

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 101, номер 7, 2022

---

---

|   |     |
|---|-----|
| Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Synchaetidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Род <i>Polyarthra</i><br><i>А. Г. Рогозин</i>   | 723 |
| Особенности фауны и населения ногохвосток (Hexapoda, Collembola) Восточного Ямала<br><i>А. Б. Бабенко, М. Д. Антипова</i>   | 736 |
| Новые синонимы <i>Coprophilus (Zonyptilus) alticola</i> Fauvel 1904 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)<br><i>М. Ю. Гильденков</i>  | 754 |
| Три новых рода эндемичного неотропического семейства Megalopygidae (Lepidoptera, Zygaenoidea) с заметками о родственных родах<br><i>Ю. С. Волкова</i>   | 762 |
| Особенности анатомии миниатюрных короткоусых двукрылых (Diptera, Sphaeroceridae, Ephydridae)<br><i>Е. Н. Веко, А. А. Полилов</i>  | 772 |
| Слитная и раздельная песни в акустической коммуникации птиц и других животных<br><i>В. В. Иваницкий, И. М. Марова</i>   | 791 |
| Многолетняя динамика численности гнездящихся морских птиц западной части Белого моря<br><i>В. Ю. Семашко, Е. В. Семашко, Г. М. Тertiцкий, А. Е. Черенков, Е. В. Шутова, Е. Л. Толмачёва</i>                       | 805 |
| Упитанность и запасы жира: какой из показателей упитанности лучше? Проверка на хомячке Роборовского ( <i>Phodopus roborovskii</i> , Cricetidae, Rodentia)<br><i>Н. Ю. Васильева, А. М. Хрущёва, К. А. Роговин</i> | 819 |

---

## Методика зоологических исследований

|   |     |
|---|-----|
| Динамика поступлений зоологических коллекций в лабораторию териологии Зоологического института РАН в 1946–2015 годы<br><i>С. А. Саблина, Е. П. Тихонова</i> | 831 |
|---|-----|

---

---

# Contents

---

---

## Volume 101, No 7, 2022

---

---

|   |     |
|---|-----|
| Material to the Fauna and Ecology of Rotifers in the Urals. The Family Synchaetidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). The Genus <i>Polyarthra</i><br><i>A. G. Rogozin</i>  | 723 |
| Peculiarities of the Collembolan Fauna and Assemblages (Hexapoda, Collembola) of Eastern Yamal<br><i>A. B. Babenko, M. D. Antipova</i>  | 736 |
| New Synonyms of <i>Coprophilus (Zonyptilus) alticola</i> Fauvel 1904 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae)<br><i>M. Yu. Gildenkov</i>   | 754 |
| Three New Genera of the Neotropical Moth Family Megalopygidae (Lepidoptera, Zygaenoidea), with Comments on Related Genera<br><i>Ju. S. Volkova</i>  | 762 |
| Anatomy of Miniature Brachycera (Diptera, Sphaeroceridae, Ephydriidae)<br><i>E. N. Veko, A. A. Polilov</i>  | 772 |
| Continuous and Discontinuous Singing in the Acoustic Communication of Birds and Other Animals<br><i>V. V. Ivanitskii, I. M. Marova</i>  | 791 |
| Long-Term Population Dynamics of Seabirds Breeding in the Western Part of the White Sea<br><i>V. Y. Semashko, E. V. Semashko, G. M. Tertitski, A. E. Cherenkov, E. V. Shutova, E. L. Tolmacheva</i>                       | 805 |
| Body Condition and Fat Stores: Which Indicator of Body Condition Is Better? Testing the Desert Hamster ( <i>Phodopus roborovskii</i> , Cricetidae, Rodentia)<br><i>N. Yu. Vasilieva, A. M. Khrushchova, K. A. Rogovin</i> | 819 |

---

### Methods of Zoological Investigations

|  |     |
|--|-----|
| Dynamics of Incoming Zoological Collections to the Laboratory of Theriology of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences in 1946–2015<br><i>S. A. Sablina, E. P. Tikhonova</i> | 831 |
|--|-----|

---

---

УДК 595.182+234.85

## МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ КОЛОВРАТОК УРАЛА. СЕМЕЙСТВО SYNCHAETIDAE (ROTIFERA, EUROTATORIA, PLOIMA). РОД *POLYARTHRA*

© 2022 г. А. Г. Рогозин\*

Южно-Уральский Федеральный научный центр Минералогии и геоэкологии  
Уральского отделения РАН, Челябинская обл., Миасс, 456317 Россия

\*e-mail: rogozin57@gmail.com

Поступила в редакцию 29.06.2021 г.

После доработки 03.10.2021 г.

Принята к публикации 08.10.2021 г.

Обобщен материал по распространению на Урале коловраток (Rotifera) из рода *Polyarthra* Ehrenberg 1834 семейства Synchaetidae на основе исследований автора и анализа литературных источников. Обнаружены 8 валидных видов: *P. dolichoptera* Idelson 1925, *P. euryptera* Wierzejski 1891, *P. longiremis* Carlin 1943, *P. luminosa* Kutikova 1962, *P. major* Burckhardt 1900, *P. minor* Voigt 1904, *P. remata* Skorikov 1896, *P. vulgaris* Carlin 1943. Девятый из найденных видов, *P. dissimulans* Nipkow 1952, возможно, является species inquirenda (Nogrady, Segers, 2002). Указаны места находок, приведены данные по морфологии, биологии, количественному развитию и индикаторным свойствам видов в водоемах Урала. Наиболее широко распространены и многочисленны в водоемах Урала *P. dolichoptera* и *P. vulgaris*. Вероятно, низкая температура воды ограничивает географическое распространение рода *Polyarthra*, представленного преимущественно теплолюбивыми видами, в северные широты.

**Ключевые слова:** распространение, аутоэкология, биоиндикация

**DOI:** 10.31857/S0044513422070091

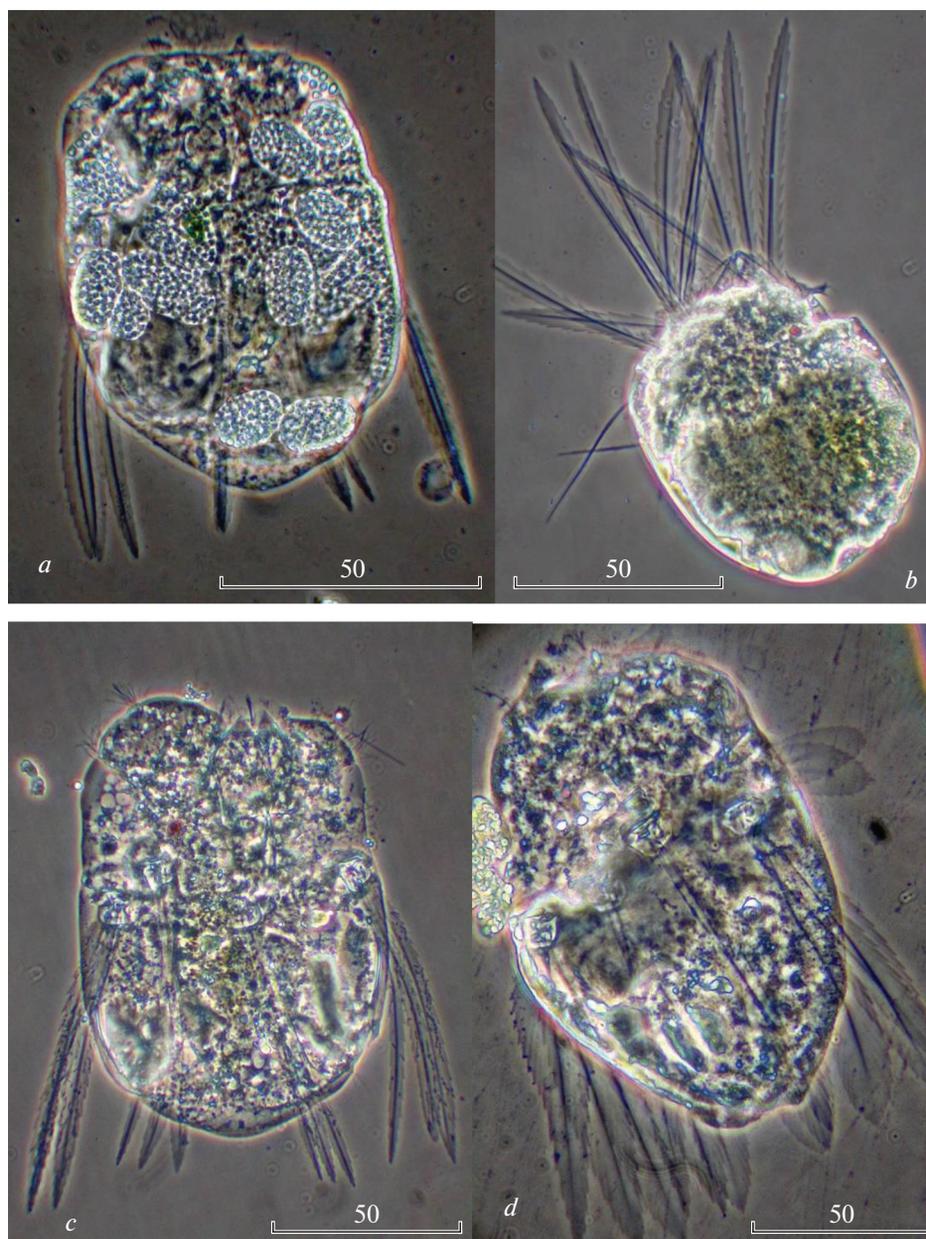
Настоящая работа – дальнейшее обобщение материала по коловраткам отряда Ploima на Урале. Она завершает рассмотрение крупного семейства планктонных коловраток Synchaetidae Hudson et Gosse 1886. Характеристика видов, аутоэкологические сведения приведены в том же формате и с теми же особенностями, что и в предыдущих работах (Рогозин, 2018–2020). Количественные данные, характеризующие популяции коловраток, были получены стандартным методом фракционного лова автоматическим батометром Паталаса объемом 5 л. Как правило облавливали всю толщу воды от поверхности до дна через каждые 5 м, в случае мелководных участков глубиной 3–5 м отбирали придонную и поверхностную пробы, при глубине менее 3 м – пробу из середины водной толщи. Каждую пробу концентрировали путем процеживания через сито из мельничного газа до объема 60 мл, дальнейшая работа по определению численности проведена стандартными методами камеральной обработки проб. Перед вычислением среднего арифметического выполнялась предварительная проверка выборок на нормальное распределение. При указании средней численности везде приводятся доверительные 95% интервалы и число наблюдений (*N*).

Род *Polyarthra* Ehrenberg 1834. В роде 10 валидных видов (Nogrady, Segers, 2002), из которых на Урале обнаружены 8. Спорным девятым для фауны Урала является *Polyarthra dissimulans* Nipkow 1952, которого некоторые авторы относят к species inquirenda (Nogrady, Segers, 2002). *Polyarthra* – типичные обитатели планктона.

### *Polyarthra dissimulans* Nipkow 1952 (рис. 1а)

Впервые этот редкий вид был обнаружен нами в р. Куштумге, притоке Миасса (бассейн Тобола). Следующие находки сделаны в озерах Бараус, Малое Миассово (Рогозин, 2004), Ильменское, Малый Теренкуль, Тургояк (восточные предгорья Южного Урала, неопубликованные данные автора). Размеры (мкм) по нашим данным: длина тела 140–165, длина плавников 142–158, ширина плавников 8–9.

Обитатель пелагиали озер, что подтверждается и литературными данными (Virgo, Haberman, 2005). Термофильный вид (1.7) с признаками эвритермности (SEI = 2.8). В целом предпочитает температуру воды от 13 до 18°C. В уральских водоемах встречается с начала мая, после схода льда, до



**Рис. 1.** Коловратки рода *Polyarthra* из южноуральских водоемов: *a* – *P. dissimulans* Nipkow 1952 из оз. Малый Теренкуль, *b* – *P. dolichoptera* Idelson 1925 из оз. Тургояк, *c* – *P. longiremis* Carlin 1943 из оз. Малый Теренкуль, *d* – *P. luminosa* Kutikova 1962 из оз. Большой Ишкуль. Фазовый контраст. Размеры указаны в микрометрах.

середины июня, таким образом, по сезонному спектру может быть отнесен к весенне-летним видам. Набережный (1984) считает *P. dissimulans* теплолюбивым из-за обитания в летнее время в водоеме-охладителе Молдавской ГРЭС. Вирро (Virgo, 1995), не обнаруживший *P. dissimulans* в холодном Чудском озере, также отнес его к тепловодным, ссылаясь на публикации ряда авторов (Кутикова, 1970; Bērziņš, Pejler, 1989), однако в первой работе вид указан как “вероятно теплолюбивый”, а во второй – не упоминается. Во всяком

случае, наши данные выводов о возможной термофильности вида не противоречат.

Коловратка встречается при содержании растворенного кислорода от 5.2 до 17.2 мгО/дм<sup>3</sup>, что демонстрирует широкий диапазон устойчивости к этому фактору. Предпочитает нейтральные или щелочные воды (рН от 7.0 до 9.2). Эвтрофный стенобионтный вид (индивидуальный индекс 1.8, SEI = 4.2). По нашим данным, выраженный бета-мезосапроб (1.9) с высоким индикаторным весом (4.7). Сладечек (Sladěček, 1983) характеризует вид

в водоемах Европы как олигосапроба (1.2) с индикаторным весом 4. Подобные различия в свойствах видов в разных географических областях мы обнаруживали неоднократно и отмечали в предыдущих работах.

Численность *P. dissimulans* невелика и колеблется в пределах от 200 до 1500 экз./м<sup>3</sup>. Наибольшая численность — 1580 экз./м<sup>3</sup> — обнаружена в мезотрофном оз. Бараус в мае.

Редкость находок *P. dissimulans* на Урале может быть связана и с некоторой сложностью выявления этого вида, схожего с более распространенным и многочисленным *P. dolichoptera* Idelson, при разборе массовых гидробиологических проб.

На территории России известен из водоемов Северо-Запада, а также из водоемов Восточной Сибири. Распространен в Палеарктике.

Валидность *P. dissimulans* подвергается сомнению рядом авторов, которые относят его к *species inquirenda* (Nogrady, Segers, 2002).

#### *Polyarthra dolichoptera* Idelson 1925 (рис. 1b)

Примерно до середины 20 века этот вид значился в работах уральских гидробиологов под ныне не валидными наименованиями *P. trigla* или *P. platyptera*, ввиду чего идентифицировать его истинную встречаемость и распространение на Урале не представляется возможным. Формально нет указаний на находки *P. dolichoptera* на Среднем Урале и в Приуралье, где основные исследования коловраток были проведены в первой половине прошлого века. Кроме того, существует предположение о том, что *P. dolichoptera* — комплекс криптических видов, этот вопрос требует дальнейших исследований (Obertegger et al., 2014). На Южном Урале вид широко распространен в многочисленных озерах восточных предгорий Уральского хребта: Аргаяш (Макарцева, 1978), Бараус, Большое и Малое Миассово, Ильменское, Большой Таткуль (Рогозин, 2004), Тургояк (Рогозин, 1998), Табанкуль (Рогозин, 2006), Малый Теренкуль (Рогозин, 2009а), Увильды (Рогозин, 2009), Аракуль, Большой Еланчик, Еловое, Иткуль, Большой Ишкуль, Кысыкуль, в лесостепных и степных озерах Зауралья, в том числе высокоминерализованных: Подборное, Селезян, Сладкое, Сугояк, Южиган (неопубликованные данные автора), а также в Аргазинском водохранилище на р. Миасс (бассейн Тобола) (Рогозин, 2013). Вид обнаружен и на западном склоне Южного Урала в р. Сим (бассейн Белой) (неопубликованные данные автора). На западном склоне Полярного Урала найден в многочисленных водоемах р. Кара (Богданова, 2003), на восточном склоне — в озерах Ингилор и Сядатото и других

водоемах бассейна Нижней Оби (Богданов и др., 2004, 2005).

Размеры (мкм) по нашим данным: длина тела 100–180, ширина тела 85–107, длина плавников 165–198, длина брюшных плавничков 57–70.

Эупланктонный пелагический вид, обитающий преимущественно в пресных озерных водах, хотя встречается и в солоноватых и соленых, включая прибрежные зоны морей (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010).

Криофильный вид с признаками эвритермности, поскольку обитает и в теплых водах (индивидуальный термоиндекс 0.7, SEI = 2.3). Встречается круглогодично, однако предпочитает весну и начало лета (май–июнь), холодноводный период с массовым развитием микроводорослей. Сходные результаты были получены и по Чудскому озеру, с той разницей, что в пелагиали пик численности *P. dolichoptera* наблюдается в июле. При этом и зимой это один из доминирующих видов планктона (Virgo, 1995). В озерах Англии и Чехии характеризуется как весенне-раннелетний (Devetter, 1998; Elliott, 2006). Есть указания на массовое размножение *P. dolichoptera* осенью (Герасимов, Шабанова, 2018) и даже летом в мелководных хорошо прогретых водоемах (Bērziņš, Pejler, 1989). Как холодноводный, причем стенотермный вид, *P. dolichoptera* охарактеризован рядом исследователей (May, 1983; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). С утверждением о стенотермности этой коловратки вряд ли можно согласиться исходя из приведенных выше результатов. По-видимому, температурный оптимум вида в уральских водоемах лежит в пределах 10–12°C, в целом же составляет от 5 до 15°C (Koste, 1978).

*Polyarthra dolichoptera* может быть охарактеризован как оксифильный вид, предпочитающий содержание кислорода в воде не ниже 4 мг/дм<sup>3</sup> и насыщение не менее 40%, что согласуется с данными других наблюдений (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Вместе с тем он устойчив к низким концентрациям O<sub>2</sub> (Stenson, 1983).

Несмотря на приспособленность к широкому диапазону pH (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), оптимумом для *P. dolichoptera* являются нейтральные воды с pH 7.0 (Bērziņš, Pejler, 1987).

Известные эвригалинные свойства *P. dolichoptera* проявляются и в водоемах Урала — вид обнаружен как в ультрапресных (Тургояк, Увильды и др.), так и в солоноватых и соленых озерах (Подборное, Южиган и др.).

Согласно нашим данным, вид приурочен к эвтрофным озерам, реже встречается в мезотрофных и очень редко в олиготрофных, может быть отнесен к эвтрофам с умеренной стенобионтностью (индивидуальный индекс 1.7, SEI = 3.2). Аналогичный результат получен для озер Турции,

где вид отнесен к индикаторам эвтрофии (Vozkurt, Tere, 2011).

По отношению к органическому загрязнению воды проявляет себя на Урале как бетамезосапроб с индивидуальным сапробным индексом 1.9 и индикаторным весом 2.8. Сходные показатели получены для Западной Сибири – сапробный индекс 1.6, индикаторный вес 3 (Ермолаева, Двуреченская, 2013). В Европе отнесен к олиго-бетамезосапробам с индексом 1.5 и индикаторным весом 3 (Sladeček, 1983).

*Polyarthra dolichoptera* облигатно питается микроводорослями, преимущественно крипто- и хризомонадами, а также центрическими диатомеями (Pourriot, 1977). Именно эти водоросли составляют основу планктона зимой и весной, когда развитие *P. dolichoptera* максимально. Наибольшая зарегистрированная численность вида в уральских озерах – 544 тыс. экз./м<sup>3</sup> (в середине июня в слабоминерализованном лесостепном оз. Сугояк). Средняя численность по всему массиву наших проб составила  $30.6 \pm 15.4$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $N = 204$ ). Встречаемость – 18.5%. Подобные величины получены, например, в Чудском озере, где численность коловратки обычно составляла от 8 до 20 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Virgo, 1995).

В литературе нередко упоминается о влиянии беспозвоночных хищников на численность *P. dolichoptera*. По одним данным, хищная коловратка *Asplanchna priodonta* Gosse избегает потребления *P. dolichoptera* (Gilbert, Williamson, 1978), по другим (Guiset, 1977) – для аспланхн (в том числе *A. girodi* Guerne), а также, особенно, *Ploesoma hudsoni* Imhof, *P. dolichoptera* является обычной добычей. Согласно нашим материалам, численность *P. dolichoptera* не имеет статистической связи с численностью *A. priodonta* (корреляция Спирмена  $r = 0.13$  и статистически незначима –  $p = 0.40$ ). А вот другая хищная аспланхна – *A. girodi* – в высокой степени коррелирует по численности с обсуждаемым видом ( $r = 0.71$ ,  $p = 0.002$ ). Вполне вероятно, что это означает синхронное колебание плотности популяций жертвы и хищника и позволяет предположить, что *A. girodi* оказывает воздействие на развитие полиартры в уральских озерах. С *P. hudsoni* есть среднего уровня корреляция (0.46), значимая на уровне  $p < 0.1$  ( $p = 0.09$ ). Последнее позволяет предположить, что *P. hudsoni* также может оказывать определенное влияние на численность *P. dolichoptera*.

Есть данные, что *P. dolichoptera* избирательно потребляется копеподой *Mesocyclops leuckarti* (Claus) благодаря способности настигать жертву, несмотря на резкие “скачки” с помощью плавников (Walz, 1993). В нашем случае это не подтверждается – корреляция численности этих видов составляет всего 0.24, и она статистически незначима ( $p = 0.39$ ).

Мы рассмотрели статистическую связь численности *P. dolichoptera* с другими распространенными в уральских озерах видами рода *Polyarthra* – *P. luminosa* Kutikova и *P. vulgaris* Carlin по всему массиву проб с помощью корреляционного анализа (корреляция Спирмена). С *P. luminosa*  $r = 0.69$  ( $p = 0.006$ ) с *P. vulgaris*  $r = 0.61$  ( $p = 0.04$ ). Таким образом, количественная динамика видов очень сходна и сходство статистически значимо. С одной стороны, это может говорить об общности аутэкологии видов, с другой – об отсутствии конкуренции между ними за пищевые ресурсы.

*Polyarthra dolichoptera* распространен на всей территории России, встречается преимущественно западнее Урала. Известен во всех зоогеографических областях, кроме Неотропической и Антарктической.

### *Polyarthra euryptera* Wierzejski 1891

Обнаружен только в Приуралье и на Южном Урале. Первая находка сделана в Каме и оз. Ласьвинском (Опарина, 1923), в дальнейшем вид неоднократно встречен в Каме и водоемах ее бассейна (Граевский, Поганкин, 1937; Таусон, 1946, 1947), в конце 1930-х годов в озерах восточных предгорий Ильменского хребта Аргаяш, Ильменское, Большой Ишкуль, Малое Миассово, Чебаркуль (неопубликованные данные А.О. Таусон). *P. euryptera* отмечен как часто встречающийся и сравнительно обильный вид (по глазомерной оценке численности “немного” и “порядочно”). В дальнейшем найден в озерах этого же района Большой Теренкуль (Макарцева, 1978) и Большое Миассово (Рогозин, 1995). Следует отметить, что за все время исследований мы встретили эту коловратку только однажды в оз. Большое Миассово (единичные экземпляры). В дальнейшем она ни разу не встречалась, хотя озера, упомянутые в рукописи Таусон, были обследованы неоднократно. Морфометрические и количественные данные по развитию этой коловратки у автора отсутствуют. Опарина (1923) приводит длину тела 220–270, длину плавников 81–119 мкм, ширину плавников 40–60 мкм; отношение ширины плавников к длине 0.5.

Эупланктонный обитатель пресных прудов и озер (Кутикова, 1970), иногда встречается в потамопланктоне (Jersabek, Bolortsetseg, 2010).

Летний теплолюбивый вид, характеризуется как стенотермный (Bērziņš, Pejler, 1989; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Показано, что температурный фактор один из главнейших, определяющих развитие популяции *P. euryptera* (Bégin, Vincent, 2017). Известно также, что вид предпочитает нейтральные или слабокислые воды (Bērziņš, Pejler, 1987).

*Polyarthra euryptera* – типичный обитатель эвтрофных водоемов и считается видом-индикато-

ром эвтрофии (Теоретические вопросы ..., 1993). При этом Сладечек (Sladeček, 1983) относит вид к олигосапробам (индивидуальный сапробный индекс 1.2).

Питаясь исключительно водорослями различных размерных категорий, в том числе крупными диатомовыми, *P. euryptera* способна потреблять избирательно наиболее крупные клетки (Pouillot, 1977). Вид устойчив к конкуренции за пищевые ресурсы с дафниями (Gilbert, 1989). Нередко достигает высокой численности и доминирует в зоопланктонных сообществах (например, в японском оз. Икеда (Baloch et al., 1998) или в хорошо прогреваемых летом термокарстовых озерах Канады (Bégin, Vincent, 2017).

Обитает на всей территории России. Встречается в Голарктике и Ориентальной области.

*Polyarthra longiremis* Carlin 1943  
(рис. 1c)

Редкий вид, встреченный из всех регионов Урала пока только на Южном. Первая находка сделана автором (Рогозин, 1998) в конце 1990-х гг. в оз. Тургойак (восточные предгорья Ильменского хребта). В дальнейшем обнаружен в близлежащих озерах Большое Миассово (Рогозин, 2000) и Аргаяш (Рогозин, 2004). По нашим данным, размеры, мкм: длина тела 157–190, ширина тела 95–100, длина плавников 140–168, ширина 9–12.

