenkov 2019 (= *T. forsteri* Gildenkov 2017) (Гильденков,

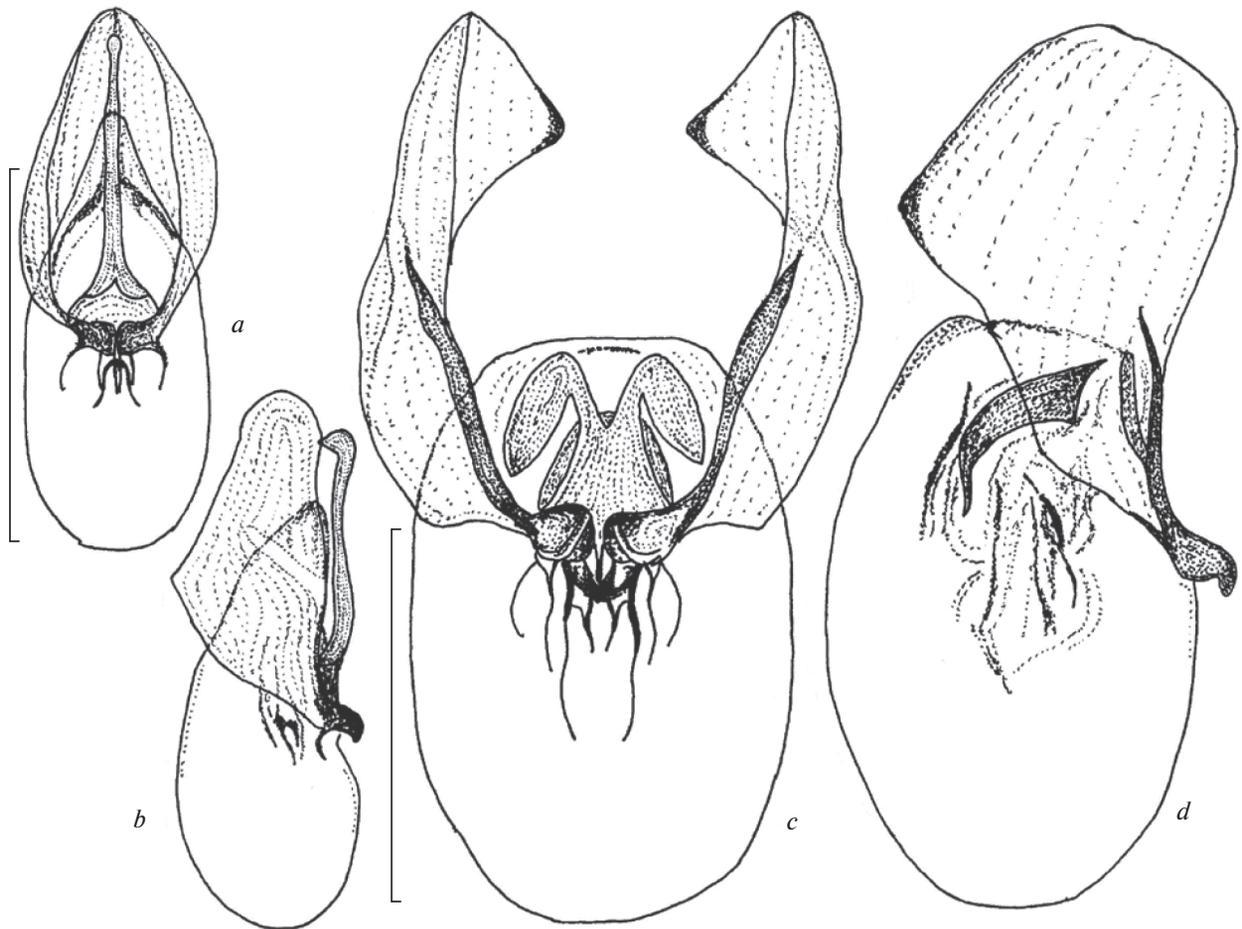


Рис. 4. Детали строения *Thinodromus* (эдеагус): *T. bruneiensis*, голотип, эдеагус вентрально (a) и латерально (b); *T. indochinensis*, голотип, эдеагус вентрально (c) и латерально (d). Масштаб 0.25 мм.

2017; Gildenkov, 2019) и описанными ниже *T. indochinensis* и *T. salaengensis*. Отличается от *T. socius* заметно более крупными размерами тела, более длинными волосками на его поверхности, значительно более крупной пунктировкой поверхности надкрылий; от *T. suratthaniensis* отличается заметно более крупными размерами тела, заметно более мелкой и равномерной пунктировкой поверхности переднеспинки (Гильденков, 2017: рис. 1d, 1e, 1i); от *T. indochinensis* отличается более крупными размерами тела, более темной окраской, заметно более густой пунктировкой поверхности переднеспинки (рис. 3b); от *T. salaengensis* хорошо отличается более крупными размерами, заметно более четкой пунктировкой поверхности переднеспинки и значительно более крупной пунктировкой надкрылий. (рис. 5a).

Распространение — Бутан.

Этимология. Назван в соответствии с областью распространения.

Thinodromus (s. str.) ***bruneiensis*** Gildenkov sp. n.
(рис. 3a; 4a, 4b)

Материал. Голотип ♂ “BORNEO, Brunei Temburong, Kuala Belalong, KBFSC, leg. 10.II.1995 Borchherding” (cVA).

Описание. Самец (голотип). Длина тела около 2.5 мм. Темно-бурый, ноги, антенны и задний край надкрылий бурые, пришовное светлое пятно не различимо (рис. 3a), покровы слабо блестящие. Тело покрыто короткими светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 20 : 32. Виски развиты очень слабо, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую поверхность головы (рис. 3a) Пунктировка поверхности четкая, мелкая и очень густая, диаметр точек примерно в 1.5 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками значительно меньше их диаметра, точки почти соприкасаются. Антенны довольно короткие, 1–7-й членики имеют длину, которая заметно превосходит их ширину; 8–



Рис. 5. *Thinodromus* spp.: *a* – *Thinodromus* (s. str.) *salaengensis* sp. n., голотип; *b* – *Thinodromus* (s. str.) *soppongensis* sp. n., голотип.

10-й членики примерно равной длины и ширины; 11-й членик удлинённый, конусовидный (рис. 3а).

Переднеспинка довольно узкая, сердцевидная, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 29 : 34. Пунктировка четкая, мелкая и очень густая, диаметр точек примерно в 1.5 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками значительно меньше их диаметра, точки почти соприкасаются. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 3а); в центральной части диска имеются два симметричных овальных вдавления, которые сливаются по медиальной линии и образуют общее неглубокое вдавление.

Надкрылья широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 45 : 52. Поверхность надкрылий довольно нежно, четко, мелко и густо пунктирована. Пунктировка значительно менее четкая, чем на голове и переднеспинке. Диаметр точек примерно в 1.5 раза меньше диаметра фа-

сетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, слабо блестящие.

Брюшко нежно, очень мелко и густо пунктировано.

Эдегус имеет характерное строение (рис. 4а, 4б). Переднее склеротизованное ребро парамеры не заходит на ее лопасть, нижний край парамеры угловидно оттянут, не пигментирован. Передний щиток мешка эдегуса непарный, в виде длинной узкой пластины, загнутой в сторону мешка эдегуса только у основания и расширенной на вершине (рис. 4а, 4б).

Самка не известна.

Дифференциальный диагноз. В группе видов “*lunatus*” по строению непарного переднего щитка мешка эдегуса (рис. 4а, 4б) наиболее сходен с *T. cattiensis*, *T. spotus* и *T. batuen-sis* (описанным выше). Отличается от всех этих

видов более прямым (рис. 4b) передним щитком мешка эдеагуса, характерно расширяющимся на вершине. Кроме того, хорошо отличается мелкими размерами тела, четкой и очень густой пунктировкой поверхностей головы и переднеспинки, значительно более четкой, чем на надкрыльях и такой же крупной.

Распространение — Бруней.

Этимология. Назван в соответствии с областью распространения.

Thinodromus (s. str.) *cattiensis* Gildenkov 2017

Материал. 1♂ “MALAYSIA-Pahang/Johor Endau Rompin NP, 100 m Salendang, 28.2.–12.3. leg. Strba & Hergovits 1995” (NHMW).

Замечания. Для Малайзии указывается впервые, ранее был известен из Вьетнама и Таиланда (Гильденков, 2017).

Thinodromus (s. str.) *deceptor* (Sharp 1889)

Материал. 3♂♂, 7♀♀, 7 эк. “С Sulawesi Prov., 50 m, 6km E Tambarana, 120.28.06E 1.11.15S, Bolm lgt. 9.–11 July 1999” (SMNS; 1♂, 1 эк. — сMG); 1♀ “S Sulawesi Prov., Wasuponda env., 600 m 2.33.13S 121.13.05E 8.–9. Jul 2001, Bolm lgt.” (SMNS); 1♀ “S Sulawesi, 8 km W Mamasa, 950 m 119.20.32E 2.56.13S 18.–21. Jul 1999, Bolm lgt.” (SMNS).

Замечания. Для Сулавеси и Индонезии в целом указывается впервые. Ранее был известен (Гильденков, 2017) из Японии, Северной Кореи, Южной Кореи, юго-восточного Китая, северо-восточной Индии, Непала и Тайваня. Особи с Сулавеси имеют немного более крупный эдеагус и более широкое затемнение угла заднего края лопасти парамер.

Thinodromus (s. str.) *indochinensis* Gildenkov sp. n.
(рис. 3b; 4c, 4d)

Материал. Голотип ♂ “MUSEUM PARIS INDO-CHINE FRANC. Vitalis de Salvaza 1917” “*indochinensis* Brnh. Typ” “Mus. Paris Paulian den 1942” (FMNH).

Описание. Самец (голотип). Длина тела около 3.4 мм. Красно-бурый, ноги и антенны бурые; задние внешние углы надкрылий и почти весь их задний край черно-бурые, задние внутренние углы надкрылий бурые, образуется характерное для представителей группы “*lunatus*” (Гильденков, 2017) пришовное, довольно узкое, светлое пятно (рис. 3b); покровы умеренно блестящие. Тело покрыто довольно длинными светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 26 : 42. Виски развиты очень слабо, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую поверхность головы

(рис. 3b). Пунктировка поверхности четкая, довольно крупная и довольно густая, диаметр точек на лбу примерно в 3 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками немного меньше их диаметра; на темени точки крупнее в 1.5 раза и расположены немного гуще. Антенны длинные, все членики удлинненные (рис. 3b).

Переднеспинка широкая, довольно выпуклая, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 38 : 52. Пунктировка поверхности четкая, довольно крупная и довольно редкая, диаметр точек примерно в 3 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками равно их диаметру или немного больше его. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 3b); в центральной части диска имеются два симметричных слабо развитых продольных, овальных вдавления.

Надкрылья довольно широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 60 : 70. Поверхность надкрылий четко, крупно и густо пунктирована. Диаметр точек примерно равен диаметру фасетки глаза. Расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, умеренно блестящие.

Брюшко четко, довольно крупно и густо пунктировано, диаметр точек заметно меньше, чем на надкрыльях, но заметно крупнее, чем на переднеспинке, расстояние между точками немного меньше их диаметра.

Эдеагус имеет характерное строение (рис. 4c, 4d). Переднее склеротизованное ребро парамеры немного заходит на ее лопасть, нижний край парамеры угловидно оттянут, пигментирован, передний щиток мешка эдеагуса в виде двух широких невысоких пластин, закругленных к внешнему краю (рис. 4c, 4d).

Самка не известна.

Дифференциальный диагноз. В группе видов “*lunatus*”, по строению парамер (рис. 4d), вид наиболее сходен с *T. deceptor* (Sharp 1889) и *T. unipustulatus* (Cameron 1941) (Гильденков, 2017: рис. 2d, 3f). Строением переднего щитка мешка эдеагуса (рис. 4c) сходен с *T. unipustulatus* (Гильденков, 2017: рис. 3e). Отличается от *T. deceptor* и *T. unipustulatus* значительно более коротким склеротизованным ребром парамеры, которое заходит на ее лопасть менее чем до половины ширины, менее развитым и менее пигментированным нижним углом лопасти парамеры (рис. 4d), у *T. deceptor* и *T. unipustulatus* ребро заходит не менее чем до половины ширины лопасти, а нижний угол лопасти парамеры хорошо выражен и широко пигментирован (Гильденков, 2017: рис. 2d, 3f). От *T. deceptor* хорошо отличается (рис. 4c) еще и строением переднего щитка мешка эдеагуса (Гильденков, 2017: рис. 2c). Кроме того, от *T. deceptor* и *T. unipustulatus* хорошо отличается более крупными размерами тела, четкой и крупной пунктировкой переднеспинки и надкрылий. От *T. unipustulatus*, с которым наиболее

сходен по строению эдеагуса, отличается более короткими волосками на поверхности тела и значительно более узким пришовным светлым пятном на надкрыльях. В группе видов "*lunatus*", по характеру пунктировки поверхности тела (рис. 3*b*), наиболее сходен с *T. socius* и *T. suratthaniensis*, хорошо отличается от них (Гильденков, 2017: рис. 1*d*, 1*e*, 1*i*) более нежной и значительно более редкой пунктировкой переднеспинки.

Распространение — Французский Индокитай, вероятнее всего, Северный Лаос, здесь в 1917 г. собирал материал Виталис де Сальваза, однако не исключено, что местом сборов является Северный Вьетнам — протекторат Тонкин.

Этимология. Назван именем, которое в свое время этому виду дал Макс Бернхауер.

Thinodromus (s. str.) *salaengensis* Gildenkov sp. n.
(рис. 5*a*; 6*a*–6*c*)

Материал. Голотип ♂ "THAILAND: 15.4.1996 Tung Salaeng NP, 600 m 16°49' N 100°57' E Malicky & Chantaramongkol" (NHMW).

Паратипы: 3♂♂, 5♀♀, 4 ex. "THAILAND: 15.4.1996 Tung Salaeng NP, 600 m 16°49' N 100°57' E Malicky & Chantaramongkol" (NHMW; 2♂♂, 1 ex. — cMG); 1♂, 1♀ "NW-THAI: Ban Mae Kap Nam Mae To, 600 m, LF 98°37' E 18°51' N 14.3.1992 leg. Malicky" (NHMW).

Описание. Самец (голотип). Длина тела около 3.9 мм. Черно-бурый, ноги и антенны бурые; задние внутренние углы надкрылий бурые только на самой вершине, пришовное светлое пятно едва различимо (рис. 5*a*); покровы умеренно блестящие. Тело покрыто довольно длинными светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 29 : 45. Виски развиты очень слабо, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую поверхность головы (рис. 5*a*). Пунктировка поверхности нежная, мелкая и густая, диаметр точек примерно в 4 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра. Антенны длинные, все членики удлинненные (рис. 5*a*).

Переднеспинка довольно широкая, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 38 : 52. Пунктировка поверхности нежная, мелкая и густая, диаметр точек примерно в 4 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками равно их диаметру или немного меньше его. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 5*a*).

Надкрылья широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 65 : 76. Поверхность надкрылий четко, мелко и густо пунктирована. Диаметр точек примерно в 1.5 раза меньше диаметра фасетки глаза. Расстояние между точками

заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, умеренно блестящие.

Брюшко четко, довольно крупно и густо пунктировано, диаметр точек лишь немного меньше, чем на надкрыльях, расстояние между точками немного меньше их диаметра.

Эдеагус имеет характерное строение (рис. 6*a*, 6*b*). Переднее склеротизованное ребро парамеры немного заходит на ее лопасть, нижний край парамеры лишь немного оттянут в виде закругленного угла, который не пигментирован, передний щиток мешка эдеагуса в виде двух широких невысоких пластин, закругленных к внешнему краю (рис. 6*a*, 6*b*).

Самка (паратипы). Имеет сходную с самцом окраску и сходные пропорции тела, половой диморфизм не выражен. Сперматека равно-раздельная (рис. 6*c*).

Дифференциальный диагноз. В группе видов "*lunatus*", по строению парамер (рис. 6*b*) наиболее сходен с *T. lunatus* (Motschulsky 1857) и *T. socius* (Гильденков, 2017: рис. 2*b*, 3*d*). Строением переднего щитка мешка эдеагуса (рис. 6*a*) из этих двух видов сходен только с *T. socius* (Гильденков, 2017: рис. 3*c*). От *T. lunatus* хорошо отличается строением мешка эдеагуса — передний щиток имеет вид двух широких невысоких пластин, закругленных к внешнему краю (рис. 6*a*), у *T. lunatus* этот щиток имеет вид двух узких длинных пластин (Гильденков, 2017: рис. 2*a*). Кроме того, хорошо отличается от *T. lunatus* (Гильденков, 2017: рис. 1*a*) заметно более крупными размерами, более темной окраской и четкой пунктировкой переднеспинки (рис. 5*a*). От *T. socius*, с которым наиболее сходен строением парамер и переднего щитка мешка эдеагуса, отличается значительно менее развитыми склеротизованными структурами в апикальной части эдеагуса (рис. 6*a*, 6*b* и Гильденков, 2017: рис. 3*d*). Кроме того, хорошо отличается от *T. socius* (Гильденков, 2017: рис. 1*d*, 1*e*) более крупными размерами тела, более широкой переднеспинкой и значительно более длинными волосками на поверхности тела (рис. 5*a*). В группе видов "*lunatus*", по характеру пунктировки поверхности тела (рис. 5*a*), наиболее сходен с *T. socius*, *T. suratthaniensis* и *T. indochinensis* (описанным выше). От *T. socius* отличается менее четкой пунктировкой поверхности переднеспинки и заметно более мелкой пунктировкой надкрылий; от *T. suratthaniensis* — заметно более мелкой и равномерной пунктировкой поверхности переднеспинки и значительно более мелкой пунктировкой надкрылий (Гильденков, 2017: рис. 1*d*, 1*e*, 1*i*); а от *T. indochinensis* (рис. 3*b*) — заметно более густой пунктировкой поверхности переднеспинки и значительно более мелкой пунктировкой надкрылий.

Распространение — северная часть Таиланда.

Этимология. Назван в соответствии с областью распространения.

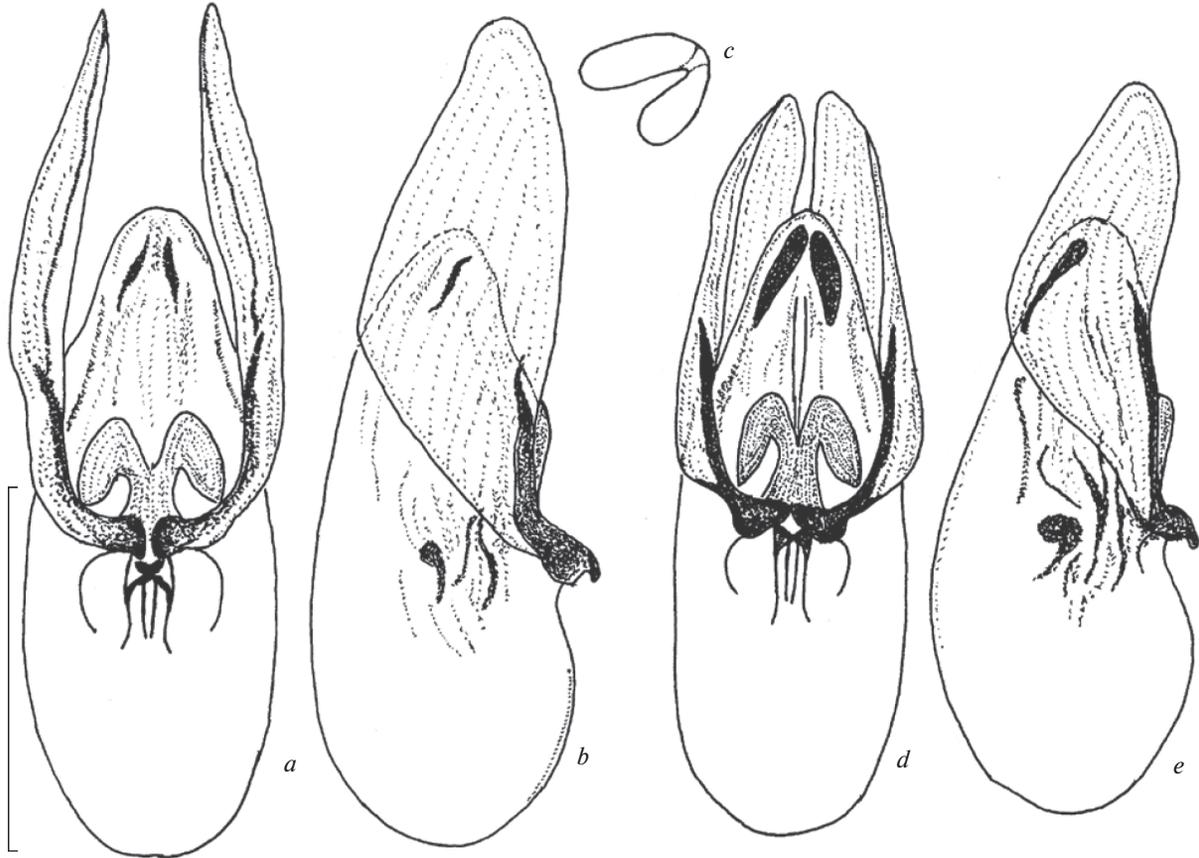


Рис. 6. Детали строения *Thinodromus* (эдеагус и сперматека): *T. salaengensis*, голотип, эдеагус вентрально (a) и латерально (b), сперматека, паратип (c); *T. soppongensis*, голотип, эдеагус вентрально (d) и латерально (e). Масштаб 0.25 мм.

Thinodromus (s. str.) *soppongensis* Gildenkov sp. n.
(рис. 5b; 6d, 6e)

Материал. Голотип ♂ "THAI 13/5.1993 19.29N 98.18E SOPPONG 750 m Vit Kubán leg." (SMNS).

Паратипы: 1♂ "THAI 13.5.1993 19.29N 98.18E SOPPONG 750 m L. Bocák lgt." (сMG); 3♀♀ "NW-THAI.: Ban Mae Kap Nam Mae To, 600 m, LF 98°37' E 18°51' N 14.3.1992 leg. Malicky" (NHMW; 1♀ – сMG); 1♂ "THAILAND [50] – Doi Pha Hom Pok, Huay Mae Saw, 20°02' N, 99°14' E, 520 m, litter near stream 26.I.2014, leg. Ob" (сVA).

Описание. Самец (голотип). Длина тела около 3.4 мм. Темно-бурый, ноги и антенны бурые; задние внутренние углы надкрылий бурые только на самой вершине, пришовное светлое пятно едва различимо (рис. 5b); покровы довольно блестящие. Тело покрыто умеренно длинными светлыми волосками.

Голова поперечная, ее длина от заднего края до переднего края наличника относится к наибольшей ширине примерно как 25 : 38. Виски развиты очень слабо, глаза большие, выпуклые, занимают почти всю боковую поверхность головы (рис. 5b). Пунктировка поверхности неравномер-

ная, нежная, мелкая и густая; на темени и с внешней стороны антеннальных бугорков более крупная, диаметр точек примерно в 3 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие; точки на лбу значительно, примерно в 3 раза, мельче. Антенны длинные, все членики имеют длину, которая заметно превосходит их ширину (рис. 5b).

Переднеспинка довольно широкая, ее длина относится к наибольшей ширине примерно как 34 : 47. Пунктировка поверхности неравномерная, нежная, мелкая и густая; в центральной части диска диаметр точек примерно в 2.5 раза меньше диаметра фасетки глаза, расстояние между точками примерно равно их диаметру, промежутки гладкие, блестящие; в передней части диска точки значительно, примерно в 3 раза, мельче, расстояние между ними значительно превосходит их диаметр. В основании диска переднеспинки хорошо развито подковообразное вдавление (рис. 5b); в центральной части диска имеются два симметричных продольных, едва развитых овальных вдавления.

Надкрылья широкие, их длина относится к общей ширине примерно как 56 : 68. Поверхность надкрылий четко, мелко и густо пунктирована.

Диаметр точек примерно в 1.5 раза меньше диаметра фасетки глаза. Расстояние между точками заметно меньше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие.

Брюшко четко, довольно крупно и густо пунктировано, диаметр точек примерно равен диаметру точек в центральной части диска переднеспинки, расстояние между точками немного меньше их диаметра.

Эдеагус имеет характерное строение (рис. 6d, 6e). Переднее склеротизованное ребро парамеры немного заходит на ее лопасть, нижний край парамеры лишь немного угловидно оттянут, не пигментирован, передний щиток мешка эдеагуса в виде двух широких невысоких пластин, закругленных к внешнему краю (рис. 6d, 6e).

Самка (паратип). Имеет сходную с самцом окраску и сходные пропорции тела, половой диморфизм не выражен. Сперматека равно-раздельная, препарат не сохранился, изображения нет.

Дифференциальный диагноз. В группе видов "*lunatus*", по строению эдеагуса, в том числе переднего щитка мешка эдеагуса и парамер (рис. 6d, 6e), вид наиболее сходен с описанным выше *T. salaengensis* (рис. 6a, 6b). Отличается от него значительно более мелкими размерами тела с более блестящей поверхностью, более светлой окраской. В строении эдеагуса отличается более развитыми склеротизованными структурами в апикальной части мешка. Строением парамер, размерами тела, блеском его поверхности, характером волосков и окраской очень сходен с *T. lunatus*, обитающем в том числе и на территории Таиланда. Хорошо отличается строением переднего щитка мешка эдеагуса, в виде двух широких невысоких пластин, закругленных к внешнему краю (рис. 6d), у *T. lunatus* этот щиток в виде двух узких длинных пластин (Гильденков, 2017: рис. 2a). Кроме того, хорошо отличается от *T. lunatus* значительно более четкой пунктировкой поверхности переднеспинки.

Распространение – северная часть Таиланда.

Этимология. Назван в соответствии с областью распространения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность своим коллегам и кураторам коллекций, предоставившим материалы для изучения: Alfred F. Newton, Margaret K. Thayer and James H. Boone (FMNH); Giulio Cuccodoro (MHNG, Женева); Harald Schillhammer (NHMW, Вена); Wolfgang Schawaller (SMNS, Штутгарт); Volker Assing (Ганновер). Особую благодарность автор выражает Кириллу Макарову за фотографии (Московский педагогический государственный университет, Москва).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гильденков М.Ю., 2017. Обзор группы видов *Thinodromus lunatus* (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоологический журнал. Т. 96. № 10. С. 1165–1180. [English translation: Entomological Review. 2017. V. 97. № 8. P. 1089–1105].
- Гильденков М.Ю., 2018. Шесть новых видов рода *Thinodromus* Kraatz 1857, близких к *Thinodromus (Amisamimus) ripicola* (Cameron 1941) (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 11. С. 1363–1373. [English translation: Entomological Review. 2018. V. 98. № 8. P. 1113–1123].
- Гильденков М.Ю., 2019. Три новых вида из группы видов *Thinodromus arcuatus*, род *Thinodromus* Kraatz 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Восточной области // Зоологический журнал. Т. 98. № 11. С. 1205–1212. [English translation: Entomological Review. 2018. V. 99. № 8. P. 1197–1204].
- Gildenkov M. Yu., 2018. A new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from China // Far Eastern Entomologist. № 356. P. 17–20.
- Gildenkov M. Yu., 2019. New species of the Subgenus *Thinodromus* Kraatz, 1857 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae), from India and Nepal // Far Eastern Entomologist. № 381. P. 15–20.
- Gildenkov M. Yu., 2020. Three new species of the genus *Thinodromus* Kraatz, 1857 from Indonesia and the Philippines (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Russian Entomological Journal. V. 29. № 2. P. 148–152.

NEW SPECIES OF THE *THINODROMUS LUNATUS* SPECIES GROUP (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE) FROM EAST ASIA

M. Yu. Gildenkov*

Smolensk State University, Smolensk, 214000 Russia

*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Descriptions of six new species are given: *Thinodromus* (s. str.) *batuensis* sp. n. from Malaysia (Borneo); *Thinodromus* (s. str.) *bhutaniensis* sp. n. from Bhutan; *Thinodromus* (s. str.) *bruneiensis* sp. n. from Brunei; *Thinodromus* (s. str.) *indochinensis* sp. n. from the former French Indochina; *Thinodromus* (s. str.) *salaengensis* sp. n. and *Thinodromus* (s. str.) *soppongensis* sp. n. from Thailand. New records are presented for *Thinodromus* (s. str.) *cattiensis* Gildenkov 2017 and *Thinodromus* (s. str.) *deceptor* (Sharp 1889).

Keywords: Staphylinid beetles, taxonomy, faunistics, distribution

УДК 591.471.274-578.9:575.21

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БАРХАТНИЦ *APHANTOPUS HYPERANTUS* И *EREBIA LIGEA* (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE) В АЛЛОПАТРИЧЕСКИХ И АЛЛОХРОННЫХ МИКРОПОПУЛЯЦИЯХ

© 2021 г. Е. Ю. Захарова^а, *, А. О. Шкурихин^а

^аИнститут экологии растений и животных Уральского отделения РАН,
Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: zakharova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 20.09.2020 г.

После доработки 19.01.2021 г.

Принята к публикации 20.01.2021 г.

Проанализирована изменчивость морфологических признаков (форма и размер переднего крыла, расположение, диаметр и число глазчатых пятен в субмаргинальной полосе крылового рисунка) двух видов дневных чешуекрылых семейства Satyridae: *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus 1758) и *Erebia ligea* (Linnaeus 1758), обитающих совместно на одних и тех же участках в Свердловской области. Предполагалось, что при обитании на незначительно удаленных (около 10 км) друг от друга, но объединенных общей сетью коридоров (дороги, просеки) участках в пределах одного лесного массива микропопуляции моновольтинного вида-генералиста (*A. hyperantus*) изолированы слабо и фенотипически однородны, в то время как микропопуляции бициклического вида-специалиста (*E. ligea*) изолированы в большей степени и, соответственно, сильнее фенотипически дифференцированы. При анализе изменчивости морфологических признаков использовали методы фенетики, традиционной и геометрической морфометрии. У обоих видов между изученными микропопуляциями были обнаружены значимые различия по форме и размерам крыла, а также по расположению и стабильности проявления глазчатых пятен в крыловом рисунке. Как и ожидалось, изоляция микропопуляций временем и расстоянием привела к формообразованию у *E. ligea*. Исходная гипотеза об однородности популяции *A. hyperantus* на обследованной территории не подтвердилась. Оказалось, что изоляция расстоянием также оказывается достаточной, если вид проявляет значительную степень оседлости.

Ключевые слова: метапопуляция, изоляция, изменчивость, крыло, *Aphantopus hyperantus*, *Erebia ligea*

DOI: 10.31857/S0044513421100135

К настоящему времени совершенно очевидно, что угрозой существованию всего биоразнообразия, в том числе разнообразия насекомых, является утрата естественной среды обитания вследствие хозяйственной деятельности человека. Процессы, связанные с вырубкой лесов, увеличением посевных площадей и урбанизацией приводят к деградации и фрагментации ландшафтов (Habel et al., 2019; Cardoso et al., 2020 и др.). На условия, когда пригодные для обитания участки оказываются в значительной степени изолированы, разные группы насекомых реагируют по-разному: одни существуют в виде локальных популяций (Poniatowski et al., 2018), другие, например, хорошо перемещающиеся и склонные к расселению чешуекрылые, образуют метапопуляции (Sutcliffe et al., 1997; Hanski, 1999; Powney et al., 2012; Viljur, Teder, 2018 и др.). При обитании в условиях фрагментированной среды для насекомых, в том числе чешуекрылых, резко возрастает

роль “коридоров” для расселения, т.е. ландшафтных структур, способствующих перемещению организмов между подходящими участками, окруженными непригодными для обитания биотопами (Gutzwiller, 2002).

Различные аспекты экологии и пространственного распределения дневных чешуекрылых (Rhopalocera) как на популяционном уровне, так и на уровне сообществ достаточно подробно изучены, особенно на территории Европы. Так, при расселении видов по “коридорам” значительное влияние оказывают как характер окружающих биотопов, например типы почв и растительных сообществ, условия влажности и т.д. (Viljur, Teder, 2018), так и характеристики самих коридоров (Grill et al., 2020; Habel et al., 2020). Виды-генералисты и виды-специалисты по-разному используют коридоры для расселения: первые более охотно проникают в них и активно по ним перемещаются, вторые – менее активны и более чув-

ствительны к различным параметрам, таким как наличие цветущих растений или флористический состав луговых сообществ (Habel et al., 2020).

В данной статье мы анализируем изменчивость морфологических признаков двух видов дневных чешуекрылых семейства Satyridae: *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus 1758) и *Erebia ligea* (Linnaeus 1758), обитающих совместно на одних и тех же участках в пределах предлесостепных сосново-березовых лесов на юге Свердловской обл. Цель наших исследований заключается в тестировании гипотезы о том, что при обитании на открытых участках, незначительно удаленных друг от друга в пределах одного лесного массива и объединенных общей сетью коридоров (дороги, просеки), микропопуляции моновольгинного вида-генералиста (*A. hyperantus*) изолированы слабо и фенотипически однородны. Микропопуляции бициклического вида-специалиста (*E. ligea*), вероятно, изолированы в большей степени и соответственно сильнее фенотипически дифференцированы.

Мы анализируем изменчивость формы и размера переднего крыла, а также расположения, диаметра и числа глазчатых пятен в субмаргинальной полосе крылового рисунка. Выбранные признаки различны по выполняемым функциям и степени фенотипической изменчивости.

Форма крыла обуславливает характер полета и связанные с ним поведенческие акты, такие как поиск половых партнеров, избегание хищников, расселение в поисках кормовых растений и т.д. Наиболее удобными и адекватными методами изучения изменчивости формы крыла чешуекрылых являются методы геометрической морфометрии, которые позволяют решать различные задачи в эволюционном и экологическом контексте (Breuker et al., 2010; Sanzana et al., 2013; Шкурихин, Ослина, 2016; Jugovic et al., 2018; Paučulova et al., 2018 и др.).

Крыловой рисунок чешуекрылых является одной из наиболее подробно изученных морфологических систем с точки зрения генетики, биологии развития и эволюционных представлений (Beldade, Peralta, 2017; Sekimura, Nijhout, 2017; Marcus, 2019 и др.). Известно, что глазчатые пятна выполняют коммуникативные функции, а также служат для отпугивания хищников и отвлечения их внимания на край крыла, повреждение которого наименее опасно для жизни особи (Kodandaramaiah, 2011). Как было показано в ряде работ, анализ изменчивости размеров глазчатых пятен в комплексе с другими характеристиками, например, особенностями их расположения на крыле, позволяет достаточно полно описать изменчивость популяции (Cassel-Lundhagen et al., 2009, 2020).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика территории

Территория, на которой мы проводили исследования, расположена в окрестностях биостанции Уральского федерального университета (УрФУ) вблизи междуречья Исети и Сысерти (Сысертский р-н Свердловской обл.) (рис. 1). К началу 21 века лесные массивы междуречья Исети и Сысерти были подвержены значительным антропогенным нагрузкам: рекреация, сбор ягод и грибов, выпас скота, выборочные рубки. На основе расчета индекса синантропизации показано, что большая часть лесов была либо умеренно, либо сильно нарушена (Мухин и др., 2003). За прошедшие с начала века два десятилетия антропогенная трансформация сообществ усилилась в значительной степени. Во-первых, происходит активная застройка населенных пунктов. Во-вторых, увеличивается рекреационная нагрузка на лесные массивы из-за вытаптывания, сбора ягод и грибов, отдыха горожан в окрестностях водохранилища на р. Сысерть. В то же время, такие виды деятельности как выпас скота и сенокошение практически прекращены.

Мы проводили отлов чешуекрылых на двух участках, удаленных друг от друга на расстояние около 10 км (рис. 1). Первый участок – “Фомино” – представляет собой вытянутую полосу (около 1.5–2 км) открытого пространства вдоль линии электропередач, опушки сосняка и просеки, расходящиеся в глубь леса на 200–300 м. Юго-восточный конец участка упирается в берег р. Сысерть и представляет собой пойменный луг. Несмотря на наличие реки, данный участок является более сухим по сравнению со вторым, расположенным южнее, в окрестностях оз. Карасье. Второй участок – “Карасье” также имеет протяженность около 1.5 км, расположен вдоль грунтовой лесной дороги, и заканчивается влажным разнотравно-злаковым лугом на сильно заболоченном берегу озера. Между данными участками нет значительных барьеров, существует разветвленная сеть коридоров в виде просек (рис. 1a) и дорог различного типа (рис. 1b, 1c).

Характеристика видов чешуекрылых

Aphantopus hyperantus (Linnaeus 1758) – широко распространенный лугово-лесной транспалеарктический вид (van Swaay et al., 2006; Settele et al., 2008; Gorbunov, Kosterin, 2007). Типичный вид-генералист. Спектр предпочитаемых биотопов весьма широк – открытые пространства (суходольные, разнотравные, злаковые, влажные и другие типы лугов), поляны и опушки лиственных и смешанных лесов, кромки болот и т.д. В значительной степени толерантен к антропогенной нагрузке, заселяет различные агроланд-

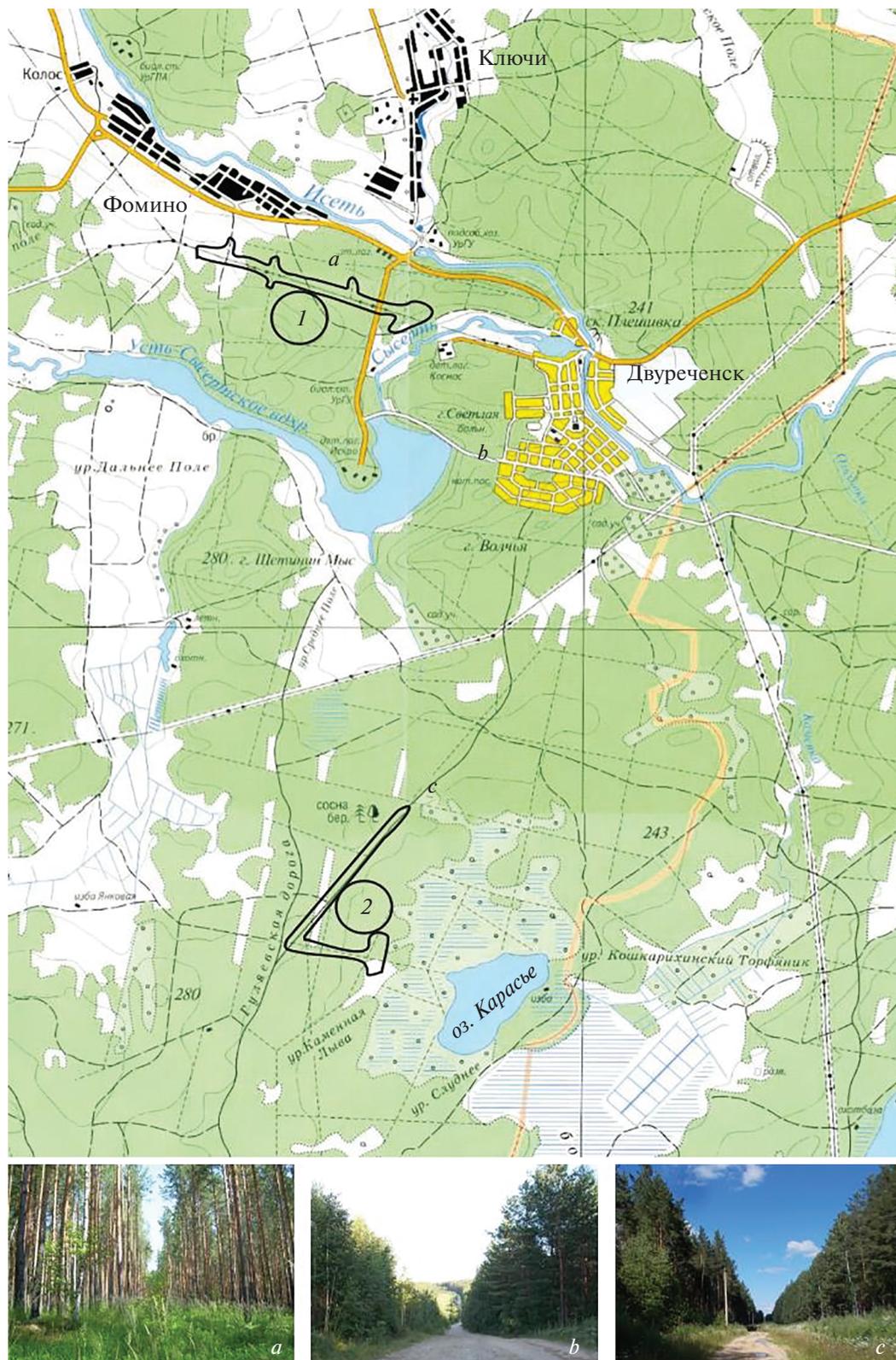


Рис. 1. Карта района исследований на территории Сысертского р-на Свердловской обл. Участки отлова *Arphantopus hyperantus* и *Erebia ligea*: 1 – Фомино, 2 – Карасье. Примеры “коридоров” и их расположение на карте: а – просека, б – асфальтовая дорога, с – грунтовая дорога.

шафты, лесополосы, искусственные насаждения, парки, обочины полей и дорог (Saarinen et al., 2005; Valtonen, Saarinen, 2005; van Swaay et al., 2006; Адаховский, 2014; Roth et al., 2014 и др.), но несмотря на высокое обилие на пастбищах и сенокосах, предпочитает естественные луга (Saarinen, Jantunen, 2005).

Согласно данным литературы, *A. hyperantus* принято считать оседлым видом, для которого характерны мелкие, легко разграничивающиеся популяции (Pollard, Yates, 1993; Sutcliffe et al., 1997; Billeter et al., 2003). Так, при изучении фрагментированных, небольших по площади территорий показано, что большинство особей *A. hyperantus* (63–79%) не склонны к расселению и остаются на одном и том же участке, а радиус индивидуальной активности составляет в среднем около 178.7 ± 136.5 м у самцов и 175.3 ± 116.2 м у самок (Sutcliffe et al., 1997; Valtonen, Saarinen, 2005). Другими авторами (Billeter et al., 2003) при изучении метапопуляций *A. hyperantus* в условиях сильно фрагментированного ландшафта Швейцарии, где элементы условно естественных сообществ (берега дренажных каналов, живые изгороди и т.д.) окружены агроценозами, были получены аналогичные результаты. Доля оседлых резидентов на разных участках варьировала от 65 до 85%, доля мигрантов – от 7 до 20%; максимальное расстояние, преодоленное самцами, составляло 760 м, самками – 970 м (средний радиус индивидуальной активности 179 м). По-видимому, особенности расчлененности ландшафта и небольшой размер пригодных для обитания участков являются необходимыми условиями для формирования оседлых микропопуляций. В противном случае, в слабо фрагментированной среде, где особи вида могут легко найти необходимые ресурсы, они свободно перемещаются, не задерживаясь долго на одном участке (Горбач, 2012, 2014).

На всем пространстве ареала *A. hyperantus* – строго моновольтинный вид, гусеницы которого развиваются на различных Poaceae и зимуют в III или IV возрасте (Gorbunov, Kosterin, 2007; Рыжкова, Лопатина, 2016).

Изменчивость глазчатых пятен в крыловом рисунке *A. hyperantus* изучена ранее (Новоженков, 1989, 1997; Захарова, 1998; Zakharova, 2000; Горбач, 2012). Показано, что на переднем крыле их число может варьировать от 0 до 3. Как правило, в рисунке переднего крыла присутствуют 3 пятна (P2, P4, P5), иногда – 2 (P2, P4) или 1 (P2) (рис. 2a–2c). Особи с полным отсутствием пятен в популяциях редки, и частота их встречаемости не превышает 1% (Новоженков, 1997; Zakharova, 2000).

Erebia ligea (Linnaeus 1758) – широко распространенный транспалеарктический вид-специалист, приуроченный к лесным местообитаниям,

таким как опушки темнохвойных и смешанных лесов, просеки, поляны и обочины лесных дорог, а также к злаково-разнотравным и некоторым другим типам лугов (Schneider, Fry, 2001; van Swaay et al., 2006; Gorbunov, Kosterin, 2007). Показано, что спектр заселяемых биотопов и ширина экологической ниши *E. ligea* в 3 раза уже, чем у *A. hyperantus* (Komonen et al., 2004), а чувствительность к антропогенной нагрузке выше (Saarinen, Jantunen, 2005; Адаховский, 2014). Недавние исследования поведения и склонности к перемещениям нескольких видов рода *Erebia* Dalman 1816, в том числе *E. ligea*, на территории одного из национальных парков Австрии показали, что дороги являются серьезным препятствием к их расселению. Несмотря на то, что имаго способны перелететь через любую широкую заасфальтированную дорогу, делают они это редко и неохотно (Grill et al., 2020).

Хорошо известно, что виды рода *Erebia* являются бициклическими или моновольтинными, но никогда не бывают поливольтинными (Wargen, 1936). Согласно данным литературы, в жизненном цикле присутствуют две диапаузы (первая на стадии сформировавшейся гусеницы в яйце или только что отродившейся I возраста, вторая – на стадии гусеницы IV возраста).

Мы изучали закономерности вылета имаго и фенотипическую изменчивость крыльев *E. ligea* на выбранной нами территории – в окрестностях д. Фомино и оз. Карасье с 2001 г. Оказалось, что на первом участке (Фомино) чернушки летали только в нечетные годы (за исключением единичных имаго в 2016 г.), на втором участке (Карасье) – в четные (Захарова, Шкурихин, 2017). Таким образом, микропопуляции, обитающие на этих двух участках, оказались изолированы не только расстоянием, но и временем, благодаря асинхронному двухгодичному жизненному циклу. Такая изоляция, по-видимому, способствовала формированию двух морфологических форм, различающихся по местоположению фокусов глазчатых пятен в субмаргинальной полосе переднего крыла (Захарова, Шкурихин, 2017).

Закономерности изменчивости размеров имаго и глазчатых пятен крылового рисунка *E. ligea* описаны нами для Урала и сопредельных территорий (Захарова, 2008, 2010; Захарова, Татаринов, 2016). В рисунке переднего крыла число глазчатых пятен может варьировать от 2 до 4 (крайне редко – 5), наиболее часто встречающимся вариантом является наличие трех пятен (P2, P3, P5), последовательно расположенных в ячейках M_1 – M_2 , M_2 – M_3 , Cu_1 – Cu_2 (рис. 2d–2f).

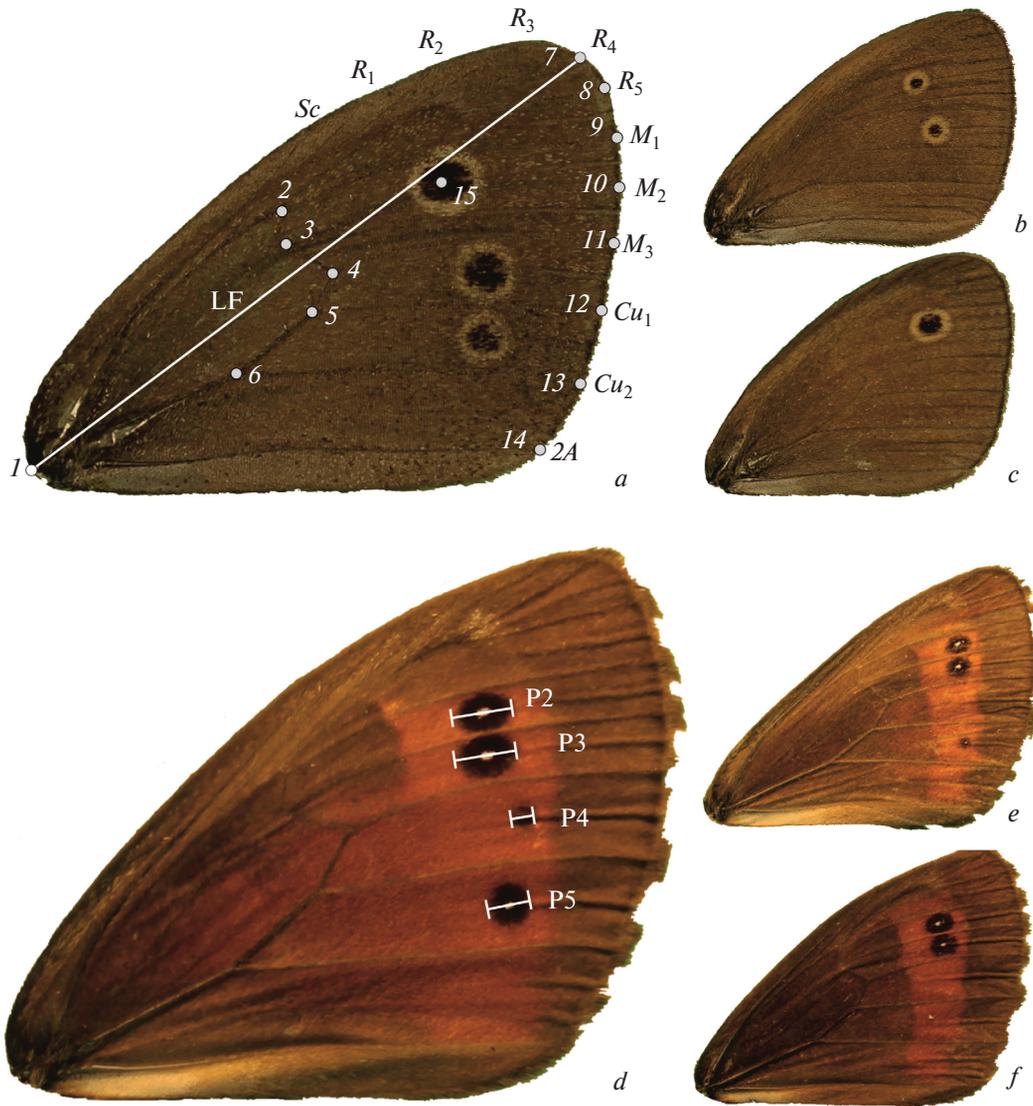


Рис. 2. Передние крылья самцов *A. hyperantus* (a–c) и *E. ligea* (d–f): a – схема меток и промеров (1–15 – номера меток, LF – длина крыла); b – 2 пятна (P2, P4) в крыловом рисунке; c – 1 пятно (P2) в крыловом рисунке; d – схема промеров диаметров глазчатых пятен (P2, P3, P4, P5); e – 3 пятна (P2, P3, P5) в крыловом рисунке; f – 2 пятна (P2, P3) в крыловом рисунке.

Камеральная обработка материала

В данной работе мы использовали выборки самцов *A. hyperantus* и *E. ligea*. Моновольтинный вид *A. hyperantus* отлавливали синхронно на двух участках, бициклический *E. ligea* – в четные годы на Карасьем, в нечетные – на Фомино. Объемы и годы взятия выборки приведены в табл. 1. Все выборки хранятся в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург).

Изменчивость формы крыльев изучали методами геометрической морфометрии, позволяющими независимо анализировать изменчивость формы и размеров (Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2004; Mitteroecker, Gunz, 2009). Отпрепарированные левые передние крылья фотографи-

вали с вентральной стороны с помощью фотоаппарата Canon Eos 600D, высота и угол наклона которого были фиксированы с помощью штатива. В программе tpsDig 2.29 (Rolhf, 2017) на изображениях крыльев провели расстановку 15 меток (landmarks) согласно схеме на рис. 2a. Метки 1–6 расставляли по контуру медиальной ячейки, метки 7–14 – по контуру крыла. Поскольку для методов геометрической морфометрии должно выполняться требование об одинаковом наборе меток для каждого объекта, на пятна, имеющиеся на крыльях не у всех особей (P3, P4 и P5), метки не ставили. Меткой 15 маркировали положение фокуса (или центра при отсутствии фокуса) глазчатого пятна P2 в ячейке M_1 – M_2 . Только это пятно

Таблица 1. Объем выборок самцов *E. ligea* и *A. hyperantus* с двух участков на территории Сысертского района Свердловской области

Год	<i>E. ligea</i> , экз.		<i>A. hyperantus</i> , экз.	
	Карасье	Фомино	Карасье	Фомино
2002	12	—	57	60
2003	—	30	6	55
2008	8	—	21	23
2009	—	30	27	48
2018	19	—	16	55
2019	—	53	14	55

Прочерк — отсутствует вылет имаго в данном году.