По биологии сходен с предыдущим видом, обитает в планктоне пресных вод (иногда в потамопланктоне, Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Упоминается как индикатор мелководности (Koste, 1978), в частности в Чудском озере встречался только в литорали (Virgo, Haberman, 1993). Нередко обитает в полигуменных водоемах (Nogrady, Segers, 2002).

По нашим данным, стенотермобионт (индивидуальный термоиндекс 2.7, SEI = 3.3). Это совпадает с результатами других исследователей (Virgo, Haberman, 1993; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). В южноуральских озерах максимум развития *P. longiremis* приходится на конец мая–июнь, встречается вплоть до октября. В других озерах умеренного климата достигает наибольшей численности в конце лета–начале осени, при максимальном прогреве воды (Virgo, 1995).

Устойчив к кислым водам, встречается и в слабощелочных (до pH 8.7, Nogrady, Segers, 2002). Характеристика вида по отношению к трофии озер противоречива, его относят как к типичным олиготрофам (Schöll, 2002), так и эвтрофам (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Наши результаты подтверждают последнее – вид является стенобионтным (SEI = 4.2) эвтрофом (индивидуальный индекс 1.9). Это согласуется с его свойствами бетамезосапроба (индивидуальный са-

пробный индекс 1.4, индикаторный вес 3.9). Как вид, устойчивый к органическому загрязнению, упомянут и другими авторами (Крылов, 2014). Данным Сладечека (Sladeček, 1983) это противоречит, он относит вид к олигосапробам (1.0) с высоким индикаторным весом (5).

Наибольшая зарегистрированная численность вида в уральских озерах 37.8 тыс. экз./м<sup>3</sup> (в середине июня в заросшем заливе оз. Большое Миассово в предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале). Встречаемость 2.5%. *Polyarthra longiremis* относительно редок с невысоким обилием, иногда отмечаются вспышки численности. Согласно литературным данным, может входить в число доминантов зоопланктонного сообщества (Virgo, 1995; Paturej, Gutkowska, 2015).

На территории России широко распространен западнее Урала, от субарктических регионов до южной аридной зоны, известны отдельные находки в Западной Сибири. Обнаружен во всех зоогеографических областях Земли, кроме Пацифики и Антарктики.

*Polyarthra luminosa* Kutikova 1962  
(рис. 1d)

Гидробиологи, работавшие на Урале, либо не различали этот вид, причисляя его к сборным *trigla* или *platyptera*, либо относили к *P. vulgaris*. По крайней мере, до 1998 г. на Урале он формально не был известен. Наши исследования показали, что *P. luminosa* довольно широко распространен в озерах восточных предгорий Южного Урала. Первая находка – в оз. Тургойак (Рогозин, 1998). Впоследствии встречен в оз. Увильды (Рогозин, 2009), Аргазинском водохранилище на р. Миасс (Рогозин, 2013), а также в озерах Еловое, Иткуль, Большой Ишкуль, Кысыкуль, Большое Миассово (неопубликованные данные автора). Размеры (мкм) по нашим данным: длина тела 150–178, длина плавников 112–125, ширина плавников 10–24; длина брюшных плавников 42–45, ширина – 4–6.

Эупланктонный обитатель пресных озер, прудов и рек, обитает как в открытой воде, так и в фитали среди погруженных и плавающих макрофитов (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Встречается в течение всего периода открытой воды, с мая по ноябрь, чаще всего осенью, что согласуется с результатами Вирро (Virgo, 1995) по Чудскому озеру и другими материалами (Virgo et al., 2009). По нашим данным это термофильный вид (2.0) с выраженной температурной толерантностью (SEI = 1.6). Характеристика его как летнего стенотермного (Nogrady, Segers, 2002; Jersabek, Bolortsetseg, 2010) представляется слишком радикальной.

*Polyarthra luminosa* обитает в озерах с хорошим кислородным режимом и обычно встречается при

концентрации растворенного  $O_2$  не ниже 6 мг/дм<sup>3</sup>. Это согласуется с данными других авторов (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Предпочитает низкую минерализацию воды (Bielańska-Grajner, Gładysz, 2010); на Урале приурочен к ультрапресным и пресным озерам с минерализацией на более 400 мг/дм<sup>3</sup>.

По нашим материалам — олигомезотроф со склонностью к обитанию в олиготрофных водах, индивидуальный индекс 0.6 с промежуточной стено-/эвритрофностью (SEI = 2.6). Андроникова (1996), обобщив имеющиеся опубликованные данные, характеризует *P. luminosa* как типичный вид олиготрофных водоемов. Такая характеристика согласуется с сапробными свойствами вида — по нашим данным, это олигосапроб (1.2) со средним индикаторным весом (2.8). В сводке Сладечека (Sladěček, 1983) по биоиндикаторам эта коловратка не упоминается.

Наиболее высокая зарегистрированная численность вида в уральских озерах — 122.4 тыс. экз./м<sup>3</sup> (во второй половине августа в заросшем заливе Халитовская курья Аргазинского водохранилища на р. Миасс). Средняя численность по всему массиву наших проб  $15.1 \pm 4.9$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $N = 205$ ). Встречаемость 18.6%. Это одна из наиболее многочисленных и широко распространенных на Южном Урале коловраток рода *Polyarthra*. Она и в литературе нередко упоминается как доминирующий вид летнего и осеннего планктона (Haberma, 2000; Деревенская и др., 2012; Аюушсурэн и др., 2013). Наблюдение за вертикальным распределением *P. luminosa* в южноуральском оз. Большое Миассово показало, что он концентрируется преимущественно в верхних горизонтах толщи воды (0–10 м). Как упоминалось выше, численность *P. luminosa* положительно и статистически значимо коррелирует с численностью других распространенных видов рода — *P. dolichoptera* и *P. vulgaris*. Корреляция Спирмена численности *P. luminosa* с численностью кладоцер в целом, а также с наиболее распространенными на Южном Урале *Bosmina longispina* Leydig 1860 и *Daphnia cucullata* Sars 1862 (по всему массиву проб, где они встречались совместно) практически равна нулю и при этом не значима ( $r = 0.08–0.12$ ,  $p > 0.05$ ). Это позволяет предполагать отсутствие конкуренции за пищевые ресурсы между ними. Если рассматривать возможное влияние беспозвоночных хищников, то так же не обнаружено корреляции численности *P. luminosa*, хищных коловраток рода *Asplanchna* и наиболее распространенных в исследованных озерах хищных циклопов *M. leuckarti*. Это позволяет предполагать отсутствие заметного пресса хищников на популяции *P. luminosa*.

Встречается на всей территории России, большинство находок известно западнее Урала. Распространен в Голарктической, Неотропической и Ориентальной зоогеографических областях.

*Polyarthra major* Burckhardt 1900  
(рис. 2a)

Вид распространен от Южного до Полярного Урала, но находки его сравнительно редки, первая состоялась лишь в середине 1990-х годов в южноуральском предгорном оз. Большой Таткуль (Рогозин, 1995). Впоследствии обнаружен и в других озерах восточных предгорий: Большой Еланчик, Большой Ишкуль, Большой Кисегач, Большое Миассово (неопубликованные данные автора). Найден также в западных предгорьях Южного Урала (пруд на р. Сим), в лесостепном Зауралье (Аргазинское водохранилище на р. Миасс (неопубликованные данные автора) и в оз. Синеглазово в Челябинске (Речкалов, Марушкина, 2005)). На Полярном Урале встречен в водоемах восточного макросклона и бассейна Нижней Оби (Богданов и др., 2004, 2005).

Размеры (мкм) по нашим данным: длина тела 150–180, длина плавников 125–168, ширина плавников 25–32.

Пресноводный озерный эупланктонный вид, изредка обитающий в потамопланктоне, попадает преимущественно летом и осенью (Virro, 1995; Jersabek, Bolortsetseg, 2010), но иногда и весной (Мухортова, Романова, 2008). В уральских озерах встречается практически круглогодично, кроме мая и июня. Наиболее часто — в сентябре, декабре и феврале. Это определяется тем, что вид относится к криобионтам (индивидуальный термоиндекс 0.6, SEI = 3.3) и заметного обилия достигает обычно в холодных водах, часто подо льдом. Если же не брать во внимание количественные характеристики распределения по температурному градиенту, то *P. major* вполне может сойти за эвритермный вид, к каковым его нередко и относят (Virro, 1995; Nogrady, Segers, 2002).

Вид избегает минерализованных вод (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), 300–400 мг/дм<sup>3</sup>, видимо, является для него пределом (Bielańska-Grajner, Cudak, 2014). На Урале встречен только в ультрапресных и пресных водах с минерализацией менее 300 мг/дм<sup>3</sup>. Упоминание *P. major* как обитателя Каспийского моря (Османов и др., 2018) является, возможно, ошибочным определением.

По нашим данным, мезоэвтрофный вид (индивидуальный трофический индекс 1.5, SEI = 3.6). Согласно сведениям других исследователей, характерен для водоемов с низкой трофией (Ruttner-Kolisko, 1972), для мезотрофных вод (Barrafin, 2000).



**Рис. 2.** Коловратки рода *Polyarthra* из южноуральских водоемов: *a* – *P. major* Burckhardt 1900 из оз. Большой Кисегач, *b* – *P. minor* Voigt 1904 из оз. Демидовское, *c* – *P. P. vulgaris* Carlin 1943 из оз. Табанкуль. Фазовый контраст. Размеры указаны в микрометрах.

Наибольшая зарегистрированная нами численность *P. major* 27.1 тыс. экз./м<sup>3</sup> (подо льдом в феврале, оз. Большой Кисегач), средняя –  $9.5 \pm 4.1$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $N = 22$ ). Встречаемость по нашим данным 3.7%. Средняя численность порядка 7–8 тыс. экз./м<sup>3</sup> наблюдалась в волжских водохранилищах (Лазарева и др., 2018). Согласно литературным данным, численность *P. major* может регулироваться хищной коловраткой *Asplanchna girodi* (Barrabin, 2000), в наших условиях они совместно никогда не встречались.

Вид известен на всей территории России, больше всего находок на северо-западе европейской части и в Поволжье. Обитает во всех зоогео-

графических областях, кроме Пацифики и Антарктики.

***Polyarthra minor* Voigt 1904**  
(рис. 2b)

Нечасто встречается на Урале, впервые обнаружен в Приуралье в среднем течении Камы и озерах ее бассейна Диком, Источном, Ласьвинском, Осиновом (Опарина, 1923; Таусон, 1946), в оз. Большой Кумикуш (Таусон, 1934). Несколько находок были сделаны на Южном Урале студентом МГУ Н.В. Бондаренко (рукописные материалы 1938 г.) в озерах предгорий Ильменского хребта Ильменское, Большой Кисегач, Малое Миас-

сово. Мы встречали этот вид в олигодистрофном оз. Демидовское (Рогозин, 2004) и в ныне несуществующем искусственном оз. Няшевский Прудок в предгорьях Ильменского хребта, в Аргазинском водохранилище на р. Миасс (неопубликованные данные автора).

Размеры (мкм) по нашим данным: длина тела 72–75, длина плавников 70–72, ширина плавников от 4 до 10. Опарина (1923) приводит длину тела 85, плавников 90 мкм, ширину плавников 4 мкм.

Обитатель литорали озер, прудов, болот, встречается среди водной растительности, сфагнома, зеленых нитчатых водорослей, а также в открытой воде (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010).

Материала для определения индивидуального термоиндекса вида у нас недостаточно, всего две находки были сделаны в середине лета и начале осени. Разные исследователи (Nogrady, Segers, 2002; Wærvågen, Andersen, 2017) определяют его как летний вид, причем в составе преобладающих сообществ. С весны до осени *P. minor* доминировал в разных водоемах дельты Дуная (Florescu et al., 2016). По-видимому, теплолюбивый. Вероятно, оксифильный (Ермолаева и др., 2019). Сладечек (Sladeček, 1983) относит вид к ксеноолигосапробам (индивидуальный сапробный индекс 0.6 с индикаторным весом 3).

В наших находках численность вида составила 1.6 тыс. и 80 экз./м<sup>3</sup>. Опарина (1923) указывает, что он встречался “в небольшом количестве”. Других сведений о количественном развитии вида на Урале нет.

Обитает, по-видимому, на всей территории России, известны находки от западных границ до Восточной Сибири. Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Афротропической и Антарктической.

#### *Polyarthra remata* Skorikov 1896

Известен на Урале почти исключительно на территории Южного Урала, хотя впервые найден в р. Кама в окрестностях Перми (Опарина, 1923). Большинство находок сделано в озерах восточных предгорий: Тургойак (Рогозин, 1995), Большое Миассово (Рогозин, 2000), Малый Теренкуль (Рогозин, 2009), Бараус, Большой Ишкуль, Савелькуль (неопубликованные данные автора), Ильменское (неопубликованные данные Н.В. Бондаренко), в западных предгорьях в Миньярском и Симском прудах на р. Сим (Рогозин, 2007), в степной р. Большая Караганка на юге Челябинской обл. (неопубликованные данные автора). Обнаружен и в предлесостепном Зауралье в Аргазинском водохранилище на р. Миасс (неопубликованные данные автора).

Размеры (мкм) по нашим данным: длина тела 89–115, ширина тела 65–85, длина плавников 80–95, ширина плавников 8–10. Опарина (1923) приводит длину тела 150, ширину тела 100 мкм, длину плавников 136 мкм.

Эупланктонный обитатель открытой воды пресных и солоноватых озер, прудов и рек (Кутикова, 1970; Jersabek, Bolortsetseg, 2010), причем имеются сведения об избегании им заросших участков акватории (Pejler, 1962). На Урале он встречается только в ультрапресных и пресных водоемах — озерах, прудах и небольших реках.

Вид проявляет свойства термофила (индивидуальный термоиндекс 1.6), однако относительно эвритермный (SEI = 2.5) и иногда попадает даже в холодных (с температурой ниже 8°C) водах. Как эвритермный, он характеризуется и в других работах (Bērziņš, Pejler, 1989; Nogrady, Segers, 2002). Численность положительно коррелирует с температурой воды (Tellioğlu, Akman, 2007). Встречается вид, в основном, с мая по август, иногда попадает в пробах до октября. По данным Вирро (Virgo, 1995), в Чудском озере наиболее обилен в августе–сентябре. Встречается и зимой (Nogrady, Segers, 2002).

Помимо температуры воды, численность *P. remata* также положительно коррелирует с содержанием кислорода (Bégin, Vincent, 2017). Мы, в частности, никогда не встречали эту коловратку при концентрации O<sub>2</sub> ниже 6 мг/дм<sup>3</sup>. Отмечено также положительное влияние общего азота и хлорофилла *a* на обилие вида (Kuczyńska-Kirpen et al., 2017), что согласуется с утверждением о нем, как индикаторе эвтрофных условий (Attayde, Bozelli, 1998). Он упоминается и как эвритрофный (Nogrady, Segers, 2002). Тем не менее, по нашим материалам, *P. remata* характеризуется как стенобионтный мезотроф (индивидуальный индекс 1.1, SEI = 3.4). В эвтрофных водах он обитает, однако обилие и встречаемость его гораздо ниже, чем в мезотрофных. К сожалению, во многих работах индикаторные свойства вида по отношению к трофности вод определяются “на глазок”, без рассмотрения распределения встречаемости и обилия по градиенту трофического статуса.

В водоемах Урала *P. remata* является олигобета-мезосапробом (индивидуальный сапробный индекс 1.6, индикаторный вес 3.6. Это соответствует данным сводки Сладечека (Sladeček, 1983), согласно которой индикаторные показатели вида 1.5 и 3 соответственно.

Максимальная зарегистрированная численность вида в водоемах Южного Урала — 55.2 тыс. экз./м<sup>3</sup> (оз. Большое Миассово в предгорьях Ильменского хребта), что является относительно высоким показателем для обитающих на Урале видов рода *Polyarthra*. Средняя численность по всем пробам  $6.5 \pm 4.9$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $N = 43$ ). Встречаемость

3.9%. Сравнительно высокая численность отмечена и в других исследованиях, и вид может доминировать в зоопланктонных сообществах (Telliöglu, Akman, 2007).

Как и другие *Polyarthra*, этот вид является альгофагом и в летнее время нередко подвергается конкурентному исключению со стороны ветвистых ракообразных (Horpilla et al., 2019). Популяция вида также может регулироваться хищными веслоногими ракообразными (Diéguez, Gilbert, 2002) и личинками *Chaoborus* (Bégin, Vincent, 2017).

Находки вида известны на всей территории России, большинство – западнее Урала (скорее всего, в связи с общей лучшей изученностью гидрофауны). Встречается во всех зоогеографических областях, кроме Афротропической и Антарктической.

*Polyarthra vulgaris* Carlin 1943  
(рис. 2c)

Наряду с *P. dolichoptera*, это самый известный на Урале вид рода *Polyarthra*. Для него так же остается неясным вопрос истинной картины распространения, поскольку он мог значиться во многих работах первой половины 20 века под именами сборных видов *P. platyptera* и *P. trigla*. В уральской гидробиологической литературе под именем *P. vulgaris* вид упоминается только для водоемов Южного Урала: оз. Тургояк (Уломский, 1964), Большие Касли, Киреты, Силач, Сунгуль (Козлова, 1979), Большое Миассово (Рогозин, 2000), Табанкуль (Рогозин, 2006), Увильды (Рогозин, 2009), Малый Теренкуль (Рогозин, 2009а), многочисленные озера Кисегач–Миассовской группы (Бараус, Большой Кисегач, Малое Миассово, Еловое и др., неопубликованные данные автора). В лесостепной зоне обнаружен в оз. Кундравинское (Козлова, 1966), Смолино, Сугояк, Аргазинском и Шершневском водохранилищах на р. Миасс (неопубликованные данные автора). В степной зоне найден в оз. Большое Чебачье (неопубликованные данные автора) и в прудах Чесменского рыбхоза (Любимова, 1971).

Размеры (мкм) по данным автора: длина тела 180–198, длина основных плавников 125–162, ширина основных плавников 19–23, длина брюшных плавников 52–55.

Эупланктонный обитатель преимущественно пресных озер и прудов, иногда попадает и в потамопланктоне, среди макрофитов (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Наши находки полностью это подтверждают.

Эвритермный вид (SEI = 1.3) с предпочтением холодных вод (индивидуальный термоиндекс 0.8). Как эвритермный, *P. vulgaris* характеризуется многими исследователями (Ruttner-Kolisko, 1972;

Bērziņš, Pejler, 1989 и др.), также отмечена его приуроченность к холодным водам (Virgo, 1995; Shah et al., 2015). Ввиду таких свойств в уральских водоемах *P. vulgaris* встречается круглогодично. Нам вид попадался с мая по ноябрь, пики численности наблюдались в любой месяц этого периода. По данным Козловой (1966), в Кундравинском оз. максимум обилия наблюдался в конце зимы, а летом вид не встречался вовсе, в оз. Тургояк пик развития приходился на осень (Уломский, 1964). Характеристика вида как летне-осеннего (Elliott, 2006) противоречит выводам исследований на Урале.

*Polyarthra vulgaris* эврибионтен по отношению к содержанию кислорода (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), это может быть одним из ключевых факторов в разделении экологических ниш со сходным по спектру питания оксифильным видом *P. dolichoptera* (Stenson, 1983), с которым *P. vulgaris* даже значимо коррелирует по численности (см. выше). Существует мнение, что *P. vulgaris* оксифильный вид, т.к. редко встречается в гиполимнионе стратифицированных озер (Barrabin, 2000). Наши данные этому не соответствуют – и в гиполимнионе разных озер, и в вышележащих слоях воды он встречался одинаково часто с примерно равным обилием, несмотря на существенную разницу в содержании кислорода (от 1.7 до 12.8 мг/дм<sup>3</sup>).

Эвригалинный вид (Bielańska-Grajner, Cudak, 2014; Османов и др., 2018). Несмотря на это, в солоноватых и соленых озерах Южного Урала он нам ни разу не встречался. Обитает в достаточно широком диапазоне кислотности, от 4.9 до 8.7 (Nogrady, Segers, 2002).

Наши материалы показывают, что *P. vulgaris* является преимущественно мезотрофом (индивидуальный индекс 1.1), однако обитает также в олиготрофных и эвтрофных водах и занимает промежуточное положение между стено- и эвритрофными видами (SEI = 2.3). Установлено положительное влияние электропроводности, содержания ионов аммония, нитратов, фосфатов (Plangklang et al., 2019), общего азота и хлорофилла *a* (Kuczyńska-Kippen et al., 2017) на численность популяций *P. vulgaris*. Последнее связано с тем, что вид альгофаг и питается микроводорослями, преимущественно крипто- и хризомонадами, а также центрическими диатомеями (Pourriot, 1977). Летом он проигрывает пищевую конкуренцию (как и другие коловратки) кладоцерам, в частности *Diaphanosoma brachiurum* (Shah et al., 2015). Благодаря скачкообразному движению в толще воды, часто успешно избегает нападений беспозвоночных хищников (копеподы, хаборусы, хищные коловратки) (Gilbert, 1985), влияние которых на популяции полиарттры обычно несущественно.

Формально *P. vulgaris* можно отнести к бетамезосапробам (2.0), однако низкий индикаторный вес (1.5) показывает достаточно безразличное отношение вида к содержанию растворенных органических веществ. Он попадался во всех зонах сапробности, вплоть до ксеносапробной. Сладечек (Sladeček, 1983) также относит эту коловратку к бетамезосапробам (2.1, индикаторный вес 2).

Максимальная зарегистрированная нами численность вида 420 тыс. экз./м<sup>3</sup> (заросший залив оз. Большое Миассово в предгорьях Ильменского хребта на Южном Урале), средняя численность  $10.8 \pm 2.3$  тыс. экз./м<sup>3</sup> ( $N = 186$ ). Уломский (1964) приводит среднюю численность в оз. Тургояк 11.3 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Встречаемость по нашим данным 15.6%. Популяции *P. vulgaris* вообще нередко достигают высокой плотности (например, среднегодовая плотность в турецком оз. Кебан Дам составляла более 25 тыс. экз./м<sup>3</sup>, Tellioglu, Akman, 2007) и вид может быть доминирующим в зоопланктонных сообществах в течение всего года (Plankklang et al., 2019).

Чрезвычайно широко распространенная коловратка, известная на всей территории России. Встречается везде, кроме Антарктики.

Род *Polyarthra* представлен в водоемах Урала достаточно полно, не обнаружены лишь тропические виды *P. indica* Segers et Babu 1999 и *P. leleki* Koste et Tobias 1989, известные из Индии и Восточной Африки соответственно. Потенциально наиболее широко распространенные в России и многочисленные виды *P. dolichoptera* и *P. vulgaris* до середины 20 века фигурировали в уральской гидробиологической литературе под именами *platyptera* и *trigla*, признанными ныне *species inquirenda*, поэтому истинная картина их распространения еще не выяснена. Очевидно, что температурный фактор играет важную роль в распространении *Polyarthra*. Большинство видов рода теплолюбивы или эвритермны с некоторым предпочтением теплых вод, поэтому встречаются только на Южном Урале и (некоторые) в Приуралье. До Полярного Урала доходят лишь эвритермный (с предпочтением холодных вод) *P. dolichoptera* и криобионт *P. major*.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность лаборанту О.В. Шетининой за помощь в сборе, обработке материала и в подготовке этой статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ильменского государственного заповедника ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН № АААА-А19-119101490003-1.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н., 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных тропических типов. СПб.: Наука. 189 с.
- Аюушсурэн Ч., Шевелева Н.Г., Аров И.В., 2013. Таксономический состав зоопланктона и морфология редких видов в озерах бассейна Улаагчны Хар (Западная Монголия) // Известия Иркутского гос. ун-та. Сер. Биология, экология. Т. 6. № 2. С. 117–127.
- Богданова Е.Н., 2003. К изучению зоопланктона Полярного Урала (зоопланктон бассейна р. Кара) // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. Вып. 3. Ч. 2. Салехард. С. 23–29.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И., 2004. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 168 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И., 2005. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 236 с.
- Герасимов Ю.Л., Шабанова А.В., 2018. Ракообразные и коловратки пруда у ТЦ “Пирамида” (г. Самара) после мелиорации пруда // Вестник Воронежского гос. университета. № 1. С. 64–72.
- Граевский Э.Я., Поганкин М.В., 1937. Материалы по гидрофауне реки Камы и ее поймы в районе г. Соликамск – р. Чусовая // Известия Биологического научно-исследовательского ин-та при Пермском гос. ун-те. Т. 11. Вып. 3–4. С. 79–132.
- Деревенская О.Ю., Палагушкина О.В., Мингазова Н.М., 2012. Трофические взаимоотношения фито- и зоопланктона в карстовых озерах // Популяционная экология. № 3. С. 84–89.
- Ермолаева Н.И., Двуреченская С.Я., 2013. Региональные индексы индикаторной значимости зоопланктонных организмов в водоемах юга Западной Сибири // Экология. № 6. С. 476–480.
- Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Баженова О.П., Двуреченская С.Я., Михайлов В.В., 2019. Влияние абиотических и трофических факторов на суточную горизонтальную миграцию зоопланктона в литоральной зоне Новосибирского водохранилища // Биология внутренних вод. № 4. Вып. 1. С. 50–59.
- Козлова И.В., 1966. Планктон озера Кундровинского // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 7. С. 77–83.
- Козлова И.В., 1979. Зоопланктон Каслинской группы озер и его продукция // Сборник научных трудов НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. № 10. С. 118–124.
- Крылов А.В., 2014. Межгодовые изменения летнего зоопланктона пойменных озер р. Хопер // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 216–226.
- Кутикова Л.А., 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. 744 с.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А., 2018. Особенности структуры и распределения позднелет-

- него (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Труды ИБВВ РАН. Вып. 82 (85). С. 28–51.
- Любимова Т.С., 1971. Зоопланктон выростных прудов Чесменского рыбхоза Челябинской области // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 8. С. 253–258.
- Макарцева Е.С., 1978. Видовой состав и продуктивность зоопланктона / Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л.: Наука. С. 150–188.
- Мухортова О.В., Романова Е.П. 2008. Весенний комплекс зоопланктона прудов Ботанического сада г. Самары // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 10. № 2. С. 514–521.
- Набережный А.И., 1984. Коловратки водоемов Молдавии. Кишинев: Штиинца. 328 с.
- Опарина Н.Я., 1923. К фауне коловраток окрестностей г. Перми // Труды Биологического научно-исследовательского ин-та при Пермском государственном ун-те. Т. 1. Вып. 9–10. С. 165–175.
- Османов М.М., Рабазанов Н.И., Бархалов Р.М., Амаева Ф.Ш., Алигаджиев М.М., Абдурахманова А.А., 2018. Динамика распределения зоопланктона в акватории острова Тюлений Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. Т. 13. № 4. С. 57–67.
- Речкалов В.В., Марушкина Е.В., 2005. Исследование видового состава и динамики зоопланктона озера Синеглазово // Вестник Челябинского гос. университета. Т. 12. № 1. С. 15–22.
- Рогозин А.Г., 1995. Коловратки Челябинской области. Миасс: ИГЗ УрО РАН. 128 с.
- Рогозин А.Г., 1998. Экология зоопланктона // Экология озера Тургояк. Миасс: ИГЗ УрО РАН. С. 84–113.
- Рогозин А.Г., 2000. Зоопланктон // Экология озера Большое Миассово. Миасс: ИГЗ УрО РАН. С. 128–165.
- Рогозин А.Г., 2004. Новые виды коловраток (Rotifera) в фауне водоемов восточной части Южного Урала и Южного Зауралья // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 132–135.
- Рогозин А.Г., 2006. Зоопланктон гипертрофного водоема на примере озера Табанкуль (Южный Урал): биологическое разнообразие и биология некоторых видов коловраток // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 78–82.
- Рогозин А.Г., 2007. О зоопланктоне водоемов западных предгорий Южного Урала (Миньярский пруд на реке Сим) // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 75–79.
- Рогозин А.Г., 2009. Зоопланктон озера Увильды // Известия Челябинского научного центра. Вып. 1. С. 62–67.
- Рогозин А.Г., 2009а. Зоопланктон озера Малый Теренкуль // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 28–33.
- Рогозин А.Г., 2013. Зоопланктон Аргазинского водохранилища (Южный Урал) и его многолетние изменения // Биология внутренних вод. № 2. С. 25–33.
- Рогозин А.Г., 2018. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода *Anuraeopsis*, *Brachionus*, *Notholca* // Зоологический журнал. Т. 97. № 7. С. 773–783.
- Рогозин А.Г., 2019. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Род *Keratella* // Зоологический журнал. Т. 98. № 7. С. 732–748.
- Рогозин А.Г., 2020. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae (Rotifera, Eurotatoria, Ploima). Рода *Kellicottia*, *Platyonus*, *Platytias* // Зоологический журнал. Т. 99. № 3. С. 243–252.
- Таусон А.Г., 1934. Гидробиологический очерк озер верхней Камы // Труды Пермского биологического ин-та. Т. 6. Вып. 1–2. С. 103–118.
- Таусон А.О., 1946. Зоопланктон р. Камы на участке с. Галево – р. Белая // Известия Естественно-научного ин-та при Молотовском гос. ун-те. Т. 12. Вып. 5. С. 155–167.
- Таусон А.О., 1947. Планктон верхней Камы // Ученые записки Молотовского гос. ун-та. Т. 4. Вып. 2. С. 3–16.
- Теоретические вопросы классификации озер, 1993. Под ред. Смирнова Н.П. СПб.: Наука. 185 с.
- Уломский С.Н., 1964. Планктон озера Тургояк // Труды Уральского отделения ГосНИОРХ. Т. 6. С. 83–90.
- Attayde J.L., Bozelli R.L., 1998. Assessing the indicator properties of zooplankton assemblages to disturbance gradients by canonical correspondence analysis // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 55. № 8. P. 1789–1797.
- Baloch W.A., Maeda H., Saisho T., 1998. Seasonal abundance and vertical distribution of zooplankton in Lake Ikeda, Southern Japan // Microbes and Environments. V. 13. № 1. P. 1–8.
- Barrabin J.M., 2000. The rotifers of Spanish reservoirs: Ecological, systematical and zoogeographical remarks // Limnetica. V. 19. P. 91–167.
- Bégin P.N., Vincent W.F., 2017. Permafrost thaw lakes and ponds as habitats for abundant rotifer populations // Arctic Science. V. 3. P. 354–377.
- Bērziņš B., Pejler B., 1987. Rotifer occurrence in relation to pH // Hydrobiologia. V. 147. P. 107–116.
- Bērziņš B., Pejler B., 1989. Rotifer occurrence in relation to temperature // Hydrobiologia. V. 175. P. 223–231.
- Bielańska-Grajner I., Cudak A., 2014. Effects of salinity on species diversity of rotifers in anthropogenic water bodies // Polish Journal of Environmental Studies. V. 23. № 1. P. 27–34.
- Bielańska-Grajner I., Gładysz A., 2010. Planktonic rotifers in mining lakes in the Silesian Upland: Relationship to environmental parameters // Limnologica. V. 40. Issue 1. P. 67–72.
- Bozkurt A., Tepe Y., 2011. Zooplankton composition and water quality of Lake Gölbaşı (Hatay-Turkey) // Fresenius Environmental Bulletin. V. 20. P. 166–174.

- Devetter M., 1998. Influence of environmental factors on the rotifer assemblage in an artificial lake // *Hydrobiologia*. V. 387. P. 171–178.
- Diéguez M.C., Gilbert J.J., 2002. Suppression of the rotifer *Polyarthra remata* by the omnivorous copepod *Tropocyclops extensus*: predation or competition // *Journal of Plankton Research*. V. 24, Issue 4. P. 359–369.
- Elliott J.I., 2006. Seasonal changes in abundance and distribution of planktonic rotifers in Grasnieri (English Lake District) // *Freshwater Biology*. V. 7. № 2. P. 147–166.
- Florescu L., Parpală L., Catană R., Moldoveanu M., 2016. Comparative assessment of micro- and mesozooplankton in different types of ecosystems in the Danube delta (Romania) // *Romanian Journal of Biology–Zoology*. V. 61. № 1–2. P. 61–73.
- Gilbert J.J., 1985. Escape response of the rotifer *Polyarthra*: A high-speed cinematographic analysis // *Oekologia*. V. 66. P. 322–331.
- Gilbert J.J., 1989. The effect of *Daphnia* interference on a natural rotifer and ciliate community: Short-term bottle experiments // *Limnology and Oceanography*. V. 34. № 3. P. 606–617.
- Gilbert J.J., Williamson C.E., 1978. Predator-prey behavior and its effect on rotifer survival in associations of *Mesocyclops edax*, *Asplanchna girodi*, *Polyarthra vulgaris*, and *Keratella cochlearis* // *Oekologia*. V. 37. P. 13–22.
- Guiset A., 1977. Stomach content in *Asplanchna* and *Ploeosoma* // *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*. V. 8. P. 126–129.
- Haberman J., 2000. Dominant zooplankton species in lake Peipsi // *Proceedings of Estonian Academy of Sciences. Biology, Ecology*. V. 49. P. 34–51.
- Horpilla J., Härkönen L., Hellén N., Estlander S., Pekcan-Hekim Z., Ojala A., 2019. Rotifer communities under variable predation-turbulence combinations // *Hydrobiologia*. V. 828. P. 339–351.
- Jersabek C.D., Bolortsetseg E., 2010. Mongolian rotifers (Rotifera, Monogononta) – a checklist with annotations on global distribution and autecology // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. V. 159. P. 119–168.
- Koste W., 1978. Rotatoria. Die Radertiere Mitteleuropas, 2nd ed. V. 1. Berlin and Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. 673 p.
- Kuczyńska-Kippen N., Klimaszuk P., Piotrowicz R., 2017. Zooplankton communities in three adjacent soft water lobelia lakes of slightly differentiated morphology and trophic state // *Limnological Review*. V. 17. № 4. P. 207–214.
- May L., 1983. Rotifer occurrence in relation to water temperature in Leven, Scotland // *Hydrobiologia*. V. 104. P. 311–315.
- Nogrady T., Segers H., 2002. Rotifera: Asplanchnidae, Gastrotrichidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae. Leiden: Backhuys Publishers. 264 p.
- Obertegger U., Flaim G., Fontaneto D., 2014. Cryptic diversity within the rotifer *Polyarthra dolichoptera* along an altitudinal gradient // *Freshwater Biology*. V. 59. Issue 11. P. 2413–2427.
- Paturej E., Gutkowska A., 2015. The effect of salinity levels on the structure of zooplankton communities // *Archives of Biological Sciences, Belgrade*. V. 67. № 2. P. 483–492.
- Pejler B., 1962. The zooplankton of Ösbysjön, Djursholm: II. Further ecological aspects // *Oikos*. V. 13. Issue 2. P. 216–231.
- Plangklang N., Boonyanusith C., Athibai S., 2019. Species richness and abundance of monogonont rotifers in relation to environmental factors in the UNESCO Sakaerat Biosphere Reserve, Thailand // *Journal of Threatened Taxa*. V. 11. Issue 9. P. 14087–14100.
- Pourriot R., 1977. Food and feeding habits of rotifera // *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*. V. 8. P. 243–260.
- Ruttner-Kolisko A., 1972. Rotatoria // *Binnengewässer*. V. 26. Issue 1. P. 99–234.
- Schöll K., 2002. Seasonal changes in the Rotifera assemblages of a shallow lake in the Fertő-Hanság National Park, Hungary // *Opuscula Zoologica, Budapest*. V. 34. P. 85–94.
- Shah J.A., Kumar Pandit A., Shah G.M., 2015. A research on rotifers of aquatic ecosystems of Kashmir Himalaya for documentation and authentication // *The Proceedings of the National Academy of Sciences, India, Section B. Biological Sciences*. V. 85. № 1. P. 13–19.
- Sladeczek V., 1983. Rotifers as indicators of water quality // *Hydrobiologia*. V. 100. P. 169–201.
- Stenson J.A.E., 1983. Changes in the relative abundance of *Polyarthra vulgaris* and *P. dolichoptera*, following the elimination of fish // *Hydrobiologia*. V. 104. P. 269–273.
- Tellioglu A., Akman F., 2007. Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in the Pertek region of Keban Dam Lake, Turkey // *Journal of Freshwater Ecology*. V. 22. № 4. P. 609–615.
- Virro T., 1995. The genus *Polyarthra* in Lake Peipsi // *Hydrobiologia*. V. 313/314. P. 351–357.
- Virro T., Haberman J., 1993. The rotifers of Lake Peipus // *Hydrobiologia*. V. 255. P. 389–396.
- Virro T., Haberman J., 2005. Annotated list of rotifers of Lake Võrtsjärvi // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology, Ecology*. V. 54. № 1. P. 53–66.
- Virro T., Haberman J., Haldna M., Blank K., 2009. Diversity and structure of the winter rotifer assemblage in a shallow eutrophic northern temperate Lake Võrtsjärvi // *Aquatic Ecology*. V. 43. P. 755–764.
- Wærvågen S.B., Andersen T., 2017. Seasonal quantitative dynamics and ecology of pelagic rotifers in an acidified boreal lake // *Journal of Limnology*. V. 77. № 1. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1685>
- Walz N., 1993. Life history strategies of rotifers / *Plankton Regulation Dynamics: Experiments and Models in Rotifer Continuous Cultures*. Ecological Studies. V. 98. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 308 p.

**MATERIAL TO THE FAUNA AND ECOLOGY OF ROTIFERS IN THE URALS.  
THE FAMILY SYNCHAETIDAE (ROTIFERA, EUROTATORIA, PLOIMA).  
THE GENUS *POLYARTHRA***

**A. G. Rogozin\***

*Urals Federal Research Center of Mineralogy and Geoecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,  
Miass, 456317 Russia*

*\*e-mail: rogozin57@gmail.com*

Information on the distribution in the Urals of the rotifer genus *Polyarthra* Ehrenberg 1834, family Synchaetidae, is summarized based on the author's research and an analysis of literature sources. Eight valid species have been detected: *Polyarthra dolichoptera* Idelson 1925, *P. euryptera* Wierzejski 1891, *P. longiremis* Carlin 1943, *P. luminosa* Kutikova 1962, *P. major* Burckhardt 1900, *P. minor* Voigt 1904, *P. remata* Skorikov 1896, and *P. vulgaris* Carlin 1943. A ninth species detected, *P. dissimulans* Nipkow 1952, may be referred to as a species inquirendum (Nogrady, Segers, 2002). Data on their localities, biology, bioindication and quantitative development in the Urals' waters are presented. Low water temperatures probably limit the distribution of the principally thermophilic *Polyarthra* species in northern latitudes.

*Keywords:* distribution, autecology, bioindication

УДК 595.713:591.9(211)

## ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ НОГОХВОСТОК (HEXARODA, COLLEMBOLA) ВОСТОЧНОГО ЯМАЛА

© 2022 г. А. Б. Бабенко<sup>а</sup>, \*, М. Д. Антипова<sup>а</sup>, \*\*<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071 Россия

\*e-mail: lsdc@mail.ru

\*\*e-mail: antimar.2410@gmail.com

Поступила в редакцию 10.12.2021 г.

После доработки 20.12.2021 г.

Принята к публикации 16.01.2022 г.

Обследовано население почвенных ногохвосток в окрестностях пос. Сеяха, расположенного на побережье Обской губы в центральной части Ямала. В 13 растительных ассоциациях, отражающих разнообразие растительности данного тундрового района, обнаружено 104 вида ногохвосток 39 родов из 13 семейств. Проведенный анализ свидетельствует о некоторой обедненности данной конкретной фауны по сравнению со среднесибирскими аналогами. При этом группировки ногохвосток отдельных местообитаний в обследованном районе Ямала не обладают заметными особенностями, в корне отличающимися их от аналогичных комплексов в других районах южной части тундровой зоны. По составу и структуре они вполне соответствуют своему зональному положению. Пограничное положение региона между Европой и Азией проявляется лишь в присутствии в фауне небольшого числа западно-палеарктических видов, не играющих, однако, существенной роли в большинстве почвенных группировок.

*Ключевые слова:* коллемболы, Западная Сибирь, типичные тундры, структура почвенного населения

**DOI:** 10.31857/S004451342205004X

Полуостров Ямал занимает пограничное положение между Европой и Азией и, несомненно, представляет собой ключевой район, важный для понимания генезиса биоты северной Палеарктики. Вместе с тем данных о фауне беспозвоночных этого региона удивительно мало, причем подавляющее большинство из них посвящено самой южной части полуострова, расположенной в лесотундре. Среди беспозвоночных относительно неплохо изучены только жуличицы (Коробейников, 1980, 1987; Андреева, Еремин, 1991; Рябицев, 1997, 1998; Ковалев и др., 2017), имеется довольно много фаунистических данных о пауках (Esyunin, Efimik, 1996; Tanasevitch et al., 2009; Tanasevitch, Rybalov, 2015). Специальных эколого-фаунистических исследований, посвященных мелким почвенным членистоногим, на территории полуострова практически не проводилось. В частности, имеющиеся в литературе сведения по клещам, одной из основных групп почвенного населения, ограничены самой южной частью полуострова (Гришина, 1985; Давыдова, Никольский, 1986; Давыдова, 1988; Марченко, 2012). Редкое исключение – работа, выполненная на о-ве Белый, северной оконечности полуострова (Макарова и др., 2015). Имеется также ряд указаний на находки в

регионе отдельных видов клещей, что связано с картированием их ареалов (Макарова, 2000, 2009, 2012) или со сравнениями при описании новых форм (Линдквист, Макарова, 2011; Lindquist, Makarova, 2012). Еще меньше известно о ногохвостках, второй из основных групп микроартропод в почвах тундровой зоны. Все имеющиеся данные по этой группе в регионе основаны на кратковременных фаунистических сборах одного из авторов данной статьи в двух точках северного Ямала в ходе экспедиции “Экология тундры-94”, а также на случайных материалах из самой южной части полуострова. Эти данные были использованы в обзорных статьях и определителях (Бабенко и др., 1994; Babenko, 1997; Potapov, Babenko, 2000; Babenko, Fjellberg, 2006), но специальных публикаций по фауне ногохвосток полуострова нет. Работ, посвященных анализу структуры их сообществ в пределах данного региона, также нет. В свете всего вышесказанного основная задача настоящего сообщения – первичная инвентаризация фауны и описание особенностей группировок коллембол в одном из районов полуострова – представляется нам вполне оправданной.

**Таблица 1.** Температуры поверхностного слоя почвы разных местообитаний в период исследований (09–19 июля 2020)

| Показатель                 | Дриадник | Луг    | Снежник | Болото | Зональная тундра |
|----------------------------|----------|--------|---------|--------|------------------|
| Среднесуточная температура | 9.3      | 10.7   | 6.8     | 8.8    | 8.5              |
| Медиана                    | 9.0      | 9.8    | 6.5     | 8.3    | 7.5              |
| Максимум                   | 14.0     | 21.0   | 16.0    | 16.0   | 19.0             |
| Минимум                    | 5.5      | 5.0    | 3.5     | 3.5    | 3.5              |
| Сумма                      | 1120.3   | 1291.5 | 837.1   | 1056.5 | 1028.7           |
| Общее число измерений      | 120      | 120    | 120     | 120    | 120              |

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Приведенные ниже данные по ногохвосткам основаны на сборах, которые были проведены авторами в июле 2020 г. в окрестностях пос. Сеяха, восточный Ямал (70.1699° с.ш., 72.5153° в.д.). Район исследований расположен на правом берегу р. Сеяха вблизи ее впадения в Обскую губу и представляет собой всхолмленную равнину, где относительно низкие гряды холмов с максимальными высотами в 20–30 м чередуются с многочисленными озерными и болотными котловинами (рис. 1а). Средняя температура июля по данным местной метеостанции составляет 8.4°C (диапазон колебаний за последние 70 лет от 4° до 15°C) ([www.pogodaiklimat.ru](http://www.pogodaiklimat.ru)). Почвы района, как правило, легкие (песчаные и супесчаные), что в целом характерно для Ямала как аккумулятивной морской равнины.

Учеты ногохвосток были проведены в основных растительных ассоциациях, более или менее полно отражающих разнообразие растительности данного района. Зональным типом растительности мы считали занимающие выположенные вершины холмов полигональные тундры (рис. 1б) с кустарничково-лишайниково-моховым покровом на полигонах и моховой дерниной с осоками и единичными кустиками низких ивков в трещинах. На наиболее сухих и теплых перегибах рельефа развиты ивково-дриадовые ассоциации с большой долей оголенных грунтов (рис. 1в), а в обширных озерных котловинах широко представлены разнообразные болотные комплексы (рис. 2а и 2б). Относительно высокие ивняки приурочены лишь к средним частям склонов (рис. 3б). Встречаются в обследованном районе и нивальные ассоциации на месте позднего схода снега (рис. 3в), а также небольшие разнотравные луговины, связанные с несколько повышенной термообеспеченностью южных и юго-восточных склонов и/или с зоогенностью (рис. 3а). Помимо этого, были обследованы маршевые комплексы, сформированные на заливаемых пляжах в эстуарии р. Сеяха (рис. 2в).

Во всех перечисленных местообитаниях были проведены качественные учеты ногохвосток с

помощью почвенных ловушек (всего 1540 ловушек/сут). В тех же биотопах были отобраны почвенные образцы (5 × 5 × 5 см) для последующей экстракции микроартропод в лабораторных условиях. Повторность при этих количественных учетах варьировала от 5 до 9 образцов на биотоп. Экстракцию микроартропод из почвенных монолитов проводили в Москве без дополнительного подогрева в течение 7–8 сут. В целом было обработано 92 почвенных образца, из которых извлечено и определено более 48 тыс. экз. коллембол. Кроме того, для более полного выявления богатства конкретной фауны проводили ручной сбор ногохвосток с помощью эксгаустера и сифтованием.

В пяти типичных местообитаниях района измеряли температуры поверхностного слоя почв с помощью дата-логгеров. Несмотря на весьма незначительную продолжительность периода измерений (09–19 июля), результаты явно свидетельствуют о достаточно заметных различиях в термообеспеченности разных биотопов (табл. 1).

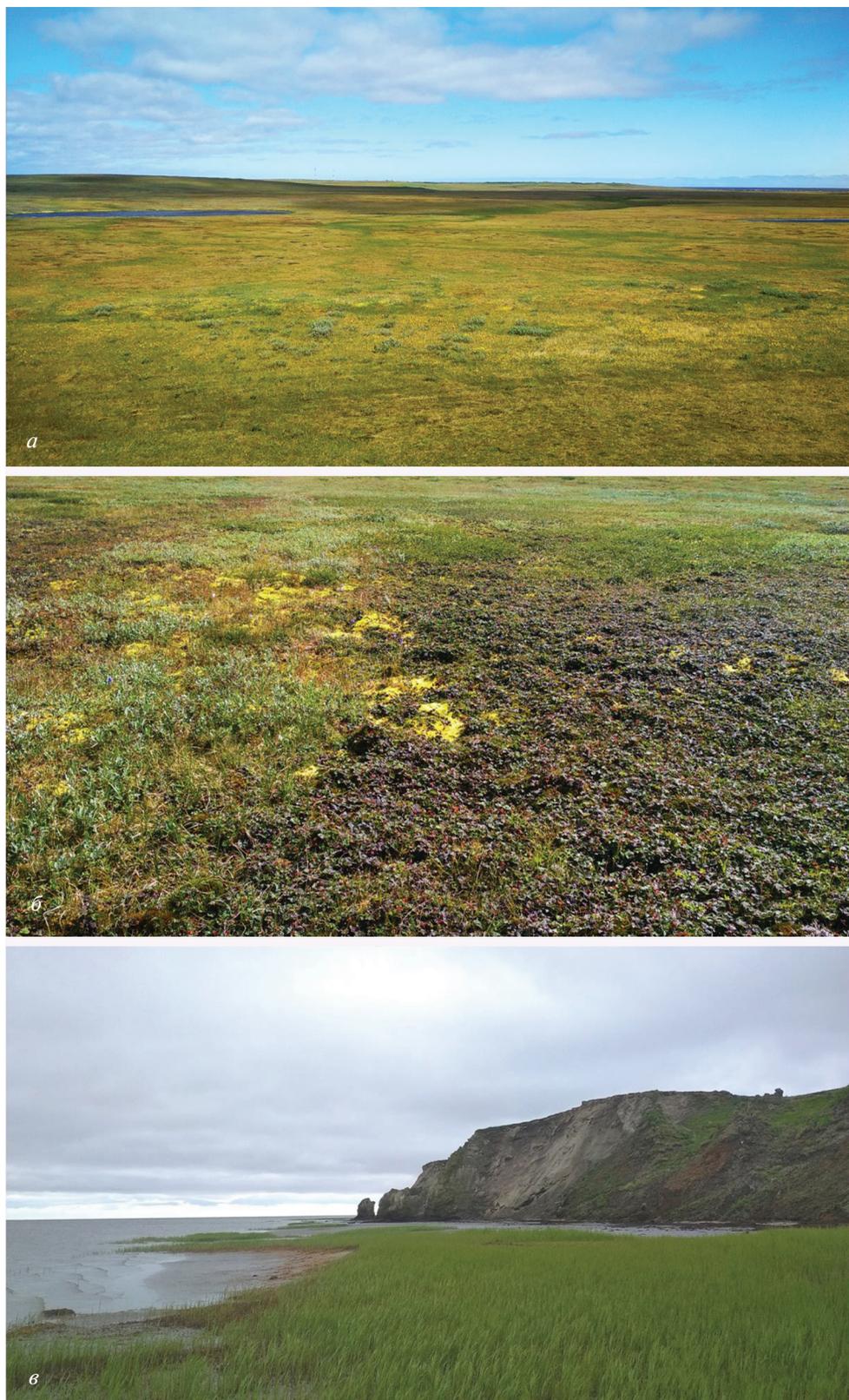
Статистическая обработка материалов и визуализация полученных результатов осуществлялась с помощью программы PAST 3.12 (Hammer et al., 2001). Для проверки нулевой гипотезы о равномерном распределении отдельных видов ногохвосток в пределах обследованных растительных ассоциаций и для выделения видов, наиболее “значимых” для разграничения группировок, использован непараметрический критерий  $\chi^2$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Фауна.** Обнаружено 104 вида из 39 родов 13 семейств (Приложение 1). Из них 13 видов ногохвосток были собраны только вручную (ловушки, сифтер и/или эксгаустер). По своей структуре эта конкретная фауна (определение см. Чернов, 1978) достаточно обычна для северных безлесных ландшафтов. В ней безраздельно господствует семейство Isotomidae, представленное 39 видами, что составляет почти 37% общего видового богатства. Такой “изотомоидный” тип фаун (Капрусь, 2010) свойствен практически всем бореальным райо-



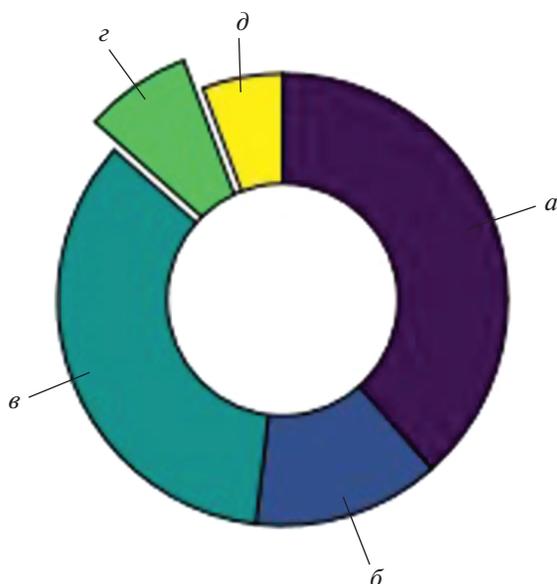
**Рис. 1.** Обследованные растительные ассоциации: *а* – полуостров Ямал в районе исследований; *б* – зональная ассоциация: кустарничково-мохово-лишайниковая полигональная тундра; *в* – кустарничковая ассоциация.