постоянно присутствует в крыловом рисунке всех особей обоих изучаемых видов.

Длину крыла (LF) измеряли между ландмарками 1–7 (рис. 2а) в программе tmorphgen6 пакета программ IMP (Sheets, 2003). Диаметры глазчатых пятен (P2, P3, P4, P5 — у *E. ligea* и P2, P4, P5 у *A. hyperantus*) измеряли в программе ImageJ 1.48v (Rasband, 2014), как показано на рис. 2д.

Статистические методы

При изучении изменчивости длины крыла использовали многофакторный дисперсионный анализ. Всего в модель включили три фактора: “вид”, “участок отлова”, “год отлова”. Выдвинутую гипотезу о большей изолированности популяций бициклического вида *E. ligea* по сравнению с моновольтинным видом *A. hyperantus* проверяли по статистической значимости взаимодействия факторов “вид” × “участок отлова”. Если взаимодействие факторов “вид” × “участок отлова” было статистически значимо, это означало, что у одного вида размах различий больше, чем у другого. Фактор “год отлова” введен в модель для оценки межгодовой изменчивости. Поскольку у *E. ligea* вылет имаго происходит в четные годы на одном участке, а в нечетные на другом, проанализировать взаимодействие фактора “год отлова” с двумя другими факторами в модели не представляется возможным. Вместо этого фактора “год отлова” анализировали как вложенный или гнездовой (Schielzeth, Nakagawa, 2013). Анализ изменчивости длины крыла (LF) проводили по-отдельности для каждого вида в программе Statistica 8.0 (Statsoft inc.).

Форму крыла изучали независимо по двум наборам ландмарок: первый набор (ландмарки 1–14) характеризует форму контура крыла и структуру его жилкования, второй набор (ландмарки 2, 5, 7, 10, 14, 15) характеризует положение пятна P2 на крыле. Согласно схеме нимфалоидного крылового рисунка (Schwanwitsch, 1924; Nijhout, 1990), глаз-

чатые пятна расположены в виде полосы проксимальнее ряда парафокусных элементов, и местоположение одного из пятен (например, P2) отражает в общих чертах расположение всех пятен в рисунке.

Для каждого набора ландмарок провели процедуру прокрустовой суперимпозиции, в результате чего между всеми объектами были устранены различия, не связанные с формой (Zelditch et al., 2004; Васильев и др., 2018). Далее на основе полученных прокрустовых координат рассчитали значения частных деформаций, которые использовали в дальнейшем для статистических сравнений. Прокрустову суперимпозицию и расчет частных деформаций проводили в программе Past 4.02 (Hammer et al., 2001). Гипотезу о большей изолированности популяций *E. ligea* по сравнению с *A. hyperantus* проверяли при помощи многофакторного дисперсионного анализа. Дизайн модели полностью совпадает с описанным выше для размерных характеристик крыла. Различия заключаются в том, что анализ проводили по всей совокупности значений частных деформаций, т.е. форма представляет собой многомерный признак, поэтому использовали многофакторный MANOVA, а не ANOVA. В модели также исследуется влияние факторов “вид”, “участок отлова” и “год отлова”, а также взаимодействие факторов “вид” × “участок отлова”. Поскольку форма крыла является многомерным признаком, для подтверждения выдвинутой гипотезы статистической значимости взаимодействия факторов “вид” × “участок отлова” недостаточно. В геометрической морфометрии мерой различий двух форм является прокрустова дистанция (более детально: Zelditch et al., 2004; Васильев и др., 2018). Две формы могут по-разному отличаться друг от друга (например, наибольший вклад в различия могут вносить те или иные ландмарки), но при этом сумма различий, выраженная прокрустовой дистанцией, может быть одинаковой. Поэтому дополнительно в случае статистической значимости взаимодействия факторов “вид” × “участок отлова” сравнивали масштаб различий между участками у обоих видов. Для этого в программе MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011) были вычислены прокрустовы дистанции между выборками, собранными на разных участках, для каждого из видов, а затем сравнили набор прокрустовых дистанций *E. ligea* и *A. hyperantus* при помощи критерия Манна-Уитни. Для визуализации различий формы крыла между локалитетами по каждому из видов провели дискриминантный анализ в программе MorphoJ 1.06d.

Изменчивость глазчатых пятен крылового рисунка анализировали следующим образом. Во-первых, рассматривали глазчатые пятна в крыловом рисунке как дискретные неметрические признаки (фены), частоты их встречаемости

сравнивали между выборками с помощью критерия χ^2 Пирсона в программе Past 4.02. Во-вторых, анализировали изменчивость метрического признака “суммарный диаметр” пятен крылового рисунка, для чего использовали многофакторный дисперсионный анализ так же, как при анализе изменчивости длины крыла. Для *A. hyperantus* суммировали измерения диаметров пятен P2 + P4 + P5, для *E. ligea* – P2+P3+P4+P5. В-третьих, рассчитали значения индексов пятен (P2/LF, P4/LF, P5/LF – для *A. hyperantus* и P2/LF, P3/LF, P4/LF, P5/LF – для *E. ligea*), характеризующие размеры пятен относительно длины крыла. Статистическую значимость различий между выборками по комплексу индексов оценили независимо для каждого вида с помощью канонического дискриминантного анализа в программе Statistica 8.0 (Statsoft inc.). В качестве меры величины различий использовали квадрат дистанции Махаланобиса D^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость длины крыла

Очевидно, что в отличие от массы тела, длина крыла не изменяется в течение жизни имаго (за исключением случаев механических повреждений) и при этом зависит от условий развития преимагинальных стадий. Мы предполагаем, что фактор доступности корма для видов-олигофагов, чьи гусеницы развиваются на злаках, не является лимитирующим и не меняется от года к году. Вероятнее всего, причиной межгодовых различий размеров являются погодные условия, в которых происходит развитие гусениц старших возрастов и их рост до окукливания. В эксперименте (Рыжкова, Лопатина, 2016) было показано, что увеличение температуры воздуха приводит к уменьшению размера особей *A. hyperantus*, что согласуется с “temperature-size rule” (Atkinson, 1994). В природных условиях сложно выявить степень влияния отдельных экологических факторов на конечные размеры имаго, поскольку все они действуют одновременно и во взаимодействии друг с другом. При проведении регрессионного анализа не обнаружено значимых зависимостей длины крыла от таких климатических показателей, как средняя температура мая, июня и количество осадков (мм) в эти месяцы за годы исследования (по данным для метеостанции 28440 в г. Екатеринбурге из архива данных сайта “Погода и климат”). Возможно, при увеличении числа наблюдений связь между размерами имаго и параметрами погоды будет обнаружена.

На рис. 3 проиллюстрирована изменчивость длины крыла самцов обоих изучаемых видов. По результатам дисперсионного анализа значимым оказалось влияние всех трех факторов –

Таблица 2. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа (MANOVA) изменчивости формы крыла *A. hyperantus* и *E. ligea*

Эффект	λ Уилкса	d.f. 1	d.f. 2	p
“Вид”	0.29	24	549	<0.01
“Участок отлова”	0.92	24	549	<0.01
“Вид” × “Участок отлова”	0.91	24	549	<0.01
“Год отлова”	0.29	336	6706	<0.01

“вид” ($F = 3822.5$, $df = 1$, $p < 0.01$), “участок отлова” ($F = 25.7$, $df = 1$, $p < 0.01$) и “год отлова” ($F = 6.7$, $df = 14$, $p < 0.01$), а взаимодействие “вид” × “участок отлова” – незначимым ($F = 1.3$, $df = 1$, $p = 0.25$). Как было показано ранее, межгодовые различия по размерам могут превышать географические (Захарова, Татаринцев, 2016), однако для обоих видов обнаружено, что имаго из окрестностей Фомино в среднем крупнее, чем из окрестностей Карасьего. Средняя длина переднего крыла самцов *A. hyperantus* составляет 19.5 ± 0.1 (Фомино) и 19.2 ± 0.1 мм (Карасье), у *E. ligea* – 24.9 ± 0.1 (Фомино) и 24.5 ± 0.1 мм (Карасье). Поскольку взаимодействие факторов “вид” × “участок отлова” оказалось незначимым, можно заключить, что по размерам крыла популяции бархатниц из двух близкорасположенных локалитетов различаются в равной степени.

Изменчивость формы крыла и расположения ряда глазчатых пятен

По результатам дисперсионного анализа значений частных деформаций, характеризующих изменчивость формы контура крыла и медиальной ячейки, влияние всех факторов оказалось статистически значимым (табл. 2). Поскольку взаимодействие факторов “вид” × “участок отлова” также оказалось значимым, можно заключить, что различия по форме крыла между двумя участками отлова у *A. hyperantus* и *E. ligea* не совпадают. Средняя величина прокрустовой дистанции, характеризующая величину различий по форме крыла, между выборками из окрестностей Фомино и оз. Карасье у *A. hyperantus* составила 0.014, а у *E. ligea* – 0.018. Результаты теста Манна-Уитни ($U = 77$, $p < 0.05$) подтверждают, что по данному признаку имаго с разных участков отлова значимо сильнее различаются у *E. ligea*, чем у *A. hyperantus*.

По результатам дисперсионного анализа значений частных деформаций, характеризующих изменчивость положения пятна P2 в субмаргинальной области крыла, влияние всех факторов оказалось статистически значимым (табл. 3). Взаимодействие факторов “вид” × “участок отлова”

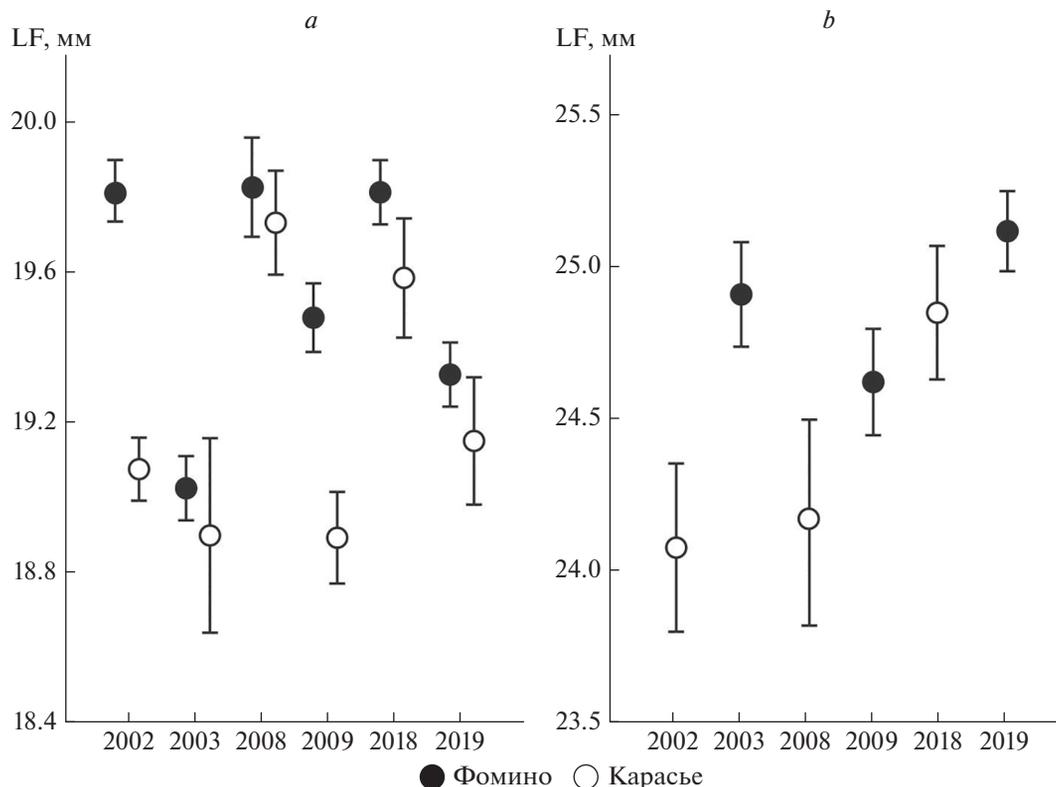


Рис. 3. Изменчивость длины крыла (LF) в выборках самцов *A. hyperantus* (a) и *E. ligea* (b) из окрестностей Фомино и Карасьего. Приведены средние значения с учетом величин стандартных ошибок.

также оказалось значимым, следовательно, различия по положению пятна P2 на крыле у имаго, отловленных на двух разных участках, не совпадают у *A. hyperantus* и *E. ligea*. Как можно видеть из рис. 4, векторы смещения ландмарков совпадают по направлению у обоих изученных видов. У имаго обоих видов, отловленных в окрестностях оз. Карасье, пятно P2 и, следовательно, весь ряд пятен расположены ближе к внешнему краю крыла, чем у имаго, отловленных в окрестностях Фомино. Средняя величина различий между участками по положению пятна P2 на крыле, выраженная в прокрустовой дистанции, составила для *A. hyperantus* 0.021, а для *E. ligea* – 0.032. По резуль-

татам теста Манна–Уитни ($U = 63.5, p < 0.05$) выявлено, что по исследованному признаку выборки *E. ligea* с разных участков различаются сильнее, чем выборки *A. hyperantus*.

Изменчивость глазчатых пятен крылового рисунка

В изученных выборках у всех самцов *A. hyperantus* в крыловом рисунке присутствовало глазчатое пятно P2, а у самцов *E. ligea* – пятна P2 и P3. Остальные пятна (P4 и P5) обнаруживались с разной частотой (табл. 4). Оказалось, что в выборках *A. hyperantus* из Фомино пятна P4 и P5 встречались значимо чаще (для P4 $\chi^2 = 20.1, df = 5, p = 0.001$, для P5 $\chi^2 = 92.7, df = 5, p < 0.0001$), чем в выборках из окрестностей Карасьего. В случае *E. ligea* различия между выборками с двух участков обнаружены только по частотам встречаемости пятна P4 ($\chi^2 = 26.1, df = 2, p < 0.0001$).

Результаты измерения диаметров всех глазчатых пятен рисунка переднего крыла обоих изучаемых видов приведены в табл. 4. Направление изменчивости размеров пятен совпадает с изменчивостью длины крыла: имаго обоих видов из Фомино имеют более крупные пятна в крыловом рисунке, чем имаго из окрестностей Карасьего. Различия между выборками самцов *A. hyperantus*

Таблица 3. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа (MANOVA) изменчивости положения пятна P2 в пределах маргинальной области крыла у *A. hyperantus* и *E. ligea*

Эффект	λ Уилкса	d.f. 1	d.f. 2	p
“Вид”	0.40	8	565	<0.01
“Участок отлова”	0.88	8	565	<0.01
“Вид” × “Участок отлова”	0.97	8	565	0.02
“Год отлова”	0.63	112	3974	<0.01

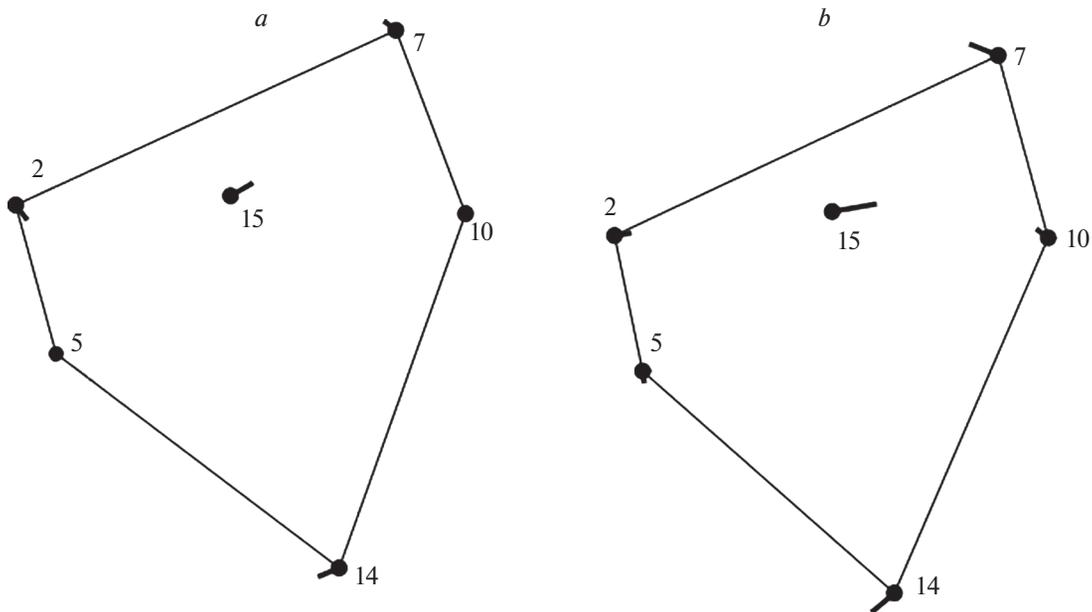


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа различий по положению пятна P2 в пределах маргинальной области крыла у *A. hyperantus* (a) и *E. ligea* (b). Точками показана усредненная конфигурация для каждого из видов, векторы смещения лантмарков иллюстрируют различия между усредненной конфигурацией и конфигурацией, характеризующей крыло имаго из окрестностей оз. Карасье.

по признаку “суммарный диаметр пятен рисунка” оценили с помощью результатов двухфакторного ANOVA: “участок отлова” ($F = 19.3$, $df = 1$, $p < 0.0001$), “год” ($F = 2.5$, $df = 5$, $p = 0.03$), их взаимодействие незначимо. При анализе выборок *E. ligea* по признаку “суммарный диаметр пятен рисунка” было обнаружено значимое влияние фактора “год” ($F = 2.9$, $df = 5$, $p = 0.02$).

Изменчивость относительных размеров глазчатых пятен в рисунке переднего крыла самцов двух видов оценили с помощью канонического дискриминантного анализа на основе рассчитанных индексов (отношение диаметра пятна к длине крыла). Полученные результаты проиллюстрированы на рис. 5. В наибольшей степени отличны от других выборки, которым соответствуют максимально удаленные друг от друга центроиды в пространстве канонических осей. Так, для *A. hyperantus* значимо различаются, например, выборки 2018 г. из Фомино и Карасьего ($D^2 = 0.66$, $F = 2.72$, $p < 0.05$). Тем не менее иногда хронографические различия между выборками из одного местообитания могут превышать географические ($D^2(\text{Фомино 2002 и Фомино 2009}) = 0.92$, $F = 8.1$, $p < 0.0001$; $D^2(\text{Фомино 2008 и Карасье 2008}) = 0.38$, $F = 1.38$, $p = 0.2$). Обнаруженная изменчивость во времени может объясняться целым рядом причин, в том числе различиями погодных условий разных лет, небольшими объемами выборок и их неоднородностью (отловом имаго в разные периоды лета генерации). Извест-

но, что фаза вылета имаго в ходе лета генерации может вносить вклад в общую картину изменчивости метрических признаков крылового рисунка (Захарова, Татаринев, 2016). При сравнении обобщенных по годам выборок *A. hyperantus* из двух местообитаний мы получили следующий результат: λ Уилкса = 0.95, $F = 7.00$; $df 1 = 3$; $df 2 = 433$; $p < 0.0001$.

Результаты дискриминантного анализ комплекса индексов глазчатых пятен крылового рисунка *E. ligea* приведены на рис. 5b. Несмотря на то, что вдоль второй канонической оси, на которую приходится 16.1% дисперсии, есть тенденция к проявлению географических различий, они оказались статистически незначимы. Только для двух пар выборок $D^2(\text{Фомино 2003 и Фомино 2009}) = 0.76$, $F = 2.8$, $p = 0.02$; $D^2(\text{Фомино 2009 и Фомино 2019}) = 0.66$, $F = 3.11$, $p = 0.02$ обнаружены значимые различия.

ОБСУЖДЕНИЕ

Начиная изучение изменчивости морфологических признаков, мы предполагали, что при обитании на одной и той же территории в условиях фрагментированного ландшафта популяция *A. hyperantus* будет фенотипически однородна в отличие от популяции *E. ligea*. Такое предположение строилось на изложенных выше сведениях об особенностях экологии и жизненных циклов этих видов.

Таблица 4. Средние значения (\pm ошибка среднего) диаметра (мм) и частота встречаемости дискретных пятен крылового рисунка у самцов *E. ligea* и *A. hyperantus*

Вид	Участок	Год	P2	P3	P4		P5		Суммарный диаметр пятен
			мм	мм	мм	%	мм	%	
<i>E. ligea</i>	Карасье	2002	1.7 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	–	0.0	1.0 \pm 0.1	91.7	4.4 \pm 0.3
		2008	1.8 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	–	0.0	1.1 \pm 0.2	87.5	4.6 \pm 0.4
		2018	1.7 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	0.6 \pm 0.4	5.3	1.1 \pm 0.1	89.5	4.5 \pm 0.3
	Фомино	2003	1.9 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	1.4 \pm 0.2	9.7	1.4 \pm 0.1	93.5	5.2 \pm 0.2
		2009	1.8 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	10.0	1.1 \pm 0.1	80.0	4.5 \pm 0.2
		2019	2.0 \pm 0.1	1.9 \pm 0.0	0.7 \pm 0.1	17.0	1.3 \pm 0.1	98.1	5.2 \pm 0.2
<i>A. hyperantus</i>	Карасье	2002	1.8 \pm 0.1	–	1.6 \pm 0.1	78.9	1.1 \pm 0.1	29.8	3.2 \pm 0.2
		2003	1.6 \pm 0.1	–	1.7 \pm 0.3	66.7	1.2 \pm 0.3	33.3	3.0 \pm 0.5
		2008	1.9 \pm 0.1	–	1.6 \pm 0.1	90.5	0.8 \pm 0.2	38.1	3.5 \pm 0.3
		2009	1.7 \pm 0.1	–	1.6 \pm 0.1	88.9	1.1 \pm 0.1	55.6	3.6 \pm 0.2
		2018	1.7 \pm 0.1	–	1.7 \pm 0.2	81.3	0.9 \pm 0.2	31.3	3.2 \pm 0.3
		2019	1.8 \pm 0.1	–	1.5 \pm 0.2	92.9	1.2 \pm 0.2	35.7	3.6 \pm 0.3
	Фомино	2002	1.9 \pm 0.1	–	1.5 \pm 0.1	88.3	0.9 \pm 0.1	45.0	3.6 \pm 0.2
		2003	1.9 \pm 0.1	–	1.6 \pm 0.1	98.2	1.1 \pm 0.1	63.6	4.0 \pm 0.2
		2008	1.8 \pm 0.1	–	1.7 \pm 0.1	91.3	1.0 \pm 0.1	52.2	3.8 \pm 0.2
		2009	1.9 \pm 0.1	–	1.8 \pm 0.1	95.8	1.1 \pm 0.1	70.8	4.3 \pm 0.2
		2018	2.0 \pm 0.1	–	1.7 \pm 0.1	98.2	1.0 \pm 0.1	56.4	4.1 \pm 0.2
		2019	1.9 \pm 0.1	–	1.8 \pm 0.1	94.5	1.1 \pm 0.1	67.3	4.2 \pm 0.2

Исходное предположение о фенотипической однородности популяции *A. hyperantus* не подтвердилось. Анализ фенотипической изменчивости переднего крыла двух видов бархатниц методами традиционной и геометрической морфометрии позволил обнаружить значимые различия между микропопуляциями у обоих видов по всем изученным признакам (размеры, форма крыла, глазчатые пятна рисунка). По целому ряду проанализированных признаков различия между микропопуляциями оказались сонаправленными у обоих видов. Тем не менее степень фенотипической дифференциации у вида-специалиста *E. ligea* оказалась выше, чем у вида-генералиста *A. hyperantus*.

Имаго обоих видов из Фомино оказались крупнее по сравнению с имаго из окрестностей оз. Карасьего. На примере бархатницы *Coenonympha oedippus* (Fabricius 1787) было показано, что имаго из засушливых участков мельче, чем из более увлажненных (Jugovic et al., 2018). Согласно нашим результатам, наоборот, самцы *A. hyperantus* и *E. ligea* крупнее в более засушливом локалитете (Фомино), по сравнению с самцами этих видов из окрестностей оз. Карасьего. На наш взгляд, наиболее вероятно, что разная степень увлажненности сравниваемых участков оказывает опосредованное влияние на размеры чешуекрылых че-

рез кормовую базу гусениц, т.е. видовой состав злаков, их относительное обилие, объем фитомассы и т.д. Однако для проверки этого предположения необходимо проведение комплексного экологического исследования, максимально полно описывающего микроландшафтные, климатические и геоботанические особенности каждого из модельных участков отлова.

У имаго обоих видов из Фомино крупные глазчатые пятна смещены в сторону медиальной ячейки, тогда как у имаго из окрестностей оз. Карасьего мелкие глазчатые пятна расположены ближе к краю крыла. Кроме того, у особей с первого участка в целом больше пятен на переднем крыле из-за большей частоты встречаемости дискретных пятен (фенов P4 и P5) по сравнению с имаго со второго участка. Известно, что глазчатые пятна могут выполнять различные функции и в зависимости от этого могут подвергаться действию отбора в направлении уменьшения или увеличения размеров (Kodandaramaiah, 2011; Darporto et al., 2018), а проявление дискретных пятен в крыловом рисунке обусловлено эпигенетическими причинами и носит пороговый характер (Brakefield, van Noordwijk, 1985; Захарова, 2010).

На данном этапе исследования однозначно объяснить причины и закономерности наблюдае-

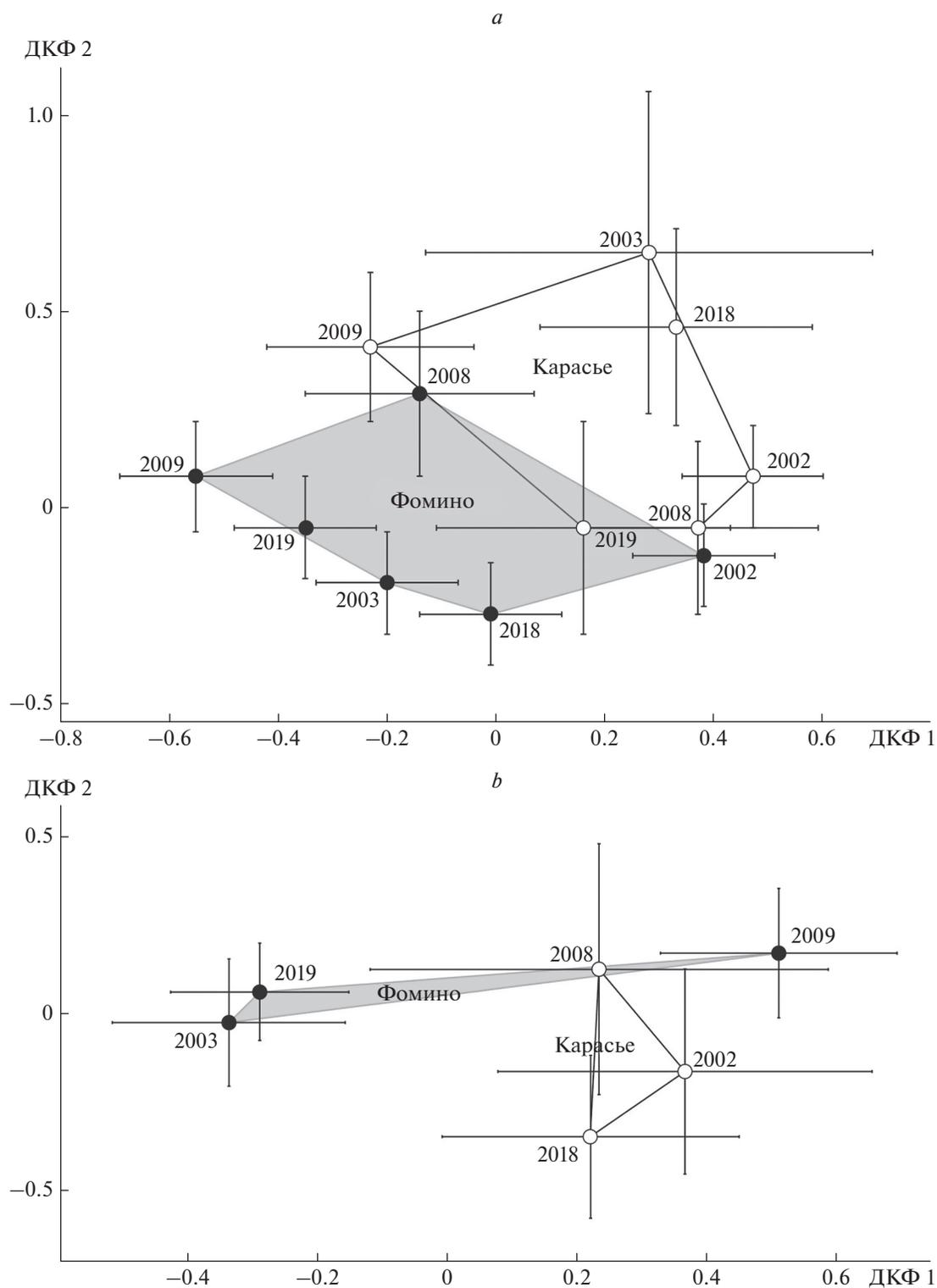


Рис. 5. Результаты канонического дискриминантного анализа изменчивости относительного размера глазчатых пятен в крыловом рисунке *A. hyperantus* (a) и *E. ligea* (b) из окрестностей Фомино и Карасьего. Приведены центры выборок с учетом величин стандартных ошибок.

мых морфологических различий затруднительно. Мы предполагаем, что обнаруженные нами различия между микропопуляциями, сохраняющиеся на протяжении относительно длительного периода времени (около 20 лет), свидетельствуют о синхронной реакции двух видов на действующие факторы среды и отбора. Поскольку морфологические различия наблюдаются в локальном пространственном масштабе (около 10 км между изучаемыми локалитетами), можно утверждать, что фрагментация среды обитания создает относительно эффективный изоляционный барьер для данных видов и существующей сети коридоров недостаточно для полного перемешивания особей из соседних микропопуляций. Тем не менее остается открытым вопрос, являются ли обнаруженные различия между микропопуляциями стабильными и каким-либо образом (генетически или эпигенетически) закрепленными, т.е. действительно ли произошла дифференциация микропопуляций, или же эти различия воспроизводятся из года в год как сходная фенотипическая реакция особей на развитие в сходных условиях среды в единой популяции, в пределах которой свободное перемещение особей затруднено.

Полученные нами результаты подтверждают предположение о большей изолированности популяций вида-специалиста *E. ligea* по сравнению с видом-генералистом *A. hyperantus*. Однако нами были исследованы всего два вида, и обнаруженные различия хотя и не противоречат выдвинутому предположению, могут объясняться случайностью. Для более строго подтверждения данного вывода необходимо исследовать большее количество пар видов генералист—специалист в различных группах дневных чешуекрылых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, как по форме и размерам крыла, так и по расположению и стабильности проявления глазчатых пятен в крыловом рисунке можно выделить достаточно обособленные микропопуляции у обоих видов. Изоляция микропопуляций временем и расстоянием создает предпосылки к формообразованию, что наглядно показано на примере бициклического вида-специалиста *E. ligea*. Исходная гипотеза об однородности популяции моновольтинного вида-генералиста *A. hyperantus* на обследованной территории не подтвердилась. Оказалось, что изоляция расстоянием также оказывается достаточна, если вид проявляет значительную степень оседлости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю признательность за помощь в сборе массового энтомологического материала Т.С. Ослиной, П.В. Рудоискателю, И.А. Солонкину,

Ю.М. Чибирияку, а также студентам Уральского федерального университета.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН АААА-А19-119031890087-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адаховский Д.А., 2014. Экологическая характеристика дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии. Топический аспект // Вестник Удмуртского университета. Вып. 4. С. 44–55.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Горбач В.В., 2012. Внутрипопуляционная изменчивость элементов рисунка на крыльях глазка цветочного *Aphantopus hyperantus* (Lepidoptera, Satyridae) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. № 6. С. 27–31.
- Горбач В.В., 2014. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Восточной Фенноскандии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет. 47 с.
- Захарова Е.Ю., 1998. Опыт использования спектров изменчивости для анализа гетерогенности природных популяций на примере *Aphantopus hyperantus* L. (Lepidoptera, Satyridae) // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Материалы Всерос. конф., 14–16 апреля 1998 г. Курган: Изд-во Курганского ун-та. С. 146–148.
- Захарова Е.Ю., 2008. Сезонная изменчивость крылового рисунка *Erebia ligea* L. (Lepidoptera: Satyridae) на Среднем Урале // Современные проблемы эволюции (сборник докладов): XXII Любищевские чтения. Т.2.: Секция экологии и биологии. Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т. С. 30–38.
- Захарова Е.Ю., 2010. Сезонная изменчивость длины крыла и глазчатых пятен в популяциях *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera, Satyridae) на Среднем Урале // Энтомологическое обозрение. Т. 89. № 2. С. 320–332.
- Захарова Е.Ю., Татаринов А.Г., 2016. Хроногеографический подход к анализу изменчивости бициклического вида *Erebia ligea* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) на Урале // Сибирский экологический журнал. № 3. С. 322–332.
- Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О., 2017. Морфологическая изменчивость крыла *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Satyridae) в бициклических и моновольтинных популяциях на Урале // Евразийский энтомологический журнал. Т. 16. Вып. 4. С. 344–352.
- Мухин В.А., Третьякова А.С., Тентина А.Ю., Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Гончарова Ю.В., Юдин М.М., Березина А.Я., 2003. Флора и растительность биологической станции Уральского государственного университета: учеб. пособие по летней полевой практике для студентов биол. фак. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 132 с.
- Новоженков Ю.И., 1989. Хронографическая изменчивость популяции // Журнал общей биологии. Т. 50. № 2. С. 171–183.

- Новоженев Ю.И., 1997. Половой диморфизм полиморфизма окраски у некоторых видов насекомых // Журнал общей биологии. Т. 58. № 1. С. 26–43.
- Погода и климат [электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=28440>. Дата обновления: 01.06.2020
- Рыжкова М.В., Лопатина Е.Б., 2016. Сезонный цикл развития бабочки *Aphantopus hyperantus* (L.) (Lepidoptera, Nymphalidae: Satyrinae) в Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. Т. 95. № 3. С. 449–472.
- Шкурихин А.О., Ослина Т.С., 2016. Сезонная изменчивость переднего крыла поливольтинных белянок *Pieris rapae* L. и *P. napi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в лесостепной зоне Южного Урала // Экология. № 3. С. 229–235.
- Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution” // Italian Journal of Zoology. V. 71. P. 5–16.
- Atkinson D., 1994. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? // Advances in Ecological Research. V. 25. P. 1–58.
- Beldade P., Peralta C.M., 2017. Developmental and evolutionary mechanisms shaping butterfly eyespots // Current Opinion in Insect Science. V. 19. P. 22–29.
- Billeter R., Sedivy I., Diekötter T., 2003. Distribution and dispersal patterns of the ringlet butterfly (*Aphantopus hyperantus*) in an agricultural landscape // Bulletin of the Geobotanical Institute ETH. V. 69, P. 45–55.
- Brakefield P.M., van Noordwijk A.J., 1985. The genetics of spot pattern characters in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) // Heredity. V. 54. P. 275–284.
- Breuker C.J., Gibbs M., van Dongen S., Merckx T., van Dyck H., 2010. The use of geometric morphometrics in studying butterfly wings in an evolutionary ecological context // Morphometrics for Nonmorphometricians. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. P. 271–287.
- Cassel-Lundhagen A., Tammaru T., Windig J.J., Ryrholm N., Nylin S., 2009. Are peripheral populations special? Congruent patterns in two butterfly species // Ecography. V. 32. P. 591–600.
- Cassel-Lundhagen A., Schmitt T., Wahlberg N., Sarvašová L., Konvička M., Ryrholm N., Kaňuch P., 2020. Wing morphology of the butterfly *Coenonympha arcania* in Europe: Traces of both historical isolation in glacial refugia and current adaptation // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 58. P. 929–943. <https://doi.org/10.1111/jzs.12360>
- Cardoso P., Barton P.S., Birkhofer K., Chichorro F., Deacon C. et al., 2020. Scientists’ warning to humanity on insect extinctions // Biological Conservation. V. 242. 108426. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108426>
- Dapporto L., Hardy P.B., Dennis R.L.H., 2018. Evidence for adaptive constraints on size of marginal wing spots in the grayling butterfly, *Hipparchia semele* // Biological Journal of the Linnean Society. V. XX. P. 1–15
- Gorbunov P., Kosterin O., 2007. The butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in nature. M.: Rodina & Fodio. V. 2. 408 p.
- Grill A., Polic D., Guariato E., Fiedler K., 2020. Permeability of habitat edges for Ringlet butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae, *Erebia* Dalman 1816) in an alpine landscape // Nota Lepidopterologica. V. 43. P. 29–41.
- Gutzwiller K.J. (ed.), 2002. Applying landscape ecology in biological conservation. N.Y.: Springer Science+Business Media. 518 p.
- Habel J.C., Trusch R., Schmitt T., Oehse M., Ulrich W., 2019. Long-term large-scale decline in relative abundances of butterfly and burnet moth species across south-western Germany // Sci. Rep. V. 9. 14921. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51424-1>
- Habel J.C., Ulrich W., Schmitt T., 2020. Butterflies in corridors: quality matters for specialists // Insect Conservation and Diversity. V. 13. P. 91–98.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. 9 p.
- Hanski I., 1999. Metapopulation Ecology. N.Y.: Oxford University Press. 313 p.
- Jugovic J., Zupan S., Bužan E., Čelik T., 2018. Variation in the morphology of the wings of the endangered grass-feeding butterfly *Coenonympha oedippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in response to contrasting habitats // European Journal of Entomology. V. 115. P. 339–353.
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. V. 11. P. 353–357.
- Kodandaramaiah U., 2011. The evolutionary significance of butterfly eyespots // Behavioural Ecology. V. 22. P. 1264–1271.
- Komonen A., Grapputo A., Kaitala V., Kotiaho J., Paivinen J., 2004. The role of niche breadth, resource availability and range position on the life history of butterflies // Oikos. V. 105. P. 41–54.
- Marcus J.M., 2019. Evo-Devo of butterfly wing patterns // Evolutionary developmental biology. Nuno de la Rosa L., Müller G. (eds). Cham: Springer International Publishing. P. 1–14.
- Mitteroecker P., Gunz P., 2009. Advances in geometric morphometrics // Evolutionary Biology. V. 36. P. 235–247.
- Nijhout H.F., 1990. A comprehensive model for colour pattern formation in butterflies // Proceedings of The Royal Society of London. B. V. 239. P. 81–113.
- Paučulova L., Dzurinka M., Semeláková M., Csanády A., Panigaj L., 2018. Phylogeography, genetic structure and wing pattern variation of *Erebia pronoe* (Esper, 1780) (Lepidoptera: Nymphalidae) in Europe // Zootaxa. V. 4441. № 2. P. 279–297.
- Pollard E., Yates T.J., 1993. Monitoring butterflies for ecology and conservation. London: Chapman and Hall. 274 p.
- Poniatowski D., Stuhldreher G., Löffler F., Fartmann T., 2018. Patch occupancy of grassland specialists: habitat quality matters more than habitat connectivity // Biological Conservation. V. 225. P. 237–244.
- Powney G.D., Broaders L.K., Oliver T.H., 2012. Towards a measure of functional connectivity: local synchrony matches small scale movements in a woodland edge butterfly // Landscape Ecol. V. 27. P. 1109–1120.
- Rasband W.S., 2014. ImageJ [electronic resource]. Режим доступа: <http://imagej.nih.gov/ij/>. Дата обновления: 02.08.2020
- Rohlf F.J., 2017. TpsDig version 2.29 [electronic resource]. Режим доступа: <https://life.bio.sunysb.edu/morph/>. Дата обновления: 02.08.2020
- Roth T., Strebel N., Amrhein V., 2014. Estimating unbiased phenological trends by adapting site-occupancy models // Ecology. V. 95. № 8. P. 2144–2154.

- Saarinen K., Jantunen J., 2005. Grassland butterfly fauna under traditional animal husbandry: contrasts in diversity in mown meadows and grazed pastures // *Biodiversity and Conservation*. V. 14. P. 3201–3213.
- Saarinen K., Valtonen A., Jantunen J., Saarnio S., 2005. Butterflies and diurnal moths along road verges: does road type affect diversity and abundance? // *Biological Conservation*. V. 123. P. 403–412.
- Sanzana M.-J., Parra L.E., Sepúlveda-Zúñiga E., Benítez H.A., 2013. Latitudinal gradient effect on the wing geometry of *Auca coctei* (Guérin) (Lepidoptera, Nymphalidae) // *Revista Brasileira de Entomologia*. V. 57. № 4. P. 411–416.
- Schielzeth H., Nakagawa S., 2013. Nested by design: model fitting and interpretation in a mixed model era // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 4. P. 14–24.
- Schneider C., Fry G., 2001. The influence of landscape grain size on butterfly diversity in grasslands // *Journal of Insect Conservation*. V. 5. P. 163–171.
- Schwanwitsch B.N., 1924. On the groundplan of the wing pattern in nymphalids and certain other families of rhopalocerous Lepidoptera // *Proc. Zool. Soc. London B*. V. 34. P. 509–528.
- Sekimura T., Nijhout H.F. (eds.), 2017. Diversity and evolution of butterfly wing patterns. An integrative approach. Singapore: Springer. 320 p.
- Settele J., Kudrna O., Harpke A., Kühn I., van Swaay C. et al., 2008. Climatic risk atlas of European butterflies. Sofia-Moscow: Pensoft. 712 p.
- Sheets H., 2003. IMP – Integrated Morphometrics Package [electronic resource]. Режим доступа: <https://www.animal-behaviour.de/imp/>. Дата обновления: 17.06.2021
- Sutcliffe O.L., Thomas C.D., Peggie D., 1997. Area-dependent migration by ringlet butterflies generates a mixture of patchy population and metapopulation attributes // *Oecologia*. V. 109. P. 229–234.
- Valtonen A., Saarinen K., 2005. A highway intersection as an alternative habitat for a meadow butterfly: effect of mowing, habitat geometry and roads on the ringlet (*Aphantopus hyperantus*) // *Ann. Zool. Fennici*. V. 42. P. 545–556.
- Van Swaay C.A.M., Warren M.S., Lois G., 2006. Biotope use and trends of European butterflies // *J. Insect Conserv.* V. 10. P. 189–209.
- Viljur M.-L., Teder T., 2018. Disperse or die: Colonisation of transient open habitats in production forests is only weakly dispersal-limited in butterflies // *Biological Conservation*. V. 218. P. 32–40.
- Warren B.C.S., 1936. Monograph of the genus *Erebia*. London: British museum of natural history. 407 p.
- Zakharova E.Yu., 2000. Phenotypic variability of eyespots as homologous wing pattern elements in satyrs (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) // *Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia*. Section “Diversity of the fauna of North Eurasia” (August 21–26, 2000). V. 3, Part 1. Novosibirsk: IC&G. P. 113–115.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L., 2004. Geometric morphometrics for biologist: a primer. N.Y.: Elsevier Acad. Press. 443 p.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE SATYRID BUTTERFLIES, *APHANTOPUS HYPERANTUS* AND *EREBIA LIGEA* (LEPIDOPTERA, SATYRIDAE) IN ALLOPATRIC AND ALLOCHRONOUS MICROPOPULATIONS

E. Yu. Zakharova^{1,*}, A. O. Shkurikhin¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia*

*e-mail: zakharova@ipae.uran.ru

The variability of morphological traits (the shape and size of the forewing, and the location, number and diameter of eyespots in the submarginal band of the wing pattern) was studied and analyzed in two species of Satyridae, *Aphantopus hyperantus* (Linnaeus 1758) and *Erebia ligea* (Linnaeus 1758), that live together in the same places in the Sverdlovsk Region, Urals. The micropopulations of the monovoltine generalist species, *A. hyperantus* are assumed to be weakly isolated and are phenotypically homogeneous because they live in places that are only slightly separated from one another (about 10 km apart) within the same forested area, but remaining united by a common network of corridors (roads, glades). In contrast, the micropopulations of the bicyclic specialist species, *E. ligea* are isolated to a greater extent and, accordingly, are more strongly differentiated phenotypically. Phenetic methods, as well as traditional and geometric morphometrics were used when analyzing the variability of the morphological traits. In both species, significant differences between micropopulations were found in wing shape and size, as well as in the location and stability of eyespots in the wing pattern. As expected, the isolation of micropopulations through time and distance could have led to micropopulation differentiation in *E. ligea*. The initial hypothesis concerning the homogeneity of the *A. hyperantus* population in the territory surveyed was not confirmed. Distance isolation appears to be sufficient if the species is significantly sedentary and fails in seeking the existing corridors for dispersion.

Keywords: metapopulation, isolation, variation, wing, *Aphantopus hyperantus*, *Erebia ligea*

УДК 595.775;591.69-932

БЛОХИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В ГОРАХ ЮЖНОГО КАЗАХСТАНА

© 2021 г. М. В. Кулемин^а*, Л. П. Рапопорт^а, Ж. Б. Кобешова^а,
З. С. Бекжанова^а, К. Н. Ауезов^а

^аШымкентская противочумная станция Министерства здравоохранения,
Шымкент, 160013 Казахстан

*e-mail: kmaxim.75@mail.ru

Поступила в редакцию 05.12.2018 г.

После доработки 01.02.2021 г.

Принята к публикации 13.03.2021 г.

Приведены данные по структуре фауны блох грызунов на горных хребтах Южного Казахстана (Угамском, Таласском, Каратау), полученные при эпизоотологическом обследовании. По многолетним данным (2007–2017 гг.), на мышевидных грызунах паразитируют 20 видов блох. Самая богатая фауна блох отмечена на Угамском хребте – 15 видов, несколько меньше на Таласском хребте – 12, в Каратау всего 6 видов. Наиболее распространена блоха лесной мыши *Leptopsylla taschenbergi* Wagn. 1898, встречающаяся на всех горных хребтах и на большинстве прокормителей. Видовой состав блох, паразитирующих на мышевидных грызунах, имеет региональные особенности. Наиболее богата фауна блох на лесной мыши на Угамском хребте, на домовой мыши и киргизской полевке – на Таласском хребте, на арчовой полевке – на Угамском и Таласском хребтах. Численность блох на всех грызунах очень низкая. Наиболее значительна она на лесных мышах на Угамском хребте и в Каратау, так же на киргизской полевке – на Таласском хребте. Однако везде – менее одной блохи на прокормителя. Зараженность блох мышевидных грызунов чумой, установленная в киргизской части Таласского хребта, в горах Южного Казахстана не выявлена. Изучение эпизоотологического значения блох будет продолжено.

Ключевые слова: блохи, грызуны, видовой состав, обилие, доминирование, эпизоотическое значение

DOI: 10.31857/S0044513421080079

Горы Южного Казахстана представляют собой периферийные отроги Западного Тянь-Шаня и включают Каратау, Угамский и Таласский хребты. Находящаяся в пределах Кыргызстана восточная часть Таласского хребта является природным очагом чумы. Впервые возбудитель чумы был выделен от красного сурка (*Marmota caudate* Geof.) на прилежащей к Южно-Казахстанской области территории (Сагимбеков и др., 1980). В дальнейшем возбудитель чумы и положительные серологические реакции были получены здесь также от лесных мышей. На территории Кыргызстана носителями возбудителя чумы, кроме красного сурка, являются доминирующие виды мышевидных грызунов (лесная мышь, серебристая полевка, серый хомячок) и их блохи (*Amphipsylla primaris primaris* J. et R. 1915, *Neopsylla teratura* Roths. 1913, *Pectinocetus nemorosus* Tifl. 1937, *Amphipsylla anceps* Wagn. 1930) (Шварц, 1987; Паспорт регионов Казахстана по особо опасным инфекциям, 2015). В Южно-Казахстанской части

Таласского хребта возбудитель чумы не обнаружен. Из грызунов, возможных носителей микроба чумы, в Южно-Казахстанской части Таласского хребта обитают красный сурок, туркестанская крыса, домовая мышь, лесная мышь, серый хомячок, киргизская полевка, серебристая полевка, лесная соня (Рапопорт, Путятин, 2004).

Фауна блох мало изучена. В настоящее время имеется всего одна работа (Нуриев и др., 2004), содержащая отдельные сведения по фауне блох мышевидных грызунов в горах Южного Казахстана. Цель настоящей статьи – определить общие черты, региональные особенности и эпизоотическое значение фауны блох мышевидных грызунов в горных регионах Южного Казахстана.

Наблюдения проводились в пределах Южно-Казахстанской обл. (ЮКО) в ходе эпизоотологического обследования в летний период 2007 – 2017 гг. Обследовались горные хребты Угамский и Таласский на юге и Каратау на севере области, на высотах от 800 до 2700 м над ур. м. Грызунов от-

Таблица 1. Видовой состав блох мышевидных грызунов на горных хребтах Южного Казахстана

Виды блох	Угамский хребет	Таласский хребет	Каратау
<i>Amphipsylla kuznetzovi</i> Wagn. 1912	+	+	
<i>Amphipsylla phaiomydis phaiomydis</i> Ioff 1946	+		
<i>Amphipsylla rossica</i> Wagn. 1912	+	+	+
<i>Amphipsylla primaris primaris</i> J. et R. 1915	–	+	
<i>Ctenophthalmus assimilis</i> Tasch. 1880	+	+	+
<i>Frontopsylla ambigua</i> Fedina 1946	+	+	
<i>Frontopsylla elata</i> J. et R. 1915	+	+	+
<i>Frontopsylla ornata</i> Tifl. 1937	+		
<i>Frontopsylla protera</i> Wagn. 1932	–	+	
<i>Leptopsylla taschenbergi</i> Wagn. 1898	+	+	+
<i>Leptopsylla segnis</i> Schönherr 1811	–	+	
<i>Nosopsyllus caspius</i> Tifl. 1937	+	+	
<i>Nosopsyllus punjabensis</i> J. et R. 1921	+		
<i>Nosopsyllus sciororum asiaticus</i> Ioff 1936	+	+	
<i>Nosopsyllus simla</i> J. et R. 1921	+		
<i>Nosopsyllus laeviceps laeviceps</i> Wagn. 1909			+
<i>Neopsylla pleskei ariana</i> Ioff 1946	+		
<i>Neopsylla mana</i> Wagn. 1927	+		
<i>Pectinocentrus nemorosus</i> Tifl. 1937	+	+	
<i>Xenopsylla conformis</i> Wagn. 1903	–		+
Итого видов	15	12	6

лавливали давилками “Геро”, выставляемыми во второй половине дня, собирали рано утром, помещали в бязевые мешочки и направляли в лабораторию, где проводили сбор блох, определение их видовой принадлежности и бактериологическое исследование (Руководства по профилактике чумы в Среднеазиатском пустынном очаге, 1992).

Индекс доминирования различных видов блох рассчитывали как долю особей данного вида, выраженную в процентах, от общего количества обнаруженных блох (Руководства по профилактике чумы в Среднеазиатском пустынном очаге, 1992). Индекс обилия определяли как число блох данного вида на одну особь хозяина. Всего было собрано и определено до вида 825 экз. блох с 2845 мышевидных грызунов 9 видов, исследовано на наличие возбудителя чумы 760 блох.

На мышевидных грызунах, обитающих на горных хребтах Южного Казахстана, обнаружено 20 видов блох (табл. 1).