**Рис. 2.** Обследованные растительные ассоциации: *a* – озерная котловина с осоково-ивовым болотом, *б* – морошка на сфагновых буграх, *в* – береговые марши.



**Рис. 3.** Обследованные растительные ассоциации: *а* – разнотравный лужок с полынью, *б* – ивняк хвощевый, *в* – снежник в распадке.



**Рис. 4.** Ареалогический состав фауны ногохвосток окрестностей пос. Сеяха: *a* – широко распространенные формы (космополиты и трансголаркты), *b* – транспалеаркты, *v* – восточно-палеарктические формы, *z* – западно-палеарктические формы, *d* – виды с неясным распространением.

нам Палеарктики. Второе и третье места делят семейства Нурогастриды (17 видов, 16%) и Неануриды (16 видов, 15%). Замыкают пятерку наиболее крупных семейств в обследованной конкретной фауне Онучириды (12 видов, 11%) и Сминтуриды (9 видов, 8.5%). Достаточно традиционен для тундровых районов и набор родов, наиболее богатых видами: *Folsomia* (14 видов), *Desoria* (9 видов), *Hypogastrura* и *Anurida* (по 7 видов), а также *Protaphorura* и *Sminthurides* (по 6 видов). Немногим больше 50% родов конкретной фауны одновидовые, но общее соотношение вид/род довольно велико и равно 2.7.

Ареалогический состав фауны ногохвосток окрестностей пос. Сеяха весьма пестрый (рис. 4). Помимо широко распространенных форм, т.е. космополитов и трансголарктов, фауна включает транспалеарктов, множество восточно-палеарктических форм и несколько западно-палеарктических видов, для которых в данном регионе (или вблизи него) проходит восточная граница известного ареала. Особенно интересна именно эта последняя западно-палеарктическая группа, включающая такие виды как *Protaphorura stogovi* Pomorski 1993, *Ceratophysella scotica* (Carpenter et Evans 1899), *Anurida balatovae* Rusek 1970, *Anurida ellipsoides* Stach 1949, *Desoria tolya* Fjellberg 2007, *Isotoma anglicana* Lubbock 1862 и *Entomobrya corticalis* (Nicolet 1842). Их общее число, конечно, невелико, но само их присутствие в фауне региона достаточно показательно. Состав фауны обследо-

ванной территории гетерогенен и в зонально-широтном плане. При этом криофильные формы составляют около 40% видового списка. Среди них наиболее широко представлены гемиаркты, а число эварктов и гипоарктов невелико.

Особого упоминания заслуживает только несколько выявленных видов. В первую очередь, это *A. balatovae*, обитатель разного типа болот в районе исследования. Ранее вид был известен только для центральной Европы: отмечался на юго-востоке Чехии (Rusek, 1970, 1977, 1995) и в Польше (Pomorski, 1994; Skarżyński, Pomorski, 1995), причем также в переувлажненных местобитаниях.

Примечательна для столь северного региона находка *Vertagopus asiaticus* Potapov et al. 2016. Вид широко распространен в азиатской части России (от Урала до Курильских о-вов), встречается в северном и северо-западном Китае, но в Арктике до настоящего времени не отмечался (Potapov et al., 2016, стр. 119). Его ближайшее к пос. Сеяха местонахождение находится примерно на 1500 км южнее на Среднем Урале (Свердловская обл.). В обследованном районе *V. asiaticus* в массе населяет гниющий плавник в устье р. Сеяха, но, в отличие от совместно встречающегося *V. pseudocinereus* Fjellberg 1975, не был отмечен вне прибрежной полосы. Недавнее обнаружение единичных экземпляров *V. asiaticus* в ближайшем Подмосковье (Potapov, Janion-Scheepers, 2019; Vasenkova, Kuznetsova, 2022) может служить весомым аргументом в пользу высокого инвазионного потенциала этого вида. Вероятно, и в нашем случае можно полагать, что его присутствие в центральной части восточного Ямала объясняется пассивным переносом из более южных таежных районов вдоль побережья Обской губы.

Следует также отметить присутствие в составе фауны *Hypogastrura lapponica* (Axelson 1902). В отличие от ранее упомянутых видов, единичные находки этой северо-бореальной формы в южной половине тундровой зоны известны (см., например, Бабенко, 2003). В обследованном районе этот вид, обычно считающийся облигатным кортициколом, приурочен к зоогенным луговинам в пределах зональных сообществ (рис. 5). Интересна находка, вероятно, нового вида рода *Micranurida* (приведен в списке как *Micranurida* sp. aff. *balta* Fjellberg 1998). Как и *M. balta*, он имеет удлиненную латеральную сенсиллу S8 на четвертом членике усиков, но характеризуется наличием хет *p2* на всех сегментах от *Th.2* до *Abd.4* и полным набором хет на тиббиотарзусах. Для второго близкого вида рода, *M. rostrata* Babenko 2007, известного из азиатской части России, также характерна существенная редукция числа тиббиотарзальных хет. К сожалению, в наших материалах имеется лишь один экземпляр этого вида. Обнаружение в реги-

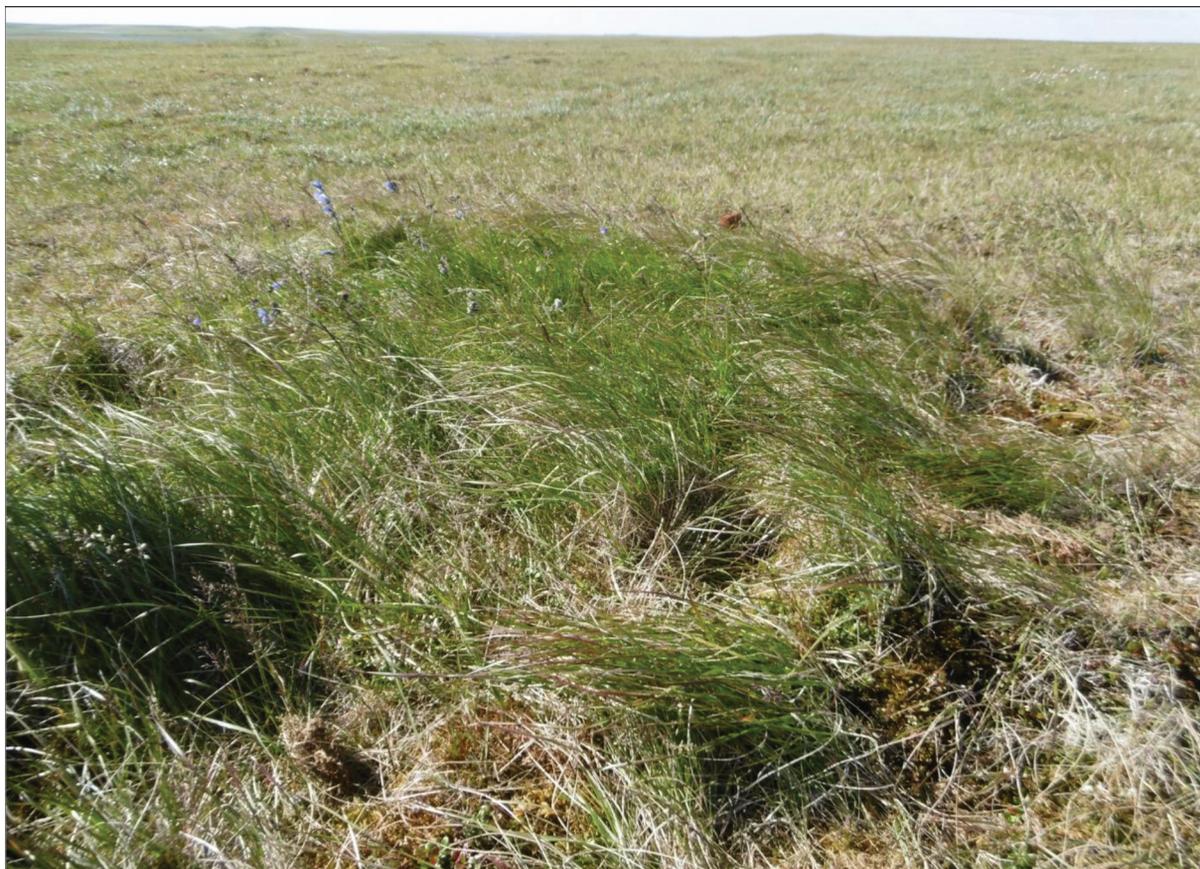


Рис. 5. Лемминговина в зональном сообществе.

оне всех остальных перечисленных в Приложении видов вполне закономерно и не вызывает особых вопросов.

Следует, очевидно, упомянуть и не слишком понятное отсутствие (или редкость) в анализируемой фауне ряда таксонов ногохвосток, обычных для аналогичных тундровых ландшафтов. В первую очередь, это касается видов рода *Entomobrya*. В имеющемся материале был обнаружен только один неполовозрелый экземпляр. Причем он, как ни странно, принадлежал не к *E. nivalis* (Linnaeus 1758), обычному для европейских тундр (Babenko et al., 2017), и не к *E. bermani* Tshelnokov 1977, который встречается восточнее, например на Таймыре (Челноков, 1977), а к бореальному виду *E. corticalis*, считающемуся типичным кортициколом (Jordana, 2012). Вполне показателен и весьма ограниченный набор видов слитнобрюхих коллембол (*Symphyleona*). Этот отряд, кроме обычных для тундр гигрофильных *Sminthuridae*, представлен в наших сборах лишь тремя видами разных семейств: *Arrhopalitidae*, *Katannidae* и *Bourletiellidae*.

**Особенности населения.** Обследованные ценоотические комплексы ногохвосток четко делятся

на две группы, сходство между которыми даже на фаунистическом уровне минимально (рис. 6). Первый кластер объединяет основные тундровые местообитания от наиболее влажных и холодных до самых теплых, несмотря на все их различия. Второй – формируют приморские марши, развитые в эстуарии р. Сеяхи (рис. 2а). Фауны этого типа сообществ на низких гипсометрических уровнях обычно сильно обеднены, хотя и включают достаточно богатый набор видов семейства *Sminthuridae*. Специализированные литоральные формы в наших материалах из приморских станций отсутствуют, за исключением нескольких особей *Folsomia sexoculata* (Tullberg 1871), что очевидно связано с сильным опреснением Обской губы в районе исследования. Ценоотические комплексы более высоких уровней богаче, как в фаунистическом плане, так и численно (табл. 2).

Эти две группы ценоотических комплексов объединяют приморские разнотравные луга, развитые в виде прерывающейся узкой полосы выше приморских маршей на валу многолетних шторных выбросов. При кластерном анализе фауны этих лугов образуют единую группу с фаунами наиболее теплых тундровых местообитаний. Однако именно здесь, а также на верхних маршах

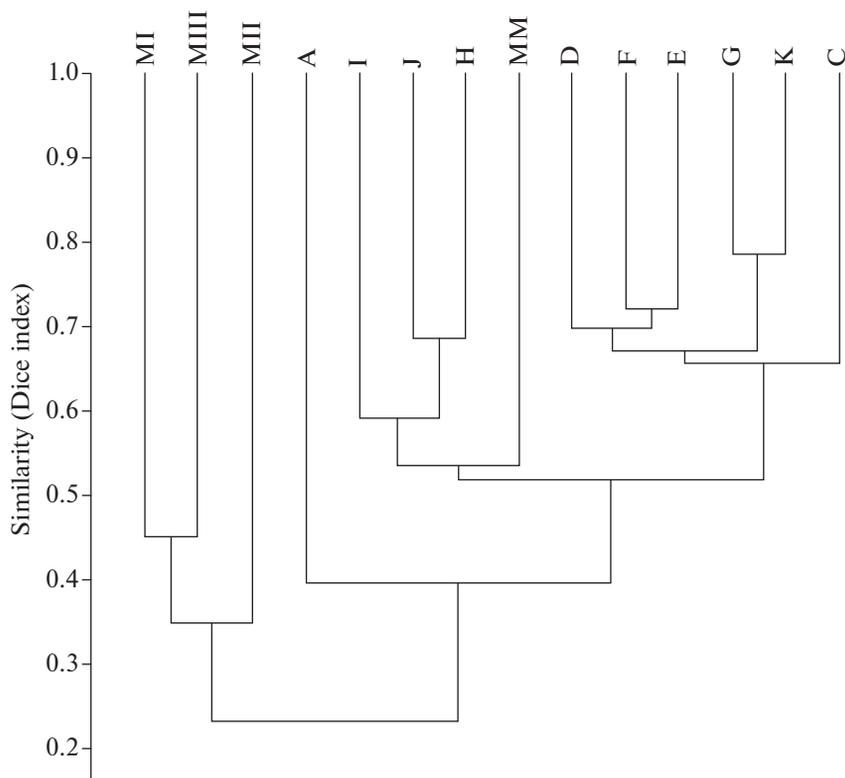


Рис. 6. Сходство ценологических фаун коллембол восточного Ямала. Обозначения биотопов см. табл. 2 и 3.

было зафиксировано около десятка видов (*Micranurida* sp. aff. *balta*, *Anurida papillosa* (Axelson 1902), *A. ellipsoides*, *Hypogastrura viatica* (Tullberg 1872), *Folsomia ciliata* Babenko et Bulavintsev 1993, *Desoria fennica* (Reuter 1895), *D. breviseta* Potapov 2017, *Isotoma anglicana*), не обнаруженных во внутренних местообитаниях данного района. Подавляющее большинство этих видов нельзя назвать уникальными для фаун центрально-палеарктического сектора Арктики, и их полное отсутствие в наших сборах из основных тундровых местообитаний района вполне может быть случайным, но их низкое обилие вне береговых сообществ, по-видимому, бесспорно.

Общая плотность населения ногохвосток в большинстве растительных ассоциаций была достаточно высокой и варьировала от 400 до почти 8000 экз./дм<sup>2</sup>, в среднем составляя около 2600 экз./дм<sup>2</sup>, а медианное значение – чуть больше 2000 экз./дм<sup>2</sup>. Минимальная величина была зарегистрирована в нивальных группировках, максимальная – в зоогенных, а также на приморских луговинах. Средний уровень ценологического или  $\alpha$ -разнообразия по данным количественных учетов составлял  $29.3 \pm 5.6$  (здесь и далее  $X \pm SD$ ), медианное значение 29, а с учетом результатов сифтования, ловушечных и ручных сборов –  $33.3 \pm 6.2$ , медиана 32. Дифференцирующее или

$\beta$ -разнообразие, рассчитанное по формуле Уиттекера ( $\beta = S/\alpha - 1$ ), составило при этом величину в  $2.1 \pm 0.5$ . Уровень доминирования в обследованных группировках ногохвосток, оцененный по величине индекса разнообразия Бергера-Паркера (Мэгарран, 1992), колебался от 1.5 до 6.0, в среднем составляя  $4.0 \pm 1.4$  (медиана 3.9).

Состав массовых видов и их относительное обилие в основных биотопах представлены в табл. 3. Обследованные группировки ногохвосток, как правило, включают от 1 до 3 (эу)доминантов (виды, чье обилие составляет более 12.9% общей численности), богатый набор (2–8) субдоминантов (3.9–12.4%) и множество более редких видов. Из 33 видов, приведенных в табл. 3, 20 были отмечены по крайней мере в половине обследованных местообитаний, два вида (*F. quadrioculata* и *P. pjasinae*) обладали 100%-ной встречаемостью и еще четыре (*I. cf. viridis*, *F. manolachei*, *H. anatolii* и *F. borealis*) не были отмечены только в одном или в двух биотопах. В ловушечных сборах практически по всему ландшафтному профилю безраздельно господствовал один и тот же вид, *M. gigantea*, который явно избегал лишь заливаемых прибрежные станции. Доля видов с 50%-ной встречаемостью во всех 13 основных биотопах составляла почти 30%. Все это явно свидетельствует о весьма высоком сходстве населения ногохвосток в самых разных местообитаниях обследо-

Таблица 2. Видовой состав и число экземпляров ногохвосток, собранных на маршах в эстуарии р. Сеяха

| Вид, показатель                  | МІ    | МІІ   | МІІІ   |
|----------------------------------|-------|-------|--------|
| <i>Sminthurides malmgreni</i>    | 11    | 3     | 8      |
| <i>Folsomia palaeartica</i>      | 2     | 5     |        |
| <i>Folsomia manolachei</i>       | 1     | —     | —      |
| <i>Folsomia sexoculata</i>       | 1     | 2     | 7      |
| <i>Isotomurus stuxbergi</i>      | —     | 10    | 1      |
| <i>Hymenaphorura sibirica</i>    | —     | 4     | —      |
| <i>Ceratophysella longispina</i> | +     | 1     | 4      |
| <i>Hypogastrura assimilis</i>    | —     | 1     | —      |
| <i>Protaphorura subarctica</i>   | —     | 1     | —      |
| <i>Desoria tshernovi</i>         | —     | —     | 427    |
| <i>Desoria violacea</i>          | +     | —     | 393    |
| <i>Parisotoma reducta</i>        | —     | —     | 291    |
| <i>Folsomia quadrioculata</i>    | —     | —     | 280    |
| <i>Desoria fennica</i>           | +     | —     | 170    |
| <i>Friesea mirabilis</i>         | +     | —     | 165    |
| <i>Desoria breviseta</i>         | +     | —     | 65     |
| <i>Folsomia binoculata</i>       | —     | —     | 43     |
| <i>Oligaphorura groenlandica</i> | —     | —     | 43     |
| <i>Anurida papillosa</i>         | —     | —     | 15     |
| <i>Isotomurus chaos</i>          | +     | —     | 15     |
| <i>Hypogastrura tullbergi</i>    | —     | +     | 13     |
| <i>Hymenaphorura anatolii</i>    | —     | —     | 13     |
| <i>Anurida palustris</i>         | —     | —     | 7      |
| <i>Sphaeridia leutrensis</i>     | —     | —     | 6      |
| <i>Brachystomella parvula</i>    | —     | +     | 4      |
| <i>Sphaeridia pumilis</i>        | —     | +     | 4      |
| <i>Isotoma cf. viridis</i>       | +     | +     | 3      |
| <i>Desoria propinqua</i>         | —     | —     | 3      |
| <i>Ceratophysella czelnokovi</i> | —     | —     | 1      |
| <i>Ceratophysella scotica</i>    | —     | —     | 1      |
| <i>Pachyotoma miserabilis</i>    | +     | —     | —      |
| <i>Friesea quinquespinosa</i>    | +     | —     | —      |
| <i>Hypogastrura fjellbergi</i>   | +     | —     | —      |
| <i>Hypogastrura viatica</i>      | —     | +     | —      |
| <i>Isotoma anglicana</i>         | —     | +     | —      |
| <i>Morulina gigantea</i>         | —     | +     | —      |
| <i>Sminthurides aquaticus</i>    | —     | +     | —      |
| <i>Sminthurides parvulus</i>     | —     | +     | —      |
| <i>Sminthurides schoetti</i>     | —     | +     | —      |
| <i>Sminthurides cf. signatus</i> | —     | +     | —      |
| <i>Stenacidia violacea</i>       | —     | +     | —      |
| Число образцов                   | 11    | 8     | 8      |
| Обилие, экз./дм <sup>2</sup>     | 5.5   | 13.5  | 991.0  |
| Число видов*                     | 4(15) | 8(19) | 25(25) |

Примечания. МІ — низкий марш с *Arctophila fulva*; МІІ — марши среднего уровня с *Carex* spp. и *Eriophorum scheuchzeri*; МІІІ — верхний уровень маршей с *Salix* spp. \* по данным эклекторной выгонки, в скобках — с учетом ручного и ловушечного сборов.

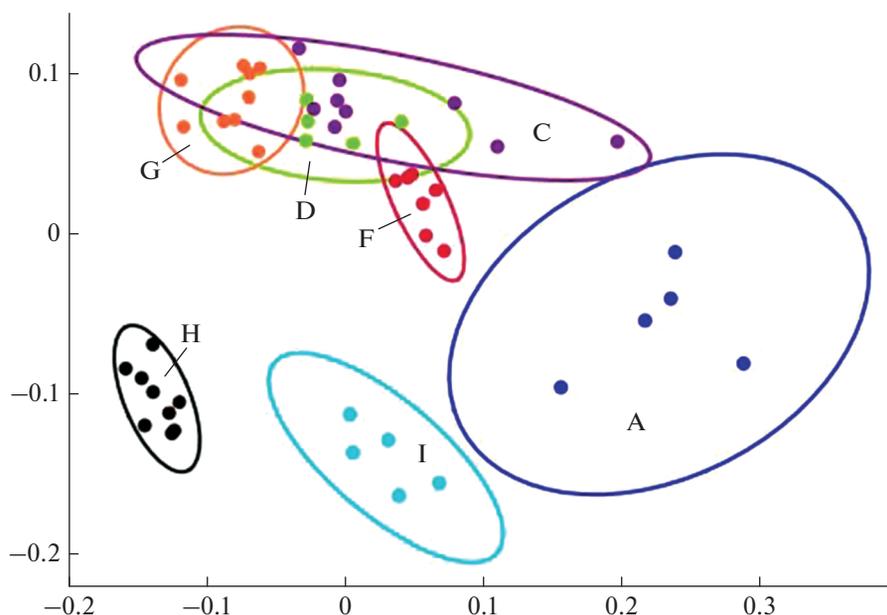


Рис. 7. Сходство основных ценотических группировок коллембол восточного Ямала (nonmetric MDS, Rho- index, программа PAST 3.12). Обозначения биотопов см. табл. 3.

ванного района. Тем не менее результаты тестирования нулевой гипотезы о равномерном распределении видов в обследованном ландшафте показали ее несостоятельность; распределение обилия конкретных видов (с заметной численностью) в разных биотопах отличалось от случайного с высокой долей достоверности. В табл. 4 приведены виды, наиболее “значимые” для разграничения основных обследованных группировок. Показательно, что подавляющее большинство из этих видов, дифференцирующих конкретные группировки, являются массовыми не только в данной группировке, но и присутствуют в достаточно широком спектре разных сообществ. Иными словами, топические группировки ногохвосток в большей степени различаются обилием видов, обычных для района, чем наличием в составе каких-либо специфических форм.

Не менее показательны и результаты многомерного шкалирования, проведенного нами на основе рангового распределения Спирмана (рис. 7): достаточно изолированное положение занимают группировки и наиболее “теплых” местообитаний (дриадник и разнотравный луг), и наиболее “холодных” станций (снежник). Напротив, точки, соответствующие группировкам из срединной части диапазона обследованных сообществ, включая зональные, образуют единое облако и их диапазоны широко перекрываются.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее характерной чертой арктической биоты по праву считается ее резкая широтная дифференциация (Чернов, 1978, 1980, 1985), и сравнение региональных особенностей арктических фаун (и животного населения) требует достаточно жесткой привязки к той или иной части тундровой зоны. К сожалению, вопрос о подзональном положении района наших исследований на Ямале не имеет пока однозначного ответа. Поселок Сеяха, в окрестностях которого проводилась работа, расположен чуть севернее 70-й широты. На Таймыре примерно по этой широте проходит южная граница тундровой зоны, что связано с более высокими летними температурами среднесибирского сектора Арктики из-за повышенной континентальности климата. Среднеиюльские температуры в пос. Сеяха ( $\sim 8.5^{\circ}\text{C}$ ) сходны с наблюдаемыми в среднем течении р. Пясины, в частности у устья р. Тареи (см. Чернов, 1989), т.е. в районе, который расположен значительно севернее ( $\sim 73^{\circ}$  с.ш.) и по праву считается олицетворением подзоны типичных тундр Таймыра. Ботаники, работающие на Ямале, выделяют, как правило, две тундровые подзоны: арктических и субарктических (гипоарктических) тундр с делением последних на две части — полосу северных (типичных) и южных (кустарниковых) субарктических тундр (Добринский, 1995; Магомедова и др., 2006; Ребристая, 2013). Несмотря на все терминологические расхождения, эта классификация по смыслу и используемым критериям не сильно отличается от принятого в

Таблица 3. Относительное обилие (%) массовых видов ногохвосток в фоновых растительных ассоциациях восточного Ямала

| Вид, показатель                    | A      | B      | C      | D      | E      | F      | G      | H      | I      | MM     | J      | K      |
|------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <i>Folsomia quadricollata</i>      | 30.6   | 27.0   | +      | +      | 8.2    | 5.6    | +      | +      | 6.6    | 16.4   | +      | +      |
| <i>Protaphorura pjasinae</i>       | +      | 7.9    | +      | 5.0    | 5.2    | +      | +      | 3.4    | 6.8    | +      | 7.3    | 5.5    |
| <i>Isotoma cf. viridis</i>         | +      | +      | +      | +      | 4.5    | +      | –      | +      | +      | +      | 4.2    | +      |
| <i>Folsomia manolachei</i>         | –      | +      | 18.0   | 21.8   | 11.1   | 40.0   | 19.5   | 33.9   | +      | +      | 18.1   | 5.9    |
| <i>Hyumenaphorura anatoli</i>      | –      | +      | 4.9    | +      | 23.0   | +      | 19.0   | –      | +      | 9.6    | +      | 7.2    |
| <i>Folsomia borealis</i>           | –      | +      | +      | 13.1   | 9.7    | +      | –      | +      | +      | 4.4    | +      | +      |
| <i>Hyumenaphorura sibirica</i>     | –      | +      | 6.8    | –      | 7.6    | 4.5    | –      | +      | 25.9   | –      | 12.8   | +      |
| <i>Folsomia palaeartica</i>        | –      | +      | +      | –      | –      | +      | –      | +      | 21.8   | 12.3   | 12.8   | 64.8   |
| <i>Parisotoma reducta</i>          | 6.5    | 25.0   | +      | 7.0    | 7.1    | 12.3   | –      | –      | +      | 9.1    | +      | –      |
| <i>Protaphorura jacutica</i>       | –      | –      | +      | +      | +      | +      | 5.1    | +      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Protaphorura subarctica</i>     | –      | –      | +      | –      | +      | 4.6    | –      | +      | +      | 14.9   | –      | 3.9    |
| <i>Desoria propinqua</i>           | –      | 4.9    | –      | +      | +      | +      | –      | –      | +      | +      | +      | +      |
| <i>Parisotoma notabilis</i>        | +      | –      | –      | +      | –      | +      | –      | +      | 13.1   | +      | +      | +      |
| <i>Desoria neglecta</i>            | –      | +      | 7.7    | +      | +      | +      | +      | –      | –      | –      | –      | +      |
| <i>Pseudisotoma sensibilib</i>     | –      | –      | +      | 4.2    | –      | +      | +      | +      | –      | –      | +      | +      |
| <i>Supraphorura furcifera</i>      | –      | –      | +      | 4.2    | –      | +      | +      | +      | –      | –      | –      | +      |
| <i>Folsomia longidens</i>          | –      | –      | 4.1    | 3.9    | +      | +      | +      | –      | +      | –      | –      | +      |
| <i>Desoria tshernovi</i>           | –      | –      | +      | 13.3   | 6.8    | +      | +      | –      | –      | 3.9    | –      | +      |
| <i>Ceratophysella denticulata</i>  | 30.6   | 15.7   | +      | +      | –      | +      | –      | –      | +      | –      | –      | –      |
| <i>Tetracanthella wahlgreni</i>    | 6.1    | –      | –      | +      | –      | –      | –      | +      | +      | +      | +      | –      |
| <i>Brachystomella parvula</i>      | –      | –      | 10.2   | +      | –      | –      | 35.3   | 33.7   | –      | +      | –      | +      |
| <i>Willemia anophthalma</i>        | +      | 4.1    | +      | +      | –      | –      | +      | –      | –      | –      | –      | –      |
| <i>Folsomia binoculata</i>         | –      | 4.4    | –      | –      | –      | +      | 5.8    | –      | +      | –      | –      | +      |
| <i>Folsomia bisetosa</i>           | +      | –      | –      | –      | –      | –      | +      | –      | 6.0    | 11.9   | 6.6    | –      |
| <i>Folsomia vasilyevi</i>          | –      | –      | –      | –      | +      | –      | –      | +      | –      | –      | 4.3    | –      |
| <i>Parisotoma ekmani</i>           | –      | –      | 4.9    | +      | –      | 10.7   | –      | –      | –      | +      | –      | –      |
| <i>Protaphorura tundricola</i>     | –      | –      | –      | –      | –      | +      | –      | 6.7    | –      | –      | 16.8   | –      |
| <i>Pachyotoma miserabilis</i>      | –      | –      | 15.2   | 10.1   | +      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      |
| <i>Oligaphorura groenlandica</i>   | –      | 4.8    | +      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      |
| <i>Protaphorura stogovi</i>        | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | 6.8    | –      | –      | +      | –      |
| <i>Protaphorura taimyrica</i>      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | 4.1    | –      | –      |
| <i>Oligaphorura ursi</i>           | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      |
| <i>Folsomia rossica</i>            | 14.5   | –      | –      | –      | –      | –      | –      | –      | 7.8    | –      | –      | –      |
| Число проб                         | 5      | 5      | 9      | 5      | 5      | 9      | 9      | 9      | 5      | 4      | 5      | 5      |
| Общее обилие, экз./дм <sup>2</sup> | 408.0  | 2304.8 | 1381.8 | 2131.2 | 2040.8 | 1408.4 | 1133.3 | 1757.3 | 2315.2 | 7733.0 | 2384.8 | 6816.8 |
| Число видов*                       | 20(29) | 22     | 36(37) | 36(42) | 28     | 31(31) | 28(32) | 24(32) | 27(29) | 37(43) | 30(36) | 33(39) |

Примечания. Нивальные биотопы: А – снежник в распадке; В – нивальный разнотравный луг на северном склоне. Болотные биотопы: С – осоково-ивовое болото с пятнами сфагноумов, D – морошка на сфагновых буграх, E – ерник с морошкой, F – ивняк хвощевый. Зональная ассоциация: G – кустарничково-мохово-лишайниковая полигональная тундра. Наиболее «теплые» биотопы: H – дриадник, I – разнотравный луг на юго-восточном склоне, MM – береговые разнотравные луговины. Зоогенные ассоциации: J – разнотравный лужок с полынью, K – лемминговины в зональной тундре. + – вид присутствует в группировке, – – вид отсутствует в группировке. \* – по данным электорной выгонки; в скобках – с учетом ручного и ловушечного сборов.

Таблица 4. Дифференцирующие виды ногохвосток основных растительных сообществ района исследований

| Дриадник                 |         | Луг                   |         | Снежник                 |         |
|--------------------------|---------|-----------------------|---------|-------------------------|---------|
| <i>T. wahlgreni</i>      | *** (+) | <i>E. palaeartica</i> | *** (+) | <i>D. tshernovi</i>     | *** (+) |
| <i>P. stogovi</i>        | *** (+) | <i>H. sibirica</i>    | *** (+) | <i>O. ursi</i>          | *** (+) |
| <i>P. tundricola</i>     | *** (+) | <i>P. notabilis</i>   | *** (+) | <i>F. quadrioculata</i> | *** (+) |
| <i>F. quinquespinosa</i> | *** (+) | <i>E. rossica</i>     | *** (+) | <i>C. denticulata</i>   | *** (+) |
| <i>F. manolachei</i>     | *** (+) | <i>F. manolachei</i>  | *** (–) | <i>S. armatus</i>       | *** (+) |
| Зональная тундра         |         | Ивняк                 |         | Болото                  |         |
| <i>H. anatolii</i>       | *** (+) | <i>P. ekmani</i>      | *** (+) | <i>P. miserabilis</i>   | *** (+) |
| <i>T. wahlgreni</i>      | *** (+) | <i>P. reducta</i>     | *** (+) | <i>D. neglecta</i>      | *** (+) |
| <i>W. anophthalma</i>    | *** (+) | <i>F. manolachei</i>  | *** (+) | <i>O. groenlandica</i>  | *** (+) |
| <i>H. sibirica</i>       | *** (–) | <i>P. subarctica</i>  | *** (+) | <i>I. gorodkovi</i>     | *** (+) |
| <i>P. jacutica</i>       | *** (+) | <i>H. spei</i>        | *** (+) | <i>F. palaeartica</i>   | *** (–) |

Примечания. Для каждого местообитания виды расположены в порядке уменьшения их вклада в общую величину критерия  $\chi^2$ . (+) – обилие вида выше, чем предполагалось исходя из нулевой гипотезы об отсутствии различий в относительной численности видов в разных типах местообитаний; (–) – вид более редок в данном типе местообитаний, чем ожидалось. Подчеркнуты названия видов, массовых в данном местообитании; уровень достоверности по критерию  $\chi^2$ : \*\*\*  $p > 0.999$ ; при расчетах использованы средние значения обилия в биотопе в пересчете на одну пробу.

нашей лаборатории подразделения тундровой зоны на южную, типичную и арктическую подзоны (Чернов, 1978, 1980; Чернов, Матвеева, 1979; Матвеева, 1998). Сложнее обстоит дело с подзональными границами. Так, согласно работе Магомедовой и др. (2006, стр. 150, рис. 3.1), пос. Сеяха находится практически на границе между южными и северными субарктическими тундрами (т.е. на южной границе типичных тундр в принятой нами системе), а по мнению Ребристой (2013, стр. 10, рис. 1) – почти в центре северной гипоарктической тундры (= подзона типичных тундр). На циркумполярной карте растительности (CAVM Team, 2003) данный район относится к субзоне D, что соответствует южной полосе типичных тундр в трактовке Матвеевой (1998). Именно такая трактовка принята в нашей работе.

Общее видовое богатство фауны ногохвосток в районе пос. Сеяха несколько уступает фаунам Таймыра, сходным по зональной приуроченности. Например, в среднем течении р. Пясины (Таря, подзона типичных тундр) при аналогичной интенсивности одноразовых учетов было зарегистрировано 117 видов группы (Бабенко, 2013), а в южных тундрах на той же широте, на которой расположен пос. Сеяха (верховья Нижней Агапы, окрестности оз. Ладаннах), – более 120 (Бабенко, 2005). Общее число видов, зарегистрированных в окрестностях пос. Сеяха, составило всего 104 вида, что ближе по богатству к известным конкретным фаунам Европейского севера: 104 вида – Кольский п-ов, пос. Д. Зеленцы; 103 вида – о-в Долгий, Печорское море (Бабенко, 2012). Кроме того, необходимо учитывать, что почти десять видов конкретной фауны окрестностей пос. Сеяха были

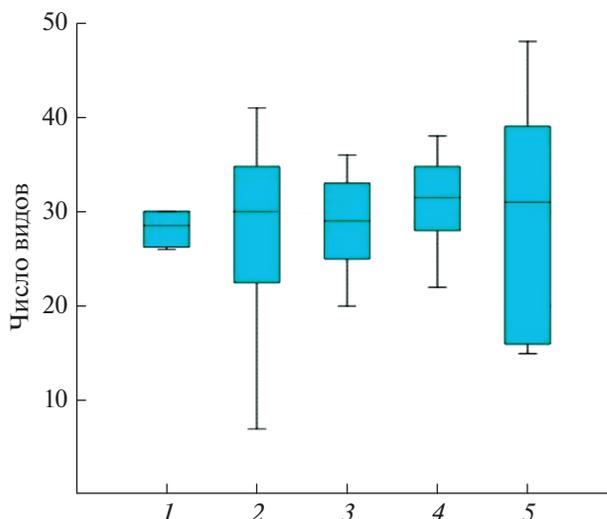
обнаружены лишь в приморских станциях. Большинство из этих обитателей прибрежных биотопов – не облигатные “приморские” формы, они вполне могли бы встретиться во внутренних районах, но сам факт их “отсутствия” (или редкости) здесь достаточно показателен. Несколько обеднен состав фауны Ямала и на родовом уровне: зарегистрировано только 39 родов ногохвосток в сравнении с 54 родами, обнаруженными в тундрах Кольского п-ова, 44 родами на о-ве Долгом (Бабенко, 2012), 46 и 43 родами в тундрах Таймыра (в типичной и южной подзонах, соответственно). Несмотря на всю возможную случайность подобных оценок из-за большой доли одновидовых родов в тундровых фаунах, они, похоже, отражают реальность.

Относительную бедность флоры Ямала обычно связывают с ее молодостью и миграционным происхождением (Ребристая, 2013). Наиболее важной эпохой в формировании современного облика полуострова стал верхний голоцен, поскольку лишь тогда произошло его окончательное поднятие (Добринский, 1995). Во время климатического оптимума голоцена (от 9 до 5 тыс. лет назад) на южном Ямале существовали таежные елово-березовые леса, сменившиеся елово-березовой лесотундрой, а затем тундрой (2–3 тыс. лет назад). Возраст растительности современного тундрового типа подчас оценивается величиной всего в 8–9 столетий (Панова, 1990). Очевидно, не менее бурной была история фаун, в том числе фауны ногохвосток. Тем не менее однозначно связать относительно низкое богатство последней лишь с ее молодостью и миграционной природой, наверное, было бы неправильно, поскольку

ку в целом фауна ногохвосток района совсем не ущербна и по структуре вполне соответствует аналогичным фаунам других арктических регионов Палеарктики со сходной зональной приуроченностью. Можно предположить, что определенную роль при этом могут играть чисто экологические факторы, в частности некоторая монотонность растительного покрова и гидротермические условия обычных для Ямала грунтов с легким механическим составом.

Ямал – пограничный регион, в котором должно проявляться взаимное влияние европейских и сибирских арктических биот. Так, например, по мнению Юрцева (Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994), Ямал – часть Европейско-Западносибирской провинции Арктической флористической области, и по своему составу его флора ближе к флоре востока Большеземельской тундры, чем к таковой Таймыра (Магомедова и др., 2006). Напротив, для животных показано, что в восточно-европейских тундрах “сибирский вклад”, т.е. доля видов с преимущественно сибирским ареалом, может быть весьма значительным (Seebohm, 1880; Штегман, 1938; Еськов, 1988; Городков, 1992; Марусик, 2007) и может даже существенно превышать долю чисто европейских видов в целом ряде ключевых таксонов (Макарова и др., 2019), включая ногохвосток (Babenko et al., 2017). По нашим данным фауна ногохвосток восточного Ямала почти чисто “сибирская”, европейские элементы в ней присутствуют, но их общее число совсем невелико (рис. 4). Тем не менее само наличие подобных видов достаточно показательно.

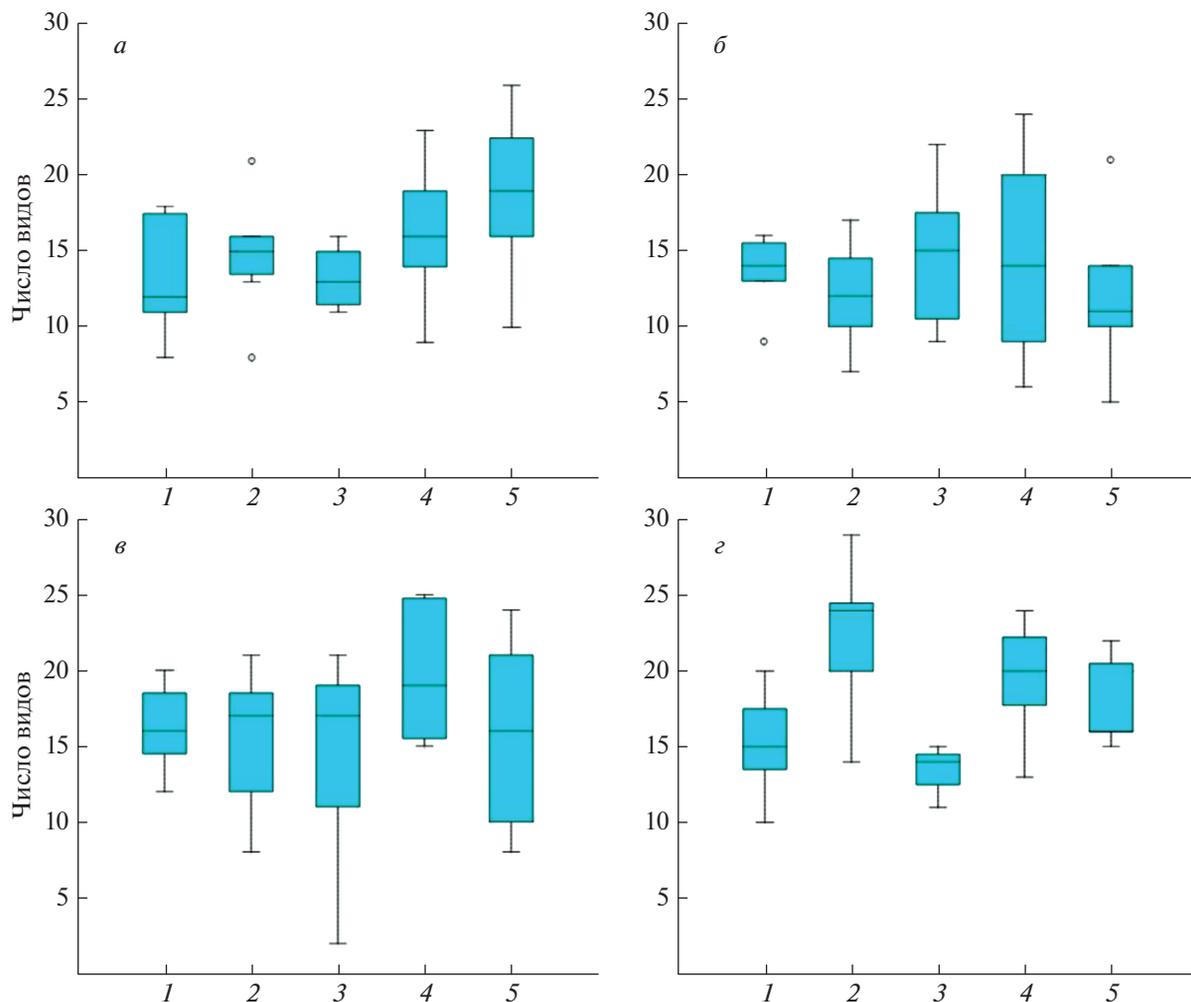
Несмотря на относительно низкое видовое богатство конкретной фауны, общий уровень ценотического разнообразия ногохвосток в районе исследований существенно не отличался от известного для ряда иных тундровых районов Палеарктики со сходной зональной приуроченностью (рис. 8). Такие обобщенные данные, естественно, очень сильно зависят от числа и характера местообитаний, обследованных в том или ином районе. Так, например, низкий уровень варьирования  $\alpha$ -разнообразия на Кольском п-ове, показанный на рис. 8, очевидно представляет собой прямой результат обследования в этом районе всего четырех разных местообитаний. Однако Ямал явно не выпадает из общего диапазона варьирования уровня локального разнообразия и при более строгом подходе (рис. 9), т.е. при учете числа зарегистрированных видов в пересчете на одну пробу в ограниченном наборе однотипных растительных ассоциаций разных районов. Иными словами, уровень локального разнообразия ногохвосток в фоновых сообществах южной половины тундровой зоны – величина довольно стабильная. И группировки ногохвосток Ямала – не исключение из этого правила.



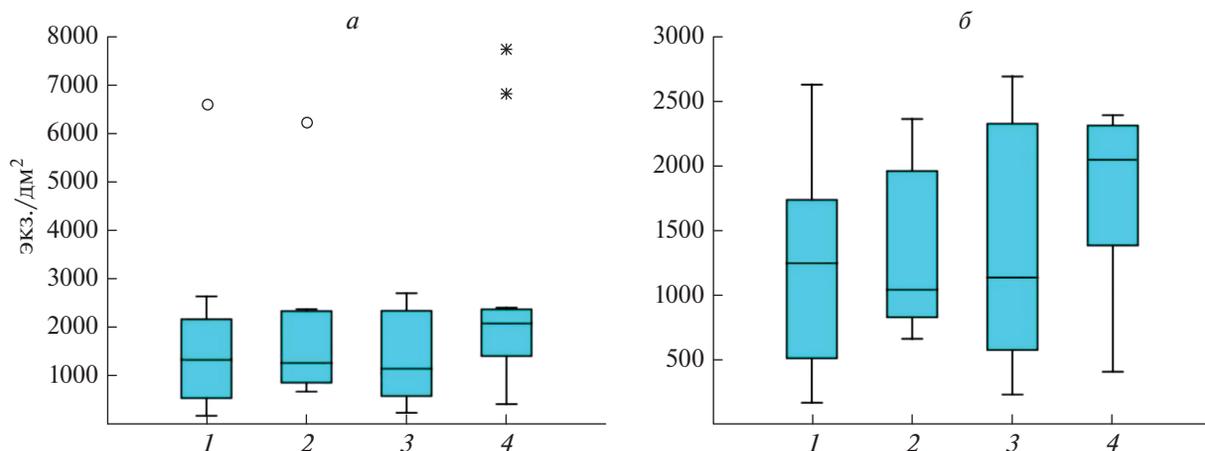
**Рис. 8.** Ценотическое богатство группировок ногохвосток в ряде тундровых районов Палеарктики: 1 – Кольский п-ов, 2 – Югорский п-ов (Амдерма), 3 – п-ов Ямал (Сеяха), 4 – п-ов Таймыр (Тарей), 5 – Чукотка (Певек). На этом и рис. 9–11 показаны медианные значения, 25 и 75% квартили (boxes) и полный диапазон варьирования (“усы”).

Для большинства обследованных растительных ассоциаций окрестностей пос. Сеяха было характерно достаточно высокое обилие ногохвосток, чьи медианные значения заметно превышали обычные для Таймыра (рис. 10а). Особенно хорошо это заметно если не учитывать выпадающие значения (рис. 10б), которые, как правило, характерны лишь для зоогенных станций. Тем не менее при сравнении ограниченного числа аналогичных группировок разных районов такой закономерности не наблюдается (рис. 11), и данные для Ямала не выпадают из общего ряда. Обилие – один из наиболее лабильных показателей структуры почвенных группировок (Кузнецова, 2005), поэтому судить, насколько повышенный уровень численности действительно типичен для данного района Ямала, довольно сложно и, вероятно, преждевременно.

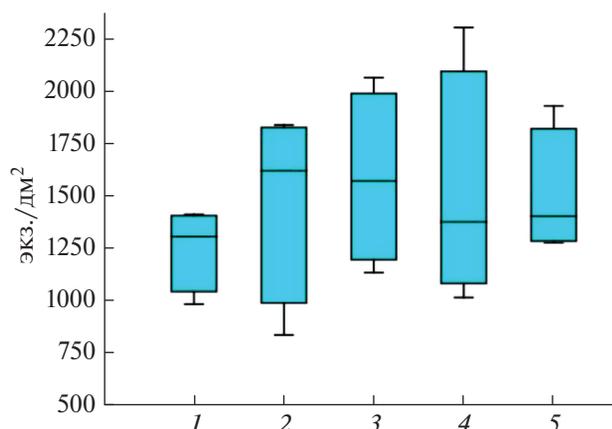
В завершение хотелось бы подчеркнуть, что, несмотря на некоторую обедненность на видовом уровне по сравнению с более восточными районами Палеарктики, группировки ногохвосток обследованного района Ямала, похоже, не обладают специфическими особенностями, в корне отличающими их от аналогичных комплексов тундровой зоны Евразии. По составу и структуре обследованные группировки вполне соответствуют своему зональному положению в пределах южной полосы типичных тундр. Пограничное положение региона между Европой и Азией проявляется в присутствии в фауне небольшого числа западно-палеарктических видов, не играющих,



**Рис. 9.** Число видов в пробе в четырех аналогичных растительных группировках (*a* – зональные, *б* – осоковые болота, *в* – ивняки и ерники, *г* – кустарничковые ассоциации) в разных районах Палеарктики. 1 – Кольский п-ов, 2 – Югорский п-ов (Амдерма), 3 – п-ов Ямал (Сеяха), 4 – п-ов Таймыр (Тарейя), 5 – Чукотка (Певек).



**Рис. 10.** Плотность населения коллембол на Ямале в сравнении с рядом таймырских районов, сходной зональной приуроченности: *a* – полный диапазон варьирования, *б* – без учета выпадающих значений. 1–3 – п-ов Таймыр (Ладаннах, Тарейя, Рагозинка), 4 – п-ов Ямал (Сеяха).



**Рис. 11.** Плотность населения ногохвосток в четырех аналогичных растительных группировках (зональные, осоковые болота, ивняки и кустарничковые ассоциации) в разных районах Палеарктики: 1 – Кольский п-ов, 2 – Югорский п-ов (Амдерма), 3 – п-ов Ямал (Сеяха), 4 – п-ов Таймыр (Тарей), 5 – Чукотка (Певек).

однако, существенной роли в подавляющем большинстве почвенных группировок.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Полевые работы на Ямале выполнялись авторами при поддержке Департамента внешних связей ЯНАО в рамках соглашения с НП “Российским центром освоения Арктики” (Салехард), и мы выражаем благодарность как организации в целом, так и лично ее сотрудникам В.Г. Щербаковой, А.С. Бронникову и И.С. Стяжину за эту возможность. Мы также признательны сотрудникам местной метеостанции, Виталию и Ирине Жарковым, благодаря которым наше пребывание в пос. Сеяха было комфортным, а также своим коллегам А.А. Нехаевой и М.С. Бизину, которые помогали нам выполнять полевые работы.

Работа выполнена в рамках государственной темы № 0109-2019-0006.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Т.Р., Еремин П.К., 1991. Эколого-фаунистический обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск: УрО АН СССР. С. 3–17.
- Бабенко А.Б., 2003. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. 1. Биотопическое распределение видов // Зоологический журнал. Т. 82. № 8. С. 937–952.
- Бабенко А.Б., 2005. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва. 48 с.