Как видно из табл. 1, наиболее богатая фауна блох отмечается на Угамском хребте. Несколько меньше видов зарегистрировано на Таласском

хребте. Хребет Каратау характеризуется бедностью фауны этих эктопаразитов. Вероятно, это связано с различными условиями обитания их прокормителей. Климатические условия расположенных в непосредственной близости друг от друга Угамского и Таласского хребтов характеризуются значительным количеством осадков, достигающими местами до 800–1000 мм в год и имеющие обширные участки мезофильной растительности, в том числе широколиственные леса (Чупахин, 1968; “Казахстан”, 1969). В горах Каратау, прилежащих к пустыне Мойынкум, в условиях недостаточного увлажнения формируются, в основном, полупустынные ландшафтные пояса (Чупахин, 1968). Влияние условий обитания прокормителей на видовой состав их блох отмечалось, в частности, нами ранее для северной и южной подзоны пустынь (Рапопорт и др., 2010).

Наиболее широко распространены блохи лесной мыши *Leptopsylla taschenbergi* Wagn. 1898, встречающиеся на всех горных хребтах и на большинстве прокормителей (табл. 2). Они обнаружены на 6 из 9 видов грызунов. *L. taschenbergi* повсе-

Таблица 2. Индексы доминирования видов блох в сборах (%)

Вид хозяина (грызуна)	Место сбора	Собрано блох	Виды блох																	
			<i>Amphipsylla kuznetzovi</i>	<i>Amphipsylla phatomysidis</i>	<i>Amphipsylla rossica</i>	<i>Amphipsylla primaris</i>	<i>Ctenophthalmus assimilis</i>	<i>Frontopsylla ambigua</i>	<i>Frontopsylla elata</i>	<i>Frontopsylla ornata</i>	<i>Leptopsylla taschenbergi</i>	<i>Leptopsylla segnis</i>	<i>Nosopsyllus caspius</i>	<i>Nosopsyllus punjabensis</i>	<i>Nosopsyllus sciororum</i>	<i>Nosopsyllus simla</i>	<i>Neopsylla pleskei</i>	<i>Neopsylla mana</i>	<i>Pectinocentrus nemorosus</i>	<i>Xenopsylla conformis</i>
Лесная мышь (<i>Apodemus sylvaticus</i> Linnaeus 1758)	1	320	2.5	0.3	0.3	0.5	0.9	4.1	2.2	0.3	72.0	*	3.4	0.3	3.1			0.3	10.9	
	2	214	4.2	3.3	3.3	1.4	3.3	0.5	78.9	81.1	78.9	4.7	0.5						2.8	
	3	186		1.4		6.3			98.4											0.5
Домовая мышь (<i>Mus musculus</i> Linnaeus 1758)	1	16	6.3								*								6.3	
	2	2																		
	3	2																		
Серый хомячок (<i>Cricetulus migratorius</i> Pallas 1773)	1	1																		*
	2	1																		
	3	1																		
Киргизская полевка (<i>Microtus kirgisorum</i> Ognev 1950)	1	13	22.8		7.6	7.6	46.2			7.6	7.6									
	2	5				40	40	20	20	20	20								6.7	20
	3	5																		
Арочная полевка (<i>Microtus juldaschi</i> Severtzov 1879)	1	15	6.7		29.7	26.8	26.8	6.7	6.7	46.7	46.7									
	2	37	5.4			24.3	24.3			21.6	21.6									6.7
	3	2				*	*			*	*									
Серебристая полевка (<i>Atilicola argentatus</i> Severtzov 1879)	1	1			*					*	*									
	2	2																		
	3	1																		
Общественная полевка (<i>Microtus socialis</i> Pallas 1771)	1																			
	2																			
	3																			
Лесная соня (<i>Dryomys nitedula</i> Pallas 1779)	1	6				*	*			*	*									
	2	1																		
	3	1																		
Туркестанская крыса (<i>Rattus turkestanicus</i> Satunin 1902)	1	2	18																	*
	2	26																		*
	3																			

Примечания. Место сбора: 1 — Угамский хребет, 2 — Таласский хребет, 3 — хребет Карагау. * — единичные экземпляры.

Таблица 3. Число видов блох на разных грызунах

Вид хозяина (грызуна)	Угамский хребет	Таласский хребет	Хребет Каратау
Лесная мышь	13	10	3
Домовая мышь		4	1
Серый хомячок	1		1
Киргизская полевка		6	4
Арчовая полевка	6	6	1
Серебристая полевка	1	1	1
Лесная соня	3	1	1
Туркестанская крыса	2		

местно доминирует на основном хозяине (табл. 2). В наших сборах эти блохи составили 70.7%. Этот вид блох найден также на киргизской полевке на Угамском хребте и в Каратау, на арчовой полевке на Таласском и Угамском хребтах. В единичных экземплярах *L. taschenbergi* обнаружен на серебристой полевке и на лесной сонне. Не обнаружены эти блохи на сером хомячке, общественной полевке, туркестанской крысе, а также на домашней мыши на Угамском и Таласском хребтах.

На домашней мыши на Таласском хребте паразитирует почти исключительно *Leptopsylla segnis* Schönhegg 1811. На Угамском хребте, из-за незначительного объема сборов (166 экз.), блох на домашней мыши не найдено. В Каратау на грызунах указанного вида найдено всего два экземпляра *L. taschenbergi*. На киргизской полевке, обитающей на Угамском хребте, блохи не найдены. На Таласском хребте и в Каратау на ней доминирует *Stenophthalmus assimilis* Tasch. 1880. На арчовой полевке на Угаме доминирует блоха лесных мышей *L. taschenbergi*, а в сборах с Таласского хребта наиболее высокие индексы доминирования наблюдались у *Amphipsylla rossica* и *C. assimilis* (табл. 2).

С серого хомячка, серебристой полевки, лесной сонны, туркестанской крысы сняты единичные экземпляры блох (табл. 2), что не позволяет определить индекс доминирования. На общественной полевке блохи не обнаружены.

Индекс сходства (Беклемишев, 1970) фаун блох (выраженное в процентах отношение числа видов, общих для двух рассматриваемых фаун, к суммарному числу всех видов, учтенных в этих фаунах) равен для Угамского и Таласского хреб-

тов 0.33, для Угамского хребта и Каратау – 0.19, для Таласского хребта и Каратау – 0.22.

Как видно из табл. 3, число видов блох, паразитирующих на одних и тех же грызунах на разных хребтах, не одинаково. Наиболее богата фауна блох на лесной мыши на Угамском хребте, на домашней мыши – на Таласском хребте, на киргизской полевке – на Таласском хребте, на арчовой полевке – на Угамском и Таласском хребтах.

Индексы обилия блох на всех осмотренных грызунах менее единицы. Наиболее значительны они на лесной мыши на Угамском хребте и в Каратау, а также на киргизской полевке на Таласском хребте. Однако везде значения этих индексов менее единицы. На остальных прокормителях индексы обилия в большинстве случаев менее 0.1 или блох обнаруживали в единичных экземплярах (табл. 4). Лабораторное исследование блох на чуму дало отрицательный результат.

Структура фауны блох мышевидных грызунов в горах южного Казахстана характеризуется рядом региональных особенностей. Наиболее значительные различия в структуре фауны наблюдаются между хребтом Каратау, который обладает обедненным видовым спектром блох, и хребтами Угамский и Таласский.

Низкий индекс обилия блох в случае наличия возбудителя чумы в значительной степени снижает интенсивность его пассирования и возможность обнаружения. Не исключено, что зараженность чумой блох мышевидных грызунов на обследованной нами части Таласского хребта все-таки имеет место, но не выявлена при проведении разовых кратковременных (менее 30 дней) обследований. Дополнительного эпизоотологи-

ческого изучения требуют также хребты Угамский и Каратау.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.*, 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 501 с.
- Назаревский О.Р., Федерович Б.А.*, 1969. Казахстан. М.: Наука. 477 с.
- Нуриев Х.Х., Рапопорт Л.П., Шокпуртов Т.М., Орлова Л.М., Дуйсенбиев Д.М.*, 2004. Материалы по блохам грызунов горных районов Южного Казахстана // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. С. 66–70.
- Паспорт регионов Казахстана по особо опасным инфекциям, 2015. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. Вып. 1 (31). 180 с.
- Рапопорт Л.П., Мельничук Е.А., Орлова Л.М., Нуриев Х.Х.*, 2010. Сравнительный анализ фауны блох и их эпизоотического значения в пустынях Южного Казахстана // Зоологический журнал. Т. 89. № 9. С. 1087–1097.
- Рапопорт Л.П., Путятин В.В.*, 2004. Материалы по фауне грызунов на хребтах Южного Казахстана // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. Вып. 5. С. 91–93.
- Руководство по профилактике чумы в Среднеазиатском пустынном очаге, 1992. Алма-Ата. 144 с.
- Сагимбеков У.А., Рапопорт Л.П., Ветров Ф.Е., Пошевина Г.О.*, 1980. О выделении возбудителя чумы в Таласском Алатау (Западный Тянь-Шань) // Профилактика особо опасных инфекций. Саратов. С. 11–15.
- Чупахин В.М.*, 1968. Физическая география Казахстана. Алма-Ата: Мектеп. 260 с.
- Шварц А.В.*, 1987. Блохи Северной Киргизии в связи с их ролью в эпизоотологии чумы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата. 22 с.

FLEAS OF MOUSE-LIKE RODENTS IN THE MOUNTAINS OF SOUTHERN KAZAKHSTAN

M. V. Kulemin^{1,*}, L. P. Rapoport¹, Zh. B. Kobeshova¹, Z. S. Bekzhanova¹, K. N. Aueзов¹

¹*Shymkent Anti-Plague Station, Ministry of Health, Shymkent, 160013 Kazakhstan*

**e-mail: kmaxim.75@mail.ru*

Data on the structure of the flea fauna of rodents obtained during an epizootic survey in the Ugam, Talass and Karatau mountain ranges, southern Kazakhstan are presented. According to long-term observations (2007–2017), 20 flea species are shown to parasitize mouse-like rodents there. The richest flea fauna is noted in the Ugam Mountain Ridge: 15 species, followed by 12 species in the Talass Mt. Ridge, vs. only 6 species in the Karatau Mountains. The most widespread flea species on the Wood mouse is *Leptopsylla taschenbergi* Wagn. 1898, found in all mountain ranges and on most hosts. The species composition of the fleas parasitizing the mouse-like rodents is characterized by a number of regional features. The richest flea fauna found on the Wood mouse is in the Ugam Mt. Ridge, that both on the House mouse and the Kyrgyz vole is in the Talass Mt. Ridge, and that on the arched vole is in the Ugam and Talass mountain ridges. The numbers of fleas on all rodents are very low, being the highest on wood mice in the Ugam and Karatau mountains, as well as on the Kyrgyz vole in the Talass Mt. Ridge. However, there is less than one flea per host everywhere. No plague infection of fleas on mouse-like rodents revealed in the Kyrgyz part of the Talass Mt. Ridge has been found in the mountains of southern Kazakhstan. Research on the epizootic significance of fleas will be continued.

Keywords: flea, rodents, species composition, domination, epizootic significance

УДК 597.551.21;591.461.2

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК МЕЗОНЕФРОСА КАРАСЯ (*CARASSIUS GIBELIO*, CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ СОЛЕННОСТИ

© 2021 г. Е. А. Флёрова^{a, b, *}, Е. Г. Евдокимов^{a, b}

^aЯрославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства – филиал ФНЦ “ВИК имени В.Р. Вильямса”, Ярославль, 150517 Россия

^bЯрославский государственный университет имени П.Г. Демидова, Ярославль, 150003 Россия

*e-mail: katarinum@mail.ru

Поступила в редакцию 20.07.2020 г.

После доработки 16.08.2020 г.

Принята к публикации 17.08.2020 г.

Исследовали ультраструктуру мезонефроса 12 экземпляров половозрелых особей *Carassius gibelio* Bloch 1782, обитающих в пресноводном пруду Финогенов и в среднем течении реки Хара с соленостью воды 6‰. Водоемы относятся к бассейну реки Волга. Показано, что незначительное увеличение солености водоема до 6‰ вызывает в первую очередь изменения количественных характеристик митохондрий лейкоцитов и всех типов эпителиальных клеток, а также специализированных типов включений в эозинофилах, макрофагах, проксимальных канальцах I типа и дистальных канальцах нефрона. Обнаружены изменения в ядерных структурах некоторых типов клеток интерстиция и эпителиоцитах. В канальцах нефрона зарегистрированы эпителиоциты меньших размеров, в эпителиоцитах канальцев – более развитый гладкий эндоплазматический ретикулум, меньшая длина щеточной каемки клеток проксимального канальца. При изменении солености уменьшается площадь почечных телец, капилляров клубочка и подоцитов, а также изменяются толщина базальной мембраны и массопередача в почечных тельцах и канальцах. Цитологические перестройки при переходе стеногалянного пресноводного вида в солоноватую воду свидетельствуют о высокой адаптационной способности клеточных структур мезонефроса.

Ключевые слова: пресноводные рыбы, адаптационная способность, лейкоциты, эпителиоциты, почка

DOI: 10.31857/S0044513421100056

Изменения условий водной среды обуславливают (при сохранении генотипа) фенотипическую изменчивость, которая обеспечивает адаптацию организма к нагрузке гетерогенной среды, в том числе к увеличению солености водоемов (Mazzarella et al., 2015; Komoroske et al., 2016; Sund et al., 2018; Verhille et al., 2016).

Большинство исследований посвящены изучению компенсаторных морфологических перестроек в жабрах и почках – органах, являющихся базисом для осуществления осморегуляторной функции мигрирующих лососевых рыб в связи со сменой места обитания (Folmar, Dickhoff, 1980; Maksimovich et al., 2000). Изучены также структурные перестройки клеток жабр рыб при увеличении солености в лабораторных условиях (Yang et al., 2017). Комплексные работы по изучению особенностей ультраструктуры клеток, образующих ткани почек рыб (как лабораторных живот-

ных, так и особей из природных популяций), при изменении солености отсутствуют.

Цель исследования – описать тонкое строение клеток, образующих интерстиций и нефроны почек, для особей популяции *Carassius gibelio* Bloch 1782, обитающей в водотоках с различным уровнем солености.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы выборки половозрелых диплоидных самок *Carassius gibelio* Bloch 1782, возраста 5+, 6+. Пробы отбирали в летний период (июль–август) в пресноводном пруду Финогенов, который является истоком р. Хара (участок 1) и в среднем течении р. Хара (участок 2) – наиболее крупном притоке озера Эльтон, обладающем уникальными свойствами засоления (Буркова, 2011; Зинченко и др., 2017; Гусаков, 2019) (рис. 1). Общая минерализация участка 2 составляет 6‰.

Река Хара является водотоком с медленным течением и асимметричной долиной. Минерализация реки преимущественно представлена хлоридно-натриево-кальциевыми и сульфатными ионами (Гусаков, 2019). Смешение пресных вод реки с солеными водами озера в устье реки создает плавный градиент солености в притоках озера Эльтон (Буркова, 2011; Гусаков, 2019). Такие условия позволили отобрать особей из популяции, обитающей при различных уровнях солености. Всего для исследования было отобрано 29 экз. У особей измеряли длину и массу, отбирали чешую для определения возраста, проводили забор крови из хвостовой вены для определения плоидности. По стандартной методике изготавливали мазки-отпечатки крови. Затем рыбу вскрывали, определяли пол, из срединной части мезонефроса иссекали небольшие фрагменты ткани, фиксировали по стандартной для электронной микроскопии методике (Тимакова и др., 2014). В лабораторных условиях мазки-отпечатки крови анализировали под микроскопом МИКМЕД-6, измеряли площадь эритроцитов и их ядер. Заключение по плоидности для каждого экземпляра рыб производили как минимум по 14 эритроцитам. По результатам биологического и цитометрического анализов были отобраны 12 одноразмерных, однополых экземпляров карася, которые по морфометрическим показателям эритроцитов периферической крови соответствовали диплоидным особям (Sezaki et al., 1977; Межжерин, Лисецкий, 2004). Первая группа, 6 экз., длина 18.6 ± 0.32 см, масса 298 ± 5.77 г, место вылова – пресноводный пруд Финогенов. Вторая группа, 6 экз., длина 18.3 ± 0.42 см, масса 297 ± 5.36 г, место вылова – среднее течение р. Хара.

Ультратонкие срезы готовили на микротоме Leica EM UC7 и просматривали под микроскопом JEM 1011 (Тимакова и др., 2014). С каждого среза получали цифровые фотографии. С помощью программы J Micro Vision v 1.2.7 на фотографиях измеряли площадь почечного тельца и просвета его капилляров, клеток и их ядер, гетерохроматина, органелл и включений. Измеряли линейные размеры ядерных пор, канальцев гладкого эндоплазматического ретикула, эпителиоцитов, базальной мембраны, полости почечного тельца, зоны эндоцитоза эпителиоцитов, щеточной каемки проксимальных канальцев. Подсчитывали количество митохондрий, ядрышек, включений.

Для анализа эффективности массопередачи через стенку эпителиоцитов использовали расчет эффективности диффузионного потока, основыва-

ясь на преобразованном уравнении закона диффузии Фика:

$$M_1 \frac{h_1}{A_1} = M_2 \frac{h_2}{A_2},$$

где: M_1 – среднее количество вещества, проходящего через стенку канальца в первой группе карасей; M_2 – среднее количество вещества, проходящего через стенку канальца во второй группе карасей; A_1 – средняя площадь диффузии, через которую идет перенос вещества в канальцах первой группы карасей, мкм^2 ; A_2 – средняя площадь диффузии, через которую идет перенос вещества в канальцах второй группы карасей, мкм^2 ; h_1 – средняя толщина стенки канальца первой группы карасей, мкм ; h_2 – средняя толщина стенки канальца второй группы карасей, мкм .

При статистической обработке вычисляли средние значения и их стандартные ошибки ($M \pm m$). Соответствие нормальному распределению оценивали с помощью критерия Шапиро–Уилка (W) (Shapiro–Wilk's test). Для оценки значимости различий использовали t -критерий Стьюдента (two-tailed Students t -test) при условии нормального распределения выборочных данных. При несоблюдении данных условий применяли U -критерий Манна–Уитни (Mann–Whitney U -test). В качестве критического уровня значимости принимали $p \leq 0.05$. Статистический анализ проводили в ПО StatSoft, Inc. (2011) STATISTICA 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследования показали, что клетки интерстиция мезонефроса (лимфоциты, макрофаги, нейтрофилы, эозинофилы, клетки с радиально расположенными везикулами), а также структуры, образующие нефрон, имеют единый план строения у рассматриваемых групп карасей.

Лимфоциты – клетки, наиболее часто встречающиеся в интерстиции мезонефроса исследованных особей. Лимфоциты имеют наименьшие размеры среди лейкоцитов, по площади клеток и ядер караси первой и второй групп различаются незначительно. Ядро занимает практически весь объем клетки. Статистически значимых различий в количестве ядрышек и ширине ядерных пор не обнаружено. Гетерохроматин ядра в лимфоцитах особей второй группы более конденсирован, по сравнению с аналогичным гетерохроматином в лимфоцитах особей первой группы. Обнаружены складчатые мембраны ядер лимфоцитов карасей второй группы, по сравнению с особями первой группы мембраны ядер лимфоцитов гладкие. Цитоплазма содержит митохондрии. На срезах лимфоцитов особей первой группы обнаружена лишь одна митохондрия, тогда как количество митохондрий на срезах клеток особей второй группы

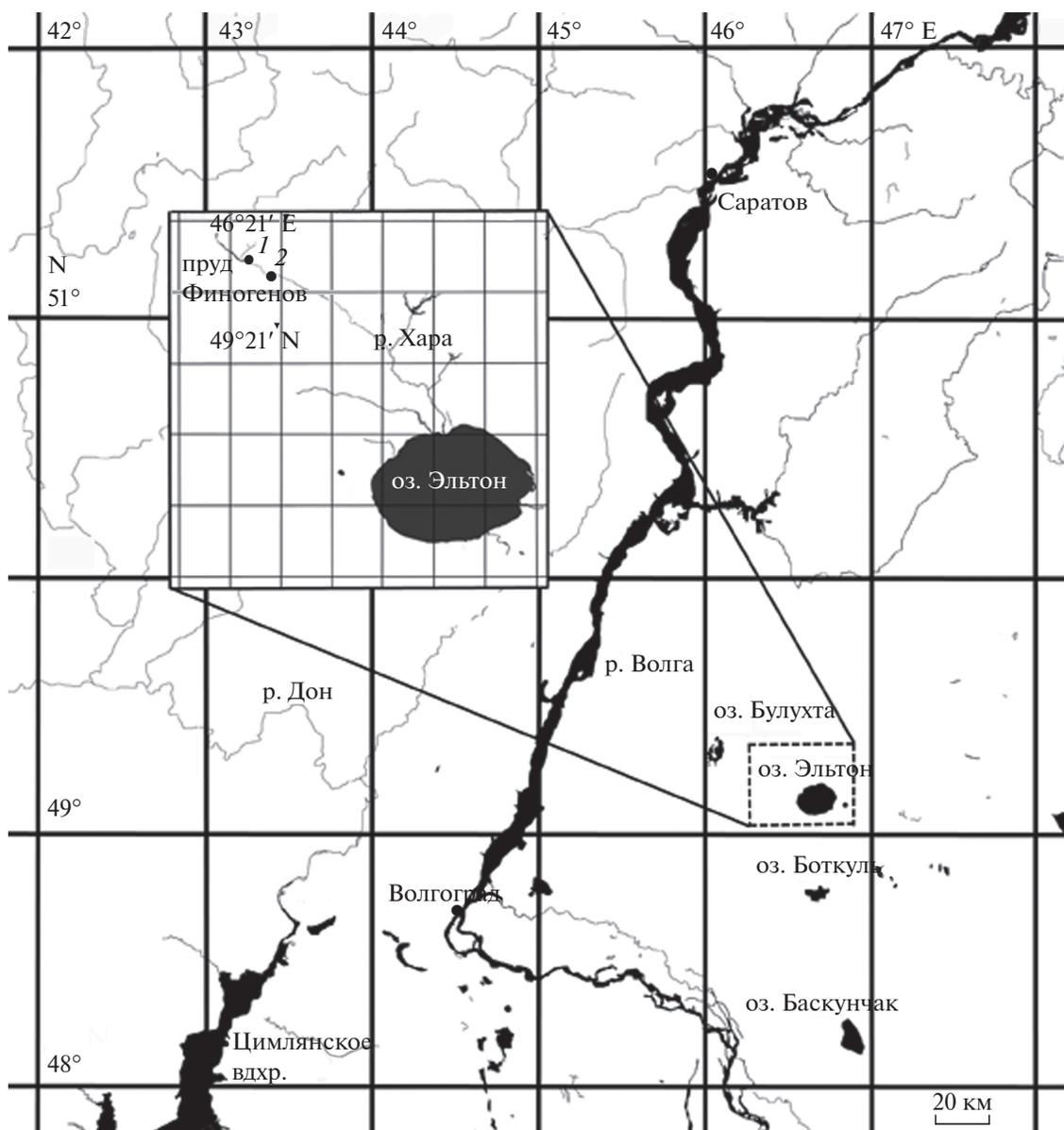


Рис. 1. Точки отбора проб: 1 – пруд Финогонов, 2 – река Хара.

достигает четырех штук. Площадь митохондрий лимфоцитов карасей второй группы статистически значительно превышает данный показатель для клеток карасей первой группы (табл. 1; рис. 2а, 2б).

Плазматические клетки вне зависимости от среды обитания – в форме овала с эксцентрично расположенным округлым ядром. Гетерохроматин ядра клеток карасей второй группы более конденсирован, по сравнению с клетками карасей первой. Цитоплазма клеток содержит митохондрии, лизосомы и шероховатый эндоплазматический ретикулум, который в клетках особей второй группы развит в большей степени по сравнению с клетками особей первой группы. На срезах плазматических клеток карасей второй груп-

пы обнаружены митохондрии и лизосомы большей площади по сравнению с субклеточными структурами карасей первой группы. Статистически значимых различий в площади ядра, количестве ядрышек, митохондрий и лизосом, ширине ядерных пор не обнаружено (табл. 1; рис. 2с, 2д).

Макрофаги рассматриваемых групп карасей – крупные овальные клетки, с эксцентрично расположенным ядром, содержащим большое количество ядрышек (от 5 до 10 штук). Гетерохроматин глыбчатый, более конденсированный в ядрах особей второй группы, локализуется в большей степени на периферии ядра с перерывом на ядерные поры. Ширина ядерных пор больше в клетках особей второй группы по сравнению с клетками

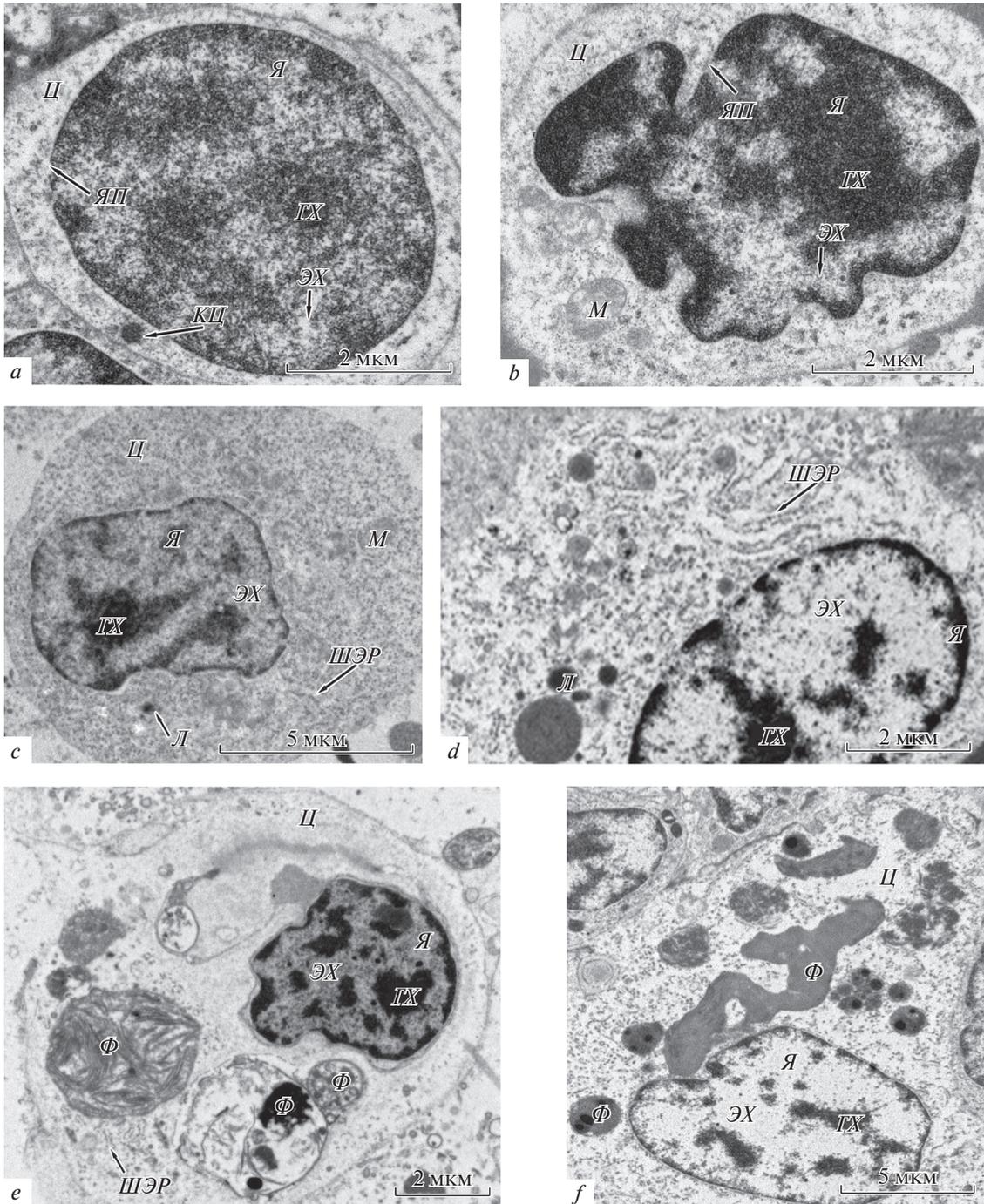


Рис. 2. Ультраструктура агранулоцитов: *a* – лимфоцит карася 1 группы, *b* – лимфоцит карася 2 группы, *c* – плазматическая клетка карася 1 группы, *d* – плазматическая клетка карася 2 группы, *e* – макрофаг карася 1 группы, *f* – макрофаг карася 2 группы;

ГХ – гетерохроматин, *КЦ* – клеточный центр, *Л* – лизосома, *М* – митохондрия, *Ц* – цитоплазма, *ШЭР* – шероховатый эндоплазматический ретикулум, *ЭХ* – эухроматин, *Ф* – фагосома, *Я* – ядро, *ЯП* – ядерная пора.

группы. Размеры и количество гранул в нейтрофилах обеих групп карасей различаются незначительно (табл. 2; рис. 3*c*, 3*d*).

Эозинофилы – округлые клетки средней площадью 63–64 мкм² с ядром площадью 8–10 мкм²,

расположенным эксцентрично. Для мезонефроса карасей второй группы характерно наличие более зрелых эозинофилов, о чем свидетельствует различная форма ядра клеток. У особей первой группы на срезах большинства клеток обнаружены

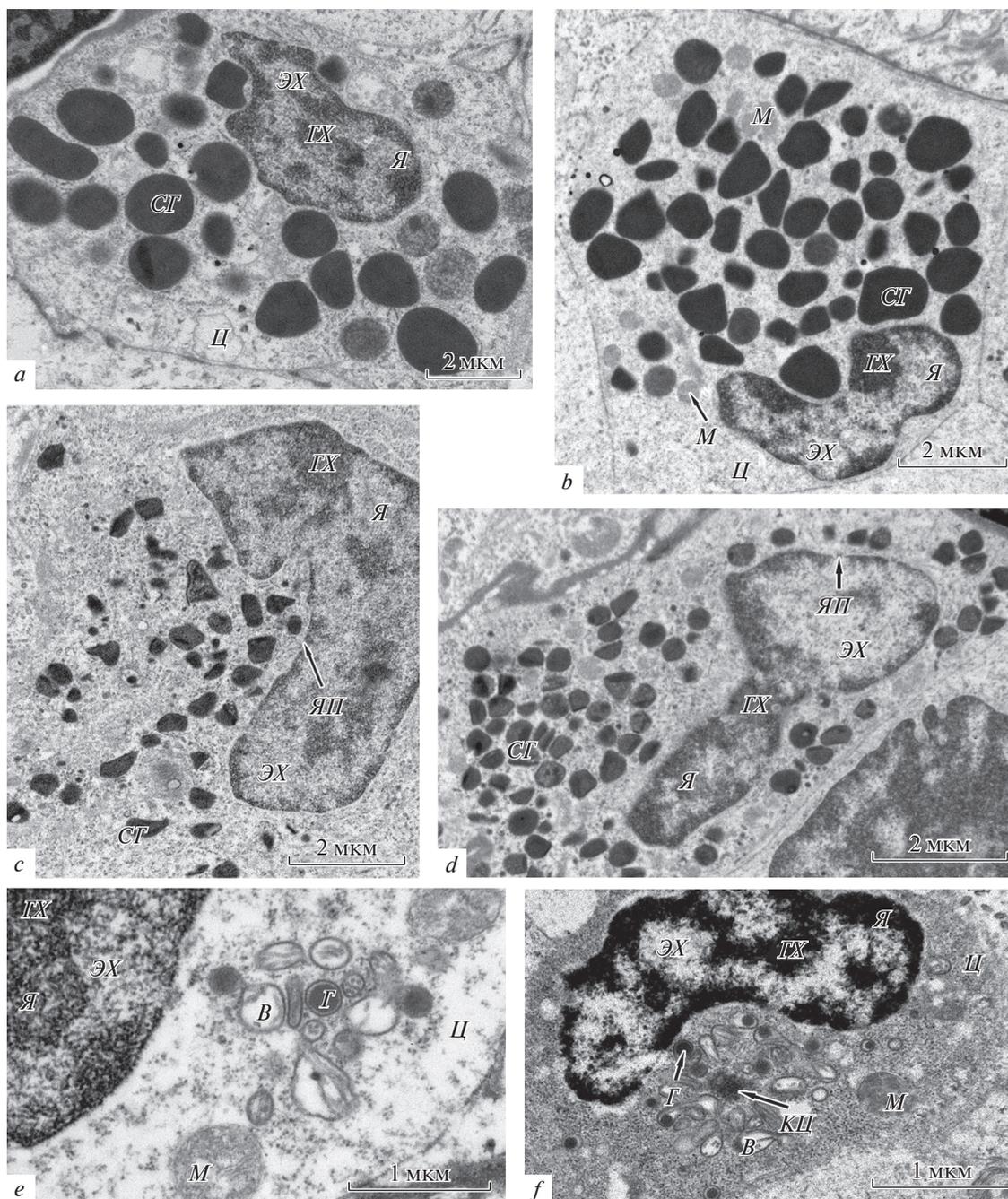


Рис. 3. Ультраструктура гранулоцитов и клеток с радиально расположенными везикулами: *a* – эозинофил карася 1 группы, *b* – эозинофил карася 2 группы, *c* – нейтрофил карася 1 группы, *d* – нейтрофил клетка карася 2 группы, *e* – клетка с радиально расположенными везикулами карася 1 группы, *f* – клетка с радиально расположенными везикулами карася 2 группы;

В – везикула, *Г* – гранула, *ГХ* – гетерохроматин, *КЦ* – клеточный центр, *М* – митохондрия, *СТ* – специфические гранулы, *Ц* – цитоплазма, *ЭХ* – эухроматин, *Я* – ядро, *ЯП* – ядерная пора.

В интерстиции мезонефроса карасей второй группы отмечено большее количество клеток с бобовидным ядром, в которых содержится более плотно упакованный гетерохроматин по сравнению с ядрами клеток карасей первой группы. Установ-

лено, что ядерные поры в ядрах клеток карасей второй группы шире по сравнению с ядерными порами карасей первой группы (статистически значимое различие). Цитоплазма клеток содержит по 10–13 везикул и митохондрии, последние

в клетках карасей второй группы крупнее, по сравнению с таковыми в клетках первой группы (табл. 2; рис. 3e, 3f).

Почечное тельце представляет собой один из основных элементов фильтрационного аппарата почки, который у рассматриваемых групп карасей имеет единый план строения. У карасей второй группы площадь почечного тельца на 83% меньше, чем аналогичный показатель карасей первой группы (статистически значимое различие). Стенка почечного тельца состоит из двух листков – париетального и висцерального, между которыми имеется полость толщиной 2–3 мкм. Висцеральный листок почечного тельца сформирован подоцитами, незначительно различающимися по площади у рассматриваемых групп. Базальная мембрана висцерального листка почечного тельца является единой для подоцитов и эндотелиоцитов капилляров, толщина ее статистически значимо больше у особей второй группы по сравнению с аналогичным показателем особей первой. Площадь эндотелиоцитов карасей первой и второй группы различается незначительно. Площадь капилляров клубочка карасей первой группы достоверно меньше данного показателя у особей второй группы (табл. 3; рис. 4a, 4b). Показано, что массопередача через стенку капилляра в полость боуменовской капсулы у карасей первой группы в два раза больше, чем аналогичный показатель у карасей второй.

Эпителиоциты проксимального канальца рассматриваемых групп карасей построены по плану, характерному для клеток этого участка нефрона. Анализ ультраструктуры эпителиоцитов проксимального канальца показал, что условно можно выделить два типа эпителиоцитов.

Эпителиоциты I типа образуют начало проксимального канальца. Это вытянутые, пирамидальные клетки, высотой 23.4 ± 0.7 мкм для первой группы, 21.2 ± 0.3 мкм для второй, расположенные на базальной мембране и плотно прилегающие друг к другу. Толщина базальной мембраны статистически значимо больше для канальцев карасей второй группы по сравнению с первой (табл. 3; рис. 4c–4f). Массопередача через стенку канальца, сформированного эпителиоцитами I типа, в первой группе в 1.6 раза больше, чем во второй.

Ядра эпителиоцитов округлые, расположены в базальной части клеток. Для ядер эпителиоцитов карасей второй группы отмечены меньшее количество более плотно упакованного гетерохроматина, большее количество ядрышек и большая ширина ядерных пор по сравнению с данными показателями в ядрах карасей первой группы.

Зернистая цитоплазма содержит митохондрии, количество и площадь которых в клетках карасей второй группы больше по сравнению с

эпителиоцитами первой. От базальной части тянутся тяжи плазматической мембраны, которые затем переходят в систему канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума. Следует отметить, что в эпителиоцитах карасей второй группы отмечается гладкий эндоплазматический ретикулум с более широкими цистернами, по сравнению с первой группой, он в большей степени локализуется в базальной части клетки, практически параллельно базальной мембране. Тогда как в эпителиоцитах первой группы карасей данный органоид ориентирован вдоль клеток. Имеются лизосомы и крупные электронно-плотные секреторные гранулы, характерные для этого участка нефрона. Количество и площадь секреторных гранул достоверно больше в клетках второй группы карасей по сравнению с первой. В апикальной части клеток на границе со щеточной каемкой расположена хорошо развитая зона эндоцитоза. Щеточная каемка наиболее высокая в эпителиоцитах этого типа. Длина щеточной каемки канальцев особей второй группы достоверно меньше, чем в первой (табл. 3; рис. 4c–4h).

Эпителиоциты II типа – это клетки, которые по плану строения схожи с клетками I типа, но меньше таковых по высоте. Высота и площадь эпителиоцитов первой группы меньше, по сравнению со второй, толщина базальной мембраны – напротив, статистически значимо больше (табл. 3; рис. 4i). Массопередача через стенку канальца, сформированного эпителиоцитами II типа, у первой группы в 1.16 раза больше, чем во второй. Ядра эпителиоцитов II типа округлые, расположены в базальной части клеток. Для клеток карася второй группы, по сравнению с первой, характерны ядра большей площади с меньшим количеством гетерохроматина, большей шириной ядерных пор, большим числом ядрышек. Цитоплазма содержит меньшее, по сравнению с эпителиоцитами I типа, количество митохондрий. Следует отметить, что митохондрии клеток карася второй группы крупнее, количество их больше по сравнению с первой. Гладкий эндоплазматический ретикулум более развит по сравнению с эпителиоцитами I типа. Ширина канальцев гладкого эндоплазматического ретикулума больше в клетках карася второй группы. Протяженность зоны эндоцитоза и длина щеточной каемки в клетках рассматриваемых групп различаются незначительно (табл. 3; рис. 4i–4l).

Эпителиоциты дистального канальца представляют собой высокие и очень широкие у основания клетки. Высота, площадь эпителиоцитов, а также толщина базальной мембраны дистальных канальцев карасей второй группы меньше, по сравнению с первой (табл. 3). Массопередача через стенку дистального канальца первой группы в 2.6 раз меньше, по сравнению со второй. Ядра большинства клеток занимают центральное по-

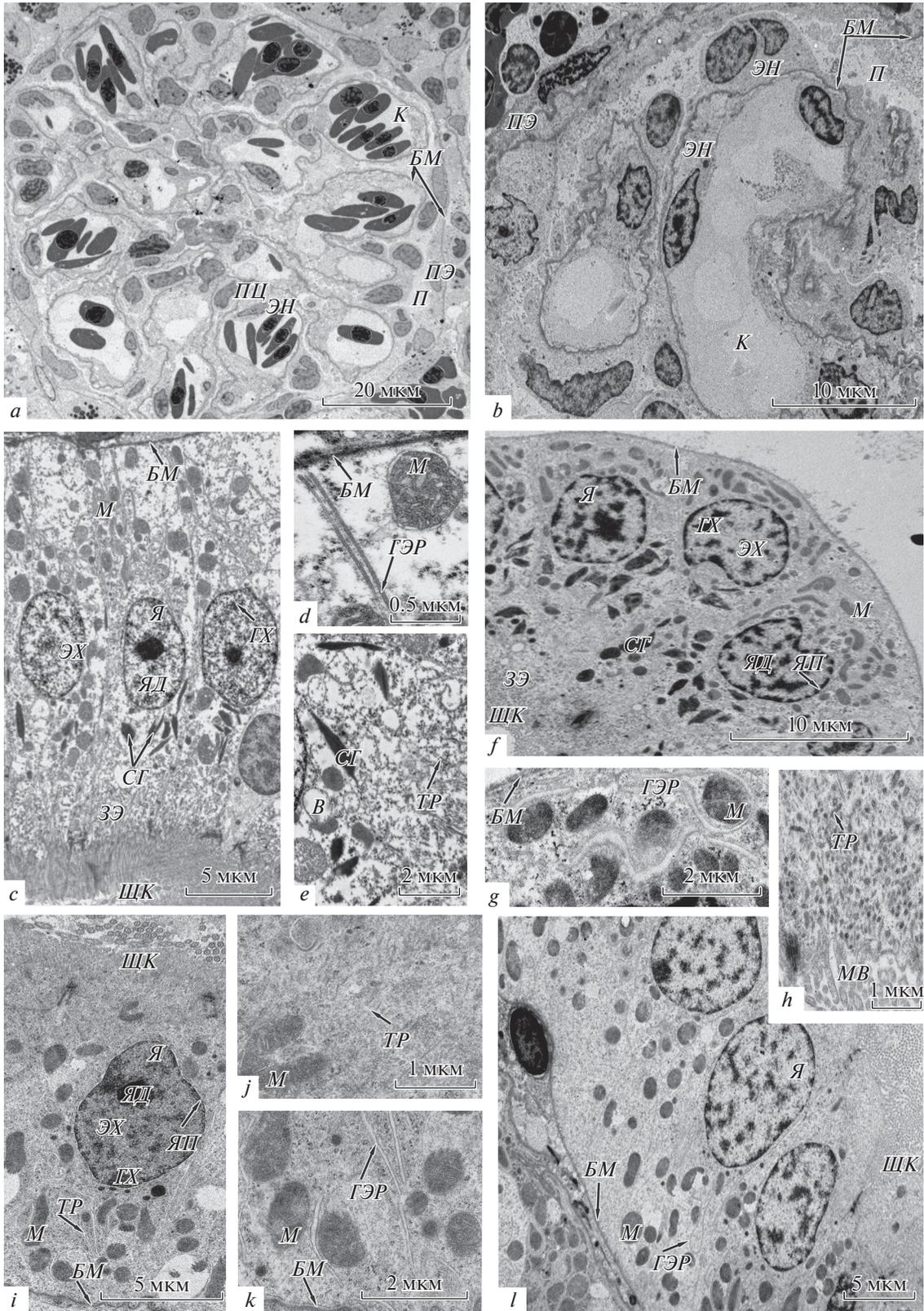


Рис. 4. Ультраструктура почечного тельца и эпителиоцитов проксимального канальца: *a* – почечное тельце карася 1 группы, *b* – почечное тельце карася 2 группы, *c* – эпителиоциты проксимального канальца I типа карася 1 группы, *d* – базальная часть эпителиоцита проксимального канальца I типа карася 1 группы, *e* – зона эндоцитоза проксимального канальца I типа карася 1 группы, *f* – эпителиоциты проксимального канальца I типа карася 2 группы, *g* – базальная часть эпителиоцита проксимального канальца I типа карася 2 группы, *h* – зона эндоцитоза проксимального канальца I типа карася 2 группы, *i* – эпителиоциты проксимального канальца II типа карася 1 группы, *j* – апикальная часть эпителиоцитов проксимального канальца II типа карася 1 группы, *k* – базальная часть эпителиоцитов проксимального канальца II типа карася 1 группы, *l* – эпителиоциты проксимального канальца II типа карася 2 группы; *БМ* – базальная мембрана, *В* – везикула, *ГХ* – гетерохроматин, *ГЭР* – гладкий эндоплазматический ретикулум, *ЗЭ* – зона эндоцитоза, *К* – капилляр, *М* – митохондрия, *МВ* – микроворсинки, *П* – полость тельца, *ПЦ* – подоцит висцерального листка боуменовой капсулы, *СГ* – секреторные гранулы, *ТР* – тубулярный ретикулум, *ШК* – щеточная каемка, *ЭН* – эндотелиоцит, *ПЭ* – плоский эпителий париетального листка боуменовой капсулы, *ЭХ* – эухроматин, *Я* – ядро, *ЯД* – ядрышко, *ЯП* – ядерная пора.

ложение, иногда смещены к базальной части. Площадь ядер меньше на срезах клеток карасей первой группы по сравнению со второй. Ширина ядерных пор, напротив, несколько больше. Гетерохроматин одинаковой площади более конденсирован в клетках карасей первой группы. Гладкий эндоплазматический ретикулум с большей шириной канальцев более развит в клетках карасей второй группы по сравнению с первой. Следует отметить различное расположение гладкого эндоплазматического ретикулума относительно базальной мембраны эпителиоцитов дистального канальца. Так, в клетках карасей первой группы канальцы гладкого эндоплазматического ретикулума располагаются перпендикулярно базальной мембране, в клетках карасей второй группы – параллельно базальной мембране. Отмечено, что митохондрии в клетках дистальных канальцев карасей первой группы располагаются перпендикулярно к базальной мембране в непосредственной близости от нее, в клетках второй группы мито-

хондрии в большей степени удалены от мембраны, четкой ориентации в клетке не обнаружено. Количество митохондрий в клетках карася второй группы больше по сравнению с эпителиоцитами первой. На срезах эпителиоцитов дистальных канальцев обнаружено большое количество лизосом и везикул. Площадь везикул на срезах клеток карасей второй группы превышает данный показатель для клеток карасей первой группы более чем в два раза (табл. 3; рис. 5*a–5d*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных результатов свидетельствует об особенностях ультраструктуры клеток мезонефроса карасей пресноводного и солоноватоводного водоемов. Известно, что увеличение осмотической нагрузки приводит к активации неспецифического иммунного ответа, цитологическими маркерами которого является увеличе-

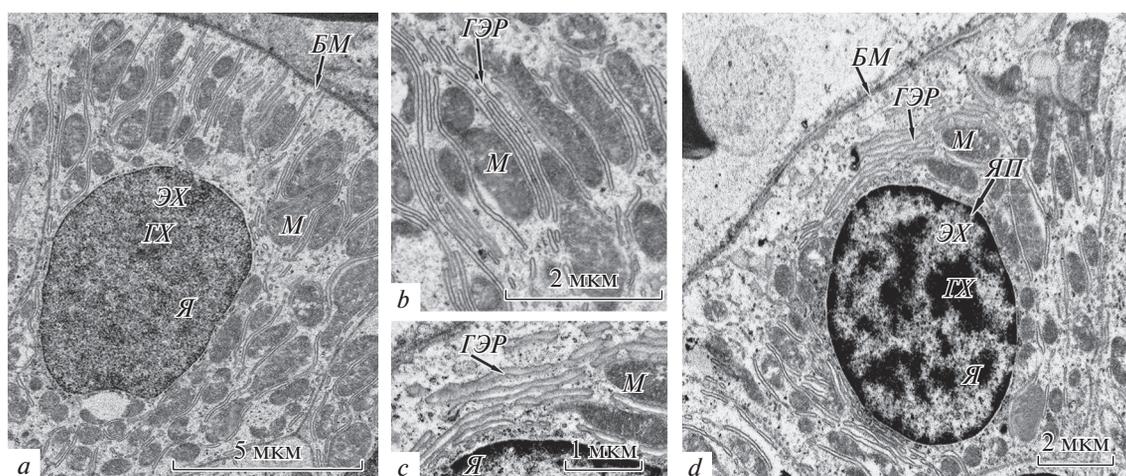


Рис. 5. Ультраструктура эпителиоцитов дистального канальца: *a* – эпителиоцит дистального канальца карася 1 группы, *b* – базальная часть эпителиоцита дистального канальца карася 1 группы, *c* – базальная часть эпителиоцита дистального канальца карася 2 группы, *d* – эпителиоцит дистального канальца карася 2 группы; *БМ* – базальная мембрана, *ГХ* – гетерохроматин, *ГЭР* – гладкий эндоплазматический ретикулум, *М* – митохондрия, *ЭХ* – эухроматин, *Я* – ядро, *ЯП* – ядерная пора.

ние размеров лейкоцитов, количества и размеров митохондрий, органелл и включений, связанных с цитоплазматическим транспортом (Birrer et al., 2012; Флёрова и др., 2020). Большие площадь и количество митохондрий лимфоцитов и эозинофилов, специфических гранул эозинофилов, большая площадь митохондрий нейтрофилов и клеток с радиально расположенными везикулами, большее количество фагосом макрофагов в совокупности с более частой встречаемостью в интерстиции зрелых форм гранулоцитов мезонефроса карасей, обитающих при солености 6‰, по сравнению с сородичами из пресноводного водоема, свидетельствуют об активации систем клеточного звена иммунитета в условиях повышения осмотической нагрузки. Исключение составили плазматические клетки мезонефроса карасей р. Хара. В них произошло уменьшение размеров митохондрий и лизосом без изменения их количества.

Большие размеры ядерных пор в ядрах макрофагов, нейтрофилах, эозинофилах и клетках с радиально расположенными везикулами в совокупности с увеличением конденсации гетерохроматина в ядрах лейкоцитов карасей второй группы по сравнению с первой косвенно свидетельствуют об увеличении синтетической активности ядра с вероятной инактивацией части хромосомы. Такие изменения позволяют реализовывать различные эпигеномы, что выражается в дифференциальной экспрессии генов и, следовательно, поддержании фенотипической пластичности вида при изменяющихся условиях среды (Splinter et al., 2011; Lessing et al., 2013; Зенкина, Шевчук, 2015; Эшонов, 2018).

В нефроне также происходит ряд структурных изменений, которые отражают функциональные приспособления к условиям среды обитания. Для нефронов карасей, пойманных в водоеме с соленостью 6‰, обнаружены более мелкие почечные тельца с меньшим просветом капилляров и меньшей площадью подоцитов, большей толщиной базальной мембраны по сравнению с группой карасей из пресноводного водоема. Ранее для видов *Etroplusma culatus* и *Alburnu starichi* было показано, что при адаптации к гиперосмотической среде происходит уменьшение диаметра фильтрационных капсул Боумена-Шумлянского, сопровождающееся уменьшением скорости клубочковой фильтрации (Virabhadrachari, 1961; Oğuz, 2015). Уменьшение массопередачи, демонстрирующее снижение транспорта веществ, в совокупности с описанными ультраструктурными изменениями указывают на уменьшение образования первичной мочи, скорости клубочковой фильтрации почечного

тельца в популяции карася в условиях солености 6‰.

Ультраструктурные особенности в эпителиоцитах канальцев карасей, обитающих при разных уровнях солености, прежде всего, связаны с органоидами, ответственными за внутриклеточный транспорт. Переплетения мембраны, которые связаны с механизмом секреции двухвалентных ионов и характерны для эпителиоцитов проксимальных и дистальных канальцев морских рыб, в клетках карасей, пойманных в водоеме с соленостью 6‰, не обнаружены (Наточин, 1976; Флёрова, 2012). Тем не менее показана переориентация гладкого эндоплазматического ретикулаума по отношению к базальной мембране с увеличением ширины канальцев у всех типов эпителиоцитов карасей из р. Хара по сравнению с особями из пресноводного водоема. Данные структурные изменения указывают на усиление работы насосов, которые обеспечивают активный транспорт ионов в условиях увеличения осмотической нагрузки и которые располагаются в основном в базальной части клеток (Наточин, 1976).

Ранее было показано, что для клеток проксимальных и дистальных канальцев *Trachurus mediterraneus* (Staindachner) и *Diplodus annularis* (L.), обитающих в Черном море, характерно более чем двукратное превышение количества митохондрий по сравнению с эпителиоцитами канальцев пресноводных рыб Волго-Каспийского бассейна (Флёрова, 2012). Такая особенность связана с осуществлением противогradientных процессов, происходящих в эпителиоцитах рыб в зависимости от уровня солености (Наточин, 1976; Elger, Hentschel, 1981; Флёрова, 2012). Для исследуемых групп карасей с увеличением солености прослеживалась закономерность увеличения количества и размеров митохондрий в эпителиоцитах канальцев. Тем не менее количество и размеры митохондрий в клетках канальцев карасей из р. Хара были меньше по сравнению с полученными значениями для митохондрий эпителиоцитов канальцев морских рыб (Флёрова, 2012).