- Бабенко А.Б., 2012. Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова // Зоологический журнал. Т. 91. № 4. С. 411–427.
- Бабенко А.Б., 2013. “Коллемболы Западного Таймыра”: сорок лет спустя // Зоологический журнал. Т. 92. № 4. С. 428–444.  
<https://doi.org/10.7868/S0044513413040041>
- Бабенко А.Б., Потапов М.Б., Стебаева С.К., Чернова Н.М., 1994. Определитель коллембол фауны России и сопредельных стран. Семейство Hurogastruridae. Москва: Наука. 336 с.
- Городков К.Г., 1992. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Э.П. Нарчук (ред.). Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). Ленинград: ЗИН АН СССР. С. 45–56.
- Гришина Л.Г., 1985. Панцирные клещи севера Сибири // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. С. 14–24.
- Давыдова М.С., 1988. Новые виды гамазовых клещей, связанных со шмелями // Таксономия животных Сибири. Новосибирск: Наука. С. 18–29.
- Давыдова М.С., Никольский В.В., 1986. Гамазовые клещи Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 125 с.
- Добринский Л.Н. (ред.), 1995. Природа Ямала. Екатеринбург: УИФ Наука. 435 с.
- Еськов К.Ю., 1988. Пауки (Aranei) Средней Сибири // Материалы по фауне Средней Сибири и прилегающих районов Монголии. Москва: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 101–155.
- Капурь И.Я., 2010. Таксономічна структура і типологія регіональних фаун ногохвосток (Collembola) Євразії // Наукові записки Державного природознавчого музею (Львів). № 26. С. 39–50.
- Коробейников Ю.И., 1980. Материалы по фауне жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 38–44.
- Коробейников Ю.И., 1987. Эколого-фаунистическая характеристика жужелиц южного Ямала // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 33–44.
- Ковалев О.Д., Зубрий Н.А., Филиппов Б.Ю., 2017. Экологические факторы и структура населения жужелиц типичных тундр полуострова Ямал // Циркумпольярные исследования. Материалы Молодежной науч. школы в рамках междунар. конф. “Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем” (3 ноября 2017). Архангельск: ФГБУН ФИЦКИА РАН. С. 22–23.
- Кузнецова Н.А., 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. Москва: Прометей. 244 с.
- Линдквист Э.Э., Макарова О.Л., 2011. Два новых циркумпольярных вида клещей рода *Arctoseius* Thor (Parasitiformes, Mesostigmata, Ascidae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 8. С. 923–941.
- Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н., Ребристая О.В., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д., Князев М.С., 2006. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс. 360 с.
- Макарова О.Л., 2000. К изучению клещей рода *Arctoseius* (Parasitiformes, Ascidae) Крайнего Севера. 3. Аре-

- алы и экологические предпочтения видов // Зоологический журнал. Т. 79. № 9. С. 1045–1052.
- Макарова О.Л., 2009. Мезостигматические клещи (Parasitiformes, Mesostigmata) // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника “Пинежский”) (ред. Пучнина Л.В. и др.). Архангельск: Солти. С. 228–239.
- Макарова О.Л., 2012. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Mesostigmata) Европейской Арктики и их ареалы // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 907–927.
- Макарова О.Л., Ермилов С.Г., Юртаев А.А., Мансуров Р.И., 2015. Первые сведения о почвенных клещах (Acari) арктического острова Белый (Северный Ямал, Карское море) // Зоологический журнал. Т. 94. № 8. С. 899–904.  
https://doi.org/10.7868/S0044513415080127
- Макарова О.Л., Ануфриев В.В., Бабенко А.Б., Бизин М.С., Глазов П.М., Колесникова А.А., Марусик Ю.М., Татаринов А.Г., 2019. Фауна Восточно-Европейских тундр: вклад “сибирских” видов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. № 1. С. 59–71.
- Марусик Ю.М., 2007. Пауки (Arachnida: Aranei) азиатской части России: таксономия, фауна, зоогеография. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 36 с.
- Марченко И.И., 2012. Почвенные гамазовые клещи (Acari, Mesostigmata) севера Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. № 6. С. 517–528.
- Матвеева Н.В., 1998. Зональность в растительном покрове Арктики. Санкт-Петербург: БИН РАН. 220 с.
- Мэгарран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир. 184 с.
- Панова Н.К., 1990. Новые данные к палеоэкологии и истории растительности Ямала в голоцене // Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология. VII Всесоюз. совещание, Таллинн. Т. 1. С. 45–46.
- Ребристая О.В., 2013. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. Санкт-Петербург: изд. СПбГЭТУ “ЛЭТИ”. 312 с.
- Рябицев А.В., 1997. Фауна жуков Северного Ямала // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург. С. 85–88.
- Рябицев А.В., 1998. Население и экология жужелиц на севере Ямала. Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук. Лабитнанги, Салехард. 16 с.
- Челноков В.Г., 1977. Новые виды ногохвосток рода *Entomobrya* (Collembola, Entomobryidae) азиатской части СССР // Зоологический журнал. Т. 56. № 7. С. 1030–1037.
- Чернов Ю.И., 1978. Структура животного населения Субарктики. Москва: Наука. 167 с.
- Чернов Ю.И., 1980. Жизнь тундры. Москва: Мысль. 236 с.
- Чернов Ю.И., 1985. Среда и сообщества тундровой зоны // Соколов В.Е. (ред.) Сообщества Крайнего Севера и человек. Москва: Наука. С. 8–22.
- Чернов Ю.И., 1989. Тепловые условия и биота Арктики // Экология. № 2. С. 49–57.
- Чернов Ю.И., Матвеева Н.В., 1979. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Ленинград: Наука. С. 166–200.
- Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Москва–Ленинград: АН СССР. Т. 1. 157 с.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В., 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Ленинград: Наука. С. 9–104.
- Babenko A.B., 1997. The taxonomy and distribution of the genus *Anurida* (Collembola: Neanuridae) in the northern Palaearctic // European Journal of Entomology. V. 94. P. 511–536.
- Babenko A., Fjellberg A., 2006. Collembola septentrionale. A catalogue of springtails of the Arctic regions. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 190 p.
- Babenko A.B., Potapov M.B., Taskaeva A.A., 2017. The collembolan fauna of the East European tundra // Russian Entomological Journal. V. 26. № 1. P. 1–30.
- CAVM Team, 2003. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1 : 7500000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF) Map No. 1. U.S. Fish and Wildlife Service, Anchorage, Alaska.
- Esyunin S.L., Efimik V.E., 1996. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Urals. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 229 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST – Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. 9 p.
- Jordana R., 2012. Synopses on Palaearctic Collembola. V. 7/1. Capbryinae & Entomobryini // Soil Organisms. V. 84. № 1. P. 1–390.
- Lindquist L.L., Makarova O.L., 2012. Review of the mite subfamily Arctoseiinae Evans with a key to its genera and description of a new genus and species from Siberia (Parasitiformes, Mesostigmata, Ascidae) // ZooKeys. V. 233. P. 1–20.
- Pomorski R.J., 1994. Nowe dane o epilitoralnych gatunkach z rodzaju *Anurida* Laboulbene, 1865 w Polsce // Przegląd Zoologiczny. V. 38. № 3–4. P. 273–277.
- Potapov M.B., Babenko A.B., 2000. Species of the genus *Folsomia* (Collembola: Isotomidae) of northern Asia // European Journal of Entomology. V. 97. P. 51–74.
- Potapov M., Gulgenova A., Babykina M., 2016. Isotomidae (Collembola) of Buryat Republic. III. The genera *Vertagopus* and *Agrenia*, with a note on 'Claw index' // Zootaxa. V. 4088. № 1. P. 112–128.
- Potapov M., Janion-Scheepers Ch., 2019. Longitudinal invasions of Collembola within the Palaearctic: new data on non-indigenous species // Abstracts of the 10th International Seminar on Apterygota. Paris, France. P. 46.
- Rusek J., 1970. Zwei neue Collembolen-Arten von den Überschwemmungswiesen in Südmähren // Věstník Československé Společnosti Zoologické. V. 34. № 4. P. 309–316.
- Rusek J., 1977. Collembola // Check list Enumeratio Insectorum Bohemoslovakiae (Dlabola J., Ed.). Acta Fau-

- nistica Entomologica Musei Nationalis Pragae. V. 15. Suppl. 4. P. 11–17.
- Rusek J., 1995. Collembola // Terrestrial Invertebrates of the Pálava Biosphere Reserve of UNESCO (Rozkosny R. & Vanhara J., Eds). Folia facultatis scientiarum naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis. Biologia. V. 92. P. 103–109.
- Seebohm H., 1880. Siberia in Europe: a visit to the valley of the Petchora, in North-East Russia, with description of the natural history, migration of birds, etc. London, John Murray, 311 p.
- Skarżyński D., Pomorski R.J., 1995. *Anurida uniformis* Gisin, 1953 nowy dla Polski gatunek skoczogonki (Collembola, Neanuridae) // Przegląd Zoologiczny. V. 39. № 1–2. P. 105–110.
- Tanasevitch A.V., Koponen S., Kaarlejarvi E., 2009. Small collection of spiders (Aranei) from the Polar Urals and Yamal Peninsula, Russia // Arthropoda Selecta. V. 17. № 3–4. P. 185–190.
- Tanasevitch A.V., Rybalov L.B., 2015. Fauna and distribution of spiders (Aranei) of the arctic tundra in northern Yamal Peninsula, Russia // Arthropoda Selecta. V. 24. № 2. P. 215–230.  
<https://doi.org/10.15298/arthsel.24.2.08>
- Vasenkova N.V., Kuznetsova N.A., 2022. A multi-scale approach to assessing the structure of Collembola diversity in the boreo-nemoral forests of the Russian Plain // Nature Conservation Research (in press).
- Yurtsev B.A., 1994. Floristic division of the Arctic // The Journal of Vegetation Science. V. 5. № 6. P. 765–776.

### ПРИЛОЖЕНИЕ

Полный список видов ногохвосток, зарегистрированных в районе исследования

#### Onychiuridae

- Oligaphorura absoloni* (Börner 1901)  
*Oligaphorura groenlandica* (Tullberg 1877)  
*Oligaphorura ursi* (Fjellberg 1984)  
*Hymenaphorura anatolii* Pomorski 2001  
*Hymenaphorura sibirica* (Tullberg 1876)  
*Protaphorura jacutica* (Martynova 1976)  
*Protaphorura pjasinae* (Martynova 1976)<sup>1</sup>  
*Protaphorura stogovi* Pomorski 1993  
*Protaphorura subarctica* (Martynova 1976)  
*Protaphorura taimyrica* (Martynova 1976)  
*Protaphorura tundricola* (Martynova 1976)  
*Supraphorura furcifera* (Börner 1901)

#### Hypogastruridae

- Cosberella navicularis* (Schött 1893)  
*Hypogastrura assimilis* (Krausbauer 1898)

- Hypogastrura concolor* (Carpenter 1900)  
*Hypogastrura fjellbergi* Babenko et Bulavintsev 1993  
*Hypogastrura lapponica* (Axelson 1902)  
*Hypogastrura spei* Babenko 1994  
*Hypogastrura tullbergi* (Schäffer 1900)  
*Hypogastrura viatica* (Tullberg 1872)  
*Ceratophysella czelnokovi* Martynova 1978  
*Ceratophysella denticulata* (Bagnall 1941)  
*Ceratophysella longispina* (Tullberg 1876)  
*Ceratophysella palustris* Martynova 1978  
*Ceratophysella scotica* (Carpenter et Evans 1899)  
*Schaefferia czernovi* (Martynova 1978)  
*Willemia anophthalma* Börner 1901  
*Willemia denisi* Mills 1932  
*Willemia similis* Mills 1934

#### Brachystomellidae

- Brachystomella parvula* (Schäffer 1896)

#### Neanuridae

- Friesea mirabilis* (Tullberg 1871)  
*Friesea quinquespinosa* (Wahlgren 1900)  
*Friesea truncata* Cassagnau 1958  
*Micranurida* sp. aff. *balta* Fjellberg 1998  
*Micranurida pygmaea* Börner 1901  
*Anurida alpina* Agrell 1939  
*Anurida azurea* Babenko 1997  
*Anurida balatovae* Rusek 1970  
*Anurida decemoculata* Hammer 1953  
*Anurida ellipsoides* Stach 1949  
*Anurida palustris* Babenko 1997  
*Anurida papillosa* (Axelson 1902)  
*Pseudachorutes andrei* Weiner et Najt 1985  
*Endonura reticulata* (Axelson 1905)  
*Kalanura babenkoi* Smolis 2007  
*Morulina gigantea* (Tullberg 1876)

#### Isotomidae

- Folsomia binoculata* (Wahlgren 1899)  
*Folsomia bisetosa* Gisin 1953  
*Folsomia borealis* Potapov et Babenko 2000  
*Folsomia ciliata* Babenko et Bulavintsev 1993  
*Folsomia cryptophyla* Potapov et Babenko 2000  
*Folsomia longidens* Potapov et Babenko 2000  
*Folsomia manolachei* Bagnall 1939  
*Folsomia microchaeta* Agrell 1939  
*Folsomia palaeartica* Potapov et Babenko 2000  
*Folsomia quadrioculata* (Tullberg 1871)  
*Folsomia rossica* Potapov et Dunger 2000  
*Folsomia sexoculata* (Tullberg 1871)  
*Folsomia taimyrica* Martynova 1973  
*Folsomia vasilyevi* Berezina et Potapov 2013  
*Scutisotoma subarctica* (Gisin 1950)

<sup>1</sup> В обследованном районе в основном встречается форма с 33/022-3/33342 дорсальными псевдоцеллями (= *P. boedvarssonii* Pomorski 1993), типичная *P. pjasinae* с 2 + 2 рсо на задней поверхности головы относительно редка. Эти виды считаются синонимами на сайте [www.collembola.org](http://www.collembola.org), что формально не опубликовано, а основано на личном мнении Я. Поморского (2002, J. Pomorski, in litt.)

*Tetracanthella wahlgreni* Axelson 1907  
*Metisotoma grandiceps* (Reuter 1891)  
*Pachyotoma miserabilis* Potapov in Babenko et al. 2017  
*Parisotoma ekmani* (Fjellberg 1977)  
*Parisotoma longa* (Potapov 1991)  
*Parisotoma notabilis* (Schäffer 1896)  
*Parisotoma reducta* (Rusek 1984)  
*Desoria alaskensis* (Fjellberg 1978)  
*Desoria atkasukiensis* (Fjellberg 1978)  
*Desoria breviseta* Potapov in Babenko et al. 2017  
*Desoria fennica* (Reuter 1895)  
*Desoria neglecta* (Schäffer 1900)  
*Desoria propinqua* (Axelson 1902)  
*Desoria tolya* Fjellberg 2007  
*Desoria tshernovi* (Martynova 1974)  
*Desoria violacea* (Tullberg 1877)  
*Isotoma anglicana* Lubbock 1862  
*Isotoma gorodkovi* Martynova 1970  
*Isotoma cf. viridis* Bourlet 1839  
*Isotomurus chaos* Potapov et Babenko 2012  
*Isotomurus stuxbergi* (Tullberg 1877)  
*Pseudisotoma sensibilis* (Tullberg 1877)  
*Vertagopus asiaticus* Potapov, Gulgenova et Babykina 2016  
*Vertagopus pseudocinereus* Fjellberg 1975

**Orchesellidae**

*Corynothrix borealis* Tullberg 1877

**Entomobryidae**

*Entomobrya corticalis* (Nicolet 1842)

*Lepidocyrtus cf. lignorum* (Fabricius 1775)

*Lepidocyrtus cf. violaceus* (Geoffroy in Fourcroy 1785)

**Tomoceridae**

*Tomocerina minuta* (Tullberg 1877)

**Neelidae**

*Megalothorax* sp.1

*Megalothorax* sp.2

**Sminthuridae**

*Sphaeridia leutrensis* Dunger et Bretfeld 1989

*Sphaeridia pumilis* (Krausbauer 1898)

*Sminthurides aquaticus* (Bourlet 1842)

*Sminthurides armatus* Bretfeld 2000

*Sminthurides malmgreni* (Tullberg 1876)

*Sminthurides parvulus* (Krausbauer 1898)

*Sminthurides schoetti* Axelson 1903

*Sminthurides cf. signatus* (Krausbauer 1898)

*Stenacidia violacea* (Reuter 1881)

**Arrhopalitidae**

*Pygmarrrhopalites principalis* (Stach 1945)

**Katiannidae**

*Sminthurinus alpinus* Gisin 1953

**Bourletiellidae**

*Heterosminthurus putoranae* Bretfeld 2000

## PECULIARITIES OF THE COLLEMBOLAN FAUNA AND ASSEMBLAGES (HEXAPODA, COLLEMBOLA) OF EASTERN YAMAL

A. B. Babenko<sup>1, \*</sup>, M. D. Antipova<sup>1, \*\*</sup>

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

\*e-mail: lsdc@mail.ru

\*\*e-mail: antimar.2410@gmail.com

Collembolan assemblages in the vicinity of Seyakha, a settlement located on the banks of Ob Bay in the central part of the Yamal Peninsula, were surveyed. A total of 104 springtail species from 39 genera and 13 families were revealed in 13 different plant associations reflecting the vegetation diversity of this tundra region. An analysis performed indicates this local fauna to be somewhat impoverished compared to those of Central Siberian subzonal analogues. At the same time, the collembolan assemblages in most plant associations of the part of the Yamal Peninsula surveyed show no noticeable features that make them clearly distinguished from similar complexes in other regions of the southern half of the tundra belt. Both the composition and structure of the collembolan assemblages studied are quite consistent with their zonal position. The Yamal Peninsula lying between Europe and Asia is peculiar only in the presence in the local collembolan fauna of a small number of Western Palaearctic species. However, none of these species plays a significant role in any of the assemblages surveyed.

*Keywords:* springtails, Western Siberia, typical tundra subzone, structure of soil assemblages

УДК 595.763.33

## НОВЫЕ СИНОНИМЫ *COPROPHILUS (ZONYPTILUS) ALTICOLA* FAUVEL 1904 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE)

© 2022 г. М. Ю. Гильденков\*

Смоленский государственный университет,  
Смоленск, 214000 Россия

\*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Поступила в редакцию 14.09.2021 г.

После доработки 14.11.2021 г.

Принята к публикации 17.11.2021 г.

Изучены типовые материалы трех видов рода *Coprophilus* Latreille 1829 и серийный материал *C. (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904 из Непала, Северной Индии и Китая, провинций Юннань, Сычуань и Шэньси. Установлено, что *C. (Z.) subplagiatus* Cameron 1928 и *C. (Z.) difformis* Smetana 1998 являются младшими синонимами *C. (Z.) alticola* Fauvel 1904.

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

**DOI:** 10.31857/S0044513422070054

Статья является продолжением работ автора по таксономии и номенклатуре рода *Coprophilus* (Гильденков, 2015а, 2019, 2019а, 2020, 2020а, 2022; Gildenkov, 2016, 2017а).

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 этикетках типового материала знак “|” обозначает конец строки. Фотографии получены на Canon EOS 5D Mark III с объективом Canon MP-E 65 mm, использована технология extended focus. Карта создана с помощью программы MapCreator 2.0. В описании используются размеры (мм), которые обозначаются следующим образом: LB – общая длина тела (от основания верхней губы до вершины брюшка), LH – длина головы (от основания верхней губы до перетяжки шеи по средней линии головы), WH – максимальная ширина головы с глазами, LP – длина переднеспинки, WP – максимальная ширина переднеспинки, LE – длина надкрылий от плеча до заднего края, WE – максимальная ширина надкрылий.

Места хранения материала обозначены следующим образом: BNHM – Британский музей естественного исторического музея, Лондон, Великобритания (Natural History Museum); cMG – личная коллекция автора, Смоленск, Россия (private collection of Mikhail Gildenkov, Smolensk); cMSch – личная коллекция Михаэля Шульке, Берлин, Германия (private collection of Michael Schülke, Berlin); cVA – личная

коллекция Фолкера Ассинга, Ганновер, Германия (private collection of Volker Assing, Hannover); cYSh – личная коллекция Ясучи Шибаты, Маида, Токио, Япония (private collection of Yasutoshi Shibata, Machida, Tokyo); IRSNB – Королевский бельгийский институт естественных наук, Брюссель, Бельгия (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique); HNHM – Венгерский музей естественного исторического музея, Будапешт, Венгрия (Hungarian Natural History Museum); MHNG – Женевский музей естественного исторического музея, Швейцария (Muséum d’Histoire Naturelle Geneva); NHMW – Музей естественного исторического музея Вены, Австрия (Naturhistorisches Museum Wien); NME – Музей естественного исторического музея Эрфурта, Германия (Naturkundemuseum Erfurt); SMNS – Государственный музей естественного исторического музея, Штутгарт, Германия (Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart).

*Coprophilus alticola* Fauvel 1904 был описан (Fauvel, 1904: 93) из Индии, штата Химачал-Прадеш: “Himalaya: Simla, juillet”. Фавель описал этот вид в подроде *Coprophilus* по нескольким экземплярам, о чем свидетельствует запись о размерах: “Long., 6–7 1/2 mill.”. Нами изучены два синтипы (рис. 1а, 1б; 3а, 3б). В связи с необходимостью уточнения статуса ряда таксонов в роде *Coprophilus*, для *C. alticola* следует обозначить лектотип. В качестве лектотипа обозначен мелкий экземпляр (рис. 1а; 3а) как более соответствующий по размерам и окраске большинству изученных нами экземпляров *C. alticola*. Ранее Ласло Тот изучал эти синтипы и поставил этикетку лектотипа для более крупного экземпляра (рис. 1б; 3б).

Однако эта этикетка не имеет номенклатурного значения, так как обозначение не было опубликовано, а мы обозначаем этот экземпляр в качестве паралектотипа. В первом описании *C. alticola* сравнивается со сходным по размерам, хорошо известным тогда из Европы *Coprophilus striatulus* (Fabricius 1792). При этом указывается, что новый вид намного ярче, почти медно-красный, пестро окрашенный: "... multo nitidior, vix aeneus tinctus ..." и скульптура поверхности переднеспинки значительно менее выражена, чем у *C. striatulus*, лишь с двумя небольшими ямками: "... disco haud sculpturato, foveis duabus tantum mediocribus medio longe ante basin impresso; ...". *C. Coprophilus (Zonyptilus) reitteri* Luze 1904, описанным (Luze, 1904: 69) всего на два месяца раньше из горных районов Казахстана, *C. alticola* не сравнивается, иначе было бы ясно, что эти два вида очень близки и должны относиться к одному подроду (Гильденков, 2022: рис. 1а). С того времени *C. alticola* оставался малоизвестным видом (Herman, 2001: 1312; Schülke, Smetana, 2015: 766) и указывался в подроде *Coprophilus*. В своей работе по фауне Индии Кэмерон (Cameron, 1930: 172) просто повторил описание Фовеля, прямо указав, что характеристика *C. alticola* основана на экземплярах Фовеля: "Simla. In July (ex Fauvel)". В описании Кэмерона впервые появляется утверждение о слабом металлическом блеске: "... with slight metallic reflex". Кэмерон так же сравнивает *C. alticola* с *C. striatulus* и указывает в качестве основного признака наличие зубчатого бокового края переднеспинки: "Sides of thorax crenulate". При этом подрод *Coprophilus* противопоставляется другому подроду — *Zonyptilus* (в оригинале *Zonoptilus*), у представителей которого боковой край переднеспинки не зубчатый: "Sides of thorax even". В подроде *Zonyptilus* Кэмерон (Cameron, 1930: 172–173) дает признаки двух видов: *C. (Z.) burphuensis* Champion 1925 и *C. (Z.) subplagiatus* Cameron 1928. Последнего из них, сравнивая с *C. burphuensis*, Кэмерон описал с Тибета, с территории Джелеп-ла (Cameron, 1928: 558), по самке (рис. 2а; 3с). Поскольку прямого указания на единственный экземпляр, использованный в описании, у Кэмерона нет, мы не можем считать его голотипом по монотипии и обозначаем лектотип *C. subplagiatus*. В качестве важного диагностического признака *C. subplagiatus* (рис. 2а) в первоописании указана окраска надкрылий — красноватых, с черным основанием и черноватыми пятнами по краям: "... the elytra reddish, the base and suture black, and large indeterminate lateral spot blackish.". У *C. burphuensis*, описанного (Champion, 1925: 106) из высокогорного района индийского штата Уттаракханд — "Burphu, Gori Valley, E. Kumaon, alt. 11,500 ft.", надкрылья (Гильденков, 2022: рис. 1б, голотип) целиком черно-бурые. Отметим, что *C. burphuensis* был сведен нами в синоним к *C. reitteri* (Гильден-

ков, 2022), который имеет более или менее выраженный зубчатый край переднеспинки и одноцветные черно-бурые надкрылья (Гильденков, 2022). В 1970 г. *C. alticola* был указан (Abdullah, Qadri, 1970: 120) для Западного Пакистана как единственный для данной территории представитель подрода *Coprophilus* с характерным зубчатым краем переднеспинки. При этом снова отмечено, что *C. alticola* более светлый, чем *C. burphuensis* и с небольшим металлическим блеском (мы понимаем это как цитату по Cameron, 1930: 172). Очевидно, что типовой материал для *C. alticola* авторами не изучался. В 1976 г. Отто Ширпельц дает описание *Coprophilus (Zonyptilus) nepalensis* Scheerpeltz 1976 и определительный ключ для трех других видов *Coprophilus*, известных с Гималаев (Scheerpeltz, 1976: 14–17): *C. alticola*, *C. burphuensis*, *C. subplagiatus*. Вновь *C. alticola* противопоставляется остальным видам как представитель подрода *Coprophilus*, и впервые для *C. alticola* появляется странная характеристика окраски — полностью черный, обычно с голубоватым металлическим отливом: "Ganz schwarze, meist einen bläulichen Metallschimmer ...". Очевидно, что типовой материал для *C. alticola* Шееерпельцем так же не изучался. С Тайваня в подроде *Zonyptilus* был описан *C. (Z.) difformis* Smetana 1998 (рис. 2б; 3д). Алеш Сметана (Smetana, 1998) дал новому виду очень подробную характеристику с многочисленными иллюстрациями, в этой же работе он восстановил валидное название подрода — *Zonyptilus*, не *Zonoptilus*. При этом *C. difformis* сравнивается с другим видом — *Coprophilus* (s. str.) *formosanus* Shibata 1993, который описан с Тайваня и который, как типичный представитель подрода *Coprophilus*, имеет совершенно иное строение (Shibata, 1993; Smetana, 1998; Gildenkova, 2017).