Согласно полученным результатам ядра эпителиоцитов всех типов канальцев в мезонефросе особей из р. Хара имели большее количество ядерышек и ядерных пор по сравнению с аналогичными структурами в клетках особей из пресноводного пруда. Кроме того, обнаружена меньшая площадь гетерохроматина в ядрах клеток проксимальных канальцев особей из р. Хара. Данные признаки могут являться цитологическими маркерами повышения солености среды, так как указывают на увеличение синтеза разнообразных белков эпителиоцитов нефрона, что в свою очередь приводит к большей вариативности возмож-

ных метаболических путей ионоцитов в условиях увеличения осмотической нагрузки (Врян, 2000; Шацких, Гвоздев, 2013).

Ранее для *Alburnus tarichi* было отмечено, что с возрастанием солености воды происходит статистически значимое увеличение количества и площади секреторных гранул в клетках проксимальных канальцев I типа мезонефроса. При этом сравнивали показатели особей, обитающих в соленом бессточном озере Ван и пресноводной реке Карасу (Oğuz, 2015). Аналогичное изменение зарегистрировано в клетках проксимальных канальцев I типа в мезонефросе карасей р. Хара и пруда Финогенов. Следует отметить, что большее количество везикул в базальной части дистальных канальцев также является цитологическим маркером нефронов рыб, обитающих в море (Флерова, 2012).

Отмечено, что за счет утолщения базальной мембраны и уменьшения длины эпителиоцитов в проксимальных канальцах карася р. Хара уменьшается массопередача веществ через стенку канальца. В дистальных канальцах, напротив, благодаря уменьшению толщины базальной мембраны и ширины эпителиоцитов при увеличении осмотической нагрузки, происходит увеличение эффективности массопередачи веществ через стенку. Известно, что щеточная каемка проксимальных канальцев регулирует скорость активного транспорта жидкости (Наточин, 1976). Уменьшение длины щеточной каемки в проксимальных канальцах I типа нефрона карася р. Хара по сравнению с группой из пруда Финогенов, указывает на уменьшение объема клубочкового фильтра, поступающего из почечного тельца. В совокупности данные структурные изменения могут быть связаны с изменением скорости реабсорбции ионов в проксимальных и секреции ионов в дистальных канальцах, а также с изменением объема выделяемой почками мочи, что в свою очередь позволяет поддерживать водно-солевой гомеостаз организма при изменении степени солености водоема (Наточин, 1976).

При этом точки отбора проб находились вблизи друг от друга. Рассматриваемый вид является мигрирующим, поэтому с большой долей вероятности можно утверждать, что в исследуемых водоемах обитает популяция с единым генофондом (Тупикова и др., 1989; Колпаков, Милованкин, 2010). Таким образом, можно сделать предположение о высокой адаптационной способности клеточных структур мезонефроса. Сопоставив собственные результаты и данные литературы по исследованию ультраструктуры нефрона морских и пресноводных рыб, можно сделать вывод о том, что прослеживаются единые ультраструктурные

различия, которые заключаются в изменении количественных характеристик клеток, субклеточных структур лейкоцитов и нефрона. Степень выраженности различий зависит от уровня солености водоема.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ультраструктура мезонефроса особей *Carassius gibelio*, находящихся в разных условиях осмотической нагрузки среды, имеет свои особенности. Вероятно, незначительное увеличение солености водоема до 6‰ обуславливает в первую очередь разнонаправленные изменения количественных характеристик митохондрий лейкоцитов и всех типов эпителиальных клеток, а также специализированных типов включений в эозинофилах, макрофагах, проксимальных канальцах I типа и дистальных канальцах нефрона. Обнаружены изменения в ядерных структурах некоторых типов клеток интерстиция и эпителиоцитах. В канальцах нефрона зарегистрированы эпителиоциты меньших размеров, в эпителиоцитах канальцев — более развитый гладкий эндоплазматический ретикулум, меньшая длина щеточной каемки клеток проксимального канальца. При увеличении солености отмечены меньшая площадь почечных телец, капилляров клубочка и подоцитов. Для почечных телец и проксимальных канальцев отмечены большая толщина базальной мембраны и меньшая массопередача, для дистальных канальцев, наоборот, — меньшая толщина базальной мембраны и большая массопередача.

Таким образом, при переходе стеногалинного пресноводного вида в солоноватую воду активируются физиологические механизмы ионной и осмотической регуляции, которые обеспечивают высокую адаптационную способность клеточных структур мезонефроса. Степень выраженности цитологических перестроек зависит от уровня солености воды в водоеме.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Н.В. Лобусу (лаборатория химии океана Института океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва) за помощь в отборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буркова Т.Н., 2011. Характеристика фитопланктона высокоминерализованной реки Хара // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. № 25. С. 493–496.
- Гусаков В.А., 2019. Донная мейофауна высокоминерализованных рек природного парка “Эльтонский”

- (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. № 4 (1). С. 37–63.
- Зенкина В.Г., Шевчук Д.В., 2015. Изменения факультативного гетерохроматина у женщин в возрастном аспекте // Фундаментальные исследования. № 1. С. 1831–1835.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В., 2017. Видовое разнообразие донных сообществ соленых рек в экстремальных природных условиях аридного региона Приэльтона (обзор) // Российский журнал прикладной экологии. № 1 (9). С. 14–21.
- Колпаков Н.В., Милованкин П.Г., 2010. Распределение и сезонные изменения обилия рыб в эстуарии реки раздольная (залив Петра Великого, японское море) // Вопросы ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 495–509.
- Межжерин С.В., Лисецкий И.Л., 2004. Генетическая структура популяций карасей, населяющих водоемы (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L. 1758) среднеднепровского бассейна // Цитология и генетика. № 5. С. 35–44.
- Наточин Ю.В., 1976. Ионрегулирующая функция почки. Л.: Наука. 268 с.
- Тимакова Т.К., Флёрова Е.А., Заботкина Е.А., 2014. Методы световой и электронной микроскопии в биологии и ветеринарии: учебно-методическое пособие. Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”. 72 с.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А., 1989. Закономерности формирования популяционной структуры карповых рыб волго-каспийского района. С. 21–27.
- Флёрова Е.А., 2012. Клеточная организация почек костистых рыб (на примере отрядов Cypriniformes и Perciformes). Ярославль: ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”. 140 с.
- Флёрова Е.А., Сендек Д.С., Юрченко В.В., 2020. Особенности ультраструктуры мезонефроса покатной молоди балтийского лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta* // Биология внутренних вод. № 4. С. 393–403.
- Шацких А.С., Гвоздев В.А., 2013. Формирование гетерохроматина и транскрипция в связи с транс-инактивацией генов и их пространственной организацией в ядре // Биохимия. Т. 78. Вып. 6. С. 784–794
- Эшонов Х.К.О., 2018. Структурно-функциональная организация ядерных пор // Материалы III науч.-практ. конференции. Новое в биологии и медицине. С. 85–92.
- Birrer S.C., Reusch T.B., Roth O., 2012. Salinity change impairs pipefish immune defence // Fish Shellfish Immunol. № 33 (6). P. 1238–1248.
- Bryan R., 2000. Cullen nuclear RNA export pathways // Molecular and cellular biology. P. 4181–4187.
- Elger M., Hentschel H., 1981. The glomerulus of a stenohaline fresh-water teleost, *Carassius auratus gibelio*, adapted to saline water. A scanning and transmission electron-microscopic study // Cell Tissue Res. № 220 (1). P. 73–85.
- Folmar L.C., Dickhoff W.W., 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids: A review of selected literature // Aquaculture. V. 21. № 1. P. 1–37.
- Virabhadrachari V., 1961. Structural changes in the gills, intestine, and kidney of *Etroplus maculatus* (Teleostei) adapted to different salinities // Journal of Cell Science. V. 3. № 59. P. 361–369.
- Komoroske L.M., Jeffries K.M., Cannon R.E., Dexter J., Hasenbein M., Verhille C., Fanguie N.A., 2016. Sublethal salinity stress contributes to habitat limitation in an endangered estuarine fish // Evolutionary Applications. V. 9 (8). P. 963–981.
- Lessing D., Anguera M.C., Lee J.T., 2013. X chromosome inactivation and epigenetic responses to cellular reprogramming // Annual review of genomics and human genetics. № 14. P. 85–110.
- Maksimovich A.A., Serkov V.M., Zagal'skaya E.O., Kudra A.A., 2000. Ultrastructure and Function of proximal tubular cells of nephrons of pacific salmon adapted to environments with different salinity // Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. V. 36. № 3. P. 33–345.
- Mazzarella A.B., Voje K.L., Hansson T.H., Taugbøl A., Fischer B., 2015. Strong and parallel salinity-induced phenotypic plasticity in one generation of three spine stickleback // Journal of Evolutionary Biology. V. 28. I. 3. P. 667–677.
- Oğuz A.R., 2015. A histological study of the kidney structure of Van fish (*Alburnus tarichi*) acclimated to highly alkaline water and freshwater // Marine and Freshwater Behaviour and Physiology. V. 48. № 2. P. 135–144.
- Sezaki K., Kobayasi H., Nakamura M., 1977. Size erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorfi* // Japanese Journal of Ichthyology. V. 24. № 2. P. 135–140.
- Splinter E., Wit E., Nora E.P., Klous P., Werken H.J.G., Zhu Y., Kaaij L.J.T., Ijcken W., Gribnau J., Heard E., Laats W., 2011. The inactive X chromosome adopts a unique three-dimensional conformation that is dependent on Xist RNA // Genes Development. V. 25. № 13. P. 1371–1383.
- Sunde J., Tamario C., Tibblin P., Larsson P., Forsman A., 2018. Variation in salinity tolerance between and within anadromous subpopulations of pike (*Esox lucius*) // Scientific Reports. V. 8. № 1. P. 1–11.
- Verhille C.E., Dabruzzi T.F., Cocherell D.E., Mahardja B., Feyrer F., Foin T.C., Baerwald M.R., Fanguie N.A., 2016. Inter-population differences in salinity tolerance and osmoregulation of juvenile wild and hatchery-born Sacramento splittail // Conservation Physiology. V. 4. № 1. P. 1–12.
- Yang S., Tsai J., Kang C., Yang W., Kung H., Lee T., 2017. The ultrastructural characterization of mitochondriarich cells as a response to variations in salinity in two types of teleostean pseudobranch: Milkfish (*Chanos chanos*) and Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) // Journal of morphology. V. 278. I. 3. P. 1–13.

**FINE STRUCTURAL FEATURES OF MESONEPHRIDIAL CELLS
IN THE CRUCIAN CARP (*CARASSIUS GIBELIO*, CYPRINIFORMES,
CYPRINIDAE) IN DIFFERENT SALINITY CONDITIONS**

E. A. Flerova^{1, 2, *}, E. G. Evdokimov^{1, 2}

¹*Federal Williams Research Center of Forage Production and Agroecology, Yaroslavl, 150517 Russia*

²*Demidov Yaroslavl State University, Yaroslavl, 150003 Russia*

*e-mail: katarinum@mail.ru

The fine structure was studied of the mesonephros of 12 sexually mature individuals of *Carassius gibelio* Bloch 1782 from the Finogenov freshwater pond or the middle reaches of Khara River, the latter with a salinity rate of 6 ‰ and both water bodies belonging to the Volga River basin. A slight increase in salinity in the reservoir to 6 ‰ was shown to primarily affect the quantitative characteristics of the mitochondria of leukocytes and all types of epithelial cells, as well as specialized types of inclusions in eosinophils, macrophages and both proximal tubules of type I and distal ones of the nephron. Changes in the nuclear structures of some types of interstitial and epithelial cells were also found. In the tubules of the nephron, epithelial cells of smaller size, whereas in the epithelial cells of the tubules a better developed smooth endoplasmic reticulum, and a shorter brush border of the cells of the proximal tubules were recorded. With an increase in salinity, smaller areas of the renal corpuscles, glomerular capillaries and podocytes were noted, as well as changes in basement membrane thickness and mass transfers for the renal corpuscles and tubules. Cytological rearrangements during the transition of a stenohaline freshwater species to brackish water characterize the high adaptive capacity of the cellular structures of the mesonephros.

Keywords: freshwater fish, adaptive capacity, leukocytes, epithelial cells, kidney

СИНТАКСИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕСНИ ПТИЦ

© 2021 г. В. В. Иваницкий^а, *, И. М. Марова^а

^аБиологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: vladivaniit@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.08.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к публикации 30.11.2020 г.

Пение птиц принадлежит к числу наиболее совершенных систем коммуникации у животных. Сложная синтаксическая организация песни, ее уникальная двойственная природа (сочетание генетической наследственности и вокального обучения) нередко рассматриваются как черты, сближающие ее с речью или с текстом. Изучение закономерностей в построении последовательностей дискретных сигналов в песне птиц в настоящее время является быстро развивающимся направлением биоакустики. В этом обзоре мы анализируем результаты исследований основных модусов синтаксической организации песни, таких как объем индивидуальных репертуаров, мера упорядоченности исполнения вокальных компонентов песни (линейный или комбинаторный синтаксис), способы группирования вокальных компонентов разных уровней организации песни (нот, фраз, типов песен) в составе композиций и программ, наличие в последовательностях сигналов точек ветвления и конвергенции, а также скрытые связи между вокальными компонентами в их последовательностях. Мы рассмотрим все разнообразие синтаксических моделей, описанных к настоящему времени, и приведем примеры их реализации в песне разных видов птиц.

Ключевые слова: биоакустика, синтаксис, коммуникация животных

DOI: 10.31857/S0044513421100068

Пение певчих птиц (Oscines) находится в центре внимания орнитологов, биоакустиков и любителей птиц уже свыше двухсот лет (Barrington, 1773; Lucanus, 1907; Wittchell, 1896). Хотя в настоящее время оно, без сомнения, представляет собой одну из самых изученных форм поведения животных, темпы накопления новых сведений не снижаются. За два минувших десятилетия по этой теме опубликованы несколько монографий (Kroodsma, 2005; Catchpole, Slater, 2008; Звонов, 2009; Бёме, Горещкая, 2013) и сборников статей (Kroodsma, Miller, 1996; Marler, Slabbecoorn, 2004; Zeigler, Marler, 2004; Bolhuis, Everaert, 2013). Непреходящий интерес к песне птиц, помимо ее эстетической привлекательности, обусловлен рядом причин. Здесь и огромное разнообразие песен у разных видов птиц, и их впечатляющая географическая изменчивость, и важность биологических функций, и уникальная двойственная природа песни, сочетающая наследственность и обучение. Широкую известность в этой связи получило высказывание Чарльза Дарвина о том, что “звуки, издаваемые птицами, во многих отношениях представляют собой ближайшую аналогию языка” (Дарвин, 1899). Закономерно, что в настоящее время, наряду с биологами, огромный интерес к песне птиц проявляют и представители гу-

манитарной науки, вслед за Дарвином увидевшие в песне близкую аналогию с человеческой речью (Doupe, Kuhl, 1999; Bolhuis et al., 2010; Beckers et al., 2012; Miyagawa et al., 2014; Rohrmeier et al., 2016; Suzuki et al., 2018; Sainburg et al., 2019). Ярким свидетельством интереса гуманитариев к изучению песни птиц выглядит предисловие к одному из сборников работ на эту тему, написанное Робертом Бервиком и Ноамом Хомским — двумя видными американскими лингвистами (Berwick, Chomsky, 2013). Название сборника: “Песня птиц, речь и язык: исследования эволюции сознания и мозга” выглядит амбициозно, но вполне в духе времени.

Привлекательность птичьей песни, как объекта междисциплинарных исследований, помимо того, что она имеет двойственную природу, объясняется, как мы полагаем, двумя причинами. Во-первых, структура песни у многих видов чрезвычайно сложна. Нередко поющие самцы оперируют сотнями элементарных фонетических единиц, создавая из них сотни и тысячи вокальных паттернов разного уровня (словов, фраз, строф и т.д.). Например, в репертуаре одного самца южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) может содержаться до 280 разных и притом строго стереотипных типов песен, каждый из которых в свою

очередь состоит из множества составляющих элементов (Hultsch, Todt, 1989; Sprau, Mundry, 2010). Во-вторых, это ярко выраженная комбинаторная природа песни. Даже самые сложные вокальные конструкции певчих птиц состоят из четко дифференцированных (морфологически хорошо различимых), дискретных и строго стереотипных элементарных звуков. Эти звуки, как правило, очень короткие и простые по структуре, сочетаясь друг с другом, образуют сложно организованную вокальную последовательность — подобно тому, как отдельные фонемы формируют последовательность устной речи, а буквы сливаются в последовательность слов и предложений письменного текста. Продолжая аналогию, можно отметить, что птичья песня, также как речь или текст, может быть описана и проанализирована как объект с несколькими уровнями организации: отдельные ноты группируются в слоги, слоги — во фразы, фразы объединяются в отдельные (единичные) песни, которые исполняются друг за другом в определенной последовательности.

Синтаксическая организация — одна из черт птичьих песен, которые сближают их с речью или текстом. Применительно к “акустическим текстам” птиц синтаксисом принято называть набор правил, регламентирующий порядок последовательного исполнения стереотипных вокальных компонентов, принадлежащих данному уровню организации песни (Berwick et al., 2011; Иваницкий, 2015; Suzuki et al., 2019). Это может быть последовательность, состоящая из отдельных нот и слогов — простейших элементов песни (Gil, Slater, 2000; Панов и др., 2004), более сложных фраз (Irwin, 2000; Ivanitskii, Monakhova, 2020) или типов песен (Weiss et al., 2014; Опаев, Колесникова, 2019). Изучение принципов построения последовательностей дискретных сигналов птиц (“акустических текстов”) является бурно развивающимся направлением биоакустики. Интенсификации исследований в этой области способствовало появление цифровой техники, позволяющей записывать и анализировать фонограммы практически неограниченной длительности и использовать для анализа сложных последовательностей сигналов мощные статистические методы. В особенности продуктивными оказались подходы, основанные на теории социальных сетей (Sasahara et al., 2012), методах лингвистики (построение “деревьев суффиксов”) (Markowitz et al., 2013) и теории информации (анализ *n*-грамм) (Briefer et al., 2010; Kerstenbaum, 2014). Во многих работах наблюдаемые последовательности вокальных паттернов сравниваются с генерированными на компьютере случайными последовательностями тех же самых паттернов (Deslandes et al., 2014; Weiss et al., 2014; Hedley, 2016).

В этом обзоре вначале мы остановимся на общих принципах построения и методах описания песни и далее рассмотрим результаты исследований основных модусов синтаксической органи-

зации песни, к которым мы относим объем индивидуальных репертуаров, меру упорядоченности исполнения вокальных компонентов песни (линейный или комбинаторный синтаксис), способы группирования вокальных компонентов разных уровней организации песни (нот, слогов, фраз, типов песен), наличия в последовательностях сигналов точек ветвления и конвергенции, а также скрытых связей между вокальными компонентами в их последовательности. В заключение мы рассмотрим все разнообразие синтаксических моделей, описанных к настоящему времени, и приведем примеры их реализации в песне разных видов птиц.

Общие принципы построения песни и подходы к ее описанию

В основе современного подхода к описанию песни птиц лежат представления о ней как о иерархически структурированной акустической конструкции. Песня может содержать несколько уровней организации, построенных из разнотипных вокальных компонентов (Catchpole, Slater, 2008; Панов, Опаев, 2011). Первый (низший) уровень образуют ноты — элементарные фонетические единицы, монологичные и обычно очень короткие звуковые импульсы, которые не имеют внутри себя разрывов амплитуды и которые отделены от других единиц столь же короткими паузами. Сочетаясь друг с другом в определенном порядке, ноты образуют все разнообразие вокальных компонентов на более высоких уровнях организации песни. Во-первых, ноты объединяются в слоги — устойчивые, стереотипные сочетания 2–3 нот, никогда не исполняемых порознь. Несколько слогов (или несколько нот) в том случае, если они представляют собой устойчивую структуру, многократно повторяющуюся по ходу пения, образуют фразу, при этом фразы, составленные плотно упакованными одинаковыми нотами или слогами, часто именуют трелями. Далее слоги, фразы и отдельные ноты образуют единичные песни (строфы) — относительно сложные и протяженные конструкции, разделенные четкими паузами. Длительность таких пауз всегда намного превосходит длительность пауз между составляющими нотами. Все множество единичных песен (одинаковых или разных), последовательно исполняемых друг за другом, образует вокальную сессию (вокальный цикл, сеанс пения).

Разнообразие песен птиц являет собой “одно из самых впечатляющих свидетельств диверсификации поведения в мире животных” (Podos, Nowicki, 2004). Подотряд певчих птиц (Oscines) содержит свыше 5000 видов, и среди них, вероятно, нет ни одной пары видов с одинаковой песней. Важное различие проходит, в частности, между раздельной (дискретной) и слитной (континуальной) манерой исполнения песни. Для вокализации раздельного типа характерна упорядо-

ченная ритмическая организация сеанса пения, т.е. правильное чередование единичных песен и пауз при относительном постоянстве и сопоставимости их длительности. Для слитного пения, напротив, типично отсутствие жестких регламентов в отношении длительности песен и пауз между ними (песни с произвольной длительностью). Длительность единичных песен (т.е. отрезков непрерывного пения) отличается широкой изменчивостью, многие из них звучат десятки секунд и даже несколько минут без перерыва, что свойственно, например, многим представителям камышевок (*Acrocephalus* sp.) и сверчков (*Locustella* sp.). Длительность пауз между песнями также варьирует в широких пределах, однако в целом они намного короче песен (Иваницкий и др., 2006, 2008, 2009; Bhattacharya, 2008).

У многих видов певчих птиц, приверженных отдельной манере пения, единичные песни строго стереотипны и могут быть отнесены к определенным типам (типам песен). Тип песен — это все множество единичных песен, сходных по набору составляющих вокальных компонентов (нот, слогов, фраз) и порядку их исполнения внутри песни. Хотя в пределах типа всегда существует определенная изменчивость, ее размах намного уступает различиям между песнями, принадлежащими к разным типам (Podos et al., 1992; Иваницкий и др., 2013).

Разные виды певчих птиц с отдельной песней различаются по степени использования серийного повторения одинаковых вокальных конструкций. В этой связи различают периодическую вариативность (eventual variety) и непрерывную вариативность (immediate variety) (Hartshorne, 1956). Пример периодической вариативности дает пение зяблика (*Fringilla coelebs*). В индивидуальном репертуаре самца, как правило, имеется 2–3 типа песен (обычно легко различимых на слух), которые исполняются сериями различной протяженности с периодическими сменами напева: АААА-ББББ-ВВ-АА-ВВВ-БББ-АААА и т.д. (Riebel, Slater, 1999). Контрастом выступает пение южного соловья, у которого однотипные песни подряд практически никогда не повторяются, т.е. смена напева происходит всякий раз (т.е. непрерывно) после исполнения очередной песни (А-Б-В-Г-Б-Г-А и т.д.) (Todt et al., 2001). У восточного соловья (*L. luscinia*) также преобладает непрерывная вариативность, однако переключения между однотипными песнями (А-А) составляют почти пятую часть от общего числа переключений (Ivanitskii et al., 2017).

Объемы акустических репертуаров певчих птиц: замкнутые и открытые системы

Межвидовые различия в объеме индивидуальных репертуаров значительны. Известно немало видов, самцы которых в течение всей жизни исполняют единственный, строго стереотипный ва-

риант песен: обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*) (Bjorklund, 1989; Синежук, Кречмар, 2010), дрозд-белобровик (*Turdus iliacus*) (Мальчевский, 1958; Bjerke, Bjerke, 1981), белобровая зонотрихия (*Zonotrichia leucocephalus*) (Baptista, 1975; Baker, Cunningham, 1985), палестинская нектарница (*Nectarinia osea*) (Leader et al., 2000). Но у большинства видов певчих птиц (в общей сложности примерно 75% всех изученных видов) индивидуальные репертуары включают несколько типов песен (MacDougall-Shackleton, MacDougall-Shackleton, 2001). У зяблика — обычно 2–3 (до 6) (Slater et al., 1980), у восточного соловья — 8–10 (до 23) (Ivanitskii et al., 2017), у южного соловья — 160–180 (до 280) (Hultsch, Todt, 1989).

Примером поистине неисчерпаемого богатства репертуара у видов со слитной песней является болотная камышевка (*Acrocephalus palustris*). Песня этого вида представляет собой протяженную последовательность, состоящую из многих сотен плотно упакованных нот и трелей. По оценкам, полученным с помощью выборочных методов, индивидуальный репертуар самцов этого вида может содержать до 1150 разнотипных нот (Bell et al., 2004). За 2 мин непрерывного пения самцы исполняют в среднем 211 и максимум до 361 разных нот, причем темп ввода инноваций поддерживается постоянным на протяжении всей песни (Darolova et al., 2012).

Самые обширные репертуары среди всех певчих птиц с отдельной манерой пения описаны у представителей семейства американских пересмешников (Mimidae). В частности, коричневый пересмешник (*Toxostoma rufum*) во всех сводках уже 40 лет неизменно открывает список видов, обладающих самыми обширными вокальными репертуарами (см., например, Catchpole, Slater, 2008; с. 205). В 1977 г. Крудсма и Паркер предприняли попытку оценить размер репертуара этого вида выборочным методом. За 2 ч они записали 4654 песни одного самца и затем проанализировали частоту исполнений 45 случайно выбранных типов песен. В результате расчетов было установлено, что на фонограмме имелось 1805 типов песни. Но половина из них за 2 ч была исполнена только один раз. Это привело авторов к мысли о том, что эти уникальные песни представляют собой импровизации, результат непрерывного вокального творчества исполнителя (Kroodsma, Parker, 1977).

Позднее была предпринята еще одна попытка раскрыть загадку необъятного репертуара коричневого пересмешника (Boughey, Thompson, 1981). Было произведено полное секвенирование очень длительных фонограмм двух самцов, каждая из которых содержала около 2000 единичных песен. И, тем не менее, ни одна из двух кривых аккумуляции новых напевов не вышла на плато к концу фонограммы. Таким образом, хотя репертуар этого вида выглядит чрезвычайно обширным, коричневого пересмешника едва ли следует рас-

смаковать в одном ряду с теми видами, репертуар которых составляют строго стереотипные вокальные паттерны, длительно сохраняемые в памяти и многократно исполняемые при пении. По мнению авторов, коричневый пересмешник вообще не имеет фиксированного репертуара. Подавляющее большинство единичных песен представляют собой импровизации и исполняются только один раз, порождая эффект бесконечного разнообразия. Немногие повторяющиеся песни каждый раз исполняются в случайном месте.

Построение песни калифорнийского кривоклювого пересмешника (*T. redivivum*) в целом напоминает предыдущий вид, хотя размер репертуара меньше. Однако определить его конечный объём тоже не представляется возможным. Поющий самец то и дело вводит новые напевы — даже после 2500 спетых песен, хотя наклон линии аккумуляции указывает на то, что число повторений одинаковых песен здесь заметно больше, чем у коричневого пересмешника. Значительная доля импровизаций у калифорнийского кривоклювого пересмешника сочетается с использованием множества стереотипных песен, повторяемых по ходу пения многократно. Такие повторяющиеся песни обычно сгруппированы в несколько кластеров и исполняются вместе (Sasahara et al., 2012).

Близкой манеры пения придерживается бурая пеночка (*Phylloscopus fuscatu*s), хотя объём индивидуальных репертуаров самцов у этого вида обычно не превышает 60–70 типов песен. Но точное число также определить невозможно. Новые типы песен исполняются по ходу вокальной сессии постоянно. У каждого самца имеются от 3 до 7 “любимых” типов песен, которые исполняются то и дело. На их долю приходится от 17.3 до 40.9% совокупного числа исполненных песен. Все остальное — это редкие типы песен, многие из которых даже на длительных фонограммах удается отметить только однажды. Примечательно, что разнообразие исполненных новых типов песен по ходу вокальной сессии увеличивается непрерывно, тогда как разнообразие типов песен, исполненных многократно, напротив, неуклонно падает. Возникает впечатление, что при пении параллельно работают два механизма. Один извлекает стереотипные песни из памяти, другой создает новые вокальные конструкции (Ivanitskii et al., 2012).

Таким образом, нельзя исключать, что вокализация (“вокальные системы”) некоторых видов птиц относится к тому классу систем, которые иногда называют “открытыми”. Действительно, индивидуальные репертуары некоторых видов птиц “открыты” для процессов перманентных изменений, в ряду которых можно назвать: 1) импровизацию, т.е. постоянное “изобретение” все новых и новых вокальных компонентов; 2) заимствование вокальных компонентов из репертуаров других особей — как своего, так и других видов; 3) выпадение (“забывание”) вокальных компонентов из репертуара (Иваницкий, 2015).

Песня птиц как одномерная последовательность дискретных сигналов: линейный и комбинаторный синтаксис

Во всем многообразии синтаксической организации песни птиц можно выделить два полярных варианта синтаксиса: линейный и комбинаторный. В первом случае порядок исполнения вокальных компонентов фиксирован. Число перестановок, реверсий очередности минимально или их не бывает вовсе. Склонность данного вида к линейному синтаксису ведет к преобладанию жестко организованных, строго стереотипных вокальных конструкций. По ходу вокальной сессии они тиражируются практически в неизменном виде. Напротив, комбинаторный синтаксис допускает изменения очередности исполнения вокальных компонентов. После исполненного данного компонента в разных случаях может следовать разное продолжение. В пении широко используются рекомбинации — варьирование очередности исполнения в рамках того набора вокальных компонентов, который доступен на данном уровне организации песни. Способность птиц к рекомбинации привлекает особое внимание и нередко расценивается как аналог умения генерировать и из ограниченного числа слов понимать бесконечное множество высказываний, которое признается одним из фундаментальных проявлений языковой компетенции у человека (Gentner et al., 2006; Пинкер, 2009; Suzuki et al., 2018).

Изменения синтаксической организации эволюционной точки зрения могут, судя по всему, происходить довольно быстро. Например, строго линейный синтаксис при исполнении нот в слитной песне дикой чешуйчатой мунии (*Lonchura punctulata*) сменился на преимущественно комбинаторный синтаксис в песне ее одомашненной формы — японской амадины (*L. punctulata* var *domestica*) примерно за 250 лет ее domestikации. В настоящее время эти различия закреплены генетически. Эксперименты с перекрестным воспитанием птенцов показали, что молодые мунии лучше запоминали и воспроизводили синтаксис при обучении конспецифичными воспитателями, чем мунии, которые обучались пению амадинами, т.е. от приемными родителями. В противоположность этому, эффективность обучения молодых амадин была одинаковой вне зависимости от того, к какой форме принадлежали их взрослые воспитатели. При этом, способности к обучению у мунии были развиты в целом лучше, чем у амадины (Окаюва, 2004, 2012).

Значительные различия синтаксиса песни можно видеть при сравнении близкородственных видов, например бурой и голосистой (*Ph. schwarzi*) пеночек (рис. 1). Пение голосистой пеночки представляет собой типичный пример линейного синтаксиса. Это высоко детерминированный процесс, обладающий периодической (циклической) организацией. Все типы песен (короткие

трели), составляющие индивидуальный репертуар самца этого вида, исполняются по определенной программе. Закончив исполнение программы, самец тут же начинает исполнять ее с самого начала. Напротив, у бурой пеночки последовательность исполнения типов песен, фонетически и по звучанию очень похожих на песни голосистой пеночки, является преимущественно случайной. Как отмечалось выше, индивидуальные репертуары самцов этого вида включают до 60–70 типов песни, частота исполнения которых резко различается, причем многие из них, по-видимому, представляют собой типичные импровизации и исполняются лишь один раз (Ivanitskii et al., 2012). Глубокие синтаксические различия между голосистой и бурой пеночкой, несомненно, имеют видоспецифическую природу, поскольку выражены в разных географических популяциях, удаленных на тысячи километров друг от друга (Forstmeier, 2001; Ivanitskii et al., 2012; Опаев, Колесникова, 2019).

В то же время, синтаксис песни голосистой пеночки подвержен значительной индивидуальной и ситуационной изменчивости. Многие самцы действительно представляют свой репертуар в виде практически идеальной линейной и притом строго циклической последовательности. Она может включать до 22 типов песен, что свидетельствует о незаурядных мнемонических способностях исполнителя. Еще более впечатляющие способности к запоминанию циклической последовательности типов песен (фонетически сходных с песней голосистой пеночки) найдены у сероголовой расписной пеночки (*Seicercus tephrocephalus*), у которой объем индивидуального репертуара достигает 48 типов песен (Ораев, 2016). Вместе с тем у обоих видов пеночек имеются самцы со значительно менее упорядоченной песней, при этом репертуар некоторых исполнителей содержит группировки взаимно ассоциированных типов песен с разным стилем исполнения. Типы песен из одной группировки всегда исполняются по строго постоянной очередности (линейный синтаксис), тогда как очередность исполнения типов песен из другой группировки варьирует от случая к случаю (Ivanitskii et al., 2012; Ораев, 2016).

При этом самцы сероголовой расписной пеночки с более богатым репертуаром были в значительно большей степени привержены линейному синтаксису, нежели самцы с бедным репертуаром, пение которых было менее упорядоченным, т.е. способности к запоминанию разнообразия типов песен и последовательности их исполнения у этого вида коррелируют (Ораев, 2016). Ранее аналогичная зависимость была выявлена у скального крапивника (*Salpinctes obsoletus*): последовательность исполнения типов песен у двух размножающихся самцов с богатым репертуаром была детерминирована в гораздо большей степени, чем у самца с бедным репертуаром, остававшегося без

пары в течение всего сезона размножения (Kroodsma, 1975).

Данные о зависимости степени упорядоченности секвенций вокальных паттернов разного уровня от социального контекста противоречивы. При сравнении вокализации самцов японской амадины, поющих в изоляции и при ухаживании за самкой, установлено, что в первом случае акустические параметры составляющих песню нот и слогов, а также последовательность их исполнения были более вариабельны (Sakata et al., 2008). Самцы голосистой пеночки в ответ на трансляцию на их территориях пения других самцов пели менее упорядоченно нежели при спонтанном пении, причем непосредственно во время трансляции никаких изменений не наблюдалось; характер пения изменился сразу после ее окончания (Опаев, Колесникова, 2019). В противоположность этому, каждый самец лисьей овсянки (*Passerella iliaca*) все типы песен из своего репертуара всегда исполнял в одинаковой очередности в соответствии с линейным синтаксисом, вне зависимости от того, пел ли он в одиночестве или же одновременно с соседними самцами. Хотя все самцы в популяции исполняли одинаковые типы песен, последовательность их исполнения у всех самцов была строго индивидуальна и жестко фиксирована (Martin, 1990). Самцы певчей овсянки (*Melospiza melodia*) при спонтанном пении представляют свой репертуар в виде циклической стереотипной последовательности нескольких типов песен. Реагируя на проигрывание пения другого самца, хозяин территории обычно не меняет привычную очередность исполнения или же исполняет тип песен, который в его собственном репертуаре должен следовать за только что услышанной им песней (Searcy, Okampo, Nowicki, 2019). Последний эффект, названный “предварением песни”, описан у нескольких видов певчих птиц с раздельной манерой пения и его непрерывной вариативностью (Todt, 1971; Whitney, 1985; Hedley et al., 2017).

Циклические, строго линейные секвенции, подобные тем, которые можно наблюдать в пении певчей овсянки, голосистой и сероголовой расписной пеночек, распространены и у других видов, например у североамериканских лесных дроздов *Hylocichla ustulata* (Dobson, Lemon, 1977), *H. mustelinus* (Whitney, 1985) и *Catharus guttatus* (Rivers, Kroodsma, 2000), а также восточного соловья (Ivanitskii et al., 2017). С математической точки зрения последовательности такого рода могут быть представлены как относительно простая марковская цепь первого порядка, где вероятность появления некоего события (например, очередного типа песен) зависит только от непосредственно предшествующего события.

Но в ряде случаев для наиболее полного описания и моделирования последовательности вокальных паттернов целесообразно использование марковских цепей более высокого уровня. На-

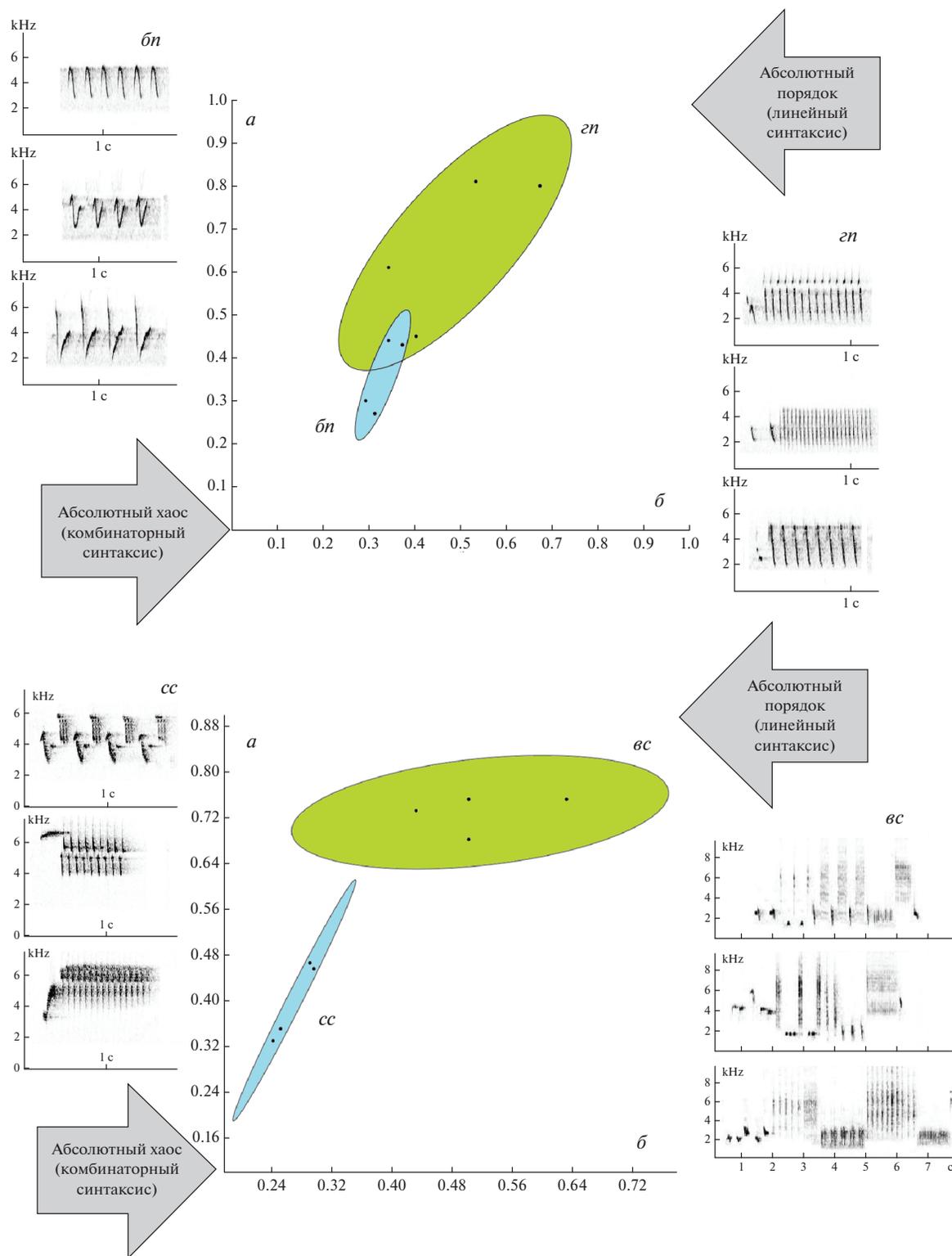


Рис. 1. Образцы типов песен и положение вокальных сессий двух видов пеночек и двух видов соловьев в пространстве двух индексов линейности. Каждая точка соответствует одной вокальной сессии одного самца. Индекс *a* — отношение числа строк в матрице переходов к числу заполненных (ненулевых) ячеек матрицы, индекс *b* — отношение суммы самых частых переходов (в каждой строчке матрицы) к общей сумме переходов данной вокальной сессии. Пределы вариации индексов от 1 (абсолютно детерминированная последовательность) до бесконечно малой величины (чисто случайная последовательность). Эллипсы аппроксимируют 95% случаев. *zn* — голосистая пеночка, *bn* — бурая пеночка, *cc* — синий соловей, *vc* — восточный соловей.

пример, в песне домашней канарейки (*Serinus canaria*) выявлены удаленные взаимодействия между паттернами, которые не являются непосредственными соседями и которые разделены другими паттернами. Единичная песня канарейки состоит из разнотипных фраз (трелей), образованных сериями быстро повторяющихся одинаковых нот. Число нот, исполненных в составе трели (ее продолжительность), зависит от типа составляющих нот, а также от того, какие ноты предшествовали данной трели и какие ноты были исполнены сразу после нее. По ходу исполнения песни выбор очередной фразы часто зависит не только от непосредственно предшествующей фразы, но и от фразы, исполненной некоторое время назад. Промежуток между удаленными, но секвенционально связанными фразами может достигать 10 с. В этом промежутке могут быть исполнены 5–6 других фраз, содержащих в общей сложности несколько десятков нот (Markowitz et al., 2013).

В пении японской амадины выбор очередной ноты также зависит не только от типа непосредственной предшествующей ноты, но и от более удаленных нот. Например, если перед нотой *b* была исполнена нота *a*, то после *b* обычно (или всегда) следует *v*. Но если ноте *b* предшествовала нота *z*, то после ноты *b* вместо ноты *v* обычно (или всегда) будет исполняться другая нота, запускающая совершенно иную последовательность дальнейшего исполнения песни. Или же нота *b* становится точкой ветвления, и после нее с разными (но близкими) вероятностями могут быть исполнены разные (обычно 2–3) ноты, запускающие соответствующие последовательности. Таким образом, последовательность вокальных паттернов, которая не аппроксимируется марковской моделью первого порядка и потому выглядит как случайная, в действительности содержит в себе скрытые закономерности, которые могут быть выявлены при использовании моделей более высокого порядка. В песне японской амадины последовательность исполнения нот удовлетворительно описывается марковской моделью второго порядка (Katahira et al., 2011).

Авторы этого, а также другого исследования синтаксиса песни японской амадины (Jin, Kozhevnikov, 2011), полагают, однако, что наиболее точная аппроксимация последовательности нот в ее песне может быть достигнута на основе использования так называемых скрытых марковских цепей, где постулируется связь между ненаблюдаемыми дискретными внутренними (контролирующими) состояниями и наблюдаемыми вокальными паттернами. Переход из одного состояния в другое контролирует переключения нот в песне. При этом для наиболее точного прогнозирования очередности их исполнения следует допустить, что исполнение одной ноты контролируется несколькими гипотетическими состояниями. Иными словами, число контролируемых

состояний должно быть больше, чем число контролируемых ими нот. При таком положении вещей сложная последовательность нот, представляющаяся чисто стохастическим процессом, может генерироваться набором состояний, последовательность переключений между которыми представляет собой относительно простой марковский процесс первого порядка.

Противоположность линейного и комбинаторного синтаксиса вполне очевидна при непосредственном наблюдении за очередностью исполнения вокальных паттернов, в чем можно легко убедиться при сравнении пения вышеупомянутых голосистой и бурой пеночки. В первом случае мы имеем строгую очередность исполнения многих типов песен, практически идеально соответствующую марковскому процессу первого порядка. Во втором случае последовательность исполнения типов песен внешне (например, при использовании стандартной матрицы переходных вероятностей) выглядит как преимущественно стохастический процесс. Тем не менее новейшие исследования, выполненные с использованием сложных моделей, свидетельствуют о том, что оба варианта синтаксиса могут моделироваться весьма сходными процессами в ЦНС, для описания которых могут быть с успехом использованы скрытые марковские цепи первого порядка (Jin, 2013; Katahira et al., 2011). Что, в частности, делает весьма вероятным предположение о возможности самоорганизации последовательности вокальных паттернов даже в тех случаях, когда наблюдаемая очередность их исполнения лишена какой бы то ни было упорядоченности (Панов и др., 2004).

На разных уровнях организации песни может использоваться разный синтаксис. Так, у чернобровой камышевки (*A. bistrigiceps*) при построении отдельных песен широко используется комбинаторика (перестановки фраз внутри песни), тогда как последовательность разнотипных песен преимущественно линейна (Иваницкий и др., 2008). В песне корольковой пеночки (*Ph. proregulus*), структура которой отличается чрезвычайной сложностью, на разных уровнях организации также используется разный синтаксис. Пение этой птицы представляет собой непрерывную череду разнообразных трелей, быстро сменяющих друг друга. Репертуары самцов исключительно богаты и включают от 184 до 269 (в среднем 216.4 ± 22.3) типов трелей. Основным структурным подразделением песни являются вокальные композиции, состоящие из большого числа разнообразных трелей. Внутренняя организация композиций базируется на относительно свободном комбинировании последних. Каждая композиция содержит уникальный набор взаимно ассоциированных трелей (до 20). Все трели типичны именно для данной композиции и, как правило, не встречаются в составе других композиций. Таким образом, композиции имеют четкую комбинаторную

структуру. Порядок следования компонентов, составляющих данную композицию, меняется по ходу ее исполнения. Индивидуальный репертуар включает до 20 разных композиций, которые обычно исполняются по нескольким (4–6) программам, предусматривающим строгую очередность их исполнения. Продолжительность таких программ – от 25 до 275 с (в среднем 101.3 ± 60.2 с). Одна программа содержит от 2 до 11 (в среднем 3.7 ± 2.1 , медиана – 3) композиций. Порядок их следования друг за другом подчиняется линейному синтаксису, т.е. остается неизменным при повторных исполнениях данной программы (Ivanitskii, Marova, 2012).

Вокальные композиции и программы как формы группирования вокальных компонентов

Отдельный интерес, наряду с линейным или комбинаторным синтаксисом пения, представляет способность некоторых видов певчих птиц, обладающих, как правило, достаточно богатыми репертуарами, группировать разные вокальные паттерны одного уровня организации, например типы песен, в “непересекающиеся множества”. В этом случае типы песен, принадлежащие одному множеству, исполняются последовательно друг за другом чаще, чем вместе с типами песен из других множеств. В простейшем случае это могут быть лишь 2 типа песен, которые всегда следуют один за другим, иногда объединяясь в монолитную вокальную конструкцию, т.е. исполняются без разделяющей паузы (в континуальном режиме). Такие эпизоды слитного исполнения нередко встречаются в пении красного кардинала (*Cardinalis cardinalis*) (Lemon, Chatfield, 1971) и восточного лугового трупиала (*Sturnella magna*) (Lemon et al., 2000).

Более продвинутые способности к группированию типов песен в вокальные композиции с фиксированным составом (“гнезда”) были описаны на примере туркестанского подвида южного соловья (*L. m. hafizi*) (Панов и др., 1978). Впоследствии эти способности стали предметом тщательных исследований немецких орнитологов, изучавших онтогенез песни европейского подвида (*L. m. megarhynchos*). Южный соловей исполняет типично раздельную песню с непрерывной вариативностью и имеет очень богатый репертуар (до 280 типов песен в репертуаре одного самца). В опытах с молодыми птицами, которые были взяты из гнезд птенцами и которых содержали в неволе до полного формирования песни, установлено, что ученик запоминает обучающую фонограмму (“пение учителя”) двояким образом. Во-первых, запоминается весь набор песен, прослушанных в течение нескольких сеансов обучения. Эти песни образуют в памяти так называемую “контекстную группу” – несколько десятков (от 20 до 60) типов песен, исполняемых обычно одна за другой, хотя очередность их следования

варьирует. Для запоминания требуется от 10 до 20 прослушиваний. В итоге всего курса обучения ученик может запомнить несколько “контекстных групп”, соответствующих разным фонограммам (разным “контекстам”). Впоследствии песни из разных “контекстных групп”, в отличие от песен одной группы, по ходу исполнения обычно не перемешиваются. Все множество песен из данной “контекстной группы” фиксируется в памяти в виде коротких кластеров (“упаковок”), состоящих из нескольких типов песен (в среднем 4, максимум до 7). Песни из одной “упаковки” исполняются вместе друг с другом чаще, чем вместе с другими песнями из данной “контекстной группы”. Таким образом, каждая обучающая фонограмма запоминается и как целое – в виде “контекстной группы”, и по частям – в виде набора “упаковок”. Общий объем информации, запоминаемой в ходе формирования песни, представляется весьма значительным, поскольку в составе индивидуального репертуара может быть несколько контекстных групп и соответствующее число “упаковок” (Hultsch, Todt, 1989; Todt, Hultsch, 1998; Todt et al., 2001).

Степень упорядоченности исполнения типов песен варьирует. Южные соловьи, выращенные в неволе и выучившие песню с магнитофонных записей, в дальнейшем в процессе пения относительно свободно комбинируют и отдельные песни в составе “упаковок” (“гнезд”), и отдельные “упаковки” в составе “контекстных групп” (Hultsch, Todt, 1989). Однако в природе последовательность исполнения может быть детерминирована более жестко, хотя в составе репертуара обычно имеются наборы типов песен (“гнезда”, “упаковки”), всегда исполняемых вместе, но всякий раз в разной очередности (Todt, 1971; Панов и др., 1978). Детальное исследование структуры песни южного соловья, выполненное с применением анализа сетевой структуры последовательностей, подтвердило, что последовательность исполнения типов песен у всех изученных самцов достоверно отличалась от случайной последовательности, сгенерированной с теми же параметрами, что и реальная песня, т.е. была организована по принципу топологии “малого мира” (“small world”). Вместе с тем обнаружены почти двукратные индивидуальные различия в степени упорядоченности презентации репертуара, оцениваемой по соответствующим параметрам (“small-worldness”). Лишь менее половины всех типов песен были исполнены в строго детерминированном режиме, т.е. непосредственно до данного типа песен и непосредственно после него исполнялись лишь определенные типы песен. Прочие типы песен квалифицированы либо как разветвления (после данного типа песен в разных случаях исполняются разные типы песен), либо как “бутылочные горлышки” (данному типу песен могут предшествовать разные типы песен) (Weiss et al., 2014).

Восточный соловей считается ближайшим родственником южного соловья, в том числе и по молекулярно-генетическим данным (Sangster et al., 2010). Оба вида в целом придерживаются раздельной манеры пения с непрерывной вариативностью (восточный соловей иногда поет слитно и нередко повторяет 2–3 одинаковые песни подряд), в структуре их единичных песен имеется немало сходных черт (Симкин, 1981; Марова и др., 2015). Восточный соловей почти на порядок уступает южному в объеме индивидуальных репертуаров, обычно не превышающих два десятка типов песен, но значительно превосходит его в своей приверженности к линейному синтаксису (Naguib, Kolb, 1992; Griefmann, Naguib, 2002; Ivanitskii et al., 2017). Для восточного соловья типично исполнять все типы песен один за другим по строгой очередности. При относительно ограниченном репертуаре (8–10 типов песен) это приводит к ярко выраженной цикличности. В пении восточных соловьев, обладающих богатыми репертуарами (свыше 15–20 типов песен), выделяются группы взаимно ассоциированных типов песен, аналогичные вышеописанным “упаковкам” южного соловья. Отличие восточного соловья состоит в том, что все песни, образующие такие “упаковки”, всегда исполняются друг за другом в одном и том же порядке, т.е. в соответствии с фиксированной программой. Таким образом, в составе репертуаров восточного соловья имеются программы, включающие от 2 до 6 типов песен, всегда исполняемых по строгой очередности. В большинстве случаев исполнение программы начинается с первой песни, но может оборваться на любой песне из числа включенных в данную программу. Последовательность исполнения разных программ в составе репертуара зачастую также фиксирована. В московской популяции восточного соловья мы обнаружили универсальные программы. Эти программы свойственны многим самцам, обитающим по всему городу и даже далеко за его границами. Подобные программы, наряду с собственными типами песен, составляют неотъемлемую часть вокальной культуры любой популяции восточного соловья практически по всему ареалу вида (Марова и др., 2015; Ivanitskii et al., 2017).

Вполне возможно, что кластеризация типов песен у певчих птиц с типично раздельной манерой пения, его непрерывной вариативностью и богатыми репертуарами может иметь более широкое распространение, чем это известно к настоящему времени. К примеру, она описана для нескольких видов североамериканских виреонов (*Vireo* sp.). В частности, все типы песен в богатых индивидуальных репертуарах очкового виреона (*V. cassinii*), включающих до 60 типов песен, сгруппированы в композиции фиксированного состава, которые автор называет “темами”. Одна “тема” содержит от 2 до 7 взаимно ассоциированных типов песен, всегда исполняемых вместе, хотя и в произвольном порядке. Завершив исполне-

ние текущей темы, самец переходит к следующей и теперь исполняет уже совершенно другие типы песен (Hedley, 2016, 2016a).

Таким образом, птицы обладают способностью запоминать и воспроизводить большое множество стереотипных вокальных конструкций (например, десятки и сотни различных типов песен) в виде нескольких наборов непересекающихся множеств значительно меньшего объема: “упаковок”, “тем”, “гнезд”, “программ”, “композиций” и т.д. Отметим, что в психологии и зоопсихологии процесс оперативного разделения множества объектов или действий на относительно обособленные подмножества (“chunking”) признается распространенным приемом, повышающим эффективность запоминания последовательности расположения объектов, порядка их следования во времени или же очередности исполнения отдельных поведенческих актов (Terrace, 1991).

В этой связи обращает на себя внимание, что в песне птиц отдельные “упаковки” содержат не более шести типов песен. Обычно в одной “упаковке” бывает 2–4 типа песен, причем это число не зависит ни от объемов индивидуальных репертуаров, ни от степени структурной сложности самих по себе типов песен. Например, среди трех изученных нами видов соловьев единичные песни восточного соловья самые сложные и продолжительные, синий соловей исполняет намного более короткие и простые песни, южный соловей по обоим параметрам занимает промежуточное положение и намного превосходит два других вида по объему индивидуальных репертуаров. И тем не менее число типов песен, объединяемых в кластеры, у всех трех видов — равно как и у вышеупомянутого виреона Кассина с его относительно простыми песнями, но богатым репертуаром, — в сущности одинаково и обычно не превышает четырех (Hultsch, Todt, 1989; Hedley, 2016, 2016a; Ivanitskii et al., 2017, 2017a).

В этой связи стоит вспомнить известную закономерность организации краткосрочной памяти у человека, впервые описанную Джорджем Миллером в его знаменитой статье “Магическое число, семь плюс-минус два” (Miller, 1956). Миллер экспериментально установил, что в зависимости от типа объектов (отдельные буквы, двоичные сочетания букв, односложные слова) число надежно запоминаемых объектов варьирует от пяти (односложные слова) до девяти (отдельные буквы или цифры). Если число предъявляемых объектов превышает эти лимиты, эффективность запоминания может быть увеличена благодаря процедуре разбиения всего множества на короткие отрезки. В психологии работа Миллера относится к разряду хрестоматийных, а ее основные положения нашли и некоторое практическое применение, в частности они используются дизайнерами web-страниц для управления вниманием посетителей сайтов. Среди работ, развивающих эту те-

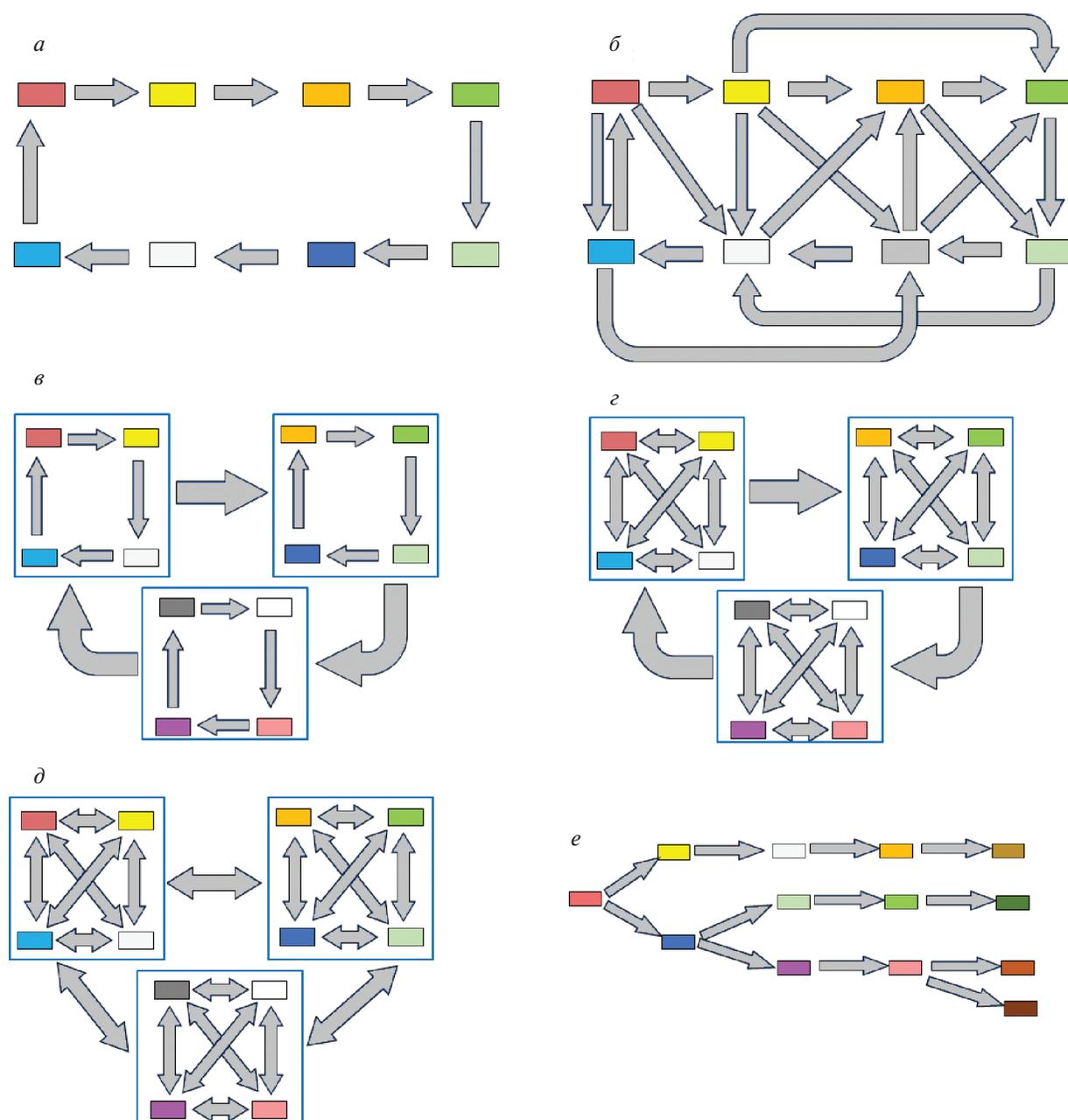


Рис. 2. Разнообразие синтаксических моделей в песне птиц: *a* – линейный синтаксис с циклической организацией вокальной сессии у голосистой пеночки (Ivanitskii et al., 2012) и сероголовой расписной пеночки (Ораев, 2016); *б* – комбинаторный синтаксис с преобладанием случайных связей между вокальными компонентами песни у камышевки-барсучка (*Acrocephalus schoenobaenus*) (Панов и др., 2004) и бурой пеночки (Ivanitskii et al., 2012); *в* – линейный синтаксис при переключениях как внутри программ, так и между программами у восточного соловья (Ivanitskii et al., 2017); *г* – комбинаторный синтаксис внутри композиций и линейный синтаксис при переключениях между ними у корольковой пеночки (Ivanitskii, Marova, 2012); *д* – комбинаторный синтаксис на обоих уровнях организации песни у синего соловья (*Larvivora cyane*) (Ivanitskii et al., 2017); *е* – линейный синтаксис с разветвлениями у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) (Gil, Slater, 2000), садовой горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) (Thimm, 1972) и соловья-красношейки (*Calliope calliope*) (Ivanitskii, Monakhova, 2020). Цветные прямоугольники – дискретные вокальные компоненты (типы песен, ноты в составе песни); контурные квадраты – группы взаимно ассоциированных вокальных компонентов (композиции и программы); стрелки – переходы между вокальными компонентами.

му, интерес представляет, на наш взгляд, статья Кована (Cowan, 2001). Эксперименты привели его к выводу о том, что Миллер переоценил ресурсы памяти. Главный результат, полученный Кованом, зафиксирован в названии его статьи “Магическое число четыре в кратковременной памяти”. По мнению Кована, большинство людей может одновременно оперировать тремя-четырьмя объектами, и лишь незначительному меньшинству это удастся с пятью объектами. Таким образом по оценке Кована, предел оперативной человеческой памяти, скорее всего, обозначен четырьмя единицами, что на удивление точно совпадает с числом взаимно ассоциированных типов песен в богатых и сложно организованных репертуарах певчих птиц.

В настоящее время сходство и различия между песней птиц и речевым поведением человека составляет одну из самых обсуждаемых тем в мировой биоакустике (Doupe, Kuhl, 1999; Collier et al., 2014; Miyagawa et al., 2014). Накапливается все больше свидетельств того, что среди всех изученных к настоящему времени систем общения животных песня птиц действительно выглядит наиболее точной имитацией некоторых поведенческих и физиологических паттернов речи и, похоже, справедливо рассматривается как привлекательная модель для исследований принципов построения и путей эволюции сигнально-информационных систем, включающих механизмы генетической детерминации, вокального обучения, обширные акустические репертуары и их сложную синтаксическую организацию (Иваницкий, 2015).

Разнообразие синтаксических моделей песни птиц и примеры их реализации в песне разных видов птиц представлены на рис. 2. Синтаксическая организация варьирует в зависимости от степени слитности или дискретности исполнения песни, от способов группирования вокальных компонентов разных уровней организации песни (нот, слогов, фраз, типов песен), а также от степени упорядоченности их исполнения. При использовании линейного синтаксиса очередность исполнения вокальных компонентов строго фиксирована, преобладают стереотипные последовательности, которые во многих случаях имеют циклическую природу (рис. 2а). Напротив, комбинаторный синтаксис подразумевает постоянное варьирование порядка исполнения компонентов, открывая тем самым широкие возможности для импровизации (рис. 2б). Использование линейного или комбинаторного синтаксиса видоспецифично, однако некоторые виды на разных уровнях организации песни могут применять разный синтаксис (рис. 2в). У многих видов певчих птиц, исполняющих десятки и сотни разных типов песен, в составе индивидуальных репертуаров формируются дискретные группировки последних, причем типы песен, принадлежащие к одной группировке, всегда исполняются по ходу

пения вместе друг с другом и никогда не перемежаются песнями из других группировок. Очередность исполнения песен в таких группировках у разных видов может быть как произвольной (композиции), так и строго фиксированной (программы). Заслуживает внимания модель “ветвящегося синтаксиса”, использование которой подразумевает умение исполнителя попеременно и примерно с равной вероятностью выбирать в данной точке последовательности (точке ветвления) только 2–3 стереотипных продолжения при том, что общее число возможных продолжений у видов с богатым репертуаром может исчисляться десятками и сотнями (рис. 2е).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование поддержано РФФИ по результатам конкурса “Экспансия” (19-14-50229).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бёме И.Р., Горецкая М.Я., 2013. Песни птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 78 с.
- Дарвин Ч., 1899. Происхождение человека и половой отбор. СПб. 424 с.
- Звонов Б.М., 2009. Акустическое опознавание у птиц: экспериментальное исследование. Щёлково: Издатель Мархотин П.Ю. 230 с.
- Иваницкий В.В., 2015. Песня птиц как микрокосм современной науки: между биоакустикой и лингвистикой // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. Алматы. Т. II. Доклады. С. 418–435.
- Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., Марова И.М., 2008. На рубеже между раздельной и слитной песней: рекламная вокализация чернобровой камышевки, *Acrocephalus bistrigiceps* (Sylviidae, Aves) // Зоологический журнал. Т. 87. С. 319–330.
- Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Марова И.М., 2006. Акустическая сигнализация и поведение индийской камышевки *Acrocephalus agricola* (Passeriformes, Aves) // Зоологический журнал. Т. 85. С. 971–983.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Бочкарева Е.Н., 2009. Структура рекламной вокализации садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, Sylviidae): существует ли очередность в исполнении разных песен у вида с богатым репертуаром? // Зоологический журнал. Т. 88. С. 326–338.
- Мальчевский А.С., 1958. Местные напевы и географическая изменчивость песни у птиц // Вестник Ленинградского университета. Вып. 9. С. 109–119.
- Марова И.М., Ивлиева А.Л., Веприцьева О.Д., Иваницкий В.В., 2015. Сравнительный анализ дифференциации песни восточного (*Luscinia luscinia*) и южного (*Luscinia megarhynchos*) соловьев на пространстве их ареалов // Зоологический журнал. Т. 94. С. 701–711.
- Опаев А.С., Колесникова Ю.А., 2019. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. Т. 98. С. 319–331.

- Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В., 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos* // Зоологический журнал. Т. 57. С. 569–581.
- Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С., 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae) // Зоологический журнал. Т. 83. С. 464–479.
- Панов Е.Н., Опаев А.С., 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). Электронный журнал “Этология и зоопсихология”. 1 (3); <http://www.etholpsy.ru>
- Пинкер С., 2009. Язык как инстинкт. М.: Книжный дом “Либроком”. 455 с.
- Синежук Е.Б., Кречмар Е.А., 2010. Географическая изменчивость демонстративной песни обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus* // Зоологический журнал. Т. 89. С. 1–14.
- Симкин Г.Н., 1981. Песня восточного соловья как акустический маркер групповых и популяционных структур // Орнитология. Вып. 16. С.73–83.
- Baker M.C., Cunningham M.A., 1985. The biology of bird-song dialects // Behavioral and Brain Sciences. V. 8. P. 85–133.
- Baptista L.F., 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) // University of California publications. Zoology. V. 105. P. 1–52.
- Barrington D., 1773. Experiments and observation on the singing of birds // Philosophical Transactions of the Royal Society London. V. 63. P. 249–291.
- Beckers G.J.L., Bolhuis J., Okanoya K., Berwick R.C., 2012. Birdsong neurolinguistics: songbird context-free grammar claim is premature // NeuroReport. V. 23. P. 139–145.
- Bell B.D., Borowiec M., Lontkowski J., Pledger S., 2004. Short records of marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) song provide indices that correlate with nesting success // Journal of Ornithology. V. 145. P. 8–15.
- Berwick R.C., Chomsky N., 2013. Foreword: A bird’s view on human language and evolution // Bird song, speech, and language. Exploring the evolution of mind and brain. Bolhuis J.J., Everaert M. (Eds). Cambridge, Massachusetts–London: The MIT Press.
- Berwick R.C., Okanoya K., Beckers G.J.L., Bolhuis J.J., 2011. Songs to syntax: the linguistics of birdsong // Trends in Cognitive Sciences. V. 15. P. 113–121.
- Bhattacharya H., Cirillo J., Todt D., 2008. Universal features in the singing of birds uncovered by comparative research // Our Nature. V. 6. P. 1–14.
- Bjerke T.K., Bjerke T.H., 1981. Song dialects in the redwing, *Turdus iliacus* // Ornith Scandinavica. V. 12. P. 40–50.
- Bjorklund M., 1989. Microgeographic variation in the song of the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus* // Ornith Scandinavica. V. 20. P. 255–264.
- Bolhuis J.J., Everaert M., eds., 2013. Bird song, speech and language. Exploring the evolution of mind and brain. Cambridge, Massachusetts–London: The MIT Press. 542 p.
- Bolhuis J.J., Okanoya K., Scharff C., 2010. Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech // Nature Reviews Neuroscience. V. 11. P. 747–759.
- Bougey M.J., Thompson N.S., 1981. Song variety in the brown thrasher (*Toxostoma rufum*) // Zeitschrift für Tierpsychologie. V. 56. P. 47–58.
- Briefer E., Osiejuk T.S., Rybak F., Aubin Th., 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach // Journal of Theoretical Biology. V. 262. P. 151–164.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 335 p.
- Collier K., Bickel B., van Schaik C.P., Manser M.B., Townsend S.W., 2014. Language evolution: syntax before phonology // Proc. R. Soc. B 281: 20140263. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.026>
- Cowan N., 2001. The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity // Behavioral and Brain Sciences. V. 24. P. 87–185.
- Darolova A., Kristofik J., Hoi H., Wink M., 2012. Song complexity in male marsh warblers: does it reflect male quality? // Journal of Ornithology. V. 153. P. 431–439.
- Deslandes V., Faria L.R., Borgesa M.E., Piea P.M., 2014. The structure of an avian syllable syntax network // Behavioral Processes. V. 106. P. 53–59.
- Dobson D.W., Lemon R.E., 1977. Markovian versus rhomboidal patterning in the song of Swainson’s thrush // Behaviour. V. 62. P. 277–297.
- Doupe A.J., Kuhl P.K., 1999. Birdsong and human speech: common themes and mechanisms // Annual Review Neuroscience. V. 22. P. 567–631.
- Forstmeier W., 2001. Individual reproductive strategies in the dusky warbler (*Phylloscopus fuscatu*s): female and male perspectives. PhD thesis. University of Wurzburg, Wurzburg, Deutschland.
- Gentner T.Q., Fenn K.M., Margoliash D., Nusbaum H.C., 2006. Recursive syntactic pattern learning by songbirds // NATURE|0 2006|doi: 1 <https://doi.org/10.1038/nature04675>
- Gil D., Slater P., 2000. Song organization and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus* // Behaviour. V. 137. P. 759–782.
- Grießmann B., Naguib M., 2002. Song sharing in neighboring and non-neighboring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication // Ethology. V. 108. P. 377–387.
- Hartshorne C., 1956. The monotony threshold in singing birds // Auk. V. 73. P. 176–192.
- Hedley R.W., 2016. Composition and sequential organization of song repertoires in Cassin’s vireo (*Vireo cassinii*) // Journal Ornithology. V. 157. P. 13–22.
- Hedley R.W., 2016a. Complexity, predictability and time homogeneity of syntax in the songs of Cassin’s vireo (*Vireo cassinii*) // Plos one. | DOI: April 6, 2016 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150822>
- Hedley R.W., Denton K.K., Weiss R.E., 2017. Accounting for syntax in analyses of countersinging reveals hidden vocal dynamics in a songbird with a large repertoire // Animal Behavior. V. 131. P. 23–32
- Hultsch H., Todt D., 1989. Memorization and reproduction of songs in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): evi-

- dence for package formation // Journal of Comparative Physiology. V. A165. P. 197–203.
- Irwin D.E., 2000. Song variations in an avian ring species. Evolution. V. 54. P. 998–1010.
- Ivanitskii V., Ivlieva A., Gashkov S., Marova I., 2017. The song structure of the Siberian blue robin *Luscinia [Larvivora] cyane* and a comparison with related species // Ornithological Science. V. 16. P. 71–77.
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., 2012. Huge memory in a tiny brain: unique organization in the advertising song of the Pallas's warbler *Phylloscopus proregulus* // Bioacoustics. V. 21. P. 87–105.
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Antipov V.A., 2017a. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): clustering and sequential order of the song types // Bioacoustics. V. 26. P. 199–215.
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Malykh I.M., 2012. Between order and chaos: contrasting syntax in the advertising song of the dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde's (*Ph. schwarzi*) warblers // Journal of Ornithology. V. 153. P. 337–346.
- Ivanitskii V.V., Monakhova M.V., 2020. The song structure of Siberian rubythroat (*Luscinia [Calliope] calliope*): branching syntax in the complex and variable vocalization // Ornithological Science. V. 19. P. 177–186.
- Jin D.Z., 2013. The neural basis of birdsong syntax. In: Lu Z., Luo Y., eds. Progress in cognitive science: from cellular mechanisms to computational theories. Peking: Peking University Press. P. 1–20.
- Jin D.Z., Kozhevnikov A.A., 2011. A compact statistical model of the song syntax in bengalese finch // Plos computational biology. V. 7 (3) e1001108
- Katahira K., Suzuki K., Okanoya K., Okada M., 2011. Complex sequencing rules of birdsong can be explained by simple hidden Markov processes // Plos computational biology. V. 6 (9) e24516
- Kershenbaum A., 2014. Entropy rate as a measure of animal vocal complexity // Bioacoustics. V. 23. P. 195–208.
- Kroodsma D.E., 1975. Song patterning in the rock wren // Condor. V. 77. P. 294–303.
- Kroodsma D.E., 2005. The singing life of birds: the art and science of listening to bird song. New York: Houghton Mifflin. 482 p.
- Kroodsma D.E., Miller E.H., eds., 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Ithaca–London: Cornell University Press. 587 p.
- Kroodsma D.E., Parker L.D., 1977. Vocal virtuosity in the brown thrasher // Auk. V. 94. P. 783–785.
- Leader N., Wright J., Yom-Tov Y., 2000. Microgeographic song dialects in the orange-tufted sunbird (*Nectarinia osea*) // Behaviour. V. 137. P. 1613–1627.
- Lemon R.E., Chatfield Ch. 1971. Organization of song in cardinals // Behaviour. V. 19. P. 1–17.
- Lemon R.E., Falls J.B., Dickinson T., Perreault S., Tittler R., 2000. Song clustering by meadowlarks: is it related to repertoire size? // Behaviour. V. 137. P. 75–92.
- Lucanus, 1907. Lokale Gesangserscheinungen und Vogelidialekte, ihre Ursachen und Entstehung // Ornithologische Monatsberichte. S. 7–8.
- MacDougall-Shackleton E.A., MacDougall-Shackleton S.A., 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure // Evolution. V. 55. P. 2568–2575.
- Markowitz J.E., Ivie E., Kligler L., Gardner T.J., 2013. Long-range order in canary song // Plos computational biology. V. 9 (5): e1003052.
- Marler P., Slabbekorn H., eds., 2004. Nature's Music – The Science of Birdsong. London: Elsevier Academic Press. 496 p.
- Martin D.J., 1990. Song of the fox sparrow. III. Ordering of song // Wilson Bulletin. V. 102. P. 655–671.
- Miller G.A., 1956. The magical number seven, plus or minus two: some limits of our capacity for processing information // Psychological Reviews. V. 63. P. 81–97.
- Miyagawa S., Ojima S., Berwick R.C., Okanoya K., 2014. The integration hypothesis of human language evolution and the nature of contemporary languages // Frontiers in Psychology. Language Sciences. V. 5. Article 564. P. 1–6.
- Naguib M., Kolb H., 1992. Vergleich des Strophenaufbaus und der Strophenabfolge an Gesängen von Sprosser (*Luscinia luscinia*) und Blaukehlchen (*Luscinia svecica*) // Journal of Ornithology. V. 133. P. 133–145.
- Okanoya K., 2004. The Bengalese finch: a window on the behavioral neurobiology of birdsong syntax // Annals of the New-York Academy of Sciences. V. 1016. P. 724–735.
- Okanoya K., 2012. Behavioral factors governing song complexity in Bengalese finches // International Journal of Comparative Psychology. V. 25. P. 44–59.
- Опаев А., 2016. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*) // Journal of Ornithology. V. 157. P. 949–960.
- Podos J., Novicki S., 2004. Performance limits of bird song. In Nature's Music – The Science of Birdsong. London: Elsevier Academic Press. P. 322–346.
- Podos J., Peters S., Rudnicki T., Marler P., Nowicki S., 1992. The organization of song repertoires in song sparrows: themes and variations // Ethology. V. 90. P. 89–106.
- Riebel K., Slater P.J.B., 1999. Song type switching in the chaffinch: timing or counting? // Animal Behaviour. V. 57. P. 655–661.
- Rivers J.W., Kroodsma D.E., 2000. Singing behavior of the hermit thrush // Journal of Field Ornithology. V. 71. P. 467–471.
- Rohrmeier M., Zuidema W., Wiggins G.A., Constance S., 2016. Principles of structure building in music, language and animal song // Philosophical Transactions B | <http://rsta.royalsocietypublishing.org>
- Sainburg T., Theilman B., Thielk M., Gentner T.G., 2019. Parallels in the sequential organization of birdsong and human speech // Nature communications | <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11605-y>
- Sakata J.T., Hampton C.M., Brainard M.S., 2008. Social modulation of sequence and syllable variability in adult birdsong // Journal of Neurophysiology. V. 99. P. 1700–1711.
- Sangster J., Alström P., Forsmark E., Olsson U., 2010. Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily

- and genus level (Aves; Muscicapidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 57. P. 380–392.
- Sasahara K., Cody M.L., Cohen D., Taylor C.E., 2012. Structural design principles of complex bird songs: a network-based approach // *PLoS ONE* 7(9): e44436. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044436>
- Searcy W.A., Ocampo D., Nowicki S., 2019. Constraints on song type matching in a songbird // *Behavioral Ecology and Sociobiology* V. 73: <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2708-6>
- Slater P.J.B., Ince S.A., Colgan P.W., 1980. Chaffinch song types: their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals // *Behaviour*. V. 75. P. 207–218.
- Sprau P., Mundry R., 2010. Song type sharing in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*, and its implications for cultural evolution // *Animal Behavior*. V. 80. P. 427–434.
- Suzuki T.N., Wheatcroft D., Griesser M., 2018. Call combinations in birds and the evolution of compositional syntax // *Plos biology* | <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006532>
- Terrace H.S., 1991. Chunking during serial learning in a pigeon: I. Basic evidence // *Journal of experimental Psychology: Animal Behavior*. Proc. 17. P. 81–93.
- Thimm F., 1972. Sequentielle und zeitliche Beziehungen im Reviergesang des Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus* L.) // *Journal of comparative physiology*. V. 84. P. 311–344.
- Todt D., 1971. Äquivalente und konvalente gesangliche Reaktionen einer extrem regelmäßig singenden Nachtigall (*Luscinia megarhynchos* L.) // *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. Bd. 71. S. 262–285.
- Todt D., Cirillo J., Geberzahn N., Schleuss F., 2001. The role of hierarchy levels in vocal imitations of songbirds // *Cybernetics and Systems*. V. 32. P. 257–283.
- Todt D., Hultsch H., 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory // *Biological Cybernetics*. V. 79. P. 487–500.
- Whitney C.L., 1985. Serial order in wood thrush song // *Animal Behavior*. V. 33. P. 1250–1265.
- Witchell Ch.A., 1896. The evolution of bird-song, with observations on the influence of heredity and imitation. London: Adam and Charles Black. 253 p.
- Weiss M., Hultsch H., Adam I., Scharff C., Kipper S., 2014. The use of network analysis to study complex animal communication systems: a study on nightingale song // *Proceedings of the Royal Society B*. V. 281. 20140460.
- Zeigler H.P., Marler P. (eds), 2004. Behavioral neurobiology of birdsong. *Annals of the New York Academy of Sciences*. V. 1016. 788 p.

THE SYNTACTIC ORGANIZATION OF A BIRD SONG

V. V. Ivanitskii¹*, I. M. Marova¹

¹Faculty of Biology, M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: vladivanit@yandex.ru

The bird song is one of the most advanced communication systems, and its complex syntactic organization, along with its unique dual nature that combines genetic inheritance and vocal training, is often considered in the modern literature as a feature that brings it closer to human speech or written text. The study of patterns in the construction of sequences of discrete signals in the song of birds is currently a rapidly developing field of bioacoustics. In this review, we consider the results of research on the main modes of syntactic organization of a song, such as the volume of individual repertoires, the measure of ordering the performance of vocal components of a song (linear or combinatorial syntax), the ways to group vocal components of different levels of the song organization (notes, phrases, song types) in compositions and programs, the presence of branching and convergence points in signal sequences, as well as hidden relations between vocal components in their sequences. In conclusion, we consider the entire diversity of syntactic models described to date, and provide examples of their implementation in the song of different types of bird.

Keywords: bioacoustics, syntax, animal communication

УДК 599.592/599:599.322/.324

РАЗНООБРАЗИЕ ПНЕВМАТИЗАЦИИ УШНОЙ КАПСУЛЫ У БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ (*RHOMBOMYS OPIMUS*, RODENTIA, GERBILLINAE)

© 2021 г. Е. Г. Потапова*

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

*e-mail: lena-potapova@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.09.2020 г.

После доработки 19.10.2020 г.

Принята к публикации 29.10.2020 г.

Описаны специфика и разнообразие пневматизации ушной капсулы у *Rhombomys*. Специфика проявляется в а) слабом вздутии трубки наружного слухового прохода, б) отсутствии предматальной камеры, в) значительном развитии нижней мастоидной камеры и г) образовании особого мастоидно-тимпанального кармана в результате обратного проникновения полости мастоида в барабан. Условиями формирования этого кармана являются значительное смещение назад купола барабанного кольца и наличие широкой тимпано-мастоидной септы. Разнообразие пневматизации ушной капсулы проявляется в разных соотношениях размеров полостей, расположенных в эпитимпанальном, мастоидном и барабанном отделах капсулы. Это разнообразие обусловлено разной последовательностью и разной интенсивностью вздутия этих отделов. Выделены признаки, разные сочетания которых составляют спектр данного разнообразия. Предложен способ их описания. Предварительная оценка изменчивости показала, что песчанки из разных географических точек различаются и по размерным характеристикам ушной капсулы, и по качественным показателям ее пневматизации. Возможно, эти различия отражают экологическую специализацию вида.

Ключевые слова: Gerbillinae, *Rhombomys*, среднее ухо, пневматизация ушной капсулы, внутривидовая изменчивость

DOI: 10.31857/S0044513421100111

Пневматизация ушной капсулы — один из механизмов настройки среднего уха на восприятие определенного акустического спектра (Dallos, 1973; Moore, 1981). Гипертрофированное вздутие капсулы повышает чувствительность уха к низким частотам и считается адаптацией к освоению аридных территорий, где условия звукопередачи наиболее благоприятны для низкочастотного спектра, и где высокая восприимчивость к звукам этого диапазона — один из важнейших факторов выживания (Lay, 1972; Павлинов, 1988; Павлинов и др., 1990; Webster, Plassmann, 1992; Momenzadeh et al., 2008; Tabatabaei Yazdi et al., 2014, 2015; и др.). Пневматизация может осуществляться за счет раздувания барабана и (или) формирования дополнительных камер в эпитимпанальном и мастоиде. Функционально значимо именно изменение объема полости среднего уха, тогда как разнообразие путей пневматизации и характер дифференциации этой полости в значительной степени обусловлены спецификой базовой конструкции уха и историей развития группы. Это дает основание использовать данные по строению ушной

капсулы в исследованиях по филогении и систематике грызунов.

Ушная капсула у Gerbillinae изучена достаточно полно и в функциональном, и в филогенетическом аспектах (Lay, 1972; Павлинов, 1980; Павлинов и др., 1990; Pavlinov, 2001, 2008; Потапова, 2016). Выявлены пути и способы ее пневматизации. На уровне рода описана структура разнообразия мастоида и предложены наиболее вероятные сценарии его эволюционных преобразований. Филогенетическая оценка этих материалов учтена при построении системы Gerbillinae (Павлинов и др., 1990; Pavlinov, 2001, 2008).

На основании многочисленных исследований ушной капсулы грызунов (хомяков, песчанок, сонь, белок, роющих, и мн. др.) показано, что филогенетическая составляющая в структуре ее разнообразия, как правило, наиболее четко проявляется на родовом уровне и выше. Однако анализ межвидового и внутривидового разнообразия мастоида у песчанок рода *Gerbilliscus*, с начальной стадией его пневматизации, показал пригодность таких исследований для оценки межвидовых взаимоотношений и изучения географической из-

менчивости (Потапова, 2016). Полученные данные оказались важными для понимания морфогенеза слуховой капсулы песчанок и внесли коррективы в существующие представления о семофилезе мастоида в этой группе. Это позволило по-новому оценить некоторые родственные связи внутри Gerbillinae и отчасти смягчить противоречия между морфологическими (Pavlinov, 2001, 2008) и молекулярно-генетическими (Chevret, Dobigny, 2005; Colangelo et al., 2007; Alhajeri et al., 2015) трактовками филогении группы.

У песчанок с увеличенной ушной капсулой внутривидовая изменчивость качественных характеристик ее пневматизации исследована слабо. Косвенно о ней можно судить по изменчивости формы капсулы (Tabatabaei Yazdi et al., 2014). Но, как правило, анализ географической изменчивости черепа у этих песчанок учитывает, в основном, размерные показатели пневматизации (Momenzadeh et al., 2008; Nanova, 2014; и др.).

Цель данной публикации – на качественном уровне описать разнообразие мастоидной пневматизации у *Rhombomys opimus* (Lichtenstein 1823) – одного из самых высокоспециализированных видов песчанок с сильно вздутой ушной капсулой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы материалы из коллекций Зоологического музея МГУ (ЗММУ). Отпрепарированы 48 черепов большой песчанки: удалена часть покровной стенки капсулы между септами (рис. 1). Места сбора материала: Гурьевская обл. (3 экз.); северо-западное Приаралье (6 экз.); Туркмения: центральные Каракумы (3), Марыйская обл. (5), Карабиль (9 экз.); Семиречье (7 экз.); Монголия: Южно-Гобийский аймак (12 экз.), Увэр-Хангайский аймак (3). Линии крепления основных септ на покровной стенке капсулы видны при ее внешнем осмотре. Поэтому для рекогносцировочной оценки географической изменчивости дополнительно исследованы не препарированные черепа из выбранных точек. Для сравнения рассмотрены виды песчанок из родов *Psammomys* и *Meriones*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ушная капсула у *Rhombomys* крупная и конструктивно высоко организована. Черты специализации проявляются и в строении костного чехла внутреннего уха, и в особенностях пневматизации капсулы. По размерам капсулы относительно длины черепа большая песчанка уступает лишь некоторым видам *Meriones* и *Psammomys* с гипертрофированно раздутой капсулой. Увеличение размеров капсулы у *Rhombomys* обеспечено вздутием всех ее отделов (барабана, мастоида, эпитимпанникума – рис. 1а, 1б).

Своеобразие **барабанного отдела** большой песчанки проявляется в оформлении слухового прохода. По сравнению с другими песчанками у *Rhombomys* трубка наружного слухового прохода максимально оттянута (рис. 1в, 21) и слабо вздута. Ее пневматизация никогда не достигает той же степени, что у некоторых видов *Meriones* или *Psammomys*. Часть нижней стенки трубки всегда остается однослойной (рис. 1в–1д, 22). Вздутие трубки идет несколькими путями: спереди, сзади (стрелки на рис. 1в) и, в меньшей степени, снизу. Оно либо равномерное, либо более интенсивное сзади. Воздушный карман в передней стенке трубки, так называемая предмастoidalная камера, не формируется. В результате вздутия барабанное кольцо, annulus tympanicus (рис. 1д, 1), обособляется от покровной стенки и крепится по краю образовавшегося костного купола, cupula annuli tympanicus (рис. 1д, 2), который свешивается внутрь барабанной полости. Купол барабанного кольца связан с наружной стенкой барабана тремя септами: передней, средней и задней (рис. 1в–1д, 10–12). Их размеры, расположение и взаимосвязь варьируют в зависимости от того, какие из названных выше путей пневматизации преобладают.

Барабанное кольцо у *Rhombomys* сдвинуто в мастоид и соединяется с краем всегда широкой тимпано-мастоидной септы (рис. 1е–1е, 1, 18). Такое смещение создает условия для формирования характерного для этого вида мастоидно-тимпанального кармана (рис. 1б, 1е–1з, *ммк*). Сходные взаимоотношения этой септы и барабанного кольца, но без образования полноценного кармана, отмечены у *Psammomys*. Среди *Meriones* барабанное кольцо и тимпано-мастоидная септа не перекрываются. Эта септа, как правило, неширокая, причем у видов с увеличенными барабанами (*M. meridianus*, *M. libycus* и др.) она наиболее узкая.

Пневматизация **эпитимпано-мастоидного отдела** у *Rhombomys* осуществляется по тому же типу (рис. 1б), что и у других “высших” песчанок (*Meriones*, *Cheliones*, *Brachiones*, *Psammomys* и др.). Расширение барабанной полости происходит одновременно в двух направлениях: спереди и сзади. Спереди (над слуховым проходом) она заходит в эпитимпаникум, где образуется эпитимпанальная камера (рис. 1б, *эк*). Сзади она двумя потоками (изнутри и снаружи бокового канала) проникает в мастоид, где формируются две основных камеры: верхняя и нижняя мастоидные (рис. 1б, 1з, 1е, *вмк*, *нмк*).

Эпитимпанальная камера крупная, значительно раздута и в поперечном, и в продольном направлениях. Мастоидная септа (рис. 1б, 1е, 1б), которая полностью разделяет полости эпитимпанникума и мастоида, сдвинута немного назад и проходит по дну парафлюккулярной ямки. Вся

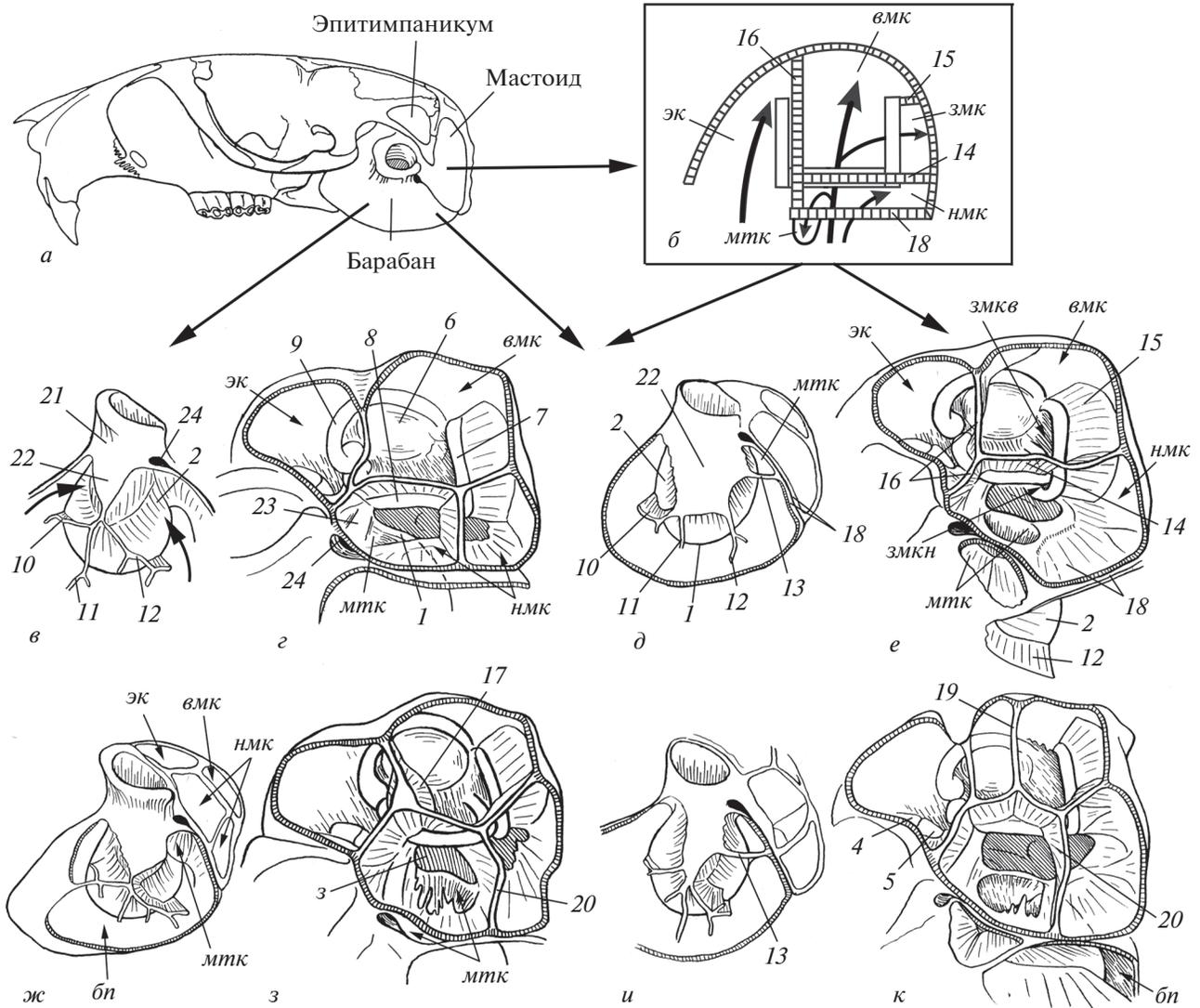


Рис. 1. Пневматизация ушной капсулы у *Rhombomys opimus*: а – череп; б – схема пневматизации мастоида; в, д, ж, и – оформление слухового прохода, вид сбоку и немного спереди и снизу; г, е, з, к – мастоид, вид сбоку и немного сверху и сзади; в, г – по экз. S-113151 (ЗММУ) Южная Туркмения, Карабиль; д, е – S-60770, Гурьевская обл.; ж, з – S-119273, (ЗММУ) Монголия, Южно-Гобийский аймак; и, к – S-130285, (ЗММУ) Монголия, Южно-Гобийский аймак. Обозначения: бп – барабанная полость; вМК – верхняя мастоидная камера; зМК – задний мастоидный карман и вход в него из верхней (зМКв) и нижней (зМКн) мастоидных камер; мтк – мастоидо-тимпанальный карман; нМК – нижняя мастоидная камера, эк – эптитимпанальная камера; 1, 2 – барабанное кольцо (1) и его купол (2); 3 – вход в нижнюю мастоидную камеру из барабанной полости; 4 – молоточек; 5 – наковальня; 6 – парафлоккулярная ямка; 7–9 – полукружные каналы: боковой (7), задний (8), передний (9); 10–13 – септы барабанного кольца: передняя (10), средняя (11), задняя (12), стенка мастоидно-тимпанального кармана (13); 14–20 – септы мастоида: септа бокового канала (14), септа заднего канала (15), мастоидная септа (16) и ее конусовидное расщепление (17), тимпано-мастоидная (18), дополнительная септа в верхней (19) и в нижней (20) мастоидной камере; 21, 22 – трубка слухового прохода (21) и однослойная часть его стенки (22); 23 – трубка лицевого канала; 24 – шилососцевидное отверстие, for. stylomastoideum.

ампула и часть трубки переднего полукружного канала лежат в эптитимпанальной полости. Этот канал соединен только с дном парафлоккулярной ямки с помощью септы, вправленной внутрь его арки. Как правило, он не связан ни с внутренней, ни с наружной стенкой камеры. Лишь иногда ко-

роткий гребень соединяет его с крышей этой полости.

Обе мастоидные камеры крупные. Они бывают равноценными по размерам или одна может быть больше другой. Каждая из них может быть одинарной или двойной (рис. 1г, 1з, 1к). Дополни-

тельная перегородка в **верхней мастоидной камере** возникает либо при расщеплении мастоидной септы (рис. 1з, 17), либо изначально формируется как дополнительное ребро жесткости на наружной стенке мастоида (рис. 1к, 19). В обоих случаях она свободно свешивается внутрь камеры и не перегородивает ее полностью. Обе части верхней мастоидной камеры сообщаются между собой и связаны с барабанной полостью через отверстие в арке бокового полукружного канала.

Задний мастоидный карман (рис. 1б, змк) довольно крупный, имеет форму конуса или цилиндра. Его стенка (“септа заднего канала” – рис. 1б, 1е, 15) широкая и независимо от формы кармана крепится к задней стенке капсулы, что типично для всех *Rhombomini* и отличает их от *Gerbillini*. Основная часть заднего кармана у *Rhombomys* образуется как расширение верхней мастоидной камеры назад через арку заднего полукружного канала (рис. 1е, змкв). Кроме того, может формироваться еще и небольшой дополнительный задний карман (рис. 1е, змкн), который через отверстие в перекрестье бокового и заднего полукружных каналов сообщается не с верхней, а с нижней мастоидной камерой. Оба кармана имеют общую наружную стенку, но изнутри разделены перегородкой.

Нижняя мастоидная камера (рис. 1б, нмк) крупная даже при ее минимальном, по меркам данного вида, развитии. Она бывает меньше верхней мастоидной камеры, но чаще сопоставима с ней по размерам или превосходит ее. При раздувании мастоида часто именно эта камера обеспечивает максимальный прирост объема полости. У песчанок других родов, например *Meriones*, в большей степени увеличивается верхняя мастоидная камера. Значительное развитие именно нижней мастоидной камеры – характерная особенность *Rhombomys*. Часто эта камера двойная. Внешний вид, размеры и расположение дополнительной перегородки варьируют. Это может быть небольшой гребень, переходящий с септы бокового канала на покровную стенку, или широкая пластинка, свешивающаяся внутрь камеры (рис. 1з, 1к, 20).

Расширение этой камеры может приводить к обратному проникновению мастоидной полости в тимпанальную позади лицевого канала (рис. 1е, 23). В результате образуется так называемый мастоидно-тимпанальный карман, который сообщается только с нижней мастоидной камерой и не связан напрямую с полостью барабана. Он может выглядеть как глубокая ямка (рис. 1ж, 1з, мтк) или как небольшая камера (рис. 1д, 1е, мтк), дно которой образовано барабанной костью. Наличие или отсутствие данного кармана зависит от интенсивности вздутия барабана и мастоида. Если пневматизация трубки слухового прохода на-

чинается раньше и (или) идет интенсивнее, чем вздутие мастоида, то полное обособление барабанного кольца под шиლოსосцевидным отверстием происходит из барабанной полости (рис. 1в, 2). Это препятствует обратному втягиванию нижней мастоидной камеры в эту область, и мастоидно-тимпанальный карман не образуется (рис. 1з, 1). Если, наоборот, пневматизация мастоида происходит быстрее, чем раздувание барабанного пузыря, обособление барабанного кольца под шиლოსосцевидным отверстием осуществляется из мастоида (рис. 1д, 1е, 1у, 1к, мтк). Образуется тимпано-мастоидный карман, который полностью отделен от полости барабана. Его нижняя стенка соединяет купол барабанного кольца с покровной стенкой барабанного пузыря и играет роль дополнительной септы (рис. 1д, 1у, 13). Размеры этого кармана варьируют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как и следовало ожидать, характер и параметры внутривидовой изменчивости мастоида у большой песчанки иные, нежели у песчанок *Gerbilliscus* с начальной стадией пневматизации мастоида (Потапова, 2016). Межвидовая и внутривидовая изменчивость у *Gerbilliscus* проявляется в признаках, которые определяют типы пневматизации мастоида у песчанок в целом. В пределах этого рода намечены все пути трансформации мастоида и представлен практически весь спектр вариантов его дифференциации, характерный для этой группы. Частично этот спектр реализован и на внутривидовом уровне, но внутри вида он менее полный и может различаться у разных видов.

В отличие от *Gerbilliscus*, у *Rhombomys* изменчивость мастоида не затрагивает его типовые характеристики. В ее спектре нет вариантов, схожих с другими характерными для *Gerbillinae* типами его строения. Пневматизация ушной капсулы у *Rhombomys* соответствует строго одному типу, свойственному и другим “высшим” песчанкам, но в деталях обладает выраженной видовой спецификой. Эта специфика проявляется: а) в слабом вздутии трубки наружного слухового прохода, б) в отсутствии предмеатальной камеры и в) в обратном проникновении мастоидной полости в барабанную, которое приводит к образованию мастоидно-тимпанального кармана. Развитие этого кармана предопределяют три характерные для *Rhombomys* особенности: г) смещение назад купола барабанного кольца, д) широкая тимпано-мастоидная септа и е) значительное развитие нижней мастоидной камеры.

Разнообразие в строении ушной капсулы у *Rhombomys* отражает неравномерность ее пневматизации в разных направлениях и проявляется, прежде всего, в разной степени вздутия ее отделов: наружного слухового прохода барабана, эпи-

тимпаникума и обеих частей мастоида. У этого вида наибольшее раздувание происходит в эптитимпаникуме и мастоиде. Пневматизация слухового прохода незначительная, диапазон ее изменчивости довольно узкий. Но в пределах этого диапазона степень пневматизации трубки слухового прохода (“слабая”, “умеренная”, “сильная”) можно оценивать по площади однослойного участка ее стенки (рис. 1в, 22 и 1д, 22) или по размерам свободной части купола барабанного кольца (рис. 1в, 2 и 1д, 2). Этот показатель важен для сравнения последовательности и интенсивности раздувания барабана и мастоида. У *Rhombomys* увеличение полости среднего уха может начинаться 1) с пневматизации стенки слухового прохода с последующим вздутием мастоида (рис. 1в, 1з), 2) с интенсивного раздувания мастоида с последующей пневматизацией трубки (рис. 1д, 1е, 1у, 1к) и 3) с одновременного раздувания в обоих направлениях (рис. 1ж, 1з).

Об интенсивности вздутия эптитимпанального и мастоидного отделов можно судить по площади наружной стенки соответствующих камер. Однако для описания пневматизации капсулы по качественным показателям важна оценка относительных размеров этих камер (в терминах “меньше”, “равна”, “больше”) при их попарном сравнении друг с другом: эптитимпанальной с верхней мастоидной, эптитимпанальной с нижней мастоидной, верхней мастоидной с нижней мастоидной. Кроме того, необходимо учитывать, представлены или нет дополнительные перегородки в камерах, а также отмечать наличие или отсутствие воздушных карманов: “дополнительного заднего мастоидного” и “мастоидно-тимпанального”. Спектр разнообразия пневматизации ушной капсулы у данного вида определяется количеством вариантов с разным сочетанием всех этих параметров.

Рекогносцировочная оценка **географической изменчивости** ушной капсулы у *Rhombomys* показывает различия данной конструкции в разных точках ареала вида, несмотря на высокий уровень индивидуальной изменчивости в каждой точке.

В наибольшей степени различаются песчанки из Семиречья и Монголии. У песчанок из Семиречья капсула наименее увеличена. Пневматизация слухового прохода широко варьирует: представлен весь спектр переходов от едва наметившегося до почти полного обособления от стенки барабанного кольца. Часто это обособление происходит со стороны барабана. Мастоидно-тимпанальный карман, как правило, есть, но может и отсутствовать. Нижняя мастоидная камера меньше верхней мастоидной или они равноценны. Дополнительные перегородки в обеих камерах нет. Септа заднего канала конусовидно расходится. Дополнительный задний мастоидный карман не развит.

У песчанок из Монголии барабаны наиболее вздуты (рис. 1ж–1к). Пневматизация стенок слухового прохода максимальная в рамках видового диапазона. Мастоидно-тимпанальный карман, как правило, крупный, но может и отсутствовать. Нижняя мастоидная камера намного крупнее верхней и обычно разделена на две части. Верхняя мастоидная камера, как правило, тоже двойная. Септа заднего мастоидного кармана прямая. Дополнительный задний карман бывает развит. Песчанки из других точек занимают промежуточное положение между песчанками Семиречья и Монголии. Среди них выделяются песчанки из Карабиля более вздутым барабаном и часто более значительным развитием верхней мастоидной камеры (рис. 1в, 1з). Своеобразие песчанок из других точек оценить трудно из-за высокого уровня индивидуальной изменчивости.