Ранее мы уже неоднократно обсуждали значительную внутривидовую изменчивость в роде *Coprophilus* Latreille 1829, что определяет высокое таксономическое значение строения гениталий самцов (Гильденков, 2015, 2015а, 2019, 2019а, 2020, 2020а, 2021, 2022; Gildenkova, 2016, 2017, 2017а). Нами изучены типовые материалы для всех указанных выше видов и, кроме того, многочисленные экземпляры *Coprophilus* из Непала, Северной Индии и Китая, провинций Юннань, Сычуань и Шэньси, что позволило прийти к новому пониманию объема *C. alticola*.

***Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904**  
(рис. 1а–1с; 2а–2е; 3а–3д; 4)

*Coprophilus (Zonoptilus) alticola* Fauvel 1904: 93.

= *Coprophilus (Zonoptilus) subplagiatus* Cameron 1928: 558, **syn. n.**

= *Coprophilus (Zonyptilus) difformis* Smetana 1998: 154, **syn. n.**

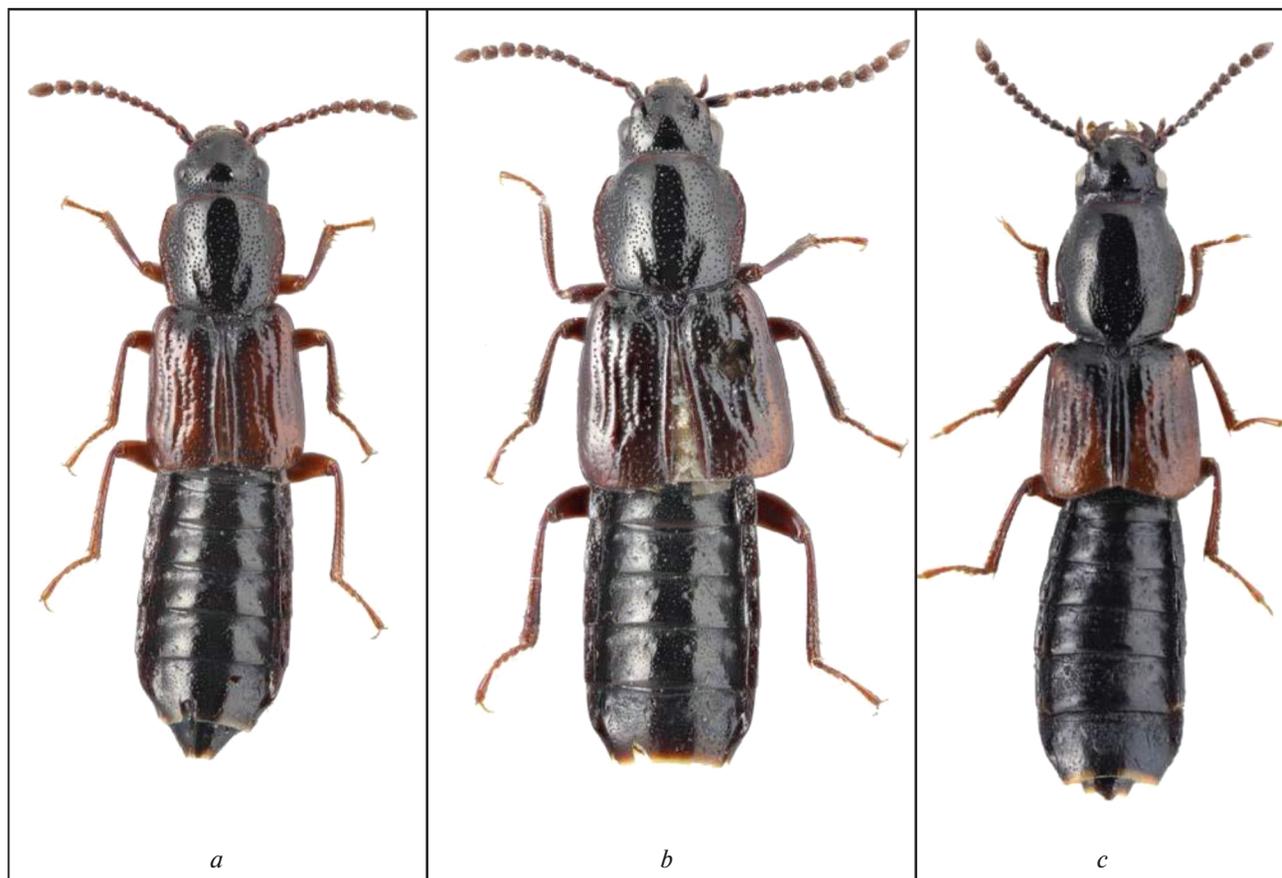


Рис. 1. *Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904, внешний вид дорсально: *a* – лектотип; *b* – паралектотип; *c* – самец, Китай, провинция Юннань.

Материал типовой. *Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904: Лектотип (обозначается здесь) (рис. 1*a*; 3*a*): ♀ [LB = 6.2 – LH = 0.64 – WH = 0.99 – LP = 1.22 – WP = 1.27 – LE = 1.66 – WE = 1.62], Индия, штат Химачал-Прадеш, Шимла “Simla vii 96” “Coll. et det. A. Fauvel | *Coprophilus alticola* Fvl. | R.I.Sc.N.B. 17.479” “Paralectotypus *C. Zonyptilus alticola* Fauvel, 1904 | det. dr. Tóth L. 1990” “Syntype” “Lectotypus *Coprophilus alticola* Fauvel, 1904 | des. M. Gildenkov, 2016” “*Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel, 1904 | det. M. Gildenkov, 2016” (IRSNB). Паралектотип (рис. 1*b*; 3*b*): ♀ [LB = 7.5 – LH = 0.76 – WH = 1.14 – LP = 1.52 – WP = 1.63 – LE = 2.12 – WE = 2.16], “Simla vii 96” “*alticola* Fvl.” “R.I.Sc.N.B. 17.479 | *Coprophilus* | Coll. et det. A. Fauvel” “Lectotypus ♀ *C. Zonyptilus alticola* Fauvel, 1904 | det. dr. Tóth L. 1990” “Syntype” “Paralectotypus *Coprophilus alticola* Fauvel, 1904 | des. M. Gildenkov, 2016” “*Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel, 1904 | det. M. Gildenkov, 2016” (IRSNB).

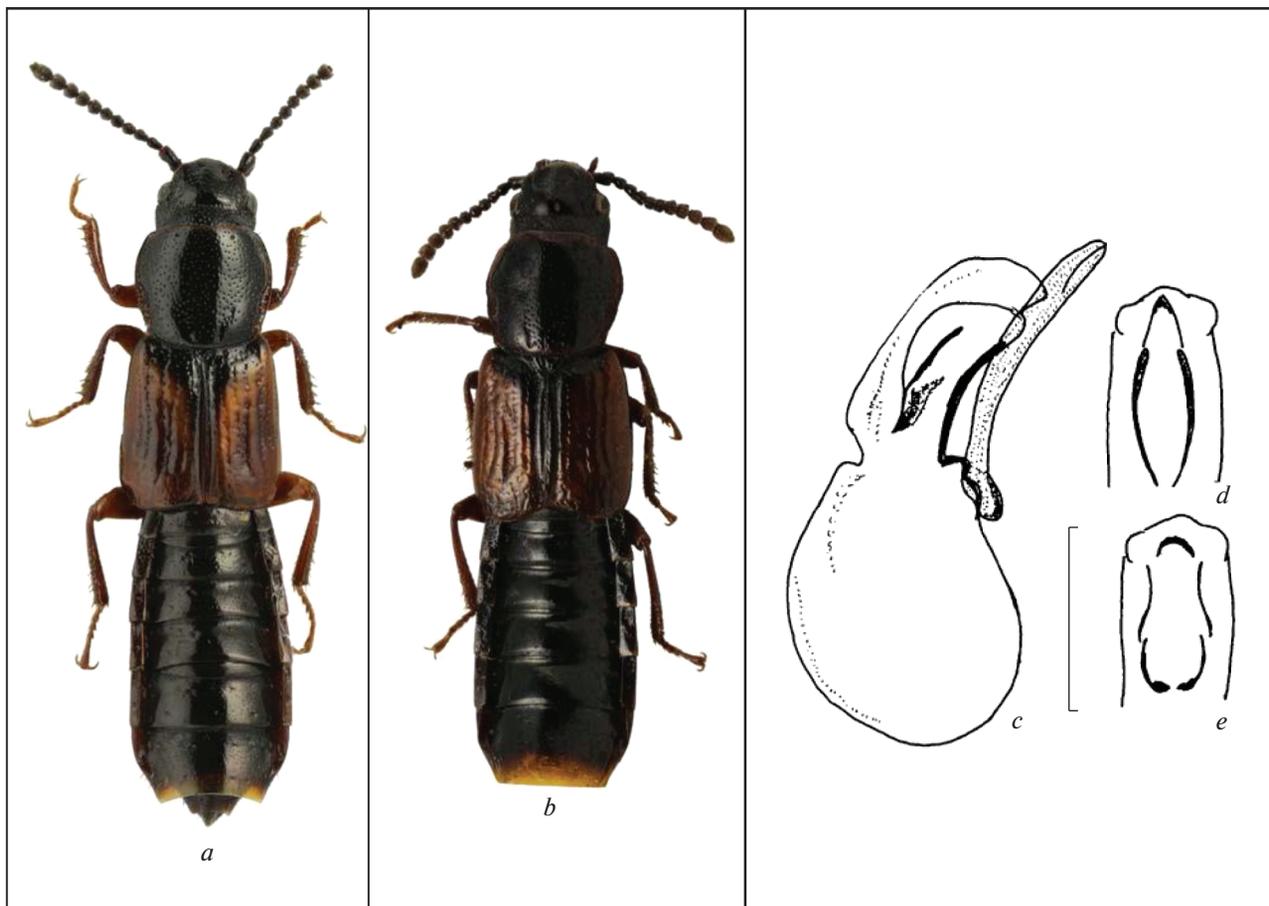
*Coprophilus (Zonyptilus) subplagiatus* Cameron 1928: Лектотип (обозначается здесь) (рис. 2*a*; 3*c*): ♀ [LB = 5.8 – LH = 0.63 – WH = 0.90 – LP = 1.10 –

– WP = 1.23 – LE = 1.54 – WE = 1.46], Китай, Тибетский автономный район (Сицзан), Джелеп-ла “Jelap La: Tibetan side. 13000 ft. 1-iv. 1924. Maj. R.W.G. Hingston.” “Type” “*C. subplagiatus* Cam. TYPE” “M.Cameron. Bequest. B.M. 1955-147” “Lectotypus *Coprophilus (Zonyptilus) subplagiatus* Cameron, 1928 | des. M. Gildenkov, 2014” “pr. *Coprophilus (Zonyptilus) (reitteri) subplagiatus* Cameron, 1928 | det. M. Gildenkov, 2014” (BNHM).

*Coprophilus (Zonyptilus) difformis* Smetana 1998: Паратип (рис. 2*b*; 3*d*): 1♀ [LB = 5.9 – LH = 0.72 – WH = 0.94 – LP = 1.17 – WP = 1.30 – LE = 1.54 – WE = 1.54], Тайвань, округ Наньтоу “TAIWAN Nantou Hsien Yushan N[ational].P[ark]. W slope blw. Yushan M[ountain]. P[ea]k. 3720m 15.V.1991 A. Smetana [T 81]” “PARATYPE *Coprophilus difformis* A. Smetana 1997” “*Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel, 1904 | det. M. Gildenkov, 2016” (cYSh).

Другой материал. *Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904 (рис. 1*c*; 2*c*, 2*d*):

Индия: 1♀ “N-INDIA: Uttaranchal state ca. 30 km N Bageshwar SE Dakhuri vill. 2600–2800 m, 25.–26.6.2003 leg. Z. Kejval & M. Trýzna” (NHMW).



**Рис. 2.** *Coprophilus (Zonyptilus)* spp.: *a* – *C. subplagiatus* Cameron 1928, внешний вид дорсально, лектотип; *b* – *C. difformis* Smetana 1998, внешний вид дорсально, паратип; *c* – *C. alticola* Fauvel 1904, Китай, Юннань, эдеагус латерально; *d* – *C. alticola* Fauvel 1904, Китай, Юннань, вершина эдеагуса дорсально; *e* – *C. reitteri* Luze 1904, Таджикистан, вершина эдеагуса дорсально. Масштаб (*c, d, e*): 0.25 мм.

**Непал:** 1♀ “NEPAL-Expeditionen Jochen Martens” “387 Sankhus Sabha Distr., Kangla Khola E Thudam, dwarf Rhododendron, rock debris, 4100–4200 m 24–25 May 88 MARTENS & SCHAWALLER” (cMG); 1♀ “NEPAL-Expeditionen Jochen Martens” “369 Taplejung Distr., descent from Pass Deorali to Hellok, 2800–2600 m, mature mixed forest 17 May 88 MARTENS & SCHAWALLER” (SMNS); 1♀ “NEPAL: Khumbu Himal Umg[ebung]. Pangpoche, 3750 m u. Stein, 27.3.91, ERBER” (cVA); 1♂ “NEPAL, Mahakali/Darchula vic. Thaisain, around Brum (holy) lake, 20.VI.2017 29°52'16" N, 80°41'21" E 3600 m, leg. A. Weigel #17-09” “collection NATURKUNDE-MUSEUM ERFURT” (NME); 3♀♀ “NEP: Mahakali/Darchula vic. Sitaula, Kopu Lekh Kulanga Khola, 3500 m” “29°53'41" N, 80°44'38" E 21.VI.2017, leg. A. Weigel river valley, by light #17-10” “collection NATURKUNDE-MUSEUM ERFURT” (NME; 1♀ – cMG); 1♂ “NEPAL, Solu Khumbu S Dudh Kund 44–4600 m 27°42' N, 86°35' E, 25.V.2013, leg. Schmidt” “collection

NATURKUNDE MUSEUM ERFURT” (cMG); 1♂ “NEPAL Nuwakot Dis. betw. Ghopte and Thare Pati 3200 m 23–26.IV. 85 A.Smetana” (cMG); 1♀ “NEP: Mahakali/ Darchula vic. Sitaula, Kopu Lekh Kulanga Khola, 3500 m 29°53'04" N, 80°44'38" E, 21.VI.2017, leg. A. Kopetz river valley, by light #17-10” “collection NATURKUNDE-MUSEUM ERFURT” (NKME).

**Китай (Юннань):** 2♂♂, 2♀♀ “CHINA Yunnan Dali Bai Aut. Pref. Diancang Shan, pass 43 km NW Dali, 25°59'33.5" N, 99°52'12.5" E 3104 m, pasture and shrubs, litter, moss and mushrooms sifted, 23.VIII.2009, leg. M. Schülke [CH09-01]” (cMSch; 2♂♂, 1♀ – cMG); 1♀ “CHINA (Yunnan) Dali Bai Auton. Pref. Diancang Shan, pass 43 km NW Dali W pass, 3078 m 25°59'35" N/99°52'06" E, (Rhodod[endron]., oaks, bamboo, under stones) 29.V.2007, D.W.Wrase [08]” (cMSch); 1♀ “CHINA: N-Yunnan [C03-12] Zhongdian Co., pass 28 km ESE Zhongdian, devastated primary forest with young Abies, Larix, Betula, Rhodod[endron]., 27°43.9' N, 99°58.2' E, 3700–3750 m, 22.VIII.2003, leg. M. Schülke”

(cMSch); 1♀ “CHINA: N- Yunnan [C2005-05A] diqing Tibet. Aut. Pref., Zhongdian Co., Xue Shan near lake 23 km S Zhongdian, 3895 m” “27°37.1' N, 99°38.5' E, devast[ated] mixed forest, meadows, lake border, leaf litter, dead wood sifted, 6.VI.2005, leg. M. Schülke [C2005-05A]” (cMG); 1♂, 2♀♀ “CHINA Yunnan pass 15 km S from Liziping, 20-21.6.2005 Ivo Jeniš lgt.” (HNHM; 1♂ – cMG); 1 ex. “CHINA Yunnan pass 15 km S from Liziping, 20-21.6.2005 Ivo Jeniš lgt.” (cMG); 1♀ “CHINA Yunnan Pass 50 km W from Judian, 10-13.6.2005 Ivo Jeniš lgt.” (cMG); 1♂ “P.R. CHINA: Yunnan Lijiang Yu Long Mt KIB/RBGE Res. Stn. July 2009, 3200 m. A.C. Galsworthy” “BMNH{E} 2009-127 A.C. Galsworthy” (BNHM). **Китай (Сычуань):** 1♀ “CHINA Sichuan Erlangshan Mts., E Luding, 2600-2700 m, 14.-15.VI.2003 leg. S. Murzin” (cMG); 1♂ “CHINA: N-Sichuan Minshan Mts., Baima pass, 3000 m. 5-20.VII.2005, leg. M. Schülke” (cMG); 1♂ “China S Sichuan S Xichang Mt. Luoji 2300-2500 litter 16-24.07.96 Kurbatov” (MHNG). **Китай (Шэньси):** 1♀ “CHINA S-Shaaxi Qin Ling Shan 108.47 E, 32.51 N, Mountain W Pass at autoroute km 70, 47 km S Xian 2500-2600 m, sifted 26.-27.08.1995, leg. A. Pütz” (cMG); 1♀ “CHINA S-Shaanxi (Daba Shan) mountain range N pass 22 km NW Zhenping, 32°01' N, 109°21' E, 2850 m, 14.VII.2001, leg. M. Schülke [C01-12]” “N-slope near mountain top. Abies, bushes, dead wood, (sifted) [C01-12]” “Sammlung M. Schülke Berlin” (cMSch).

Переописание. Самец (рис. 1c; 2c, 2d), Китай, Юннань, “CHINA Yunnan pass 15 km S from Liziping, 20-21.6.2005 Ivo Jeniš lgt.” (cMG) [LB = 6.7 – LH = 0.67 – WH = 0.94 – LP = 1.49 – WP = 1.30 – LE = 1.59 – WE = 1.60]. Тело слабо выпуклое, покровы довольно блестящие. Голова, переднеспинка, брюшко и антенны черные, при этом окантовка переднеспинки, вершины антеннальных бугорков и вершины 1-6 члеников антенн – красно-бурые; надкрылья красно-бурые с черным треугольным пятном, идущим от плеч по шву к вершине надкрылий (рис. 1c), и зачерненными размытыми пятнами на каждом надкрылье по бокам в их средней части (рис. 1c); ноги красно-бурые.

Голова поперечная, ширина в области глаз равна ширине в области висков. Глаза небольшие, слабо выпуклые; виски не расширяются к основанию головы. На уровне заднего края глаз проходит глубокая поперечная борозда (рис. 1c). У вершины внутреннего края антеннальных бугорков имеются продольные овальные вдавления. Поверхность головы довольно четко, мелко и довольно редко пунктирована. Пунктировка не равномерная, точки располагаются на разном расстоянии друг от друга; диаметр точек немного превосходит диаметр фасетки глаза; расстояния между точками сильно различаются, но значительно больше их диаметра, промежутки гладкие,

блестящие (рис. 1c). Антенны довольно длинные. Первый членик удлиненный, цилиндрический, его длина более чем в 2 раза превосходит наибольшую ширину; 2-й членик удлиненный, конусовидный, его длина примерно в 2 раза превосходит наибольшую ширину, он значительно короче и уже 1-го; 3-й – конусовидный, строением сходен со 2-м; 4-6-й членики сходного строения и размеров, примерно равной длины и ширины; 7-10-й членики конусовидные, немного массивнее 4-6-го, слабо поперечные; 11-й членик заострен на вершине, его длина примерно в 1.5 раза превосходит ширину. Пять последних члеников более густо покрыты волосками.

Переднеспинка (рис. 1c) выпуклая, наибольшей ширины достигает примерно на середине своей длины. Переднеспинка окантована по всему периметру, у оснований боковых краев окантовка зубчатая (рис. 1c). Поверхность переднеспинки довольно четко, мелко и довольно редко пунктирована. Пунктировка не равномерная, точки располагаются на разном расстоянии друг от друга; диаметр точек немного превосходит диаметр фасетки глаза; расстояния между точками сильно различаются, но значительно больше их диаметра, промежутки гладкие, блестящие. Характер пунктировки очень сходен с пунктировкой головы. У основания переднеспинки, по обе стороны от медиальной линии, имеются небольшие округлые вдавления, образованные несколькими слившимися точками (рис. 1c).

Надкрылья слабо выпуклые. На поверхности каждого надкрылья хорошо различимы шесть бороздок, которые образованы слившимися точками (рис. 1c). Гребни, образующиеся между бороздками, гладкие, блестящие. У вершины и по боковому краю надкрылий имеется неравномерная, сглаженная, редкая пунктировка; диаметр точек немного крупнее, чем на переднеспинке; промежутки гладкие, блестящие. Надкрылья узко окантованы.

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

Эдегус имеет объемное яйцевидное основание и трубчатую апикальную часть с характерной склеротизацией (рис. 2c, 2d).

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

Изменчивость. Размеры (мм) тела и его отдельных частей у разных особей (рис. 1a-1c, 2a-2b) могут варьировать в значительных пределах (см. выше описание типового материала). Нам известна изменчивость длины тела самца (см. материал выше) от 4.9 мм [♂ “CHINA Yunnan ...



Рис. 3. Типовые этикетки *Coprophilus (Zonyptilus)* spp.: a – *C. alticola* Fauvel 1904, лектотип; b – *C. alticola* Fauvel 1904, паралектотип; c – *C. subplagiatus* Cameron 1928, лектотип; d – *C. difformis* Smetana 1998, паратип.

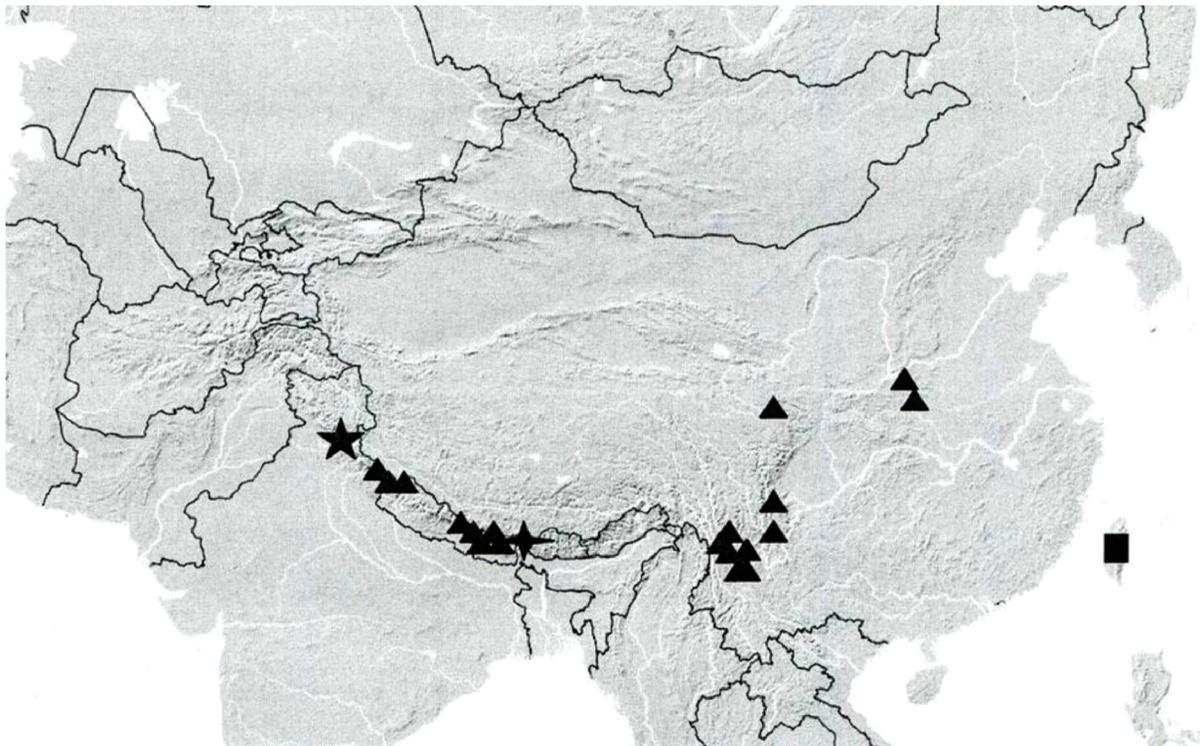


Рис. 4. Карта распространения *Coprophilus (Zonyptilus) alticola*. Пятиконечная звездочка – *C. alticola*, лектотип; четырехконечная звездочка – *C. subplagiatus*, лектотип; квадрат – *C. difformis*, паратип; треугольники – *C. alticola*, серийный материал.