Таким образом, различия в пневматизации ушной капсулы у песчанок из разных географических точек связаны как с изменением объема барабанной полости (т.е. с функционально значимым параметрами), так и с различиями качественных характеристик раздувания. Наибольшее расхождение наблюдается у песчанок из тех географических точек, которые заметно различаются по экологически значимым для вида параметрам среды. Вполне возможно, что описанная выше морфологическая дифференциация ушной капсулы в значительной степени отражает экологическую специализацию вида. Чтобы оценить роль адаптивной и исторической составляющих в проявлении географической изменчивости важно провести статистический анализ с учетом не только размерных, но и качественных характеристик пневматизации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме госзадания лаборатории экологии, физиологии и функциональной морфологии высших позвоночных ИПЭЭ (проект № 0120-1356-032).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Павлинов И.Я., 1980. Эволюция и таксономическое значение строения костного среднего уха в подсемействе песчанок Gerbillinae (Rodentia: Cricetidae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. Т. 85. № 4. С. 20–33.
- Павлинов И.Я., 1988. Эволюция мастоидного отдела слухового барабана у пустынных грызунов // Зоологический журнал. Т. 67. № 5. С. 739–750.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потанова Е.Г., 1990. Песчанки мировой фауны. Москва: Наука. 368 с.
- Потанова Е.Г., 2016. Разнообразие пневматизации мастоида у песчанок родов *Taterillus* и *Gerbilliscus* (Rodentia, Gerbillidae): морфогенетический и филогенетический анализ. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Москва: МГУ. 120 с.

- нетический аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 38. С. 356–379
- Alhajeri B.H., Hunt O.J., Stepan S.J.*, 2015. Molecular systematics of gerbils and deomyines (Rodentia: Gerbillinae, Deomyinae) and a test of desert adaptation in the tympanic bulla // *Journal Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 53. № 4. P. 312–330.
- Chevret P., Dobigny G.*, 2005. Systematics and evolution of the subfamily Gerbillinae (Mammalia, Rodentia, Muridae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 35. № 3. P. 674–688.
- Colangelo P., Granjon L., Taylor P.J., Corti M.*, 2007. Evolutionary systematics in African gerbilline rodents of the genus *Gerbilliscus*: Inference from mitochondrial genes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 42. № 3. P. 797–806.
- Dallos P.*, 1973. The auditory periphery biophysics and physiology. New York–London: Academic Press. 548 p.
- Lay D.M.*, 1972. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents // *Journal of Morphology*. V. 38. № 1. P. 41–120.
- Momenzadeh M., Darvish J., Toutoniyan F., Sarmad M., Sadeghi Shakib F.*, 2008. Investigation of climatic effects on the shape and volume of tympanic bulla of *Meriones libycus* and *Meriones persicus* (Muridae: Rodentia) from northeastern Iran: an evolutionary approach // *Iranian Journal of Animal Biosystematics*. V. 4. № 1. P. 63–73.
- Moore W.J.*, 1981. The mammalian skull. London–New York: Cambridge Univ. Press. 369 p.
- Nanova O.G.*, 2014. Geographical variation in the cranial measurements of the midday jird *Meriones meridianus* (Rodentia: Muridae) and its taxonomic implications // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 52. № 1. P. 75–85.
- Pavlinov I.Ya.*, 2001. Current concepts of gerbillid phylogeny and classification // African small mammals. Proc. 8th Internat. Symp. African small mammals. Paris: IRD Ed. P. 141–149.
- Pavlinov I.Ya.*, 2008. A review of phylogeny and classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia). Moscow: Moscow Univ. Publ. 68 p.
- Tabatabaei Yazdi F., Adriaens D., Darvish J.*, 2014. Cranial phenotypic variation in *Meriones crassus* and *M. libycus* (Rodentia, Gerbillinae), and a morphological divergence in *M. crassus* from the Iranian Plateau and Mesopotamia (Western Zagros Mountains) // *European Journal of Taxonomy*. V. 88. P. 1–28.
- Tabatabaei Yazdi F., Colangelo P., Adriaens D.*, 2015. Testing a long-standing hypothesis on the relation between the auditory bulla size and environmental conditions: a case study in two jird species (Muridae: *Meriones libycus* and *M. crassus*) // *Mammalia*. V. 79. № 2. P. 185–200.
- Webster D.B., Plassmann W.*, 1992. Parallel evolution of low frequency sensitivity in old world and new world desert rodents // D.B. Webster, A.N. Popper and R.R. Fay, eds. The evolutionary biology of hearing. Berlin–Heidelberg–New York: Springer. P. 625–631.

DIVERSITY OF THE EAR CAPSULE PNEUMATIZATION IN THE GREAT JIRD (*RHOMBOMYS OPIMUS*, RODENTIA, GERBILLINAE)

E. G. Potapova*

Severtzov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: lena-potapova@yandex.ru

The peculiarity and diversity of pneumatization mechanisms of the ear capsule in *Rhombomys* are described. Its peculiarity is manifested in, (a) a slight swelling of the tube of the external auditory canal, (b) the absence of a premeatal cell, (c) a significant development of the lower mastoid chamber, and (d) the appearance of a special mastoid-tympanic pocket as a result of a reverse expansion of the mastoid cavity into a tympanic bulla. The conditions for the formation of this pocket are a significant rearward displacement of the tympanic ring dome and the presence of a wide tympano-mastoid septum. The diversity of pneumatization mechanisms of the ear capsule is expressed in different size ratios of the cavities located in the epitympanic, mastoid and tympanic parts of the capsule. This is due to a different sequence and a different degree of swelling in these parts. The features are distinguished that, in different combinations, create a complete range of this diversity. A way to describe them is proposed. A preliminary assessment of variations shows that gerbils from different geographic localities differ both in the size characteristics of the ear capsule and in the qualitative parameters of its pneumatization. These variations seem to reflect the ecological differentiation of this species and its history.

Keywords: gerbils, middle ear, intraspecific variations

УДК 504.5,591.5

ВЛИЯНИЕ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ *BEAUVERIA BASSIANA* И *METARHIZIUM ROBERTSII* НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUTILUS*, RODENTIA, CRICETIDAE) В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

© 2021 г. Е. А. Новиков^{a, b, *}, П. А. Задубровский^a, Е. Ю. Кондратюк^a,
В. Ю. Крюков^a, Е. В. Новикова^a, В. В. Глунов^a

^aИнститут систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, 630091 Россия

^bНовосибирский государственный аграрный университет,
Новосибирск, 630036 Россия

*e-mail: eug_nov@ngs.ru

Поступила в редакцию 24.07.2020 г.

После доработки 20.12.2020 г.

Принята к публикации 28.12.2020 г.

Проведен эксперимент по выявлению последствий добавления в зерновой корм конидий двух видов энтомопатогенных аскомицетов – *Beauveria bassiana* и *Metarhizium robertsii*. Особи красной полевки (*Myodes rutilus*), в течение 15 дней получавшие в пищу конидии *M. robertsii*, имели более высокий уровень триглицеридов, глюкозы и пероксидазы в крови, отличались от остальных животных по паттернам социального поведения, проявляли достоверно меньшую эмоциональность в тесте открытого поля, чем контрольные животные и демонстрировали тренд к пониженной выживаемости в неволе. Эти данные свидетельствуют об ощутимом воздействии энтомопатогенных грибов на метаболизм, поведение и продолжительность жизни млекопитающих.

Ключевые слова: энтомопатогенные грибы, токсический эффект, мелкие млекопитающие, нецелевые организмы, выживаемость, поведение, метаболизм

DOI: 10.31857/S0044513421100093

Использование химических инсектицидов создает серьезную угрозу для здоровья нынешнего и будущих поколений (Colborn, 1995), что диктует острую необходимость более широкого применения биологических методов борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. При этом необходимо ответственно подходить к оценке биологической безопасности всех без исключения препаратов, в том числе и созданных на основе микроорганизмов. Применение биоинсектицидов – грибов и бактерий – имеет давнюю историю, однако до последнего времени они были менее востребованы, чем химические препараты – из-за относительно высокой стоимости, сложности производства и быстрой инактивации в наземно-воздушной среде (Bruner-Mendoza et al., 2018). Так, наиболее широко используемые в мире в качестве продуцентов грибных препаратов грибы родов *Beauveria* и *Metarhizium* поражают насекомых многих отрядов. На основе данных грибов в мире зарегистрировано более 120 продуктов для регуляции численности насекомых (De Faria, Wraight, 2007). Кроме того, препараты на основе

B. bassiana sensu lato и *M. anisopliae* sensu lato регламентированы Минсельхозом России в государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации для регуляции популяций проволочников и саранчовых (Государственный каталог..., 2020). В 2000-х годах установлена способность грибов *Beauveria* и *Metarhizium* вступать во взаимодействия с ризосферой растений, а также существовать в их тканях качестве эндофитов (Vega, 2018). Последнее позволяет существенно расширить сферу их применения и использовать не только в качестве инсектицидов, но и стимуляторов роста и иммунитета растений, а также антагонистов фитопатогенов (Moonjely et al., 2016; Vamisile et al., 2018). Подобные технологии в настоящее время развиваются и в России, в частности для обработки картофеля (Tomilova et al., 2020). Следует отметить, что для борьбы с фитофагами используются препараты, содержащие споры грибов высокой концентрации: 10^7 – 10^8 конидий/мл при обработке посадочного мате-

риала и почвы, 10^{12} – 10^{14} конидий/га при обработке растений (Jaronski, 2010). При этом естественный фон данных грибов существенно ниже, например в почве он составляет лишь 10^2 – 10^4 КОЕ/г (Scheepmaker, Butt, 2010; Clifton et al., 2015), а на поверхности надземных органов растений и внутри них эти грибы встречаются, видимо, лишь спорадически. Следовательно, применяемые технологии обработки создают риск взаимодействия нецелевых организмов с повышенными концентрациями энтомопатогенных грибов, например при поедании животными посадочного материала, корней или зеленой массы растений, а также зараженных насекомых.

Результаты исследований, посвященных оценке экологической безопасности энтомопатогенных грибов родов *Beauveria* и *Metarhizium*, свидетельствуют об относительной безвредности этих биоинсектицидов для здоровья человека и окружающей среды. Среди вырабатываемых ими метаболитов есть токсичные соединения — боверицин, деструксин и др., с широким кругом патогенных воздействий на беспозвоночных (Strasser et al., 2000; Vey et al., 2001). Однако негативные эффекты воздействия этих токсинов на позвоночных при проведении инсектицидных обработок не обнаружены. Летальные дозы, установленные для позвоночных животных, значительно превышают те, с которыми эти животные могут сталкиваться на обработанных площадях и в окружающих водных и наземных биоценозах. Случаи развития у человека патологий (аллергия, воспаление роговицы), вызываемых спорами грибов родов *Beauveria* и *Metarhizium*, единичны (Zimmermann, 2007, 2007a; Brunner-Mendoza et al., 2018). С целью изучения побочных эффектов, возникающих при использовании таких препаратов, проводили, преимущественно, лабораторные эксперименты по принудительному введению в организм подопытных животных грибных конидий или высоких доз экстратов вырабатываемых грибами токсинов (Ignoffo, 1973; Strasser et al., 2000; Zimmermann, 2007, 2007a; Mancebo et al., 2009). Ни тот, ни другой метод не дает возможность в полной мере оценить последствия для позвоночных животных, которые могут возникнуть в результате потребления растительной пищи с пропагулами энтомопатогенных грибов. Работы по оценке хронического воздействия энтомопатогенных грибов на позвоночных при алиментарном пути попадания в организм практически отсутствуют. Очень мало известно о путях метаболизма и биохимическом действии грибных токсинов в организме позвоночных (García-Herranz et al., 2019). Тем не менее, вполне очевидно, что действие токсического агента, способного накапливаться в экосистеме (почве, тканях растения), может оказаться достаточно продолжительным и, не вызывая признаков острого патогенеза, может

привести к снижению жизнеспособности животного. В подавляющем большинстве случаев объектами экспериментальных токсикологических исследований, направленных на оценку хронических эффектов пестицидов, являются лабораторные животные, которых содержат и которые размножаются в комфортных и относительно стабильных условиях. Вместе с тем устойчивость организма диких животных к действию токсичных веществ, как правило, снижается на фоне активации защитных систем организма в ответ на стрессовые воздействия, которым животные неизбежно подвергаются в природе (Безель и др., 1994; Calow, 1989; VanStraalen, 2003).

Основной целью нашей работы стало выявление последствий алиментарного поступления энтомопатогенных грибов в организм у позвоночных животных как потенциального нецелевого объекта обработок. Молодым особям красной полевки (*Myodes rutilus*), которые были отловлены в природе и которых в течение всего эксперимента содержали в условиях, близких к естественным, в течение двух недель в качестве основной пищи предлагали зерна овса, обработанные конидиями энтомопатогенных грибов — *B. bassiana* либо *M. robertsii*. Животные были отловлены в горной тайге Северо-Восточного Алтая, на территории, где обрабатываемые посевы зерновых практически отсутствуют. Это исключало вероятность предшествующего контакта животных с тестируемыми грибами в высоких дозах.

Патологическое действие токсических агентов на позвоночных животных оценивается, как правило, по активации детоксицирующих систем, а также по показателям, характеризующим общее состояние организма: гомеостаз внутренней среды, интенсивность обмена веществ, состояние иммунной системы, поведение (Безель и др., 1994; Vos, Moore, 1977; Tête et al., 2015; Vaas, Koopman, 2015). Эти параметры и были рассмотрены в предлагаемой работе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Молодых особей красной полевки отлавливали в низкогорной тайге северно-западной части долины Телецкого озера (республика Алтай) в период с 21 по 26 августа 2019 г. В предпочитаемых видом биотопах (участки кедрово-пихтового леса) устанавливали стандартные линии живоловок, которые проверяли через каждые 4 ч.

Отловленные зверьки (35 самцов, 25 самок) были доставлены на экспедиционную базу Новосибирского Научного центра, где содержались при естественном освещении в индивидуальных клетках $30 \times 20 \times 20$ см, с поилками, древесными опилками в качестве подстилки и ватой в качестве гнездового материала. Температура в поме-

шении менялась в соответствии с естественной суточной и сезонной динамикой, но не опускалась до отрицательных значений. В качестве корма животным предлагали семена овса и подсолнечника с добавлением свежей моркови и ягод рябины. После двадцатидневной передержки, необходимой для карантина и адаптации животных к условиям содержания, они были поделены на три экспериментальные группы по 20 особей с одинаковым соотношением полов и близкими средними значениями массы тела. Предварительно по наблюдениям за группой из 6 случайно выбранных особей в течение 4 дней была установлена средняя норма потребления зерен овса, равная 4 г/сут.

В работе использовали культуры грибов *B. bassiana* (штамм Sag-31) и *M. robertsii* (штамм P-72, GenBank ID KP172147) из коллекции микроорганизмов ИСиЭЖ СО РАН. Конидии грибов были получены путем культивирования на дважды автоклавированном пшене по методике, описанной ранее (Tomilova et al., 2019), с последующей сушкой при 25°C (8 сут), просевом через почвенное сито и хранением при 4°C до проведения тестов (15 сут). Концентрацию конидий определяли путем их суспендирования в водном растворе Tween-20 (0.05%) и подсчетом в гемоцитометре.

В период с 15 по 29 сентября животным опытных групп ежедневно давали фиксированное количество корма, которое соответствовало его среднесуточному потреблению. Корм был обработан для первой группы животных конидиями *B. bassiana*, для второй группы животных — конидиями *M. robertsii* из расчета 4 мл суспензии, содержащей 5×10^7 конидий/мл на одну особь. Суточную дозу каждого из грибов, рассчитанную на 20 животных, суспендировали в 80 мл водно-твинного раствора (0.05%) с помощью магнитной мешалки. Затем полученную суспензию заливали в суточную дозу корма для 20 животных (80 г) и инкубировали в течение 3 ч при температуре 26–29°C для адгезии конидий на поверхность зерна. Затем удаляли жидкую фракцию и подсушивали семена в течение 3–4 ч при комнатной температуре, после чего раздавали животным. Особям контрольной группы давали овес, обработанный по той же схеме, но без добавления конидий грибов. Выдачу дополнительных кормов в этот период ограничивали несколькими ягодами рябины и 2–4 семенами подсолнечника.

Взвешивание животных проводили после доставки в лабораторию (1 сентября), перед началом раздачи корма, содержащего конидии грибов (15 сентября), и после ее окончания (30 сентября). Через десять дней экспериментального кормления у животных из ретро-орбитального синуса были собраны пробы крови объемом 100 мкл для проведения общего и биохимического анализа.

Подсчет количества лейкоцитов проводили в камере Горяева. Концентрацию гемоглобина измеряли гемоглобинцианидным методом с помощью набора Гемоглобин-Агат (Агат-Мед, Россия, г. Москва). После центрифугирования образцов (2600 об/мин, 15 мин) в полученной плазме измеряли основные биохимические показатели: количество общего белка биуретовым методом с помощью набора на общий белок “Агат” (Агат-Мед, Россия, Москва), количество глюкозы и триглицеридов с помощью наборов “Глюкоза-ново” и “Триглицериды-ново” (Вектор-Бэст, Россия, Новосибирск). Концентрацию пероксидазы в плазме измеряли в соответствии с инструкцией к набору PerOx (ImmunDiagnostik) при длине волны 450 нм с использованием в качестве субстрата раствора тетраметилбензидина.

Особенности поведения животных разных групп оценивали по частоте проявления различных поведенческих актов в стандартных тестах открытого поля (1–2 октября) и парного саживания (8–10 октября). Тест открытого поля проводили в круглой арене высотой 30 см и диаметром 63 см (изготовитель “НПК Открытая Наука”, Россия). Пол и стенки арены изготовлены из белого пластика, пол расчерчен на центральный круг и два кольца секторов (6 и 12 соответственно). Центральный круг и прилегающий к нему ряд секторов мы относили к центральной зоне, а сектора вдоль борта арены — к периферической. Освещенность арены была равномерной и составляла 300 лк. Каждого зверька тестировали однократно в течение 3 мин, помещая в центральный круг арены в затемненном пластиковом цилиндрическом садке. Для нейтрализации запаховых стимулов после каждого теста арену и садок протирали 3 раза ветошью: влажной, смоченной 96% спиртом и сухой. Поведение животных фиксировали на видеокамеру (Panasonic HC-V720M), расположенную над ареной на высоте 1.5 м, с обязательным включением в кадр стенок арены. Полученный видеоматериал анализировали с помощью программы EthoVision 3.1 (Noldus Information Technology, Нидерланды), позволяющей фиксировать и сохранять траекторию перемещения животного в виде координат с частотой 12.5 кадра/с. Исходя из полученной траектории, программа в автоматическом режиме рассчитывает латентное время выхода из центральной зоны арены, количество переходов из центральной части в периферическую и обратно, среднюю скорость перемещения, пройденную дистанцию отдельно для центра и периферии арены, а также суммарную дистанцию, пройденную животным (горизонтальная двигательная активность). Частоту и продолжительность вертикальных стоек (вертикальная двигательная активность) и актов груминга; число прыжков, отряхиваний, актов урикации и дефекации, а также количество фе-

кальных болюсов определяли по характеру изображения животного, используя программу Etho-Vision.

Социальное поведение грызунов изучали в 10-минутных однополых диадных тестах (Birke, 1981). Для проведения тестов применяли круглую “нейтральную арену”, изготовленную из белого пластика, диаметром 50 см с высотой стенки 30 см. Поведение животных записывали на видеокамеру и затем при показе просмотре регистрировали частоту проявления каждого из 21 поведенческих актов, наблюдаемых у красных полевок в тестах парного ссаживания. Для получения интегральных характеристик поведения особи полученные данные обрабатывали методом факторного анализа (Ройс и др., 1975) с вращением осей “varimax normalized”. Критической величиной факторной нагрузки принято значение 0.3. При анализе данных, полученных при тестировании в открытом поле, рассматривали первые две главные компоненты, в совокупности объясняющие 46.5% всей дисперсии, а при анализе результатов тестов парного ссаживания – первые три компоненты, объясняющие 43.6% всей дисперсии. Биологическая интерпретация этих компонент, как правило, не вызывает затруднений (Животовский, 1991). Значимую нагрузку на первый фактор в тесте “открытое поле” дали следующие элементы поведения (здесь и далее перечисление по мере уменьшения факторной нагрузки): пройденная дистанция (суммарная, пройденная на периферии и в центре), вертикальная активность, количество прыжков и, с отрицательным вкладом в этот фактор, – латентное время выхода из центра арены. На второй фактор значимую нагрузку дали частота груминга, количество фекальных болюсов и актов дефекации. Эти факторы были классически интерпретированы как двигательная активность и эмоциональность, соответственно (Hall, 1934, 1936). В результатах анализа теста парного ссаживания первый фактор, на который значимую нагрузку дали непосредственные контакты (залезание на партнера, нахождение голова к голове), назо-назальное и назо-генитальное обнюхивания, аллогруминг и, с отрицательной нагрузкой, замирание, был интерпретирован как миролюбивое поведение. На второй фактор значимые нагрузки дали отряхивание, чесание задними лапами, вертикальные стойки и прыжки, что было интерпретировано как индивидуальное поведение. Значимую нагрузку на третий фактор, интерпретированный как агонистическое поведение, дали такие поведенческие элементы как писк, выпад, боксирование, оборонительная стойка и стук зубами.

Через 10–15 дней после завершения поведенческих тестов у животных измеряли величину основного обмена по стандартной методике, детально описанной ранее (Поликарпов и др.,

2016). Тестирование проводили в респирометре закрытого типа при температуре, соответствующей термонейтральной зоне вида (25–27°C). В качестве величины основного обмена принимали среднее количество потребленного кислорода, приведенное к нормальным условиям с использованием поправочного коэффициента, в 15 последовательных ежеминутных измерениях (Шилов, 1961).

Ежедневно проводили осмотр клеток для выявления случаев гибели животных. Павших зверьков замораживали при –20°C и передавали в НПО “Вектор” для выявления случаев естественного заражения инфекциями.

Результаты наблюдений анализировали с использованием стандартных методов вариационной статистики с применением пакета Statistica 10.0. Статистическую значимость влияния рациона (с добавлением конидий *Beauveria*, *Metarhizium* или без грибов) оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа с принадлежностью к экспериментальной группе и полом животного в качестве факторов. Для отслеживания временной динамики массы тела использовали дисперсионный анализ с повторными измерениями. Множественные сравнения проводили с помощью HSD критерия Тьюки. Для анализа выживаемости применяли тест Гехана–Уилкоксона.

Работа выполнена с соблюдением правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22. Протокол экспериментов утвержден на заседании комиссии по биоэтике ИСиЭЖ СО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дисперсионный анализ с повторными измерениями показал, что достоверное влияние на массу тела животных в первый месяц лабораторного содержания оказывала только повторность измерения ($F_{2,94} = 22.8$, $P < 0.001$). Влияние пола и принадлежности к той или иной экспериментальной группе было статистически не значимым (в обоих случаях $P > 0.05$). Масса тела не менялась с 1 по 15 сентября, когда животным начали давать обработанные конидиями корм, и достоверно снизилась к 30 сентября – к моменту окончания раздачи (рис. 1).

Анализ кривых выживаемости (рис. 2) (тест Гехана–Уилкоксона) показал тренды к большей смертности среди животных, получавших корм с конидиями *B. bassiana* ($P = 0.09$) и корм с конидиями *M. robertsii* ($P = 0.06$), по сравнению с контрольной группой. Первые случаи гибели животных были отмечены на десятый день после начала

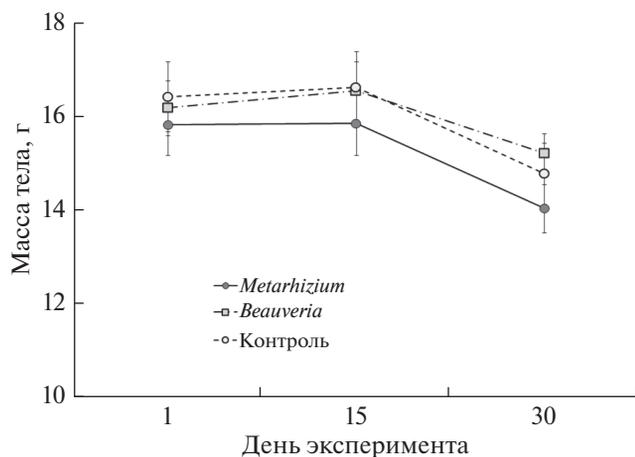


Рис. 1. Динамика массы тела красных полевков в первый месяц лабораторного содержания.

раздачи обработанного корма. Далее элиминация животных шла довольно высокими темпами до середины ноября. К этому времени в живых осталось 50% от исходной численности контрольных животных, 25% — от получавших корм, обработанный конидиями *Beauveria*, и 20% — конидиями *Metarhizium*. Затем смертность снизилась, однако к концу февраля, через полгода после начала эксперимента, все животные, получавшие корм с конидиями грибов, погибли. Из контрольной группы к середине апреля в живых осталось 7 особей (35% исходного поголовья). Корреляция между изменением массы тела в период с 15 по 30 сентября и временем дожития особи отсутствовала ($r = -0.05$, $P > 0.05$).

Двухфакторный дисперсионный анализ с полом животного и принадлежностью к экспериментальной группе в качестве категориальных переменных позволил выявить достоверное влияние экспериментальной группы ($F_{2,46} = 7.9$, $P < 0.01$) и ее взаимодействия с полом животного ($F_{2,46} = 3.5$, $P < 0.05$) на уровень пероксидазной активности плазмы. Самцы контрольной группы имели более низкие значения пероксидазы в крови, чем особи, получавшие конидии энтомопатогенных грибов (рис. 3). У самок достоверные различия между группами отсутствовали. Достоверное влияние скармливания конидий показано также для уровня глюкозы ($F_{2,46} = 4.0$, $P < 0.05$) и триглицеридов в крови ($F_{2,46} = 6.0$, $P < 0.01$). В обоих случаях максимальные значения этого показателя отмечали у особей, получавших с кормом конидии *Metarhizium*, и минимальные значения — у особей контрольной группы (рис. 4). Анализируемые факторы не вносили статистически значимого вклада в такие показатели, как величина основного обмена, число лейкоцитов, содер-

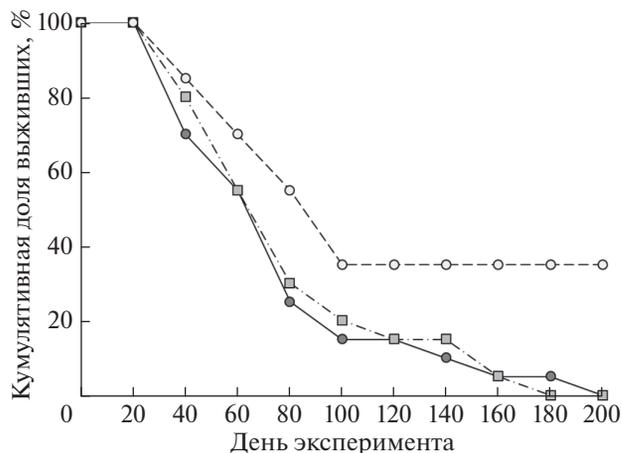


Рис. 2. Кумулятивная доля выживших среди особей, получавших с пищей конидии энтомопатогенных грибов, и особей контрольной группы. Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

жание гемоглобина и общее количество белка в плазме (во всех случаях $P > 0.05$).

Двухфакторный дисперсионный анализ, в котором в качестве независимых переменных рассматривали принадлежность к экспериментальной группе и пол животного, не выявил статистически значимого влияния исследуемых факторов на значения первой главной компоненты факторного анализа, отражающей двигательную активность красных полевков в тесте открытого поля. На значения второй главной компоненты, отражающей эмоциональность животных в тесте, достоверное влияние оказывали принадлежность к экспериментальной группе ($F_{2,47} = 5.9$, $P < 0.01$)

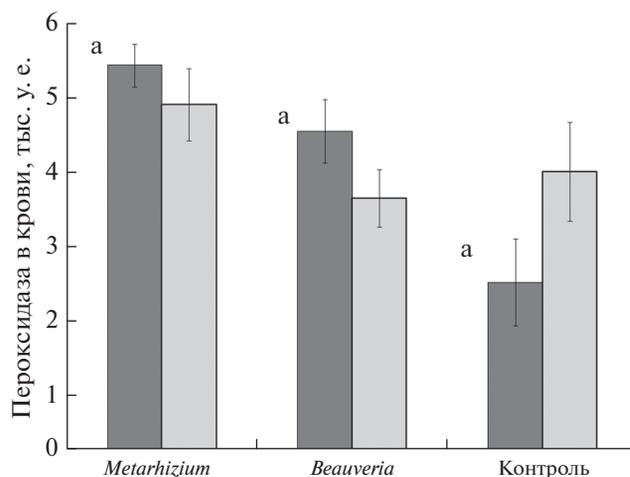


Рис. 3. Содержание пероксидазы в крови у животных из разных экспериментальных групп. Темные столбики — самцы, светлые столбики — самки. Здесь и далее значения одного и того же показателя, достоверно (Тьюки HSD — тест, $P < 0.05$) различающиеся у особей разных групп, помечены разными буквами.

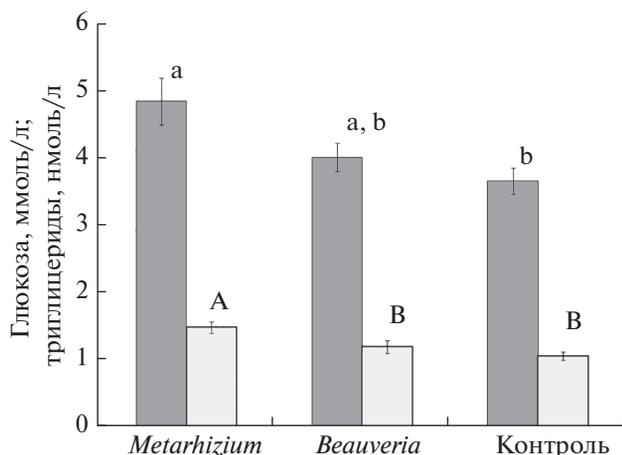


Рис. 4. Содержание биоэнергетических субстратов в крови у особей разных экспериментальных групп. Темные столбики – глюкоза, светлые столбики – триглицериды. Достоверные (Тьюки HSD – тест, $P < 0.05$) различия концентраций глюкозы помечены строчными буквами, концентраций триглицеридов – прописными буквами.

и эффект взаимодействия экспериментальной группы с полом животного ($F_{2,47} = 6.1$, $P < 0.01$). У контрольных самок значения показателя эмоциональности были достоверно выше, чем у самок, получавших с пищей конидии *M. robertsii*. По самцам существенные различия отсутствовали (рис. 5).

Ни пол животного, ни принадлежность к экспериментальной группе не оказывали статистически значимого влияния на значения первых трех главных компонент поведения животных в тестах парного ссаживания (во всех случаях $P > 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Неполовозрелые особи красной полевки, отловленные в третьей декаде августа, принадлежат к последней сезонной когорте, формирующей зимующую часть популяции (Оленев, 2002). Их численность в изучаемой популяции, как правило, достаточно высока осенью, но существенно уменьшается в течение зимы (Новиков, 1995; Новиков и др., 2012). Данные по динамике численности в подснежный период в изучаемой популяции отсутствуют, однако можно предполагать, что она соответствует паттерну, описанному для красной полевки в окрестностях г. Новосибирска (Панов, 2001) – с двумя сезонными спадами, происходящими на ноябрь (заморозки до установления постоянного снежного покрова) и апрель (период интенсивного снеготаяния). Высокую смертность молодых особей красной полевки, отловленных в конце сезона размножения и поме-

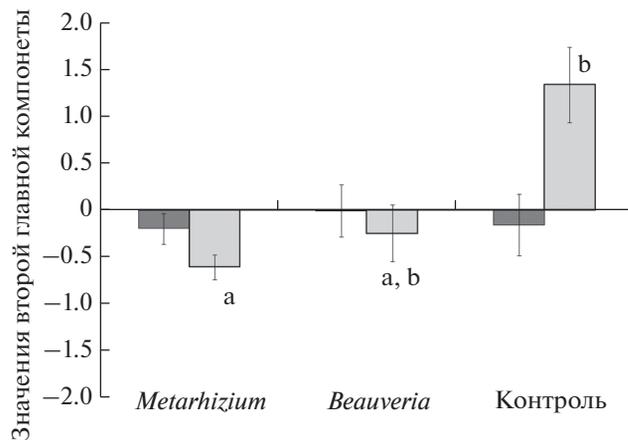


Рис. 5. Средние значения второй главной компоненты факторного анализа, отражающей эмоциональное поведение в тесте открытого поля у особей разных экспериментальных групп. Условные обозначения – те же, что и на рис. 3.

щенных в лабораторию, мы наблюдали и ранее (Novikov et al., 2019), однако в предыдущих экспериментах она не была настолько высокой, как в данном случае. Наиболее вероятное объяснение наблюдаемых различий связано с тем, что ранее мы содержали животных в комфортных и стабильных условиях – при постоянной температуре выше 20°C и кормлении ad lib. со сбалансированным содержанием нутриентов в рационе. В текущем эксперименте температура в лабораторном помещении колебалась от 5 до 15°C . В течение 15 дней – с 15 по 30 сентября – набор предлагаемых кормов был ограничен фиксированным количеством семян овса с добавлением небольшого количества дополнительных кормов. При таком режиме содержания у животных наблюдалось значительное, свыше 10%, снижение массы тела. Однако, судя по отсутствию корреляции с продолжительностью жизни, оно не являлось непосредственной причиной гибели животных. Различия по уровню смертности и значениям некоторых биохимических показателей (пероксидазная активность сыворотки, содержание глюкозы и триглицеридов в крови) между животными опытных и контрольной групп позволяют предположить, что элиминация животных в первые месяцы эксперимента была в значительной мере связана с интоксикацией веществами, образующимися в корме после обработки конидиями энтомопатогенных грибов либо в желудочно-кишечном тракте при поедании обработанного зерна. Известно, что ряд вторичных метаболитов (боверицидин, деструксин) изучаемых видов грибов, содержащихся, в том числе, и в конидиях (Skrobek et al., 2008), может оказывать достаточно сильное токсическое воздействие на позвоночных животных при обработке препаратами, содержащими

эти метаболиты, клеточных культур или при внутрибрюшинных инъекциях (Zimmermann, 2007, 2007a). Однако при кормлении бройлеров пищей, обработанной микотоксинами в достаточно высоких дозах, патогенных эффектов не наблюдали (Zollitsch et al., 2003). Остается не ясным, возможно ли высвобождение грибных токсинов при попадании конидий в пищеварительную систему хозяев и попадают ли они затем в кровоток. Следует отметить, что поскольку грызуны потребляли обработанный корм в течение суток, а также могли запастись его на определенное время, в зерне могли происходить процессы прорастания конидий и накопление указанных метаболитов. Известно, что на искусственных средах и в теле насекомых экспрессия генов, связанных с продукцией деструктинов, наблюдается уже в первые сутки после инокуляции, а на 2–3 сутки эти токсины детектируются хроматографически (Kershaw et al., 1999; Golo et al., 2014; Ríos-Moreno et al., 2017). Последующие работы будут направлены на количественное определение вторичных метаболитов грибов в кишечнике и других органах грызунов после скармливания субстратов, обработанных конидиями.

Увеличение концентрации сывороточной пероксидазы, участвующей в окислении попадающих в организм ксенобиотиков (Саундерс, 1978; Андреева, 1988), свидетельствует об активации детоксицирующих систем организма животных, получавших пищу, обработанную конидиями грибов. Изменение пероксидазной активности под действием энтомопатогенных грибов регистрировалось у насекомых (Wei et al., 2017) и растений (Senthilraja et al., 2013), а для позвоночных выявлено нами впервые. Повышение потребности в энергоресурсах, необходимых для детоксикации организма, требует мобилизации дополнительных энергосубстратов. Это, возможно, и было причиной увеличения концентрации глюкозы и триглицеридов в крови у животных экспериментальных групп. Увеличение содержания глюкозы в крови отловленных в природе красных полевок при искусственной интоксикации инсектицидами пиретроидного ряда отмечали и другие авторы (Чигринский и др., 2018). Вместе с тем уровень энергообмена, рассматриваемый экотоксикологами как один из важнейших показателей резистентности организма к внешним воздействиям (Михайленко, 2002), спустя 2–3 недели после прекращения дачи препаратов у особей опытных и контрольной групп достоверно не различался. Не выявлено достоверных различий между сравниваемыми группами полевок по концентрации гемоглобина в крови, которая остро реагирует на интоксикацию организма химическими агентами (Тарахтий, Мухачева, 2011), и числом лейкоцитов в крови, отражающим состояние врожденного иммунитета. Поскольку лес-

ные полевки активно участвуют в распространении зоонозных инфекций (Шилова, 1993), одной из возможных причин гибели животных в первые месяцы после отлова (в том числе в контрольном варианте) могла стать их естественная инфицированность, роль которой будет выявлена в дальнейших исследованиях.

Одним из наиболее распространенных и удобных методов выявления депрессивных состояний, обусловленных фармакологическими препаратами и другими ксенобиотиками, являются поведенческие тесты (Drugan et al., 1997; Prut, Belzung, 2003). Результаты тестирования красных полевок, проведенного сразу же после прекращения дачи препаратов, показали, что скармливание пищи, обработанной конидиями энтомопатогенных грибов, снижало эмоциональность животных в тесте открытого поля, но не влияло на уровень исследовательской активности и характеристики социального поведения, оцененные в тесте парного ссаживания. Это свидетельствует о том, что попадающие в организм полевок грибы не вызывают повышения тревожности или развития депрессивных состояний.

Во всех случаях, когда удавалось обнаружить отличия животных, получавших пищу, обработанную конидиями грибов, от контроля, эти отличия были ярче выражены для группы, получавшей *M. robertsii*, что может свидетельствовать о большей токсичности метаболитов данного гриба для позвоночных животных по сравнению с токсинами грибов *B. bassiana*. Данное отличие соотносится с тем, что *M. robertsii* имеет большее количество генов, вовлеченных в продукцию вторичных метаболитов, по сравнению с *B. bassiana* (Xiao et al., 2012).

Основной задачей проведенной работы было моделирование ситуации, в которой грибные пропагулы попадают в организм диких животных в высоких дозах (например, при посеве обработанных препаратом семян), с учетом возможного действия на них естественных стрессоров, наиболее обычных в природе – некомфортных температур и обедненного рациона. Полученные результаты позволяют предположить, что, несмотря на относительно слабую выраженность острых токсических эффектов энтомопатогенных грибов при алиментарном поступлении в организм, в стрессовых условиях их действие растягивается во времени, вызывая хроническую интоксикацию, приводящую к повышенной по сравнению с контролем смертности животных. Полученные результаты показывают целесообразность развития подходов к оценке безопасности биологических пестицидов для диких животных с учетом не только непосредственных, но и отдаленных эффектов их применения. Экспериментальное изучение неспецифического действия естественных

токсикантов на позвоночных (на человека и животных) как на нецелевые объекты позволяет выявить общие закономерности формирования физиологических и поведенческих адаптаций. Эти адаптации направлены на компенсацию токсических воздействий, количество которых неуклонно возрастает по мере увеличения масштабов загрязнения окружающей среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим И.А. Поликарпова и А.А. Халина за помощь в измерении основного обмена, М.В. Тюрина и Т.М. Марченко за помощь в культивировании грибов.

Работа выполнена в рамках Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2013–2020 гг., проект VI.51.1.8. № госрегистрации АААА-А16–116121410118-7 при частичной финансовой поддержке РФФИ (19-04-00929).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева В.А., 1988. Фермент пероксидаза. М.: Наука. 128 с.
- Безель В.С., Большаков В.Н., Воробейчик Е.Л., 1994. Популяционная эколоксикология. М.: Наука. 80 с.
- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации на 8 февраля 2021. Ч. I. Пестициды. Минсельхоз России, Москва 2021. 803 с.
- Животовский Л.А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 271 с.
- Михайленко В.Г., 2002. Неоднозначность резистентности организмов // Успехи современной биологии. Т. 122. № 4. С. 334–341.
- Новиков Е.А., Панов В.В., Мошкин М.П., 2012. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности популяций красной полевки (*Myodes rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях Юга Западной Сибири // Журнал общей биологии. Т. 73. № 1. С. 63–72.
- Новиков Е.А., 1995. Динамика численности и пространственное распределение красной полевки в Прителецкой тайге // Экология. № 3. С. 40–46.
- Оленев Г.В., 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. № 5. С. 335–344.
- Панов В.В., 2001. Зимний период в жизни мелких млекопитающих приобских сосновых боров северной лесостепи Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 8. № 6. С. 777–784.
- Поликарпов И.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., Новиков Е.А., 2016. Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холдовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // Журнал общей биологии. Т. 77. № 4. С. 284–292.
- Ройс Дж.Р., Поли У., Иедалл Л.Т., 1975. Генетико-поведенческий анализ эмоциональности у мышей. Факторный анализ // Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, Ленинградское отделение. С. 176–194.
- Саундерс Б., 1978. Пероксидазы и каталазы // Неорганическая биохимия. Т. 2. М.: Мир. С. 434–470.
- Тарахтий Э.А., Мухачева С.В., 2011. Реакция системы кровеносных сосудов на стресс на фоне хронического химического загрязнения среды // Успехи современной биологии. Т. 131. № 6. С. 613–621.
- Чигринский Е.А., Герунова Л.К., Конвай В.Д., Герунов Т.В., 2018. Биохимические маркеры токсичности циперметрина для лесных полевков *Myodes* // Проблемы и мониторинг природных экосистем. С. 155–159.
- Шилов И.А., 1961. Практикум по экологии наземных позвоночных животных. М.: Высшая школа. 148 с.
- Шилова С.А., 1993. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 201 с.
- Baas J., Kooijman S.A., 2015. Sensitivity of animals to chemical compounds links to metabolic rate // Ecotoxicology. V. 24. № 3. P. 657–663.
- Bamisile B.S., Dash C.K., Akutse K.S., Keppanar R., Afolabi O.G., Hussain M., et al., 2018. Prospects of endophytic fungal entomopathogens as biocontrol and plant growth promoting agents: An insight on how artificial inoculation methods affect endophytic colonization of host plants // Microbiological research. V. 217. P. 34–50. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.08.016>
- Birke L., 1981. Some behavioral changes associated with guinea pig oestrus cycle // Zeitschrift für Tierpsychologie. Bd. 55. P. 79–89.
- Brunner-Mendoza C., Reyes-Montes M.D.R., Moonjely S., Bidochka M.J., Toriello C., 2019. A review on the genus *Metarhizium* as an entomopathogenic microbial biocontrol agent with emphasis on its use and utility in Mexico // Biocontrol Science and Technology. V. 29. № 1. P. 83–102.
- Calow P., 1989. Proximate and ultimate responses to stress in biological systems // Biological Journal of the Linnean Society. V. 37. № 1–2. P. 173–181. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02101.x>
- Clifton E.H., Jaronski S.T., Hodgson E.W., Gassmann A.J., 2015. Abundance of soil-borne entomopathogenic fungi in organic and conventional fields in the midwestern USA with an emphasis on the effect of herbicides and fungicides on fungal persistence // PLoS ONE. V. 10. № 7. e0133613. doi: 10.1371
- Colborn T., 1995. Pesticides-how research has succeeded and failed to translate science into policy: endocrinological effects on wildlife // Environmental health perspectives. V. 103. №. suppl 6. P. 81–85.
- De Faria M.R., Wraight F.R., 2007. Mycoinsecticides and Mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types // Biological Control. V. 43. P. 237–256. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.001>
- Drugan R.C., Basile A.S., Ha J.H., Healy D., Ferland R.J., 1997. Analysis of the importance of controllable versus uncontrollable stress on subsequent behavioral and physiological functioning // Brain Research Protocols. V. 2. P. 69–74.
- García-Herranz V., Valdehita A., Navas J.M., Fernández-Cruz M.L., 2019. Cytotoxicity against fish and mammalian cell lines and endocrine activity of the mycotoxins

- beauvericin, deoxynivalenol and ochratoxin-A // Food and Chemical Toxicology. V. 127. P. 288–297.
- Golo P.S., Gardner D.R., Grilley M.M., Takemoto J.Y., Krasnoff S.B., Pires M.S., et al., 2014. Production of destruxins from *Metarhizium* spp. fungi in artificial medium and in endophytically colonized cowpea plants // PLoS ONE. V. 9. № 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104946>
- Hall C.S., 1934. Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality // J. Comp. Psychol. V. 18. P. 385–403.
- Hall C.S., 1936. The relationship between emotionality and ambulatory activity // J. Comp. Psychol. V. 22. P. 345–452.
- Ignoffo C.M., 1973. Effects of entomopathogens on vertebrates // Annals of the New York Academy of Sciences. V. 217. № 1. P. 141–164.
- Jaronski S.T., 2010. Ecological factors in the inundative use of fungal entomopathogens // BioControl. V. 55. P. 159–185. <https://doi.org/10.1007/s10526-009-9248-3>
- Kershaw M.J., Moorhouse E.R., Bateman R., Reynolds S.E., Charnley A.K., 1999. The role of destruxins in the pathogenicity of *Metarhizium anisopliae* for three species of insect // Journal of invertebrate pathology. V. 74. № 3. P. 213–223.
- Mancebo A., González F., Aldana L., González Y., Lugo S., González B., et al., 2009. Pathogenicity of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* 9205 in rats using different routes of exposition // Toxicological & Environmental Chemistry. V. 91. № 1. P. 99–108.
- Moonjely S., Barelli L., Bidochka M.J., 2016. Insect pathogenic fungi as endophytes // Advances in genetics. V. 94. P. 107–135. <https://doi.org/10.1016/bs.adgen.2015.12.004>
- Novikov E.A., Kondratuk E.Yu., Polikarpov I.A., 2019. Age-related differences in physiology and survival of northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) in captivity // Biogerontology (online). <https://doi.org/10.1007/s10522-019-09847-w>
- Prut L., Belzung C., 2003. The open field as a paradigm to measure the effects of drugs on anxiety-like behaviors: a review // European Journal of Pharmacology. V. 4. № 63. P. 3–33.
- Ríos-Moreno A., Garrido-Jurado I., Raya-Ortega M.C., Quesada-Moraga E., 2017. Quantification of fungal growth and destruxin A during infection of *Galleria mellonella* larvae by *Metarhizium brunneum* // Journal of invertebrate pathology. V. 149. P. 29–35.
- Scheepmaker J.W.A., Butt T.M., 2010. Natural and released inoculum levels of entomopathogenic fungal biocontrol agents in soil in relation to risk assessment and in accordance with EU regulations // Biocontrol Sci. Technol. V. 20. № 5. P. 503–552. <https://doi.org/10.1080/09583150903545035>
- Senthilraja G., Anand T., Kennedy J.S., Raguchander T., Samiyappan R., 2013. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) and entomopathogenic fungus bioformulation enhance the expression of defense enzymes and pathogenesis-related proteins in groundnut plants against leafminer insect and collar rot pathogen // Physiological and molecular plant pathology. V. 82. P. 10–19.
- Skropek A., Shah F.A., Butt T.M., 2008. Destruxin production by the entomogenous fungus *Metarhizium anisopliae* in insects and factors influencing their degradation // BioControl. V. 53. № 2. P. 361–373.
- Strasser H., Vey A., Butt T.M., 2000. Are there any risks in using entomopathogenic fungi for pest control, with particular reference to the bioactive metabolites of *Metarhizium*, *Tolypocladium* and *Beauveria* species? // Biocontrol science and technology. V. 10. P. 717–735.
- Tête N., Afonso E., Bouguerra G., Scheifler R., 2015. Blood parameters as biomarkers of cadmium and lead exposure and effects in wild wood mice (*Apodemus sylvaticus*) living along a pollution gradient // Chemosphere. V. 138. P. 940–946.
- Tomilova O.G., Yaroslavtseva O.N., Ganina M.D., Tyurin M.V., Chernyak E.I., Senderskiy I.V., et al., 2019. Changes in antifungal defence systems during the intermoult period in the Colorado potato beetle // Journal of insect physiology. V. 116. P. 106–117. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.05.003>
- Tomilova O.G., Shaldyaeva E.M., Kryukova N.A., Pilipova Y.V., Schmidt N.S., Danilov V.P., Krukov V.Y., Glupov V.V., 2020. Entomopathogenic fungi decrease Rhizoctonia disease in potato in field conditions // PerJ. V. 8. e9895. <https://doi.org/10.7717/peerj.9895>
- Van Straalen N.M., 2003. Ecotoxicology becomes stress ecology // Environmental science & technology. 324A–330A. <https://doi.org/10.1021/es0325720>
- Vega F.E., 2018. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review // Mycologia. V. 110. № 1. P. 4–30. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1418578>
- Vey A., Hoagland R.E., Butt T.M., 2001. Toxic metabolites of fungal biocontrol agents // Fungi as biocontrol agents. P. 311–346.
- Vos J.G., Moore J.A., 1977. Immune suppression as related to toxicology // CRC critical reviews in toxicology. V. 5. № 1. P. 67–101.
- Wei G., Lai Y., Wang G., Chen H., Li F., Wang S., 2017. Insect pathogenic fungus interacts with the gut microbiota to accelerate mosquito mortality // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 114. № 23. P. 5994–5999. <https://doi.org/10.1073/pnas.1703546114>
- Xiao G., Ying S. H., Zheng P., Wang Z.L., Zhang S., Xie X.Q., et al., 2012. Genomic perspectives on the evolution of fungal entomopathogenicity in *Beauveria bassiana* // Scientific Reports. V. 2. P. 483. <https://doi.org/10.1038/srep00483>
- Zimmermann G., 2007. Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii* // Biocontrol Science and Technology. V. 17. № 6. P. 553–596. <https://doi.org/10.1080/09583150701309006>
- Zimmermann G., 2007a. Review on safety of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* // Biocontrol Science and Technology. V. 17. № 9. P. 879–920. <https://doi.org/10.1080/09583150701593963>
- Zollitsch W., Raffaseder C., Böhm J., Wagner E., Leitgeb R., 2003. Impact of the mycotoxins moniliformin and beauvericin on growth and carcass traits of broilers // Wiener Tierärztliche Monatsschrift. P. 90. № 9. P. 238–243.

**EFFECTS OF THE ENTOMOPATHOGENIC FUNGI, *BEAUVERIA BASSIANA*
AND *METARHIZIUM ROBERTSII*, ON THE PHYSIOLOGICAL
AND BEHAVIORAL TRAITS OF THE NORTHERN RED-BACKED VOLE
(*MYODES RUTILUS*, RODENTIA, CRICETIDAE) IN STRESSFUL CONDITIONS**

**E. A. Novikov^{1, 2, *}, P. A. Zadubrovskiy¹, E. Yu. Kondratyuk¹, V. Yu. Krukov¹,
E. V. Novikova¹, V. V. Glupov¹**

¹*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, 630091 Russia*

²*Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, 630036 Russia*

**e-mail: eug_nov@ngs.ru*

An experiment aimed at revealing the consequences of adding two species of entomopathogenic Ascomycetes, *Beauveria bassiana* and *Metarhizium robertsii*, to grain fodder showed that Northern red-backed voles which had received *M. robertsii* conidia in their food for 15 days had higher levels of triglycerides, glucose and peroxidase in the blood, differed from other animals in social behavior patterns, and demonstrated significantly less emotionality in an open field test than control animals. The voles fed with fungal conidia showed a trend towards reduced survival in captivity compared to controls. These data indicate a significant impact of entomopathogenic fungi on the metabolism, behavior, and lifespan of non-target mammals.

Keywords: toxic effect, non-target organisms, survival, behavior, metabolic rates

УДК 591.5/59.000

ЗНАЧЕНИЕ БЕРЕГОВЫХ ЛЕЖБИЩ В ЖИЗНИ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA). 4. ПОВЕДЕНИЕ НЕРПЫ НА БЕРЕГОВЫХ ЛЕЖБИЩАХ НА ОСТРОВЕ ТОНКИЙ (АРХИПЕЛАГ УШКАНЬИ ОСТРОВА, оз. БАЙКАЛ) ПО МАТЕРИАЛАМ ВИДЕОНАБЛЮДЕНИЙ

© 2021 г. Е. А. Петров^а, *, А. Б. Купчинский^а, В. А. Фиалков^а, А. А. Бадардинов^а

^аБайкальский 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 12.01.2021 г.

Принята к публикации 16.01.2021 г.

Впервые проведено дистанционное слежение за поведением байкальской нерпы на одном из основных лежбищ архипелага Ушканьи острова; удалось отснять и проанализировать большой объем видеоматериалов за четыре сезона (2012, 2014, 2018 и 2019 гг.). Летне-осенние залежки нерпы на береговых лежбищах классифицированы как сообщества с элементами иерархических и социальных отношений, члены которых в виде относительно самостоятельных групп животных существуют в нагульный период в пелагиали Байкала. Уточнен характер подхода нерп в район лежбищ, описаны способы вылезания животных на сушу, а также основные элементы поведения животных при спокойных (мирных) взаимодействиях и при агрессивных отношениях с сородичами. К главным элементам комфортного поведения отнесены уход за телом в форме почесывания различных участков тела (описан неизвестный для байкальской нерпы способ чесания спины о камень), сон (отдых), способы терморегуляции в разных условиях залегания на камнях. Авторы обращают внимание читателя на частоту потягиваний тела и зевоту как способы восстановления адекватного кровоснабжения мышц после сна и после периода малой подвижности. Отмечена хорошо развитая мимика, с помощью которой нерпа выражает различные эмоции, включая раздражение. Животные с неохотой покидают лежбища, проводя на них в среднем около 3 ч за подход. Особи, занимающие особенно выгодные позиции на камнях, могут оставаться на воздухе весь световой день. В течение дня наблюдается частичное обновление состава залежек (“ротация”). При паническом сходе животных залежки обновляются полностью. Кроме человека, согнать нерпу с камней могут только чайки, но нерпа не боится их панически, а скорее опасается. Описаны элементы агрессивного поведения (молниеносные выпады головой в сторону противника, удары лапами/когтями, обливание водой, кусание) как ответная реакция на страх, испытываемый животным. Подчеркивается, что индивидуальное поведение зависит не столько от физических данных особи, сколько от ее психологического настроения. Выделены понятия *драка*, *ссора*, *толкание*. Показано, что байкальская нерпа бывает достаточно агрессивной по отношению к сородичам и может наносить им небольшие ранения. Отмечена большая роль *прикосновений*, *постукиваний* и *чесания* соседей по залежке при контактах на лежбище, а также различных умиротворяющих *демонстраций* при улаживании конфликтов (втягивание головы, отворачивание в сторону головы либо взгляда, поднятие и удержание головы, высоко поднятой). Два последних элемента поведения, на наш взгляд, демонстрируют нежелание продолжать ссору (т.е. демонстрируют миролюбие), а первый элемент — подчинение силе.

Ключевые слова: байкальская нерпа, комфортное поведение, агрессия, демонстрации

DOI: 10.31857/S0044513421080092

В предыдущем сообщении была дана характеристика основного участка главного лежбища байкальской нерпы на о-ве Тонкий (архипелаг Ушканьи острова, оз. Байкал). Это лежбище функционирует постоянно (каждый год), вероятно, на протяжении сотен лет. В современных климатических условиях, на фоне общего потепления климата и изменения ледового режима на

озере Байкал, берег приобретает все большее значение в жизни нерпы, поскольку береговые лежбища за сезон посещают тысячи животных. Береговые лежбища функционируют с конца мая (начала июня) и по октябрь включительно, иногда захватывая часть ноября, поэтому их можно характеризовать как *летне-осенние*.

О поведении нерп на лежбищах известно немало (сообщение 2). Цель данного сообщения — на основе оригинальных видеоматериалов охарактеризовать поведение байкальской нерпы в районе береговых лежбищ и на самих лежбищах. Подобные длительные инструментальные наблюдения над ластоногими в естественной среде их обитания, насколько нам известно, проведены в нашей стране впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Архипелаг Ушканьи острова находится на границе южной и северной котловин оз. Байкал и входит в состав ФБГУ «Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка» — «Заповедное Подлесье», и включает 4 острова, на которых находятся береговые лежбища, ежегодно посещаемые байкальской нерпой. Видеонаблюдения проводились на одном из основных лежбищ — на о-ве Тонкий (Тоненький). Принципиальная схема организации дистанционных наблюдений и основные технические параметры используемой аппаратуры подробно описаны в публикации Фиалкова с коллегами (2014). В течение нескольких лет в режиме реального времени непосредственно в Интернет поступали высококачественные изображения с места наблюдений, которые в настоящее время заархивированы (ресурсоемкий стандарт сжатия М-JPEG) и хранятся в фондах Байкальского музея. Материалами для сообщения послужили видеосъемки, проведенные в течение 4-х сезонов (в 2012, 2014, 2018 и 2019 гг.). Основными методами исследования поведения животных были *визуальное наблюдение* и регистрация *этограмм* (последовательности поведенческих актов и поз животного). Регистрация поз осуществлялась методом временных срезов, т.е. когда животные принимали позы, имеющие функциональное значение, эти видеокadres переводились в формат фото и потом описывались. Особое внимание уделяли поведению при отдыхе, комфортному поведению, поведению при терморегуляции и т.п., а также пытались определить роль комфортного поведения в социальных отношениях. Физическое состояние животных (пол, размер, линька, упитанность) оценивалось визуально. Видеосъемка проводилась ежедневно в автоматическом режиме (не зависимо от погодных условий) с 6–8 до 21–23 ч. В статье использованы рисунки, полученные с видеоматериалов, некоторые данные обобщены стандартными методами вариационной статистики (Exell).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сообщество залежек нерпы

Как известно, в «классической» этологии объединения (коллективы, группы) животных, которые формируются под действием физического фактора среды, скажем, температуры или пищи, обозначают как *скопления*, или *агрегации*. Под *сообществом* понимают более высокоорганизованные коллективы, члены которого связаны социальными взаимоотношениями и взаимно получают какие-то преимущества от совместного времяпровождения. Из наблюдений в природе кажется, что каждая нерпа приплывает к лежбищу самостоятельно, независимо от остальных. В данном случае животные вряд ли ищут себе подобных, чтобы проводить с ними время, но они их явно привлекают. С этой точки зрения, нерпичьи *залежки* (напомним, это животные, залегающие на определенной территории — лежбище) вряд ли можно считать сообществом с присущим ему групповым поведением (Тинберген, 1969)¹. По наблюдениям за поведением животных на лежбищах можно усмотреть элементы иерархии (доминирования), в частности, крупных особей над мелкими, но проявляются они не всегда, и не в жесткой форме. Пока трудно судить, распознают ли животные друг друга и существуют ли у нерп группировки (судя по динамике и массовости подходов к берегу, возможно, в нагульный период существуют). Но очевидно, что нерпы в залежке не проявляют серьезной агрессии по отношению к вновь присоединяющимся особям, а последние с легкостью покидают ее по своему усмотрению.

На наш взгляд, формирование многочисленных залежек у байкальской нерпы обусловлено недостатком места на берегу и на камнях в литорали подходящих — по меркам животных — для выхода на твердый субстрат. Группы нерп, залегающие на лежбище в целом, а тем более на отдельных лежбищных участках, составлены из случайных, вероятно, незнакомых друг с другом особей, а сами группы существуют короткое время — «ротация» особей на лежбище достаточно большая и происходит постоянно.

Тем не менее, одно неоспоримое преимущество от такого совместного пребывания просматривается. Это *предупреждение об опасности*. Известно, что первыми подают сигналы опасности обычно особи, оказавшиеся на периферии, что и понятно — им виднее, а в случае нерпы — и слышнее. Байкальская нерпа, судя по всему, в воздуш-

¹ «Групповое поведение — совместная деятельность, формирующая жизнь сообщества, — базируется на различных формах взаимосвязей между отдельными индивидуумами, причем каждый из них вносит свой вклад, взаимодействуя тем или иным путем со всеми остальными» (Тинберген, 1969, с. 151).

ной среде не способна оповещать своих сородичей о приближении опасности или просто о каких-то переменах обстановки *звуковыми сигналами*. Сигналы, воздействующие на органы зрения (например, беспокойные движения одной особи, которые побуждали бы остальных членов группы следовать за ней), воспринимаются реже, поскольку животные лежат на разных участках берега и не всегда видят друг друга. Поэтому единственно возможным способом оповестить сородичей об опасности являются сигналы, воспринимаемые *органами слуха*. Но слух является основным органом чувств и для опознавания *опасности, исходящей с берега*. При благоприятном ветре используется и *обоняние*. Услышав или учуяв что-то подозрительное, нерпа обычно подкрепляет эти сигналы *визуально* – большинство животных поворачивают головы и обращают свои взгляды в одну сторону, одновременно нерпа принимает позу.

Давно замечено (видеоматериалы подтверждают это), что нерпа, первая заметившая опасность, естественно, спасается бегством, но в воду она бросается (в этом случае) с максимально возможным шумом (например, не ныряя головой вниз, а падая в воду плашмя, с брызгами), тем самым привлекая внимание других животных. Многие нерпы “убегают” потому, что просто следуют примеру соседей, не зная истинной причины бегства. Они бегут, потому что внезапно через них начинают перелезать сородичи и т.п. В этих случаях возникает *паника*: бегство животных с лежбищных участков происходит стремительно, зачастую животные падают в воду в полном смысле слова “как придется”, исходя из того положения, в котором они находились до сигнала опасности. Уточним, что для установления и поддержания отношений *между особями вне воды* байкальская нерпа, несомненно, использует все органы чувств, но наблюдателю, в первую очередь, бросается в глаза поза настороженности: осмотр местности с высоко поднятой головой (т.е. кажется, что *зрение* важнее *слуха* и *обоняния*).

Территориальное поведение

Подход нерп к лежбищам. Подход нерпы к северному лежбищу на о-ве Тоненький всегда происходит с северного и северо-западного направления с открытого “моря”. Крайне редко можно наблюдать животных, плывущих вдоль берега острова. Нерпа никогда не выбирается на выбранный камень (скалу) “с налета”. Подходя с “моря”, нерпа обязательно внимательно и тщательно осматривает не только облюбованный камень, но и окрестности (берег). Упомянутая Ивановым (1938) поза “столбиком” повышает зону видимости и очень характерна для нерпы, хотя чаще плывущее животное просто “тянет шею”,

пытаясь заглянуть на высокий камень. Следует отметить, что далеко не все животные подходят к лежбищным участкам в надводном положении (точнее короткими нырками в самом верхнем слое воды). По крайней мере, количество “голов”, которые обычно можно заметить в акватории лежбищ, явно не соответствует количеству животных, которые оказываются на лежбищах. Часто складывается впечатление, что нерпы, подплывающие с “моря”, “знают”, куда именно они направляются.

После исчезновения плавающих льдов нам не пришлось увидеть почти ничего из описанного Т.М. Ивановым ритуала “открытия лежбища” (к тому же выполняемого крупной взрослой самкой). Но элементы поведения, связанные, главным образом, с защитой занимаемого камня от посягательств со стороны сородичей, мы наблюдали и приводим их описание ниже. Не отметили мы и описанного порядка подхода животных к местам лежбищ – отдельные головы, плавающие в непосредственной близости от камней и скал, отмечались, но выходы на берег всегда были массовыми и практически не предсказуемыми (табл. 1 в сообщении 3).

Способы выхода на сушу. Настоящие тюлени на берегу выглядят неуклюжими, и, когда им приходится выбираться на высокие камни и скалы, они тратят много сил. Однако неуклюжесть в движениях нерпа с лихвой компенсирует настойчивостью. Выбрав подходящий камень, нерпа обычно довольно ловко – одним-двумя мощными толчками – “выкидывает” на него большую часть тела, задерживается на несколько секунд (как бы переводя дух) и с новым толчком оказывается на камне. Но если это не удалось, она будет вновь и вновь подходить к облюбованному месту, стремясь выбраться на “сушу”.

Ранее сказано (Иванов, 1938, с. 27), что при вылезании из воды на камни взрослые нерпы “совершенно не употребляют ни задних, ни передних конечностей, передвигаясь по субстрату при помощи отдельных, похожих на мелкие прыжки, резких встряхиваний всего тела”, и только сеголетки прибегают к помощи передних лап. По нашим наблюдениям это не совсем так. Нерпа, действительно, практически не использует передние лапы (не цепляется ими за камень, не опирается на них и т.п.), но очень активно “работает” задними лапами, точнее всей задней частью тела (пока та находится в воде), которая и создает движущую силу у настоящих тюленей. Если камень достаточно высокий (как Камушек, рис. 2 в сообщении 3), то мелким нерпам не хватает размера, чтобы вытолкнуть тело на его поверхность. Тогда они используют передние лапы, но не цепляются за камень когтями (которые у нерпы очень мощные), а опираются на запя-

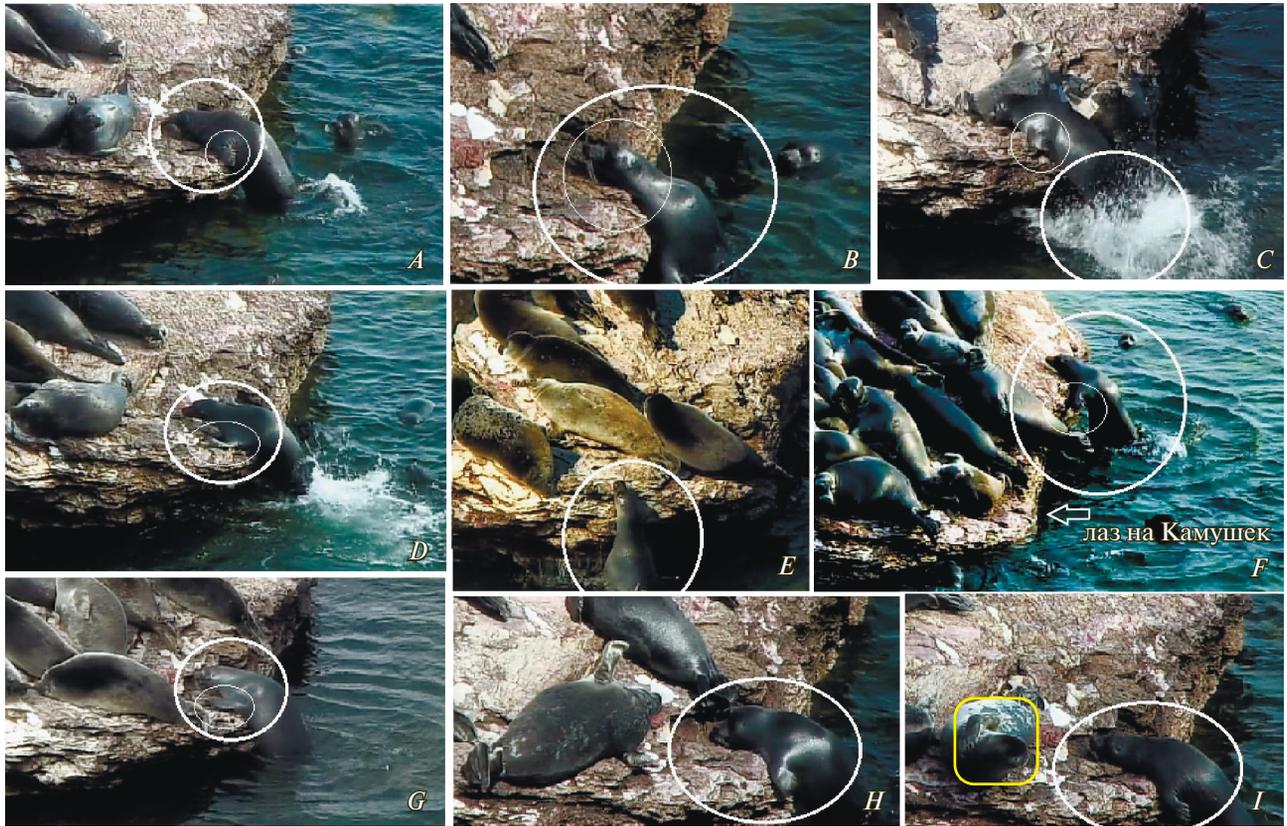


Рис. 1. Способы вылезания на камень: без применения передних лап (*A, B, C, E, H, I*) и с опорой на запястья (*D, F, G*). Показана одна из характерных поз сна (*H*) и чесание шеи левым лаптом (*I*).

стья; но чаще, пытаясь выбраться из воды, животные опираются на подбородок и шейный отдел, но и тогда сил часто не хватает (рис. 1).

Заметим, что при низком уровне воды (456.13–456.19 м над ур. м.) Камушек выглядит неприступным: даже лаз — самое удобное, а часто и единственное место для вылезания на камень — находится на высоте ≈ 40 –45 см над водой. Глубина воды у лаза при таком уровне около 1–1.2 м. Чтобы на него выбраться, нерпе требуется приложить немало усилий, она должна быть достаточно крупной и ловкой. Во всяком случае, даже крупным особям не всем и не всегда удается выбраться на Камушек с первой попытки. Тем не менее, столкновения в воде за право первым воспользоваться лазом возникают очень часто — даже когда на камне много свободного места или он вообще пустует. Когда животных в районе лежбищ много, перед лазом выстраивается целая очередь, нередко только для того, чтобы попытаться выбраться на излюбленное место (рис. 2). И, как в каждой очереди, в ней нередко возникают описанные ниже конфликты.

Мимика, поведение в воде

Мимика у байкальской нерпы очень развита. Под этим термином мы понимаем внешнее проявление *эмоций*, к которым можно отнести выражение миролюбия, возбуждения, угроз разной степени, беспокойства или напряженного внимания, подчинения и других. По внешнему виду физиономии нерпы нетрудно угадать, что она испытывает в данную минуту. При неудачной попытке выбраться на камень нерпа нередко демонстрирует явное *раздражение*, крайнее проявление которого — целенаправленное *обливание* (*обрызгивание*) водой источника раздражения. Назвав такое поведение “самым верным приемом”, Т.М. Иванов описал его так: “... наступающая бьет передними лапами 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” (с. 55). По нашим наблюдениям, лежащим на камне животным такая водная процедура не нравится — они фыркают, трясут головой, отворачиваются, а иногда и перемещаются по камню повыше или просто в сторону, тем самым освобождая место претенденту, но покидают лежбище редко. Отме-

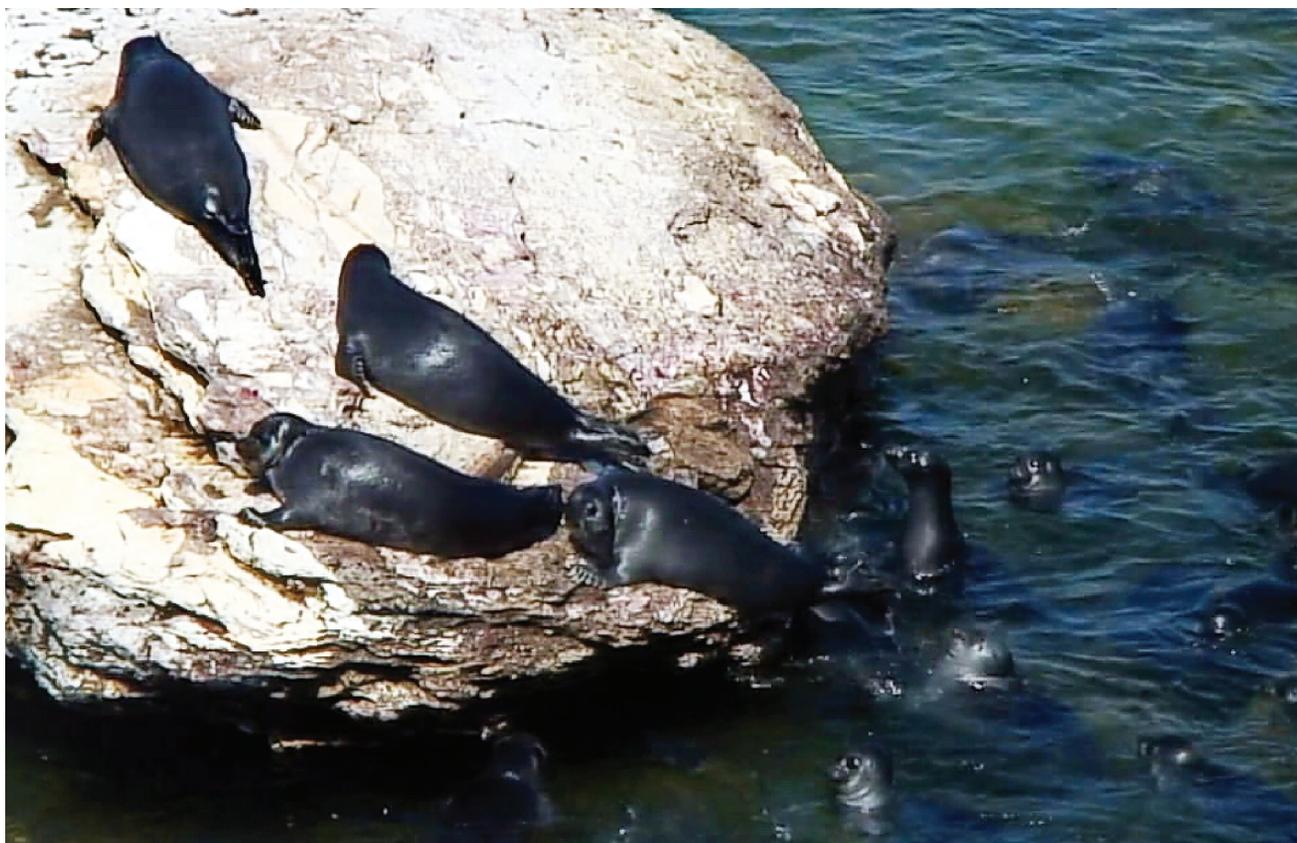


Рис. 2. Возвращение нерп на Камушек после панического бегства бывает быстрым, если опасность была мнимой (не подтвержденной визуально) (“очередь” и драки) – 22 нерпы выбрались на камень за 55 с.

тим, что такое поведение не всегда вызвано необходимостью и тогда, возможно, оно является элементом игрового поведения.

Игровое поведение в чистом виде отмечалось не часто и только у маленьких (молодых) особей (относительно часто в мае и июне 2014 г.). Они барахтались, имитировали удары передними лапами, играли “в догонялки”, обливали друг друга водой и т.п. Впрочем, различить игры и небольшие ссоры трудно – выглядят они очень похоже.

Нерпы, плавающие между торчащими наружу камнями, вовсе не спокойны, они быстро шныряют между камней в поисках, где бы вылезти, причем поиск часто выглядит активным, энергичным, “конкурентным” (если большинство мест заняты). Очевидно, что животным все же нужно выйти на берег. Среди них много мелких нерп (наблюдения в июне 2012 г.), в том числе сеголетков (возраст 0⁺). Сеголетки имеют положительную плавучесть тела, а линька у них давно закончилась, но и они стремятся на сушу, несмотря на, то что “в море” тихо, и им не нужно даже шевелиться, чтобы оставаться на плаву. Одни особи старшего возраста спокойно плавают от камня к камню, другие – на большой скорости проносят-

ся из пункта *A* в пункт *B* по прямой, нередко исчезая на глубине. Тюлени, плавающие между камнями, постоянно вступают в стычки, вода бурлит от их активности, и это уже мало похоже на игры. Подходящих мест на камнях практически нет, но желающие выбраться на них бурно выясняют отношения в воде. При этом редко кто из них пытается беспокоить тех, кто уже успел высохнуть на своих камнях и небольших скалах.

Мраморная скала Камушек – удобное и довольно большое по площади лежбище и на нем, как правило, одновременно находят себе пристанище по 30–50 нерп, а с учетом “ротации” залегающих нерп за световой день успевают полежать около сотни особей. Судя по наблюдениям за *формированием залежек* на Камушке, у байкальской нерпы нет особого почтения ни к возрасту, ни к полу сородичей – первыми на лежбище выбирались не обязательно самые большие (сильные) особи, это могли быть и некрупные нерпы. Да и в сформированной залежке не было заметно никакой подчиненности. Полагают, что нейтральность к полу и возрасту (все же условная) позволяет тюленям создавать на береговых залежках наибольшую степень *агрегированности* (Нестеренко, Катин, 2014). Иллюстрациями ней-

тральности к возрасту могут служить сценки, когда маленькая нерпа задирает крупную, или когда большая нерпа вознамерилась протиснуться между более мелкими сородичами, но получила отпор от самой мелкой нерпы. Она постоянно была непрошенного “гостя” передним ластом, и, хотя эти удары не могли принести прищельцу ощутимого вреда или боли, большая нерпа все равно отреагировала — ушла в воду. Другая сцена: мелкая нерпа спровоцировала более крупную на перемену позы, а шевеления последней вызвали ссору с третьей нерпой, в результате выяснения отношений — обе нерпы упали в воду, а маленькая осталась на камне в одиночестве. В другой раз на самца, лежащего на камне, в течение 3 мин напала нерпа вдвое меньшего размера. Только *тень* чайки спасла самца — молодая нерпа испугалась ее и ушла, а камень остался за самцом, но потом борьба возобновилась.

Когда нерп немного, они располагаются на некотором расстоянии друг от друга, почти не соприкасаясь телами, что позволяет им чесаться, вертеться, потягиваться и принимать всевозможные позы, не особо тревожа соседей. Но такое продолжается, как правило, недолго — обычно Камушек быстро заполняется, и на нем не остается свободных мест, которые можно было бы занять без усилий. После того, как залежка сформирована и на Камушке собираются 20–40 и более особей обоего пола, нерпы лежат на нем очень плотно и подолгу.

Наблюдения за несколькими особями с “метками” (шрамы на теле) показали, что улежавшиеся на камне нерпы до схода в воду *по собственному почину* (без видимых на то внешних причин) проводили на нем в среднем почти по 3 ч (173 ± 33.2 мин, $\text{lim } 30\text{--}370$ мин, $n = 12$). Мы не учитывали случаи, когда нерпа, выбравшись на камень, почему-то не остается на нем, а уходит сразу или почти сразу, и не считали нерп, лежащих на вершине Камушка полдня. В целом, в течение дня звери довольно редко и неохотно покидают это лежбище, а занимающие вершинку Камушка, как правило, остаются на нем до вечера (по крайней мере, до прекращения наблюдений — около 10 ч). Очевидно, что нерпы, занявшие вершину Камушка первыми, спокойно отдыхают, периодически спят (они малоподвижны), и до них редко доходит “цепная реакция” взаимных почесываний и толканий нижележащих. Напротив, кому достается нижний ярус Камушка, испытывают постоянное беспокойство, особенно, со стороны вновь вылезающих на камень нерп. Так же долго (до 6–8 ч) могли оставаться на одном месте и одиночные нерпы на “индивидуальных” камнях.

Есть сведения, что конкретные особи нерп находятся на лежбище от 1 до 4 суток (Иванов, 1938), а потом покидают их (см. сообщение 2).

По нашим наблюдениям, отдельные особи (имеющие “метки”), на самом деле периодически отлучаются в районе лежбищ на протяжении 2–3 дней. Куда они уходят потом — неизвестно, но вполне возможно, что на соседний участок лежбища, которых на Ушканьих островах несколько. Но не исключен вариант, что нерпы, полевая некоторое время на островах, покидают их, особенно если животных часто тревожат. Показателен случай (июнь 2018 г.), когда взрослый самец, после того как его отловили на лежбище о-ва Долгий, прикрепили к нему датчик и отпустили на волю (на о-ве Большой Ушканий), через два дня был обнаружен в Малом море — в 150 км, считая по прямой.

Если животных не пугают, то замена состава залежек происходит, во-первых, очень медленно, во-вторых, в основном на периферии лежбищного участка, поскольку добраться до вершины Камушка бывает непросто, а добровольно ее покидают не часто (рис. 3). Нерпа покидает Камушек в следующих случаях. 1. Спасаясь от опасности (испуг, паническое бегство); 2. При случайном (непреднамеренном) столкновении соседями; 3. В результате преднамеренного столкновения, вытеснения соседями или вновь прибывшими сородичами; 4. Падают, скатываются сами, например, ворочаясь во сне, устраивая “разборки” с соседями и т.п. Такие происшествия обычно случаются, когда нерпы лежат на краю или на очень наклонной поверхности. 5. Произвольно (добровольно) по каким-то своим внутренним побуждениям — такое случается не часто и, как правило, видимых причин ухода мы не замечаем. На более мелких камнях и скалах обновление или полная замена лежащих животных происходит чаще.

Удивительно, но мы, ни разу не наблюдали поведения, связанного с уходом за телом. Все животные (линяющие и вылинявшие) ведут себя на суше практически одинаково — если им не мешают соседи, животные более или менее спокойно отдыхают (обычно с закрытыми глазами).

Можно выделить три схемы освоения лежбища (на примере Камушка). Либо вновь вылезшая нерпа сразу пытается уползти дальше от края, вступая в контакт с вышележащими сородичами (если таковые имеются), беспокоя их в разной степени. Либо вновь вылезшая особь не спешит отползти от лаза (переводя дух после штурма камня) и если она перегораживает “дорогу” — то другие особи, которые пытаются выбраться из воды, провоцируют ее на дальнейшее продвижение вперед. Третий вариант, когда другие претенденты вынуждают мешающего им зверя уйти в воду. Несомненно, когда нерп на лежбище много, то главным стимулом, заставляющим животных перемещаться на камне вверх (вперед), является похучение со стороны особей, вновь выбирающих



Рис. 3. Сцены из жизни нерп (на Камушке): нерпа, устраиваясь удобнее, скатилась (упала) в воду; взаимное чесание; стычка четырех нерп привела к падению одной из них в воду; борьба у лаза.

ся на камень. В свою очередь, последних понуждают скорее принимать решение и двигаться дальше те, кто еще находится в воде.

Ориентация (расположение) животных на лежбище. Забравшись на камень, нерпа некоторое время пытается придать удобное положение телу

и одновременно обнохивает соседей, стремясь их опознать. Даже хорошо улежавшаяся на камне нерпа постоянно поднимает голову, чтобы осмотреться и приняться к воздуху. Нерпы, первыми попавшие на Камушек, как правило, занимают его вершину и ложатся рядом головой к краю



Рис. 4. Некоторые неудобные позы байкальской нерпы: *A* – 5 претендентов на одно место; *B, C, E* – чудеса эквилибристики; *D* – крупная особь на камне доминирует, но временно; *F, G, H, I, K* – очень неустойчивые позы отдыха на крутых и высоких скалах; *L* – водно-воздушные процедуры.

(к воде), чтобы проще было его покинуть. Кому места не хватает, располагаются ниже, по периферии и уже не так строго, но все равно ложатся так, чтобы удобнее было “нырнуть” с камня в воду (рис. 4). Наконец, совсем “опоздавшие” животные ложатся как придется, исходя из наличия свободного места, а также – в немалой степени – от своего психологического типа. Многие “опоздавшие” буквально по головам сородичей пробираются наверх, вызывая недовольство и беспокойство остальных.

Нерпы часто формируют залежки в очень неудобных местах (с нашей точки зрения) (рис. 4). Например, на камне полноценно расположиться (чтобы высохнуть и не касаться воды) может только одна нерпа, но всегда есть желающие подвинуть ее (их бывает от 1 до 4), и они, находясь наполовину в воде, постоянно конфликтуют как между собой, так и с хозяйкой вершины (рис. 4*A, 4D*). Как правило, конкретно этот камень занимает крупная, сильная нерпа, она достаточно успешно отражает притязания других особей и может оставаться на камне подолгу, но покоя нет никому. Не легче приходится и другим нерпам (рис. 4). Чтобы соблюдать равновесие и не упасть в воду, надо не только затрачивать много усилий, но и проявлять навыки эквилибристики. Разуме-

ется, о полноценном отдыхе (сне) животных говорить не приходится.

Особый случай представляет собой выбор нерпой в качестве субстрата для лежания камней, в той или иной мере затопленных водой (вплоть до полного затопления). Такую картину можно наблюдать очень часто (рис. 5). Бывает, нерпу качает небольшая волна, иногда даже сдвигает ее с места, она едва удерживается на камне, прикладывая определенные усилия, чтобы оставаться в таком положении. Но нерпа продолжает “лежать”, демонстрируя прекрасное чувство равновесия. Нерпы даже получают от такого времяпровождения удовольствие (нежатся, потягиваются, жмурятся), чему способствует то обстоятельство, что в этом случае у нерп, вероятно, не возникает проблем с терморегуляцией (например, Khomas et al., 2012) (рис. 6). Не совсем понятны мотивы, которыми руководствуются животные, принимая решение залечь в столь не подходящих (как нам представляется) местах: то ли потому, что нет других свободных мест (а прибегать к силе, чтобы побороться с конкурентом, нет желания), то ли по иным причинам, нам неизвестным. Но это еще раз подчеркивает большую потребность животных полежать на берегу.



Рис. 5. Все варианты залегания байкальской нерпы на “береговом” лежбище – от “сухого” до “мокрого”.

Реакция на опасность (испуг, паника). Как все настоящие тюлени, байкальская нерпа на суше практически беззащитна, так как не может здесь, особенно по каменистому берегу, нормально передвигаться. Единственный способ уберечься от опасности – убежать в воду, что они и делают даже при малейшем намеке на опасность. При испуге нерпы сразу покидают лежбища – сначала “подводные” камни (тамошные нерпы скорее замечают опасность, исходящую с берега), потом Камушек и берег, однако происходит это обычно быстро – за 10–15 с, редко дольше. Сход животных с лежбищ выглядит как *паническое бегство*. С вершины, с высокого края Камушка испуганные нерпы “плюхаются” в воду плашмя (всем телом), усиливая “реакцию убегания”. Те, которые лежат у края, обычно ныряют головой вниз, другие, которые были подальше, в центре лежбища, нередко просто скатываются по уклону камня (рис. 7).

Испуганные животные, в панике покидающие камни, оказавшись в воде (точнее, под водой), почти сразу выныривают и осматриваются. Если они не усматривают опасности (а нередко источник опасности для большинства животных остается загадкой), то нерпы, особенно успевшие “улежаться” до бегства, начинают возвращаться на Камушек очень быстро, буквально через 10–30 с (рис. 2). Возвращение на другие камни происходит тоже быстро, в последнюю очередь нерпа выбирается непосредственно на берег. Интересно,

что в случае мнимой опасности испуганные животные отплывают от берега не далеко (рис. 8). Если приглядеться к рисунку, можно заметить, что головы расположены не хаотично, а на прямых отрезках и нередко примерно на одинаковых расстояниях дуг от друга. Складывается впечатление, что животные отплывают в определенном порядке, вероятно, следуя друг за другом (цепочкой). “Ведущая” группа нерпа (возможно, одна из самых осторожных) отплывает на безопасное с ее точки зрения расстояние (оказываясь максимально далеко от своей залежки) и всплывает. Следующая за ней нерпа повторяет ее действие и оказывается немного ближе (от камня) и так далее. В результате животные располагаются цепочками, которые замыкают либо самые смелые, либо самые неосторожные или ленивые особи. Зато у них больше шансов первыми вернуться к лежбищам и занять их.

С береговых камней эвакуация животных происходит заметно медленнее, особенно если нерпы занимают каменистые пляжи, что наблюдается при низком уровне воды в озере. Например, в июне 2018 г. на северном лежбище о-ва Долгий животные удалялись от уреза воды на 10–20 м. Но и тогда, несмотря на хаотичность панического бегства, ни одного несчастного случая (травмирования, затаптывания маленьких) замечено не было. Все наблюдаемые нами паники были вызваны исключительно человеком. Только пару раз нерпы негативно отреагировали на чаек, которые,

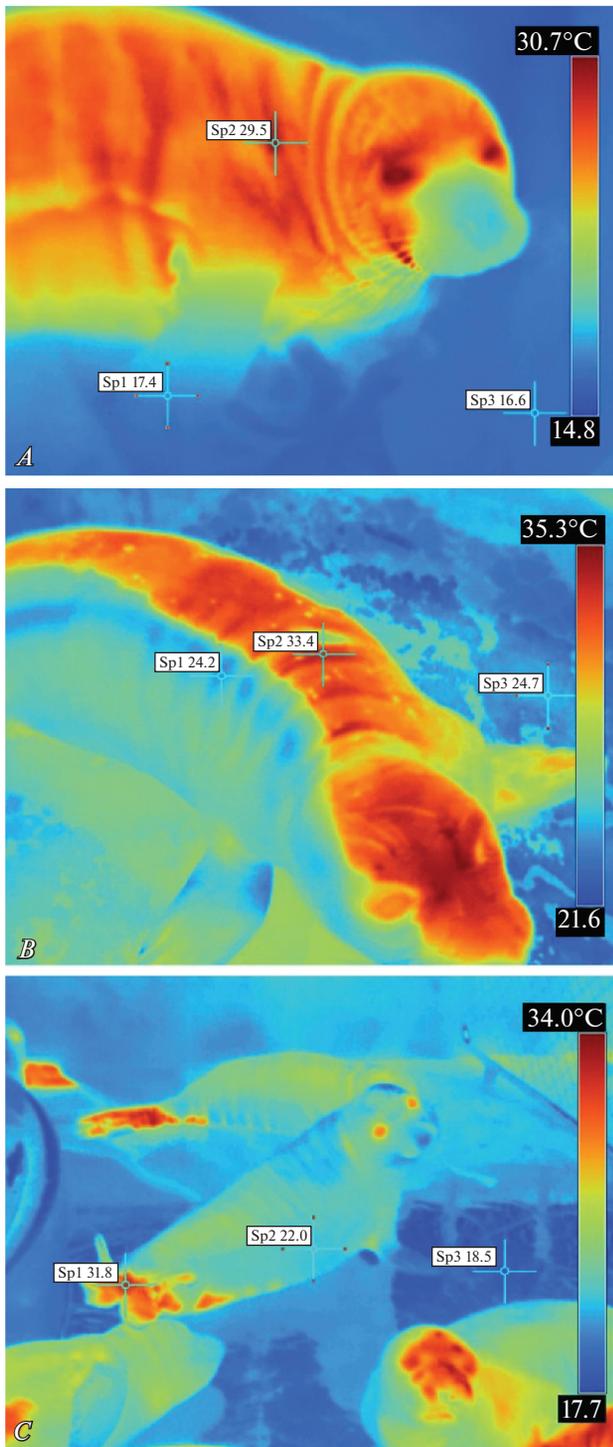


Рис. 6. Участки тела, через которые идет основная отдача тепла у настоящих тюленей (оранжевый цвет): *A* – при экспозиции обыкновенного тюленя на воздухе при температуре 17°C; *B* – у северного морского слона, лежащего наполовину в воде при температуре воздуха 20.5–22.7°C; *C* – у северного морского слона, лежащего в тени при той же температуре (по: Khamas et al., 2012).

впрочем, паники не вызвали. Таким образом, посещаемость лежбища возобновляется достаточно быстро, но не всегда в той мере, что была до испуга. Мы писали (сообщение 2), что испуганные нерпы, отплыв от лежбищ на несколько метров, “замирают” под водой и, выждав 2–3 мин, начинают возвращаться к своим покинутым камням. Разница в поведении, возможно, объясняется рельефом местности: южные лежбища на о-ве Долгий, где проводили наблюдения, расположены непосредственно под крутым, довольно высоким абразивным берегом (до 15 м), а опасность исходила из леса. В нашем случае поросший лесом берег над лежбищами не крутой, и разглядывать потенциальную опасность лучше с некоторого расстояния.

Мирное поведение

Мы уже касались релаксационной функции береговых лежбищ нерпы и логично предположить, что нерпы на лежбища выходят, чтобы отдохнуть и выспаться². Ниже мы опишем главные элементы комфортного поведения (уход за телом, сон, поддержание оптимальной температуры тела), а также выявим характерные элементы этих форм поведения и/или предпочитаемые позы при спокойном времяпровождении.

Чесание (почесывание) – самый часто наблюдаемый элемент поведения байкальской нерпы на берегу. Его, вероятно, можно расценивать как *уход за телом* (за кожно-волосным покровом) и можно считать составляющей частью комфортного поведения, поскольку многочисленные *почесывания* (и более откровенные *чесания*), наблюдаемые практически у всех нерп, лежащих на твердом субстрате, самим животным не только нужны, но и доставляют удовольствие. В силу своеобразной организации тела настоящих тюленей это не всегда возможно, точнее, требует большой изобретательности, ловкости и гибкости тела. Однако, судя по наблюдениям, нерпа может почесать практически любой участок своего тела. Из 104 зарегистрированных актов чесания собственного тела чаще всего нерпа чесала нос (мырку) (36%), затылок (19%) и лоб (16%). Область шеи нерпа чешет в 7% случаев, и так же часто происходило почесывание “руки об руку” (когда нерпа одним передним ластом чешет ладонь или тыльную сторону кисти другого лапа). Остальные участки тела (плечо, лопатка, крестец, грудь и бока) чесались редко (5 → 2% соответственно). Полагают, что особенно усердно чешутся звери, сильно зараженные вшами *Echinophthirius horridus* var. *baicalensis* Ass, паразитирующими на коже

² Здесь мы часто не упоминаем источники, ссылаясь на наш обзор (сообщение 2).



Рис. 7. Паническое бегство с Камушка (спугнули с берега).

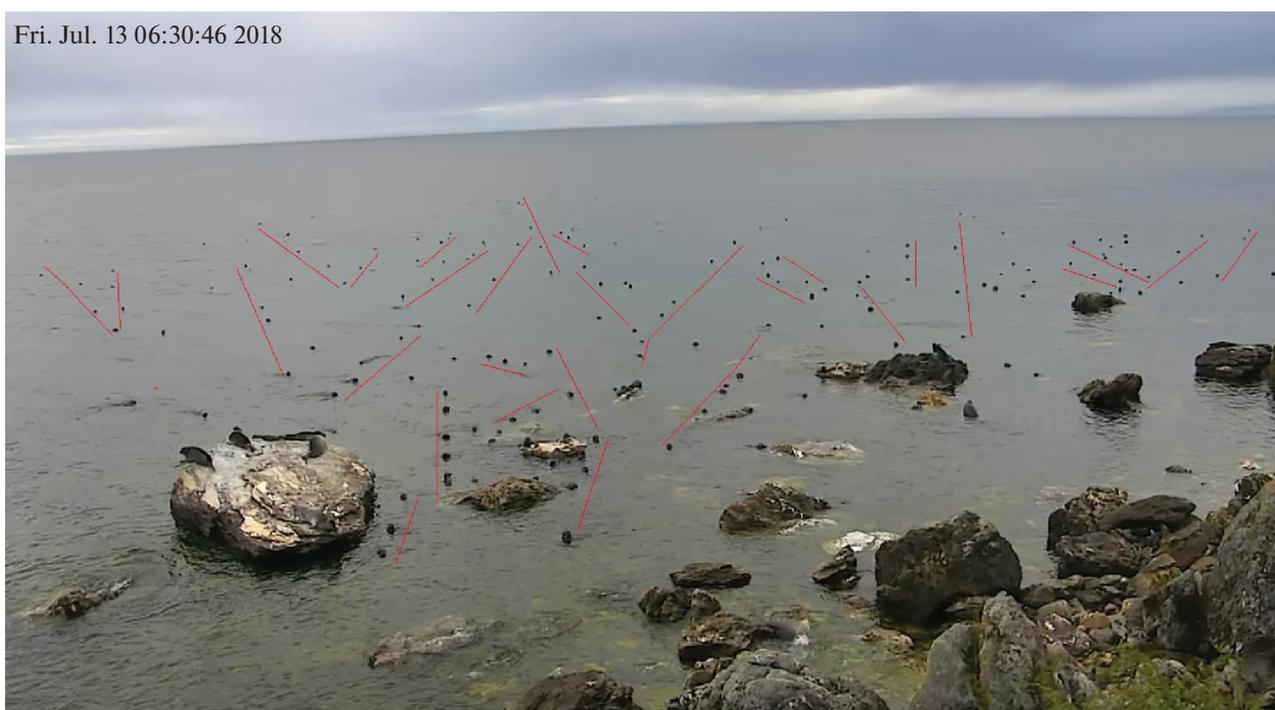


Рис. 8. При испуге основная часть животных удаляется от берега на расстояние от 15 до 70 м (см. текст).

(Иванов, 1938). Однако, наверное, отмирающие и выпадающие волосы тоже доставляют нерпе неприятные ощущения, и нерпа стремится избавиться от них.

Новым элементом (не описанным прежде) является ситуация, когда нерпа, находясь в воде, чешет собственную спину о выступающий из воды камень (рис. 9). Такую картину мы наблюдали не



Рис. 9. Нерпа чешет спину о камень, двигаясь в двух направлениях (вверх-вниз и вправо-влево) и та же нерпа кусает лежащую на камне.

раз, но такое поведение, конечно, следует считать редким. Нерпы не только чешут сами себя, но еще чаще животные передними лапами чешут (или почесывают) соседей по залежке. Это самый распространенный способ общения тюленей на лежбище. По производимому эффекту можно различить минимум *три типа чесания соседа*. 1. Нерпа, пытаясь подняться повыше, деликатно *трогает* (не чешет) или *постукивает* впереди лежащего, нередко вызывая “волну чесания” среди лежащих животных. Благодаря таким касаниям передним ластом тела соседа (явно неопасным для него), нерпе нередко удается достигать цели и продвигаться сквозь лежащих сородичей на облюбованное место. 2. Нерпа относительно продолжительное время (больше 1 мин) энергично, но все еще “мягко” *почесывает* соседа (часто доставляя ему удовольствие), она тоже стремится *побудить* соседа подвинуться и дать дорогу. Реже эти действия выглядят как настойчивое чесание или даже царапанье когтями. 3. Нерпа не “просит”, а “требует” что-либо от соседа, применяются очень энергичные, быстрые и короткие “удары”, проводимые с видимым усилием, в том числе с участием когтей.

Для нерпы подобные удары, наверное, не очень чувствительные, болевые ощущения ее вряд ли тревожат, поскольку 3–6-сантиметровый слой плотного жира под кожей повышает порог

боли. Из опыта охотников известно, что нерпа иной раз не реагирует даже на попадание мелкокалиберной пули (5.6 мм) в подкожный жир. Тем не менее свежие рваные раны на теле животных (иногда поражающие участки тела размером 10 на 2–4 см) говорят о обратном.

В компактных агрегациях животные могут находиться в многократном *тактильном контакте*, получая максимальное *тактильное раздражение*, которое является своеобразным добавлением к прямому *чесанию*. У нерпы стремление занять положение внутри группы сородичей проявляется у многих особей. Нередко животные стараются протиснуться между плотно лежащими нерпами, забраться на них, положить “ноги” или голову на соседа и т.п. На камнях с неудобной для лежания формой или на наклонной под большим углом поверхности того же Камушка (рис. 4) нерпам бывает не просто удержаться, и тогда им приходится прижиматься друг к другу и даже обниматься.

Выбираясь на сушу, нерпа не стряхивает излишки воды с тела — с короткого волоса она быстро стекает сама, а мокрый кожно-волосистой покров очень быстро высыхает, поскольку на теплом воздухе кровоток в периферических тканях быстро увеличивается (обзор: Петров, 2009). Но когда сухую нерпу, лежащую на камне, сородич обливает водой, ей это не нравится, и она может, приподнимая переднюю часть тела, потряхивать

головой, стряхивая воду, не успевшую намочить волосы.

Сон, предпочтительные позы. Сон второй (или первый) — самый часто наблюдаемый элемент поведения байкальской нерпы на берегу. Под сном в данном случае подразумевается более или менее продолжительное лежание нерпы в одной и той же позе (состояние покоя), хотя поднимание головы и осмотр окрестностей при этом происходит с частотой не менее 2–3 раза в минуту. Намного реже можно наблюдать животное, которое почти не шевелится подолгу. *Предпочтительной позы сна*, похоже, не существует. Животное отдыхает в позе, которая наиболее приемлема в данном конкретном случае, в зависимости от поверхности субстрата и рельефа лежбищного камня или скалы, от плотности и характера залегания нерп в залежке и т.д.

В целом по наблюдениям спящая на краю Камушка нерпа (в основной позе — на спине, закрыв глаза и свернув задние лапы) не менее 4–5 раз в 1 мин поднимала голову, реагировала на всплески волн о соседний камень и на отбойную волну. Специальные наблюдения (периодами по 4 мин) показали, что одна нерпа в *позе сна* поднимала голову каждые 10–11 с, другая нерпа осматривалась каждые 16 с. Крепче всех спят нерпы, залегающие на вершине Камушка, а также на отдельных камнях, на которых могут поместиться 1–2 крупные нерпы. Таких животных другие особи беспокоят не часто. Отмечен *продолжительный сон в воде* в положении “столбиком” (или “поплавок”). На протяжении не менее 14 мин нерпа дрейфовала около Камушка в вертикальном положении, причем многочисленные сородичи, “шнырявшие” вокруг, не задевали и не трогали спящую.

Терморегуляторное поведение. Из-за толстого слоя подкожного жира нерпы не могут долгое время находиться под солнцем — им становится жарко. Чтобы охладиться, животные прибегают к способам, описанным в сообщении 2. В частности, нерпы меняют позу, часто переворачиваясь с бока на бок. Такое поведение объясняется тем, что у нагретых животных основная теплоотдача происходит именно с поверхности тела — за счет изменения кровотока в периферических тканях с поверхности спины и боков теряется 51% общих потерь организма, и 30% теряется с поверхности живота (Баранов и др., 1988, 1988а, 1992). Простое и кардинальное решение — покинуть лежбище, уйти в воду и искупаться — принимается намного реже. Нерпы неохотно покидают лежбища добровольно, по-видимому, потому что большинство животных продолжают линять, а этот процесс лучше проходит в воздушной среде. Вторым распространенным элементом терморегуляторного поведения является расправление задних лап (подобно вееру) (рис. 13). Этот прием увеличивает

площадь лап (по сути, хорошо васкуляризированной кожной перепонки между пальцами), составляющих до 21–25% всей площади тела. Соответственно, отдача тепла через лапы (кстати, лишенные жировой ткани) вырастает до 20% общих потерь организма (Баранов и др., 1988, 1988а, 1992). Бывает, что дополнительно нерпа помахивает расправленными лапами, тем самым увеличивает съем тепла. Животные, залегающие на более или менее затопленных камнях-лежбищах, когда часть тела находится в воде или омывается, наверное, редко испытывают перегрев, но и в этом случае нерпа часто меняет положение тела, подставляя под лучи солнца мокрый бок. Кроме того, нерпа часто держит “хвост” высоко поднятым над водой, *оберегая от воды задние конечности* (очень характерная поза для всех настоящих тюленей). Очевидно, нерпе не хочется охлаждать лапы, поскольку в этом случае кровотоки перераспределятся и теплоотдача нарушится. Впрочем, роль задних конечностей в общей терморегуляции относительно небольшая — основная отдача тепла идет с поверхности тела (рис. 6). При переходе нерпы из холодной воды в теплую среду (на воздух) кровотоки между периферическими тканями и внутренними органами перераспределяются, в частности, кровотоки в мышцах понижаются — это признак отсутствия мышечного тонуса у животных, отдыхающих на берегу (обзор: Петров, 2009).

Именно поэтому в спокойных условиях нерпы часто *потягиваются* и *зевают*. Как известно, рефлекс потягивания у млекопитающих направлен на восстановление и улучшение кровообращения в мышцах, особенно после сна и длительного пребывания в одной позе. Нерпы очень часто потягиваются, демонстрируя поразительную гибкость тела. Известно, что потягивание вызывает у животных чувство комфорта и удовольствия. Еще чаще нерпа *зевает*. Этот произвольный очень глубокий вдох у нерпы обычно осуществляется с широким раскрытием пасти (расширяется полость рта и горла), за которым следует резкий выдох со специфическим звуком. За счет глубокого вдоха напрягаются мышцы шеи, рта и морды и улучшается кровотоки, в первую очередь, в головном мозге.

Агрессивное поведение

Считают, что выраженность большинства элементов агрессивного поведения определяется соотношением одновременно испытываемых животным чувства *страха* и *агрессии* (Тинберген, 1969). Если противник явно сильнее, благоразумнее отступить, в частности, найти другое подходящее место для лежки, нежели пытаться у сильного сородича отбить территорию, занятую им. По нашим наблюдениям, у байкальской нерпы на

береговых лежбищах сочетание элементов агрессивного поведения и явного миролюбия (даже добродушия) — нередкое явление. Нерпа может не иметь ничего против, если сосед положит на неё голову или другую часть тела, обнимет лапами, облокотится, почешет. Однако бывает достаточно одного взгляда, и чесание может быстро вызвать негативную реакцию того, кого “обслуживают”, но вспышки недовольства кратковременны и не имеют последствий.

На наш взгляд, иногда у нерпы возникает не *страх*, а скорее *осторожность*, поскольку нередко враждующие особи не уступают друг другу в физическом развитии, т.е. дело здесь не в физической силе. Огромное значение играет *индивидуальное поведение*, зависящее не столько от физических данных особи, сколько от психологической устойчивости индивидуумов. Далекое не все особи байкальской нерпы проявляют агрессию в одной и той же жизненной ситуации, а если проявляют, то в разной степени. У нас нет сомнений, что сильные особи могут быть по характеру миролюбивыми, как и то, что слабые — бывают весьма злобными. У нерп нередко одна особь показывает другой нерпе равной “весовой категории” не подчинение силе, а *нежелание* вступать в серьезный конфликт, тем самым гася этот конфликт в самом “зародыше”. Считается, что *позы подчинения* характерны для менее сильных особей по отношению к более сильным. Но по нашим наблюдениям, это не обязательно так. Некрупная особь нередко демонстрирует агрессию по отношению к другой (независимо от ее размера), в прямом смысле *кусая соперника*, если у нее велико желание достичь своей цели. Добавим, что на лежбище можно наблюдать, как крупная особь успешно прокладывает себе “дорогу” среди более крупных и явно более сильных сородичей — явное проявление индивидуального “характера” у не сильной физической особи.

Позы (поведение) угрозы животное принимает, если не знает, как поступить — напасть на нарушителя спокойствия или убежать (конфликт различных мотивов, противоположных стремлений). Известно, что поза угрозы может перерасти в агрессию, проявленную по отношению к ни в чем не повинному соседу — “зрителю” или “свидетелю”. Такая “перенаправленная агрессия” (Шовен, 1972) у байкальской нерпы наблюдается довольно часто, что добавляет беспокойства залегке. *Угрожающие молниеносные выпады головой* (иногда с демонстрацией зубов) — основная поза угрозы. Нерпы постоянно *делают вид*, что собираются укусить соперника или просто не приглаившего соседа. Вторая постоянно применяемая угроза — это *замахивание передними лапами* (как бы для удара). Впрочем, мы уверены, что иной раз удары достигают цели и, возможно, бывают ощутимыми (“*сильными*” в определении

Иванова (1938)), о чем мы уже говорили в сообщении 3. Но бывает, что замах передним ластом производится вообще бесцельно, как бы во сне, и выглядит просто помахиванием в воздухе.

Использование нерпой такого явно агрессивного действия, как *кусание* противника, замечено давно (Иванов, 1938), но потом не обсуждалось. Между тем на видеозаписях четко видны многочисленные прямые нападения нерпы на сородича с явным намерением укусить его, и некоторые — явно достигали цели (особенно те, которые были направлены на голень). Агрессивное поведение у нерпы проявляется как со стороны защитника лежки от посягательств со стороны других нерп (лежбище в этом случае считается его территорией (Одум, 1975)), так и со стороны нападающего.

Драки у байкальской нерпы возникают, если оба участника конфликта проявляют взаимные агрессивные действия. Драки могут быть и *коллективные*, с участием от 3–4 до 6–8 особей. Одна из таких драк (случилась 6 июня 2012 г. под Камушком) продолжалась почти 7 мин; трудно сказать, менялись ли участники, но “кувыркающихся в воде” нерп было не менее 5–6 особей, и никто никому не давал возможности даже подплыть к лазу, а 2–3 попытки со стороны были жестко пресечены (из-под воды!). *Драки происходят только в воде* (а не на суше), в частности, они постоянно наблюдаются возле лаза на Камушек. Драки сопровождаются шумным преследованием с бурлением воды, при этом наблюдателю видны не только мелькающие передние конечности, которыми наносятся удары, но и спины, “хвосты” и даже животы дерущихся. В такой драке, на наш взгляд, нанести рану или увечье (например, выколоть глаз острыми когтями) не составляет труда (сообщение 3). Краткосрочные драки, когда соперники ограничиваются двумя-тремя взаимными “ударами” передними лапами и расходятся, мы называем “*стычками*”. Драки обычно продолжаются 30–50 с, стычки завершаются за 5–10 с.

Конфликты, возникающие *на твердом субстрате* (на камнях), мы обозначаем термином “*ссора*”. Как правило, они не серьезные и скорее показывают *отрицательное отношение* одной особи к другой. Главная причина ссор — продвижение вновь выбравшихся из воды особей на облюбованное ими место, особенно когда это место занято, а плотность залегания нерп высокая. Но ссоры возникают и среди спокойно лежащих животных, без видимых на то оснований. При ссорах часто наблюдается самая мягкая форма драки — *толкание* друг друга, путем *протискивания* между двумя плотно лежащими нерпами. Случается, что при ссорах две рядом лежащие нерпы объединяют свои усилия, чтобы дать отпор третьему участнику конфликта, и если их действия достаточно

согласованные, обычно они добиваются успеха (*коллективная оборона*).

Ни драка, ни ссора, ни стычки байкальских нерп, вероятно, никогда не заканчиваются серьезными (смертельными) ранениями. Однако очень многие животные на лежбищах имеют *шрамы* (нередко весьма глубокие), *болячки*, *язвы* и другие патологии кожно-волосного покрова и даже кровотока раны. Мы полагаем, что большинство перечисленных “ранений” получены нерпами “в боях” с сородичами (сообщение 3, рис. 12). Эти данные вкуче с некоторыми особенностями поведения позволяют заключить, что байкальская нерпа не настолько миролюбивое животное, как полагали прежде. Вероятно, при схватках нерп некоторые удары достигают цели, возможно, отсюда отсутствие глаз и другие глазные патологии, замеченные нами на видеосъемках 2012 и 2014 гг. Однако при охране территорий прямые столкновения на границах сведены до минимума, а владельцы заявляют о своих правах с помощью других средств и демонстраций (Одум, 1975).

Демонстрации

Если животное идет на неприкрытую агрессию (что случается не так уж часто), значит, другого способа разрешения конфликта нет, но при агрессивном поведении важную роль играют всевозможные *демонстрации*. Их цель — свести конфликт к минимуму. Это достигается ритуальными движениями, с помощью которых одно животное демонстрирует другому, что подчиняется ему. Согласно имеющимся представлениям в этологии, *умиротворяющие, успокаивающие позы* возникают из чувства *страха*, эти движения (жесты) предупреждают бегство и снижают агрессивность противника, поскольку демонстрирует подчинение силе. У соперников разной “весовой категории” (разновозрастных), возможно, это так, но поведение байкальской нерпы часто демонстрирует не только подчинение, но и миролюбивость. Так, если *втягивание головы* внутрь “кожно-жирового мешка”, когда шея как бы исчезает, а нерпа уменьшается в размерах, говорит о *подчинении*, то другая характерная поза — *отворачивание в сторону головы (либо взгляда)* — скорее выражает *нежелание* развивать конфликт. К *умиротворяющей* следует отнести весьма характерную *позу*, принимаемую при ссоре некоторыми нерпами. Они в той или иной мере вытягивают шею вверх, перестают отвечать на действия соседа и довольно продолжительное время (до 60–90 с) *держат голову высоко поднятой*, демонстрируя *нежелание* продолжать ссору. Такую позу мы условно назвали “не хочу ссоры” (рис. 10). Как показывают наблюдения, второй участник ссоры в этом случае быстро успокаивается, правда, не всегда надолго.

Но тогда первый вновь принимает позу “не хочу ссоры”, и снова наступает перемирие.

В заключении раздела упомянем интересный ритуал, наблюдаемый нами всего один раз (возможно, он является разновидностью позы “не хочу ссоры”). Здесь к поднятию головы прибавляется открытие пасти, и, благодаря шевелению “верхних губ” (мырки), “усы” (вибриссы) то расправляются (поднимаются), то складываются (опускаются). Потом нерпа снова задирает голову и все повторяется. Через некоторое время то же самое начал проделывать второй участник демонстрации, и эти действия стали напоминать соревнование (рис. 11), которое продолжалось 10–11 мин. Назначение этой демонстрации не понятно, но нерпы не дрались.

Необычные (редкие) события в жизни нерпы

Взаимоотношение с птицами. В некоторые дни в районе лежбищ появлялись 2–3 вида уток, с которыми у нерпы вообще никаких отношений не возникало, что отмечал еще Иванов (1938). Другое дело чайки (*Larus argentatus mongolicus* Susch.). “Когда на камнях лежат нерпы, чайки беспрепятственно занимают облюбованные места, так как почти каждая нерпа без всякой попытки сопротивляться стремительно бросается в воду от подлетающей чайки” — писал Т.М. Иванов (с. 61). Нерпы порой тоже пытаются согнать чаек с камней, обрызгивая их водой, но “чайки упорно продолжают оставаться на камнях под градом брызг...”. И далее: “ни одна нерпа не решается вылезть на камень, занятый чайкой, и предпринять против нее что-либо более действительное, чем удары ластов по воде” (там же, с. 61). Мы наблюдали, как ведут себя птицы и млекопитающие в разных ситуациях на Камушке. Когда залежка нерпы многочисленная, нерпы мало обращали внимание на чаек (и те к ним особо и не лезли), но при этом пролетающие над залежкой птицы не оставались незамеченными. Кто-то из залежки всегда провожал их взглядом, а иной раз многие нерпы проявляли некоторую озабоченность, и совсем редко кто-то покидал лежбище (хотя прямой угрозы со стороны птиц не было).

Другое дело, когда на Камушке чаек много, а нерп мало, и чайки чувствуют себя хозяевами. Мы наблюдали и хронометрировали поведение нерпы (03.06.2012 г.), одиноко лежащей на Камушке недалеко от края, когда чайки начали садиться на тот же камень. За время наблюдения (с 9 ч 40 мин до 12 ч 10 мин), нерпа массой ≈ 40 кг не оставляла без внимания чаек. Она оглядывалась, запрокидывала голову, замахивалась на птиц и даже развернулась головой в их сторону. Когда количество чаек увеличилось, некоторые из них стали проявлять интерес к нерпе, и, в конце концов, одна подкралась сзади и клюнула нер-

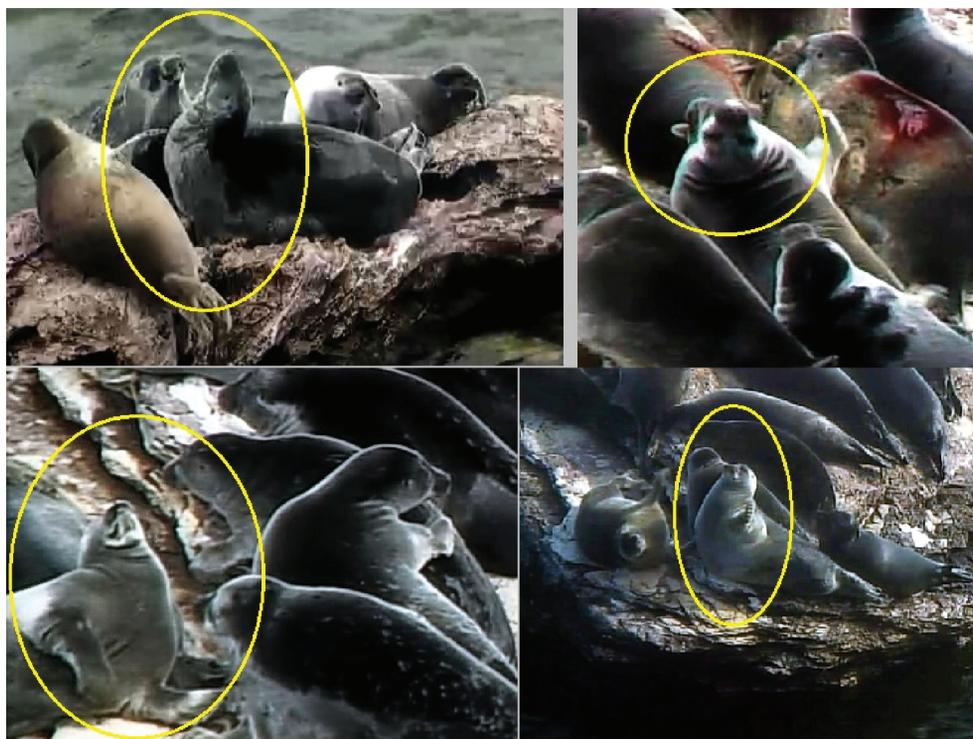


Рис. 10. Поза “не хочу ссориться” (см. текст), на одном кадре видна большая кровоточащая рана, очевидно, полученная на лежбище.

пу в задний лап. Нерпа дернулась всем телом, и чайка отскочила. Но она не оставила своего намерения и начала подкрадываться к нерпе вновь, после чего нерпа нырнула в воду вниз головой.

Если чаек несколько, то на них обращали внимание даже звери, проплывающие мимо, а если чаек было 10–12 особей, то нерпы даже не пытались выбраться на сушу, явно опасаясь птиц. При этом чайки занимались своими делами: кричали, бегали по камню друг за другом, весьма агрессивно выясняя отношения, но в основном занимались своим туалетом и не особо обращали внимание на нерпу. Между тем “почти поголовно все, и взрослые, и молодые, нерпы бросаются в воду, завидев подлетающую к ним птицу” (Иванов, 1938, с. 61). Мы наблюдали, как лежащие на Камушке нерпы поднимали головы, провожая взглядом пролетающих чаек, даже если по ним скользнула только тень птицы. Кроме описанного случая прямых актов нападения со стороны птиц видеокamera не зафиксировала, хотя имеется наблюдение, как самка “очень внушительных размеров... храбро отстаивала свои права на лежку, отмахиваясь передними лапами от налетавшей чайки-хотуны” (Иванов, 1938, с. 61).

Обрызгивание водой и кусание. Оба действия упоминались в работе Т.М. Иванова (1938), причем если обливание водой оценено как очень эффективное поведение (см. сообщение 2), то куса-

ние лишь упомянуто. Между тем нерпа достаточно часто применяет оба приема, чтобы согнать конкурента с лежбища. Одна из не характерных, но красноречивых сцен продолжалась около 8 мин. Крупная нерпа с бельмом на левом глазу, плавающая у Камушка, несколько раз нападала на нерпу, лежащую на краю скалы, пытаясь укусить ее за голень. В конце стычки обороняющаяся нерпа покинула камень, дав последний “бой” — в течение 5–6 с нерпы бросались друг на друга с раскрытыми пастями. Между нападениями нерпа с бельмом успела сделать два подхода к скале, чтобы почесать спину об ее край и отогнать подплывающего к лазу сородича. Интересно, что первый раз в течение 5–6 с нерпа энергично терлась спиной о камень, двигаясь вверх-вниз (рис. 9), а второй раз — в том же месте 7–10 с двигалась вправо-влево. После того как освободилось место на краю скалы, нерпа с бельмом несколько раз пыталась выбраться на камень, отгоняла других претендентов от лаза и на 10-й минуте достигла своей цели — вылезла на Камушек. Но и на Камушке эта особь продолжила бороться за место, и с ее помощью с лежки согнали крупную нерпу, давно лежащую там. Вероятно, среди нерп есть особо злобные особи, и нерпа с бельмом — яркая иллюстрация агрессивного типа животного.

У других нерп нападения с кусанием фиксировали много раз (особенно на записях 2012 г.).



Рис. 11. Пример сложных отношений (комфортное поведение, не драка): *A* – левый участник широко разевает пасть (зевает?), выглядит это угрожающе, правый – принимает позу миролюбия, не желая ссориться; *B* – левый продолжает “показывать зубы” (угрожать?), правый еще выше задирает голову и демонстрирует свои великолепные вибриссы; *C, D* – начинается ритуал “у кого усы длиннее”, животные попеременно расправляют и складывают вибриссы, не предпринимая других действий. Вся сцена продолжалась около 4 мин. Обратите внимание на нерп на дальнем плане – они спокойно спят, а нерпа второго ряда равнодушна к происходящему.

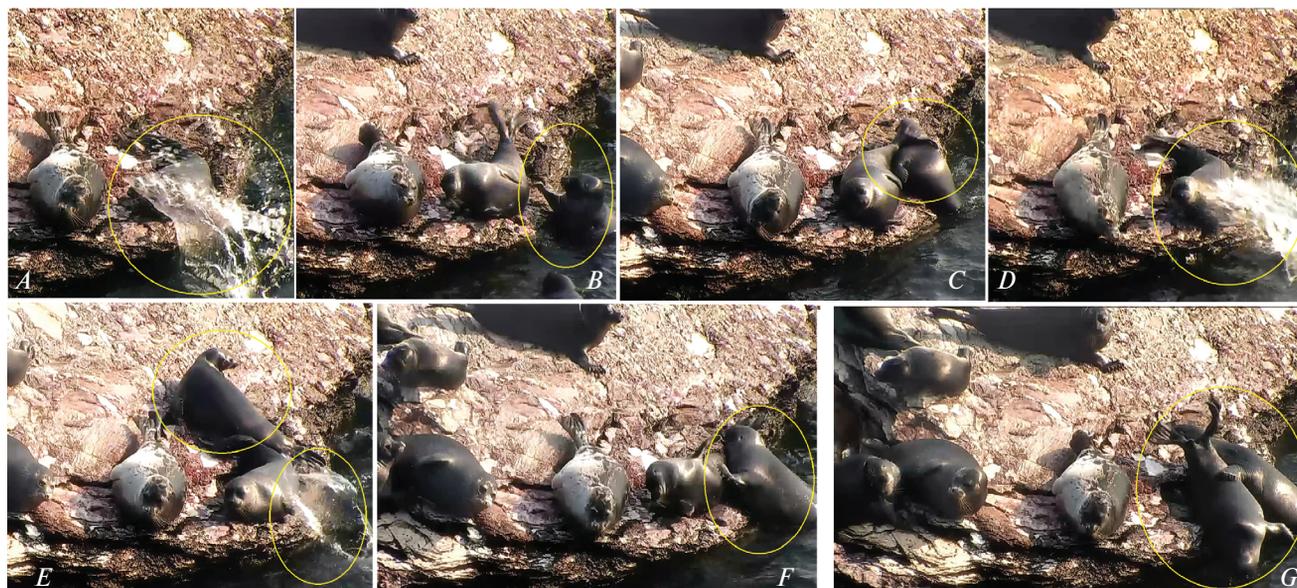


Рис. 12. Агрессивное поведение в борьбе за место: *A* – претендент обливает лежащих на камне; *B* – потом пытается бить лежащих ластом; *C* – никто не сдвинулся с места, но претендент вылезает на камень; его тут же сталкивают в воду (“хвостом”); *D, E* – нерп снова обливают водой, на камень выбирается крупная нерпа и быстро уползает вверх (за кадр); *F* – вылезает еще одна крупная нерпа; *G* – она вынуждает “хозяйку” лаза покинуть камень; нерпа, сползающая сверху, через 10 с нырнет в воду.



Рис. 13. Некоторые позы байкальской нерпы: *A–F* – чесание труднодоступных участков тела; *G* – необычная поза сна и чесание; *H, M* – потягивание и зевание; *N, O, P, S* – теплоотдача через расправленные ласты; *R* – задние ласты в сложенном виде.

Обычно нападениям с воды подвергались те животные, которые занимали лаз на Камушке, загораживая его для других животных, и особенно часто – те, кто лежал на краю, “свесив хвост” над водой. За голень в основном и кусали (самое удобное, узкое место, за которое проще укусить), причем, вероятно, весьма болезненно, хотя наблюдали случай попытки укусить за спину. Ино-

гда около Камушка разгорались продолжительные (по 15–20 с) нередко коллективные драки, переходящие одна в другую. Нужно отметить стремительность атак из воды. Одна из плавающих у лаза нерп, вступив в “контактный бой” с нерпой, загораживающей своим телом лаз, за 10 с 5 раз пыталась укусить противника за бок (рис. 12). Замечены случаи применения зубов нерпами, ле-

жащими на камне, а также когда более крупная нерпа пыталась стащить с камня небольшую, лежащую на лапе, зацепив ее передним ластом (23.07.2014), или когда некрупная нерпа, лежа на лапе, сталкивала вылезавшего из воды конкурента движением задней части тела (“хвостом”).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью дистанционного слежения за поведением нерпы на одном из основных лежбищ архипелага Ушканьи острова удалось отснять и проанализировать большой объем видеоматериалов за четыре сезона. Благодаря видеозаписям уточнен характер подхода нерп в район лежбищ, описаны способы выхода животных на сушу, предложено объяснение привалов нерпы как результата групповой миграции нерпы. Летне-осенние залежки нерпы на береговых лежбищах, вероятно, представляют собой сообщества с элементами иерархических и социальных отношений, члены которых в виде относительно самостоятельных групп животных существуют в наземный период в пелагиали Байкала.

Показано, что у байкальской нерпы очень развита мимика, с помощью которой она выражает самые различные эмоции. В частности, авторы акцентируют внимание на *раздражении*, которому подвержена нерпа в отдельных жизненных ситуациях (занятое место на камне, неудачная попытка вылезания на камень). Эта эмоция проявляется в недоброжелательных действиях по отношению к “виновным” сородичам, причем самым эффективным действием является обливание водой. Этот прием используется нерпой и с целью понудить конкурента освободить место на камне. У нерп на лежбищах царит относительная нейтральность к полу и возрасту членов залежки, даже мелкие особи не проявляют особого страха по отношению к более сильным сородичам. Животные с неохотой покидают лежбища, проводя на них в среднем около 3 ч за подход, некоторые животные, занимающие особенно выгодные позиции на камнях, могут оставаться на воздухе почти весь световой день. Многие камни для комфортного лежания не используются. Ротация в составе залежек существенная, но полностью они обновляются при испуге (описано поведение нерп во время панического схода с берега). Кроме человека, спугнуть нерпу с камней могут только чайки, но нерпа их скорее опасается, нежели боится. Однако описан случай, когда чайка подкрадывалась к нерпе и клевала ее.

К главным элементам комфортного поведения отнесены уход за телом (в частности, чесание тела, вероятно преимущественно в связи с линькой), спокойный отдых (сон), разные приемы поддержания оптимальной температуры тела при различном залегании на камнях, а также потяги-

вание тела и зевота, как способы поддержания адекватного кровоснабжения.

Особое внимание мы уделили агрессивному поведению. На наш взгляд, следует различать страх и “трусость” как причины, вызывающие агрессию, и учитывать *индивидуальные особенности поведения*, которые зависят не столько от физических, сколько от психологических характеристик особи. Наблюдения за поведением байкальской нерпы показывают, что не все особи проявляют агрессию в одной и той же жизненной ситуации, а если проявляют, то в разной мере. Замечено, что сильные особи могут быть миролюбивы, а слабые – весьма злобны. Описана сцена высокой степени агрессии животного, практически лишённого одного глаза.

Выделены основные элементы агрессивного поведения нерпы (молниеносные выпады головой в сторону противника, удары лапами/когтями, обливание водой и др.), подробно описано кусание, применяемое не только как прием нападения, но и при защите; выделены понятия *драка*, *ссора*, *толкание*. Отмечена большая роль прикосновений, постукиваний и почесывания соседей по залежке при контактах на лежбище и различных *демонстраций* при улаживании конфликтов. К умиротворяющим, успокаивающим позам отнесены втягивание головы, отворачивание головы в сторону (либо отведение взгляда), поднятие и удержание головы высоко поднятой. Если первый элемент поведения показывает страх перед соперником, то два других, на наш взгляд, демонстрируют нежелание продолжать ссору (т.е. выражают миролюбивость). На основании наличия большого количества шрамов и различных патологий на теле животных сделан вывод о достаточно высокой агрессивности байкальской нерпы по отношению к сородичам.

Одной из целей нашей работы было выявить наиболее предпочитаемые позы нерп как во время релаксации, так и в других жизненных ситуациях (рис. 13) и создать этнограмму (понимая под ней возможно полный перечень двигательных актов и поз, наблюдаемых у животного в той или иной ситуации). Эта работа в значительной степени проведена, однако рамки публикации не позволяют нам останавливаться на этом вопросе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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 крово-

- обращение байкальской нерпы при изменении температуры и нырянии // Бионика (Украина). № 25. С. 98–108.
- 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.
- Нестеренко В.А., Катин И.О., 2014. Ларга *Phoca largha* в заливе Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 219 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир. 742 с.
- Петров Е.А., 2009. Байкальская нерпа. Улан-Удэ: ИД “Экос”. 176 с.
- Тинберген Н., 1969. Поведение животных. Пер. с англ. М.: Мир. 192 с.
- Шовен Р., 1972. Поведение животных. Пер. с французского. М.: Мир. 488 с.
- Khamas W.A., Smoldaka H., Leach-Robinson J., Palmer L., 2012. Skin histology and its role in heat dissipation in three pinniped species // Acta Veterinaria Scandinavica. V. 54. P. 46–46.

THE IMPORTANCE OF COASTAL ROOKERIES IN THE LIFE OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PINNIPEDIA). 4. BEHAVIOR OF SEALS ON COASTAL ROOKERIES OF TONKIY ISLAND USHKANYI ISLANDS, LAKE BAIKAL, BASED ON VIDEO OBSERVATIONS

E. A. Petrov¹*, A. B. Kupchinsky¹, V. A. Fialkov¹, A. A. Badardinov¹

¹Baikal Museum, Irkutsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Lisvyanka, Irkutsk Region, 664520 Russia

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

A remote monitoring of the behavior of the Baikal seal was carried out for the first time on one of the main islands of the Uskanyi Archipelago, allowing for a large amount of video material to be obtained during and analyzed for four seasons (2012, 2014, 2018 and 2019). Summer and autumn nerpa rookeries on coastal territories are characterized as open anonymous communities devoid of hierarchical relations or other social forms of behavior, regardless of *alarm warning*. Thanks to video recordings, the patterns of nerpa arrival to the haulout area have been clarified, the ways the animals land are described, as well as the main elements of animal behavior revealed, both in comfortable (peaceful) conditions and in aggressive relations with their kin. A well-developed mimic has been noted, by means of which the nerpas express a variety of emotions. One of the strong emotions is *irritation*, which a nerpa shows in certain life situations (an occupied place on a stone or an unsuccessful attempt to climb a stone). This emotion is revealed in the form of unkind actions taken against “guilty” relatives, the most efficient of which is *doising with water*. The same way the nerpa makes the competitor to free up space in the haulout. Animals are generally reluctant to leave, on average spending about 3 hours per landing, while some animals occupying particularly advantageous positions on stones or boulders can spend an almost full light day in open air. However, many stones used seem uncomfortable for lying. During the day there is a partial renewal of the haulout composition (“rotation”), and the entire haulout is renewed in cases of panic. The behavior of frightened nerpas leaving the shore is described. Except for the humans, only seagulls are capable of spooking the nerpas from stones, but the nerpas are rather afraid of them and do not panic. Yet a case of a seagull attacking a nerpa is described. The main elements of a comfortable (peaceful) behavior include body care in the form of scouring different places of the body (mainly in relation to shedding, with a previously unknown method of scouring the back against a stone being described), sleep (rest), ways of maintaining an optimal body temperature in different conditions of lying on stones. Attention is paid to body pulling and yawning as ways for restoring an adequate blood supply to muscles after sleep and low mobility. Special attention is paid to aggressive behavior as a response to fear and cowardice experienced by animals. A great role played by *individual behavior* is emphasized, depending not so much on physical conditions, but rather on individual psychological performance. Observations of the behavior of the Baikal seal reveal that in the same life situations not all individuals show aggression, but if they do, they express it to a different degree. Large and strong individuals can be peace-loving, whereas weak ones can be aggressive. To the main known elements of aggressive behavior of the nerpa (lightning-fast head attacks towards the enemy, strikes with fins, doising with water etc.), *biting* can be added, used not only in attack, but also for protection. The concepts of *fight*, *quarrel*, and *pushing* are distinguished. It is recognized that the Baikal seal is quite aggressive to the kin and can cause them small injuries, with a case of high-degree aggression of an animal virtually devoid of one eye being described. Important roles played by “*touching*”, *tapping* and *scouring* the neighbors in the haulout during contacts on the lay, as well as various demonstrations during conflict pacification are noted. Pacifying, calming postures include *head retraction* (fear of the rival), *turning away the head* (or *glance*), and *lifting and holding the head high*. The latter two elements of behavior, in our view, demonstrate reluctance to continue the fight (i.e. peace-loving). An unusual element of nerpa behavior is described as a ritual “whose mustache is longer,” the meaning of which is unclear, as well as the case of a seagull attacking a lone nerpa, when the bird pecked the nerpa’s fin to remove it from the stone.

Keywords: Baikal nerpa, comfortable behavior, aggression, demonstration

УДК 569.742.4(571.1)

НАХОДКА АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*MELES LEUCURUS* HODGSON 1847) НА ПРАВОБЕРЕЖЬЕ ВОЛГИ В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. М. Л. Опарин^а, *, С. В. Сухов^б, **, Э. Х. Ескова^б, ***

^аСаратовский филиал ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова РАН, Саратов, 410028 Россия

^бКомитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области,
Саратов, 410012 Россия

*e-mail: oparinml@mail.ru

**e-mail: centurie@mail.ru

***e-mail: kasimova_e.h.1@mail.ru

Поступила в редакцию 06.08.2020 г.

После доработки 12.08.2020 г.

Принята к публикации 18.08.2020 г.

Ключевые слова: первое обнаружение азиатского барсука, Поволжье

DOI: 10.31857/S004451342110010X

В фундаментальном труде Гептнера с соавт. (1967) европейский и азиатский барсуки еще не рассматриваются как отдельные виды, а выделяются в качестве подвидов. Границу ареала между номинальным подвидом *Meles meles meles* и *M. meles arenarius* названные авторы проводят по р. Волга от р. Камы до Каспийского моря.

По современным представлениям в пределах России обитают два (*M. meles*, *M. leucurus*) из четырех видов евразийских барсуков (Павлинов, 2006; Павлинов, Лисовский, 2012; Proulx et al., 2016; Лисовский и др., 2019). Считается, что граница ареалов европейского и азиатского барсуков проходит в Волжско-Камском крае по р. Волга. Принято считать, что правый берег р. Волга в Саратовской обл. (саратовское Правобережье) населяет европейский барсук (*Meles meles* Linnaeus 1758), а в саратовском Левобережье этой реки обитает азиатский барсук (*M. leucurus* Hodgson 1847) (Аристов, Барышников, 2001; Абрамов и др., 2003; Абрамов, Пузаченко, 2006).

В настоящее время известно, что азиатский барсук (*Meles leucurus*) распространен от левого берега Волги на восток до Приморья, а также в Казахстане, Средней Азии (кроме южных горных районов), Монголии и Китае (Абрамов, Пузаченко, 2006), однако уже в середине 20-го столетия появились указания на то, что азиатский барсук встречается и на правом берегу Волги (Петров, 1953; Белянин, 1981). Изучение черепов и шкур барсуков из Жигулевского заповедника подтвердило, что на территории Самарской Луки существует популяция *M. leucurus* (Абрамов, Вехник, 2003; Baryshnikov et al., 2003). Было установлено, что азиатский барсук широко распространен на

Урале. На основе анализа краниометрических признаков и особенностей окраски меха к этому виду были отнесены все изученные экземпляры из Башкирии, Оренбургской, Челябинской областей и Пермского края (Абрамов и др., 2003). По данным Капитонова (2003), на территории Удмуртии также обитает азиатский барсук. Горшков (1997), посвятивший много лет изучению экологии барсуков в Среднем Поволжье, указывал на некоторые морфологические различия барсуков с разных берегов Волги в пределах Татарстана.

Европейский барсук обнаружен в Нижегородской обл., как на правом берегу Волги, так и на левом (Ковернинский р-н). В Кировской обл. встречаются оба вида, причем на большей части территории области распространен европейский барсук, азиатский барсук отмечен в междуречье Вятки и Чепцы (Абрамов и др., 2003). По последним данным, азиатский барсук перешел на правобережье Вятки, распространился по нему до низовой реки и дает здесь гибриды с европейским барсуком в зоне симпатрии (Kinoshita et al., 2019). Из данных, приведенных Абрамовым с соавт. (2003), следует, что азиатский барсук широко распространен в Предуралье. Зона симпатрии (парапатрии) европейского и азиатского барсуков существует в центральных и восточных районах Кировской обл. и, вероятно, в северном Татарстане и южных районах республики Марий-Эл. Другим районом возможной симпатрии является Самарская Лука. В настоящее время неизвестно, как далеко на запад здесь распространен азиатский барсук и обитает ли постоянно на территории Самарской Луки европейский барсук. В голоцене



Рис. 1. Самец азиатского барсука из саратовского правобережья Волги. Фотография Э.Х. Есковой, 18.07.2020 г.

европейский барсук был распространен гораздо дальше к востоку, но примерно 2500 лет назад начал постепенно замещаться азиатским барсуком, пока не установилась современная граница между ареалами этих видов (Гасилин, Косинцев, 2010; Девяшин и др., 2017). Изменение границ ареалов названных видов барсуков в голоцене подтверждено исследованиями ДНК (Kinoshita et al., 2020).

Филипъчев с соавт. (2015) на основе проведенных полевых наблюдений предполагают, что азиатский барсук заселяет восточные районы левобережья р. Волга в Саратовской и Волгоградской областях, а европейский барсук в саратовском Левобережье распространен по надпойменным террасам р. Волга, в долинах рек Большой Иргиз и Чагра. Те же авторы отмечают, что в районах, расположенных на правом берегу р. Волга в Саратовской обл., обитает номинальный подвид европейского барсука.

Согласно данным фотоловушек, полученным экспертом общественной организации «Самарская зеленая лига» Назаровым (2019) с помощниками, в самарском Правобережье Волги (Сызранский р-н) обитает европейский барсук, а в Заволжье – азиатский барсук.

Нами была получена информация, что свежий труп самца азиатского барсука (рис. 1) был най-

ден местными жителями в с. Благодатное Хвалынского р-на Саратовской обл. (точка находки $52^{\circ}41'49.86''$ с.ш., $48^{\circ}06'34.23''$ в.д.).

Крупный самец азиатского барсука, убитый вилами, по всей вероятности при проникновении в птичник частного подворья, был обнаружен на окраине названного выше села. Это первая находка вида на значительном удалении к юго-западу от Самарской Луки, около 160 км вдоль правого берега и первая находка в саратовском Правобережье и вообще на правом берегу р. Волга в Среднем и Нижнем Поволжье, за пределами Жигулей. Село Благодатное расположено на севере Хвалынского р-на, практически на границе Саратовской и Ульяновской областей у долины р. Терешка. С севера и запада к селу прилегает участок пойменного леса, расположенного в долине р. Терешки и ее притока. За достаточно неширокой полосой Ульяновской обл. начинается Сызранский р-н Самарской обл., где, по данным Назарова (2019), обитает европейский барсук.

Если проникновение азиатского барсука в Самарскую Луку можно объяснить изменениями положения русла Волги в историческом прошлом, то в нашем случае это сделать трудно. Село Благодатное расположено на Приволжской возвышенности, на высоте около 100 м над ур. м., в 10 км от берега Саратовского водохранилища, заполненного в 1967–1968 гг., и если азиатский барсук проник на правый берег до зарегулирования реки, то почему он не был обнаружен до настоящего времени. Предполагать, что этот экземпляр барсука был завезен из Заволжья охотниками для притравки собак – вряд ли возможно, поскольку в Хвалынском р-не Саратовской обл. и в соседнем Старокулатинском р-не Ульяновской обл. нет притравочных площадок для собак, да и охотой местное (в основном татарское) население (более 93% от всех жителей) практически не занимается. В любом случае этот вопрос требует тщательного изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.В., Вехник В.П., 2003. Таксономический статус барсука (*Mustelidae*, *Meles*) Самарской Луки // Материалы Международной научной конференции (04–08 сентября 2002 г., Жигулевск). Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты. Т. 1. Ред. Краснобаев Ю.П., Лебедева Г.П., Любвина И.В., Пантелеев И.В., Саксонов С.В., Чап Т.Ф. Самара: Самарский научный центр РАН. С. 6–8.
- Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю., 2006. Географическая изменчивость черепа и систематика палеарктических барсуков (*Mustelidae*, *Meles*) // Зоологический журнал. Т. 85. № 5. С. 641–655.
- Абрамов А.В., Савельев А.П., Сотников В.Н., Соловьёв В.А., 2003. Распространение двух видов барсуков (*Mustelidae*, *Meles*) в европейской части России // Материалы Междунар. конф., посвященной 90-летию проф. И.М. Громова (24–27 ноября 2003 г., Санкт-

- Петербург). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Ред. Аверьянов А.О., Абрамсон Н.И. Зоологический институт РАН, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. СПб.: ЗИН РАН. С. 5–9.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: ЗИН РАН. 506 с.
- Белянин В.Н., 1981. Млекопитающие Жигулевского заповедника // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. Сб. научн. трудов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 89–103.
- Гасилин В.В., Косинцев П.А., 2010. Замещение европейского барсука (*Meles meles* L., 1758) азиатским барсуком (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) на границе Европы и Азии в голоцене // Доклады академии наук. Т. 432. № 5. С. 715–717.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Морские коровы и хищные. Ч. 1. М.: Высшая школа. 1010 с.
- Горшков П.К., 1997. Барсук в биоценозах Республики Татарстан. Казань: Табигать. 176 с.
- Девяшин М.М., Гасилин В.В., Косинцев П.А., Васильев С.К., 2017. Распространение двух видов барсуков (*Meles*, Mustelidae) на юго-востоке Западной Сибири в голоцене // Зоологический журнал. Т. 96. № 1. С. 90–98.
- Капитонов В.И., 2003. О таксономическом статусе барсуков фауны Удмуртской республики // Вестник Удмуртского ун-та. Сер. Биология. С. 105–108.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М., 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоол. музея МГУ. Т. 56. М.: Товарищество научных изданий КМК. 191 с.
- Назаров Н., 2019. Какой барсук живет в волжских краях? [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.sizran.bezformata.com/listnews/barsuk-zhivyot-v-volzhskih-krayah/15664390/>. Дата обновления: 11.01.2019
- Павлинов И.Я., 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: Московский государственный ун-т. 297 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.), 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Петров В.В., 1953. Материалы по внутривидовой изменчивости барсуков (род *Meles*) // Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та. Т. 7. Вып. 3. С. 149–205.
- Филиппов А.О., Беляченко А.В., Захаров К.С., 2015. Сравнение пространственного размещения европейского (*Meles meles* L.) и азиатского (*M. leucurus* Hodgson) барсуков севера Волжско-Уральского междуречья // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы. Материалы III Всерос. науч. Интернет-конференции с международным участием (24 февраля 2015 г., Казань). Казань: Синяев Д.Н. С. 61–66.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu., Abramov A.V., 2003. New analysis of variability of check teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*) // Russian Journal of Theriology. V. 1. № 2. P. 133–149.
- Kinoshita E., Abramov A.V., Soloviev V.A., Saveljev A.P., Nishita Y., Kaneko Y., Masuda R., 2019. Hybridization between the European and Asian badgers (*Meles*, Carnivora) in the Volga-Kama region, revealed by analyses of maternally, paternally and biparentally inherited genes // Mammalian Biology. V. 94. P. 140–148.
- Kinoshita E., Kosintsev P.A., Abramov A.V., Solovyev V.A., Saveljev A.P., Nishita Y., Masuda R., 2020. Holocene changes in the distributions of Asian and European badgers (Carnivora: Mustelidae: *Meles*) inferred from ancient DNA analysis // Biological Journal of the Linnean Society. V. 129. P. 594–602.
- Proulx G., Abramov A.V., Adams I., Jennings A.P., Khorozyan I., Rosalino L.M., Santos-Reis M., Veron G., Do Linh San E., 2016. World distribution and status of badgers – A review // Badgers: systematics, biology, conservation and research techniques. Proulx G., Do Linh San E. (Eds). Sherwood Park, Alberta, Canada: Alpha Wildlife Publications. P. 31–116.

RECORD OF THE ASIAN BADGER (*MELES LEUCURUS* HODGSON 1847) ON THE RIGHT BANK OF THE VOLGA RIVER IN THE SARATOV REGION

M. L. Oparin^{1,*}, S. V. Suhov^{2,**}, E. H. Escova^{2,***}

¹Saratov Branch, Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Saratov, 410028 Russia

²Committee for Hunting and Fshing of the Saratov Region, Saratov, 410012 Russia

*e-mail: oparinml@mail.ru

**e-mail: centurie@mail.ru

***e-mail: kasimova_e.h.1@mail.ru

The Asian badger (*Meles leucurus* Hodgson 1847) is recorded from the right bank of the Volga River in the Khvalynsky District of the Saratov Region. This is the first report of this species from the Volga region's right bank Volga River beyond the Samara bow. Despite a significant number of publications devoted to the distribution of the Asian badger in the Vyatka-Kama and Volga regions, as well as of studies on the taxonomy of the genus *Meles* in Russia, the problem concerning the range limits of the European (*Meles meles* L. 1758) and Asian (*M. leucurus*) badgers, and the zones of their sympatry in the region in question still remain not fully explored.

Keywords: first record, Volga region

МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
“ЗЕМНОВОДНЫЕ И ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ КАЗАХСТАНА
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН”

26–27 МАРТА 2021 г.

INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE
“AMPHIBIANS AND REPTILES OF KAZAKHSTAN
AND ADJACENT COUNTRIES”

26–27 MARCH 2021

© 2021 г. Т. Н. Дуйсебаева^{а, *}, И. В. Доронин^{б, **}, И. И. Ариффулова^а,
П. А. Джелали^{с, ***}, Ю. А. Зима^а, М. А. Чирикова^а

^аИнститут зоологии Комитета науки
Министерства образования и науки Республики Казахстан,
Алматы, 050060 Казахстан

^бЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^сСанкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: dujsebayaeva@mail.ru

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

***e-mail: p.dzhelali@gmail.com

Поступила в редакцию 15.04.2021 г.

После доработки 20.05.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.

DOI: 10.31857/S0044513421100032

26–27 марта 2021 года в онлайн формате на ZOOM-платформе прошла Международная научная конференция “Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана и сопредельных территорий”, посвященная 90-летию Зои Карповны Брушко — известного советского и казахстанского герпетолога, почетного члена Герпетологического общества им. А.М. Никольского при Российской академии наук.

Зоя Карповна Брушко в течение 30 лет (1975–2005 гг.) возглавляла герпетологическое направление Института зоологии АН КазССР (с 1991 г. Национальной академии наук Республики Казахстан). Основной сферой ее научной деятельности являлось изучение фауны земноводных и пресмыкающихся Казахстана и особенностей их экологии, с особым вниманием к редким и уязвимым видам, включая семиреченского лягушкозуба (*Ranodon sibiricus*), среднеазиатскую черепаху (*Agriemys horsfieldii*), серого варана (*Varanus griseus*) и ящериц семейств Agamidae и Lacertidae. Серьезные обобщения данных по распространению и современному состоянию популяций были сделаны Зоей Карповной в соавторстве с Р.А. Ку-

быкиным для центральноазиатской лягушки (*Rana asiatica*) и ряда видов змей — восточному удавчику (*Eryx tataricus*), стреле-змее (*Psammophis lineolatus*), обыкновенному щитоморднику (*Gloydius halys*). Результаты исследований были опубликованы ею в более чем 90 научных статьях, вошли в очерки о земноводных и пресмыкающихся во всех четырех изданиях Красной книги Казахстана (1978, 1991, 1996, 2010). Зоя Карповна — автор герпетологического раздела Книги генетического фонда Казахстана (1989), разделов в коллективных монографиях “Позвоночные животные Алма-Аты” (1988) и “Редкие животные пустынь” (1990). В 1995 г. вышла в свет ее монография “Ящерицы пустынь Казахстана”, включившая подробные очерки по 22 видам с детальными картами-кадастрами. Монография получила самую высокую оценку герпетологов, в т.ч. крупных зарубежных специалистов — признанных лидеров мировой герпетологической науки, и до сих пор остается настольной книгой для всех герпетологов, изучающих фауну пресмыкающихся Центральной Азии.

Организаторами конференции выступили Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан, Зоологический институт РАН, Герпетологическое общество им. А.М. Никольского при РАН, Научный совет по изучению биоразнообразия и биологических ресурсов ОБН РАН. Отметим, что в 2010 г. силами казахских, российских и узбекских герпетологов был опубликован сборник научных статей “Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах”, посвященный памяти Константина Петровича Параскива (1914–1959).

В работе конференции приняли участие 52 докладчика и более 50 гостей и слушателей из Казахстана (Нур-Султан, Алматы, Караганда, Семипалатинск, Талдыкорган, Усть-Каменогорск, Уральск), России (Москва, Санкт-Петербург, Волгоград, Казань, Краснодар, Махачкала, Нижний Новгород, Пермь, Пенза, Смоленск, Сочи, Томск, Тольятти), Азербайджана (Баку), Китая (Чэнду), Киргизии (Бишкек), Румынии (Клуж-Напока) и Словакии (Братислава). Основная часть – научные сотрудники и учащиеся ВУЗов Казахстана (Казахский национальный университет им. Аль-Фараби, Карагандинский государственный университет им. Е.А. Букетова, Государственный университет им. Шакарима г. Семей, Западно-Казахстанский государственный университет, Восточно-Казахстанский государственный университет), России (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Московский государственный педагогический университет, Санкт-Петербургский государственный университет, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Российский университет дружбы народов, Томский государственный университет, Дагестанский государственный университет, Пензенский государственный университет, Волгоградский государственный университет, Марийский государственный университет), казахстанских (Институт зоологии, Музей природы “Гылым Ордасы”, Центральная референс-лаборатория) и российских (Зоологический институт РАН, Институт цитологии РАН, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Палеонтологический институт РАН) научно-исследовательских институтов, Московского и Алматинского зоопарков и Государственного национального природного парка “Бурабай”, специалисты негосударственных учреждений биологического и природоохранного профиля (Казахстанское агентство прикладной экологии, Казахстанская ассоциация сохранения биоразнообразия, Центр дистанционного зондирования и ГИС “ТЕРРА”), противочумных станций. Около 50% участников конференции – молодые специалисты (студенты, аспиранты, докторанты и кандидаты наук до

35 лет). Всего были представлены 5 пленарных, 19 секционных и 3 постерных доклада.

Конференция началась с презентации профессора А.Ф. Ковшаря с соавторами о жизни и научных достижениях Зои Карповны Брушко. Пленарные доклады были посвящены итогам и перспективам изучения рецентной (Н.Б. Ананьева, Д.А. Бондаренко) и ископаемой (И.Г. Данилов, Г. Dyke, Д.В. Малахов) герпетофауны Казахстана и Средней Азии, проблемам репродукции, развития и географической изменчивости представителей рода *Rana* (С.М. Ляпков). Особое внимание было уделено вкладу герпетологов прошлых поколений в формирование знаний о герпетофауне региона.

Работа конференции проходила в четырех секциях: “Проблемы филогении и систематики земноводных и пресмыкающихся: молекулярная генетика, морфология, комбинированный подход”, “Сохранение земноводных и пресмыкающихся в природе и зоокультуре”, “Распространение, морфология и экология земноводных и пресмыкающихся”, “Герпетологические коллекции, история изучения земноводных и пресмыкающихся”. На первой из них было представлено три доклада, посвященных актуальной проблеме соответствия результатов молекулярно-генетических и морфологических исследований. С результатами изучения гологлазов комплекса *Asymblepharus alaicus* (А.М. Брагин, D. Jablonski, Н.А. Поярков), черепах рода *Agriemys* (А.Н. Гнетнева) и жаб комплекса *Bufo viridis* (А.О. Свинин, С.Н. Литвинчук, Т.Н. Дуйсебаева) на секции выступили молодые ученые. На двух секциях – “Распространение, морфология и экология земноводных и пресмыкающихся” и “Сохранение земноводных и пресмыкающихся в природе и зоокультуре” были доложены результаты исследований по оценке современного состояния популяций земноводных и пресмыкающихся и затронуты вопросы их охраны в Казахстане (Ю.А. Зима, К.П. Прокопов, А.А. Туктасинова), Азербайджане (А.А. Кидов, С.Н. Бунятова) и Дагестане (Л.Ф. Мазанаева, Г.В. Польшова, О.Е. Польшова). В.В. Ярцев и С.С. Евсеева представили доклад по микроанатомии репродуктивной системы семиреченского лягушкозуба, подводящий итог многолетним дискуссиям о способе размножения этого вида. Особый интерес вызвали доклады об опыте разведения редких видов земноводных на базе Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (А.А. Кидов, Е.А. Кидова, Л.С. Дроздова, Я.А. Вяткин, Р.А. Иволга, Т.Э. Кондратова, К.А. Африн, А.А. Иванов) и результатах многолетнего исследования морфологических аномалий Р у лягушек рода *Pelophylax* (А.О. Свинин). Два сообщения были посвящены термобиологии пресмыкающихся (У.А. Гичиханова, В.А. Черлин, Р.М. Магомедова).

На секции “Герпетологические коллекции, история изучения земноводных и пресмыкающихся” прозвучали доклады по истории создания современного систематического списка амфибий Казахстана (Т.Н. Дуйсебаева) и истории изучения ящериц рода *Eremias* в Центральной Азии (М.А. Чирикова, В.Ф. Орлова); был представлен обзор коллекций Биологического музея Казахского национального университета им. Аль-Фараби (Б.Е. Есжанов, К.С. Мусабеков) и Музея природы Гылым ордасы (П.А. Тлеубердина) с акцентом на важную роль коллекций для научных исследований в образовании и экологическом просвещении.

Во время обсуждения участниками конференции было предложено: признать работу конференции успешной и плодотворной; отметить работу герпетологов СНГ по сохранению научного наследия наших предшественников, пропаганде их вклада в развитие герпетологии; констатировать дальнейшее развитие молекулярно-генетических исследований и активное включение в эту работу молодых ученых, активизацию морфологических исследований, объем которых значительно снизился на постсоветском пространстве; приветствовать интегральный подход к изучению герпетофауны; подчеркнуть важность объединения усилий государственных и негосударственных организаций разных стран в деле изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся; рекомендовать Министерству экологии, геологии и природных ресурсов Республики Казахстан и Министерству природных ресурсов и экологии Российской Федерации провести разработку государственной программы рационального использования и охраны земноводных, включающей реинтродукцию редких и исчезающих видов; рекомендовать Министер-

ству экологии, геологии и природных ресурсов Республики Казахстан усилить мероприятия по охране *Agrionemys horsfieldii* в местах ее естественного обитания, а таможенным службам Республики Казахстан – контроль на потенциальных маршрутах нелегального вывоза этих рептилий; не допустить возобновления легального промысла в Республике Казахстан среднеазиатской черепахи; рекомендовать Министерству природных ресурсов и экологии Российской Федерации и Министерству природных ресурсов и экологии Республики Дагестан активизировать работы по сохранению уникальной псаммофильной герпетофауны Восточного Кавказа, в том числе вымирающих популяций средиземноморской черепахи (*Testudo graeca*); рекомендовать Министерству природных ресурсов и экологии Российской Федерации отменить расширение рекреационно-спортивных объектов на территории Кавказского биосферного заповедника, в том числе на плато Лаго-Наки – местах обитания редких и исчезающих видов амфибий и рептилий.

В настоящее время в странах бывшего СССР на постоянной основе проходят пять герпетологических мероприятий – съезд Герпетологического общества им. А.М. Никольского при РАН (проведено 7 съездов), Конференция Украинского герпетологического общества (10), Международная молодежная конференция герпетологов России и сопредельных стран (2), Чтения памяти И.С. Даревского (3). Не так давно (1995, 1999, 2003, 2007 гг.) были проведены конференции герпетологов Поволжья (4). Надеемся, что он-лайн формат позволит расширить этот список, а конференция “Земноводные и пресмыкающиеся Казахстана и сопредельных территорий” будет иметь продолжение.