25°59'33.5" N, 99°52'12.5" E ..., 23.VIII.2009, leg. M. Schülke ...” (сМГ)] до 6.7 мм (рис. 1c) [♂ “CHINA Yunnan ..., 20–21.6.2005 Ivo Jeniš lgt.” (сМГ)]. Окраска надкрылий, антенн и ног может быть более светлой, чем у описанного выше самца, светло-бурой, например: [♀ “CHINA S-Shaaxi ... 26.–27.08.1995, leg A. Pütz” (сМГ)]; черное тре-

угольное пятно на надкрыльях может быть слабо выражено (рис. 1b).

Дифференциальный диагноз. Раз-  
мерами, характером пунктировки и планом стро-  
ения эдегуса наиболее сходен с совместно обита-  
ющими *Coprophilus (Zonyptilus) reitteri* Luze 1904 и  
*Coprophilus (Zonyptilus) major* Coiffait 1982, от кото-

рых надёжно отличается только строением апикальной части эдеагуса (рис. 2d, 2e). От *C. reitteri* и *C. major* отличается двуцветной окраской надкрылий, более мелкой пунктировкой головы и переднеспинки; от *C. major*, кроме того, менее выпуклым телом и меньшими размерами.

**Таксономические замечания.** Все изученные нами экземпляры, несмотря на довольно большую изменчивость в размерах, пропорциях тела и окраске, относятся к одному виду *Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904, с характерным строением внутреннего мешка эдеагуса самца (рис. 2c, 2d). На основании этого устанавливается синонимия: *Coprophilus (Zonyptilus) Coprophilus (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904 = *Coprophilus (Zonyptilus) subplagiatus* Cameron 1928, syn. n.; = *Coprophilus (Zonyptilus) difformis* Smetana 1998, syn. n.

**Распространение.** Северная Индия, Непал, Китай (Сицзан, Сычуань, Юннань, Шэньси), Тайвань. (рис. 4). Указание вида на территории Пакистана (Abdullah, Qadri, 1970: 120) вполне возможно, но требует подтверждения.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность своим коллегам и кураторам коллекций, предоставившим материалы для изучения: Aleš Smetana (Оттава); Giulio Cuccodoro (МННГ, Женева); György Makranczy (HNHM, Будапешт); Harald Schillhammer (NHMW, Вена); Matthias Hartmann (NME, Эрфурт); Michael Schülke (Берлин); Roger Booth (BNHM, Лондон); Wolfgang Schawaller (SMNS, Штутгарт); Volker Assing (Ганновер); Yasutoshi Shibata (Матида, Токио); Yvonnick Gérard (IRSNB, Брюссель). Особую благодарность автор выражает Кириллу Макарову за фотографии (Московский педагогический государственный университет, Москва) и рецензенту за ценные рекомендации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гильденков М.Ю., 2015. К вопросу внутривидовой изменчивости в родах *Carpelimus* и *Coprophilus* (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Современные проблемы энтомологии Восточной Европы: материалы I Международной конференции (Минск, 8–10 сентября 2015 г.). Минск: Экоперспектива. С. 85–88.
- Гильденков М.Ю., 2015а. *Coprophilus schubertii* (Motschulsky, 1860) и *Coprophilus piceus* (Solsky, 1867). *Coprophilus (Zonyptilus) pseudopiceus* – новый вид из Европы (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Известия Смоленского государственного университета. № 2/1. С. 6–17.
- Гильденков М.Ю., 2019. К пониманию видов *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845) и *C. (Zonyptilus) marginalis* (Reitter 1894) (Coleoptera, Staphylinidae) // Зоологический журнал. Т. 98. № 1. С. 19–27.
- [Gildenkova M.Yu., 2019. Entomological Review. V. 99. № 2. P. 193–202].
- Гильденков М.Ю., 2019а. Новый синоним *Coprophilus (Zonyptilus) solskyi* Bernhauer, 1908 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 15. № 2. С. 253–256.
- Гильденков М.Ю., 2020. К изучению синонимии *Coprophilus (Zonyptilus) pennifer* (Motschulsky 1845) (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Зоологический журнал. Т. 99. № 9. С. 988–998. [Gildenkova M.Yu., 2020. Entomological Review. V. 100. № 7. P. 1009–1019].
- Гильденков М.Ю., 2020а. О синонимах вида *Coprophilus (Zonyptilus) solskyi* Bernhauer, 1908 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Самарский научный вестник. Т. 9. № 4. С. 43–48.
- Гильденков М.Ю., 2021. Новый вид рода *Coprophilus* Latreille 1829 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) из Грузии и Турции // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 493–498. [Gildenkova M.Yu., 2021. Entomological Review. V. 101. № 6. P. 846–851].
- Гильденков М.Ю., 2022. Новые синонимы *Coprophilus (Zonyptilus) reitteri* Luzé 1904 (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) // Зоологический журнал. Т. 101. № 4. С. 417–423.
- Abdullah M., Qadri N.-N., 1970. The Staphylinidae [sic], Coleoptera of Pakistan. Part III. A key to the genera and species of the Piestinae, Osoriinae, Pseudopsinae and Oxytelinae, with descriptions of new genera, subgenera and species from Karachi // Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research. V. 13. P. 114–131.
- Cameron M., 1928. The Staphylinidae (Coleoptera) of the Third Mount Everest Expedition // The Annals and Magazine of Natural History. V. 2. Ser. 10. P. 558–569.
- Cameron M., 1930. The fauna of British India including Ceylon and Burma. Coleoptera. Staphylinidae. V. 1. London: Taylor and Francis. 471 p.
- Champion G.C., 1925. Some Indian Coleoptera // The Entomologist's Monthly Magazine. V. 61. P. 101–112, 169–181.
- Fauvel A., 1904. Staphylinides exotiques nouveaux. 2e Partie // Revue d'Entomologie. V. 23. P. 76–112.
- Gildenkova M.Yu., 2016. New for Russia rove beetles of the subfamily Oxytelinae (Coleoptera: Staphylinidae), with notes on the synonymy of *Coprophilus sibiricus* // Far Eastern Entomologist. № 307. P. 17–20.
- Gildenkova M.Yu., 2017. A new species of the genus *Coprophilus* Latreille, 1829 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) from central China // Far Eastern Entomologist. № 334. P. 17–20.
- Gildenkova M.Yu., 2017а. New synonymies of *Coprophilus (Zonyptilus) pentatoma* Fauvel, 1897 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Zootaxa. V. 4306. № 1. P. 130–136.
- Herman L.H., 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1785 to the end of the second Millennium // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 265. P. 1–4218.
- Luzé G., 1904. Zwei neue Käferarten aus Russisch-Central-Asien // Münchner Kolenpterologischen Zeitschrift. B. 2. S. 69–70.
- Scheerpeltz O., 1976. Wissenschaftliche Ergebnisse der von Prof. Dr. H. Janetschek im Jahre 1961 in das Mt.-Ever-

- est-Gebiet Nepals unternommenen Studienreise (Col. Staphylinidae). In W. Hellmich and H. Janetschek, "Khumbu Himal" Ergebnisse des Forschungsunternehmens Nepal Himalaya. Innsbruck: Universitätsverlag Wagner Ges. M. B. H. B. 5. P. 1–75.
- Schülke M., Smetana A., 2015. Oxytelinae // Löbl I., Löbl D. (edit.) Catalogue of Palearctic Coleoptera. V. 1 (Hydrophiloidea – Staphylinoidea). Leiden–Boston: Brill. P. 757–795.
- Shibata Y., 1993. A New Species of the Genus *Coprophilus* (Coleoptera, Staphylinidae) from Taiwan // Elytra. V. 21. № 2. P. 313–317.
- Smetana A., 1998. A new species of the genus *Coprophilus* Latreille, 1829 from the high mountain elevations in Taiwan, with comments on *Zonyptilus* Motschulsky, 1845 (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) // Zoological Studies. V. 37. № 2. P. 154–158.

## NEW SYNONYMS OF *COPROPHILUS (ZONYPTILUS) ALTICOLA* FAUVEL 1904 (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE, OXYTELINAE)

M. Yu. Gildenkov\*

Smolensk State University, Smolensk, 214000 Russia

\*e-mail: mgildenkov@mail.ru

Type material of three species of the genus *Coprophilus* Latreille 1829 was revised, and additional samples of *C. (Zonyptilus) alticola* Fauvel 1904 from Nepal, northern India and China (Yunnan, Sichuan and Shaanxi) studied, to reveal that *C. (Z.) subplagiatus* Cameron 1928 and *C. (Z.) difformis* Smetana 1998 are junior synonyms of *C. (Z.) alticola* Fauvel 1904.

*Keywords:* *Coprophilus*, taxonomy, distribution

УДК 595.787

## ТРИ НОВЫХ РОДА ЭНДЕМИЧНОГО НЕОТРОПИЧЕСКОГО СЕМЕЙСТВА MEGALOPYGIDAE (LEPIDOPTERA, ZYGAENOIDEA) С ЗАМЕТКАМИ О РОДСТВЕННЫХ РОДАХ

© 2022 г. Ю. С. Волкова\*

Ульяновский государственный университет,  
Ульяновск, 432017 Россия

\*e-mail: beeme7@mail.ru

Поступила в редакцию 09.11.2018 г.

После доработки 03.11.2021 г.

Принята к публикации 13.11.2021 г.

Выделены три новых рода чешуекрылых эндемичного неотропического семейства Megalopygidae. Это монотипический род *Scyllopodalia* **gen. n.** с типовым видом *Hydrias globulus* Dognin 1891, *Charybdopodalia* **gen. n.** с типовым видом *Alpis contigua* Walker 1866 и *Parvunduzia* **gen. n.** с типовым видом *Pentophora bolivari* Heylaerts 1884. Установлены новые комбинации: *Scyllopodalia globulus* (Dognin 1891) **comb. n.**, *Parvunduzia bolivari* (Heylaerts 1884) **comb. n.**, *Charybdopodalia contigua* (Walker 1866) **comb. n.**, *Ch. habitus* (Edwards 1887) **comb. n.**

**Ключевые слова:** таксономия, *Scyllopodalia* **gen. n.**, *Charybdopodalia* **gen. n.**, *Parvunduzia* **gen. n.**, родственные связи, апоморфии

**DOI:** 10.31857/S0044513422050075

Система надвидовых таксонов эндемичного неотропического семейства чешуекрылых Megalopygidae недостаточно разработана. В частности, ряд групп представляется нам полифилетическим и нуждается в ревизии (Волкова и др., 2017). В данной работе мы выделяем три рода из состава явно сборных *Podalia* Walker 1856 и *Megalopyge* Hübner 1820 [1816], что должно способствовать упорядочению системы Megalopygidae.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

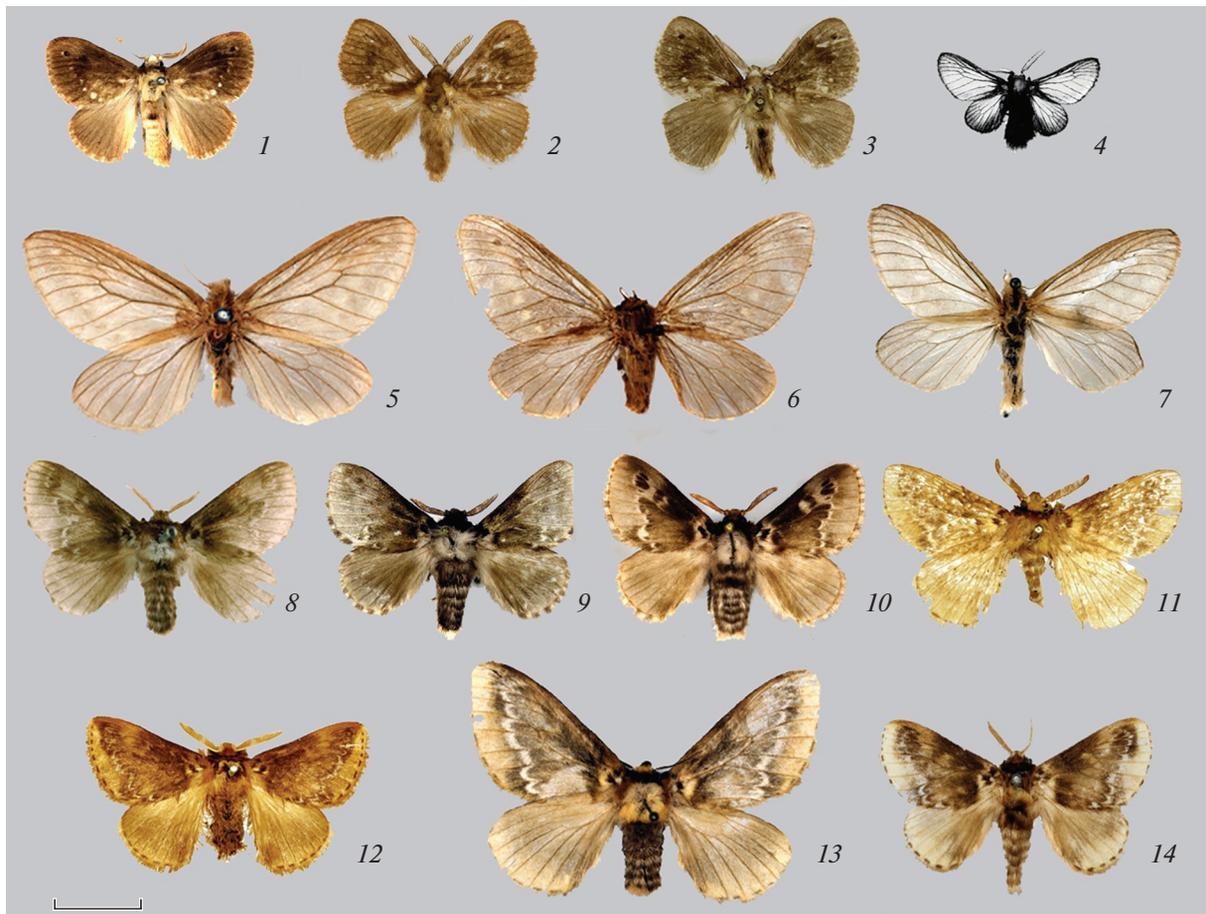
В ходе исследования были обработаны типовые материалы, хранящиеся в Музее Естественной истории (Лондон, Великобритания), а также в Смитсоновском Национальном музее естественной истории (Вашингтон, США) и Американском музее естественной истории (Нью-Йорк, США). Кроме того, было изучено более 150 экз. бабочек, хранящихся в коллекционных фондах энтомологического музея Томаса Витта (Мюнхен, Германия). По стандартной методике были изготовлены постоянные препараты жилкования крыла, ротовых придатков и гениталий самцов и самок. Фото имаго выполнены камерой Nikon D-750, фото генитальных структур — при помощи цифрового микроскопа Leica DMS 1000.

Фото ротовых придатков изготовлено Н.Н. Игнатьевым на базе Биологического центра, Ческе-Будейовице, Чехия. Схемы жилкования и обработка фотографий выполнены в программе Adobe Photoshop CS 5.

В работе приняты следующие сокращения: AMNH — Американский музей естественной истории (American Museum of Natural History, Нью-Йорк, США), BMNH — Британский музей естественной истории (British Museum of Natural History, Лондон, Великобритания), MWM — энтомологический музей Томаса Витта (Museum Witt, Мюнхен, Германия), USNM — Национальный музей США (Смитсоnian) (United States National Museum, Вашингтон, США), TL — типовая местность.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Первый из рассмотренных в настоящей работе родов — *Scyllopodalia* **gen. n.** — основан на виде *Hydrias globulus* Dognin 1891, который на данный момент необоснованно включен в род *Megalopyge* Hübner 1820 [1816] (Herppel, 1994), однако сильное видоизменение ротовых придатков, жилкования крыла и гениталий указывает на его принадлежность к самостоятельному роду.



**Рис. 1.** Внешний вид имаго представителей семейства Megalopygidae: 1–3 – *Scyllopodalia globulus* (Dognin 1891) (1 – голотип, самец, Loja, Equateur; 2, 3 – самцы); 4 – *Parvunduzia bolivari* (Heylaerts 1884), самец (по: Miller et al., 1995); 5 – *Unduzia pellucens* (Dognin 1912), голотип, самка, Merida, Venezuela; 6 – *U. gistinda* Dyar 1914, голотип, самка, Rio Trinidad, Panama; 7 – *P. bolivari* (= *phaule* Dyar 1914), голотип, самка, Merida, Venezuela; 8–10 – *Charybdopodalia habitus* (Edwards 1887) (8 – голотип, самец, Mexico, Vera Cruz; 9, 10 – самцы); 11–14 – *Ch. contigua* (Walker 1866) (11 – голотип, самец, Bogota, Colombia; 12 – (= *salacia* Druce 1887), голотип, самец, Costa Rica, Irazu; 13 – самка; 14 – (= *montana* Schaus 1910), голотип, самец, El Sitio, Costa Rica).

### *Scyllopodalia* Volkova gen. n.

Типовой вид *Hydrias globulus* Dognin 1891, Le Naturaliste, ser. 2, v. 5, annee 13: 278, обозначен здесь.

**О п и с а н и е** (рис. 1, 1–3). Размах крыльев 22–25 мм, длина переднего крыла 9 мм. Голова светло-коричневая, с приподнятым опушением. Антенны двугребенчатые.

Ротовые придатки (рис. 2, 1) представлены трехчлениковыми лабиальными пальпами, базальные членики которых в значительной степени сближаются в основании и представляют собой вздутые структуры. От них отходят также сближенные базально вторые членики, формирующие сердцевидную структуру и несущие овальные третьи членики. Галеа отсутствуют. Грудь светло-коричневая, за головой проходит полоса темно-коричневых волосков. Брюшко светло-коричневое, с поперечными темно-коричневыми

кольцами. Передние крылья однотонные, коричневого цвета. Рисунок крыла модифицированный – отсутствует антемедиальная перевязь, а постмедиальная видоизменяется в цепочку глазчатых пятен, которая начинается в апикальной части крыла. Задние крылья однотонные, светло-коричневые, с шахматной темно- и светло-коричневой бахромкой.

**Жилкование** (рис. 3, 1). Субкостальная жилка переднего крыла мощная, сближена с  $R_1$ , которая здесь свободная, и идет параллельно субкосте.  $R_2$  дуговидно изогнутая, обращена выпуклой частью к  $R_1$ , параллельна  $R_3$ ;  $R_4 + R_5$ , расположены на общем ствеле, длина которого составляет примерно половину длины самих жилок.  $M$  ствол в пределах  $R-Su$  ячейки в значительной степени редуцирован и имеет вид тонкой мембранозной складки, а сама ячейка оказывается, таким образом, открытой.  $M_1$  тоньше прочих медиальных жилок, с

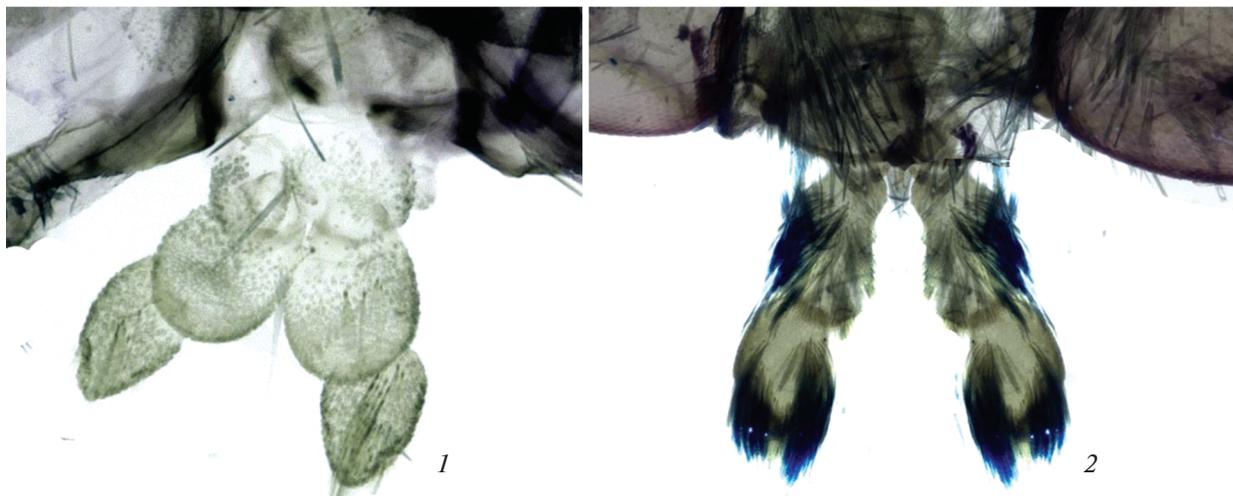


Рис. 2. Ротовые придатки: 1 – *Scyllopodalia globulus* (Dognin 1891), 2 – *Charybdopodalia habitus* (Edwards 1887).

сильно ослабленным основанием. Основания  $M_2$  и  $M_3$  расставлены.  $Cu_1$  и  $Cu_2$  четкие и проходят параллельно друг другу.  $A_1$  имеет вид тонкой мембранозной складки, вдвое тоньше  $A_2$ .  $A_2$  тонкая, слегка дугообразна, анастомозирует с  $A_3$  с образованием базальной вилки, длиной примерно 1/5 образующегося анального ствола. Дополнительные жилки анального поля, развитые у близких родов, отсутствуют. В заднем крыле  $R_s$  слабо изогнутая, свободная.  $M$  ствол внутри  $R-Cu$  ячейки четкий, около половины ее длины. Основания  $M_2$  и  $M_3$  значительно сближены.  $Cu_1$  и  $Cu_2$  отчетливо заметны,  $A_1$  и  $A_2$  имеют вид тонких складок,  $A_3$  отсутствует. Френулум развит, непарный, изогнутый.

Генитальный комплекс (рис. 4, 1) пумилизирован (в разложенном состоянии его ширина от вальвы до вальвы составляет лишь около 2 мм), с мощным крюковидным ункосом, смещенным вентрально. Тегумен вздутый, плотный, разрастается в виде капюшона. Кукулусная часть вальв тонкая, лентовидная, покрыта щетинками. Саккулусная часть вальв расширенная, округлая по внешнему краю, срастается с винкулумом. От винкулума отходят два тонких, языковидных латеральных придатка, расширенных в базальной части и покрытых щетинками. Саккус представлен небольшой плотной хитинизированной пластинкой. Эдеагус изогнут, с маленькой нелопастной везикулой, лишенной корнутусов. Отверстие везикулы располагается апикально.

Самка неизвестна (см. замечания ниже).

Дифференциальный диагноз. От представителей рода *Megalopyge* Hübner [1820], в который до настоящего времени включали типовой вид, *Scyllopodalia gen. n.* отличается пумилизированным эдеагусом с компактной везикулой, ли-

шенной корнутусов, характерным рисунком крыльев, наличием френулула и строением ротовых придатков. От прочих родов *Megalopygidae* отличается характерным рисунком крыла, а также базально сближенными вторыми члениками губных щупиков, расположением  $R_3 + R_4 + R_5$  на общем стебле, практически полной редукцией  $M$  ствола в переднем крыле, открытой  $R-Cu$  ячейкой и значительным ослаблением  $A_1$ .

Систематическое положение. По общему плану строения гениталий род принадлежит к подсемейству *Megalopyginae* (Волкова и др., 2017), где по форме ункуса и отсутствию корнутусов он может быть сближен с родом *Wittinia* Volkova 2019.

Характер рисунка крыла у *Scyllopodalia gen. n.* сходен с таковым у типового вида рода *Unduzia* Dyar 1914 – *Unduzia gistinda* Dyar 1914 (голотип – самка, изучен, хранится в USNM). Однако для *Scyllopodalia* характерно расположение  $R_3 + R_4 + R_5$  на общем стебле, тогда как у *U. gistinda*  $R_3$  свободна и не связана с  $R_4 + R_5$ . Кроме того, за счет редукции  $M$  ствола  $R-Cu$  ячейка у *Scyllopodalia* открыта. Таким образом, несмотря на внешнее сходство, *Unduzia* Dyar 1914 и *Scyllopodalia gen. n.* являются самостоятельными родами. Кроме перечисленных признаков, характерным для *Scyllopodalia gen. n.* можно считать ослабление  $A_1$ , которая имеет здесь вид тонкой складки. В качестве архаичного признака можно обозначить отсутствие добавочных жилок в анальной зоне переднего крыла, характерных для близких родов *Wittinia* Volkova 2019 и *Megalopyge* Hübner 1820 [1816].

Распространение. Единственный вид известен из северо-западной части южноамериканского континента (Перу, Эквадор).



Рис. 3. Схемы жилкования: 1 – *Scyllopodalia globulus* (Dognin 1891), 2 – *Charybdopodalia habitus* (Edwards 1887), 3 – *Parvunduzia bolivari* (Heylaerts 1884), 4 – *Unduzia gistinda* Dyar 1914, 5 – *U. pellucens* (Dognin 1912).

Этимология. Название рода образовано от имени мифического морского чудовища Сциллы и рода *Podalia* Walker 1856. Грамматический род женский.

Состав. Монотипический род.

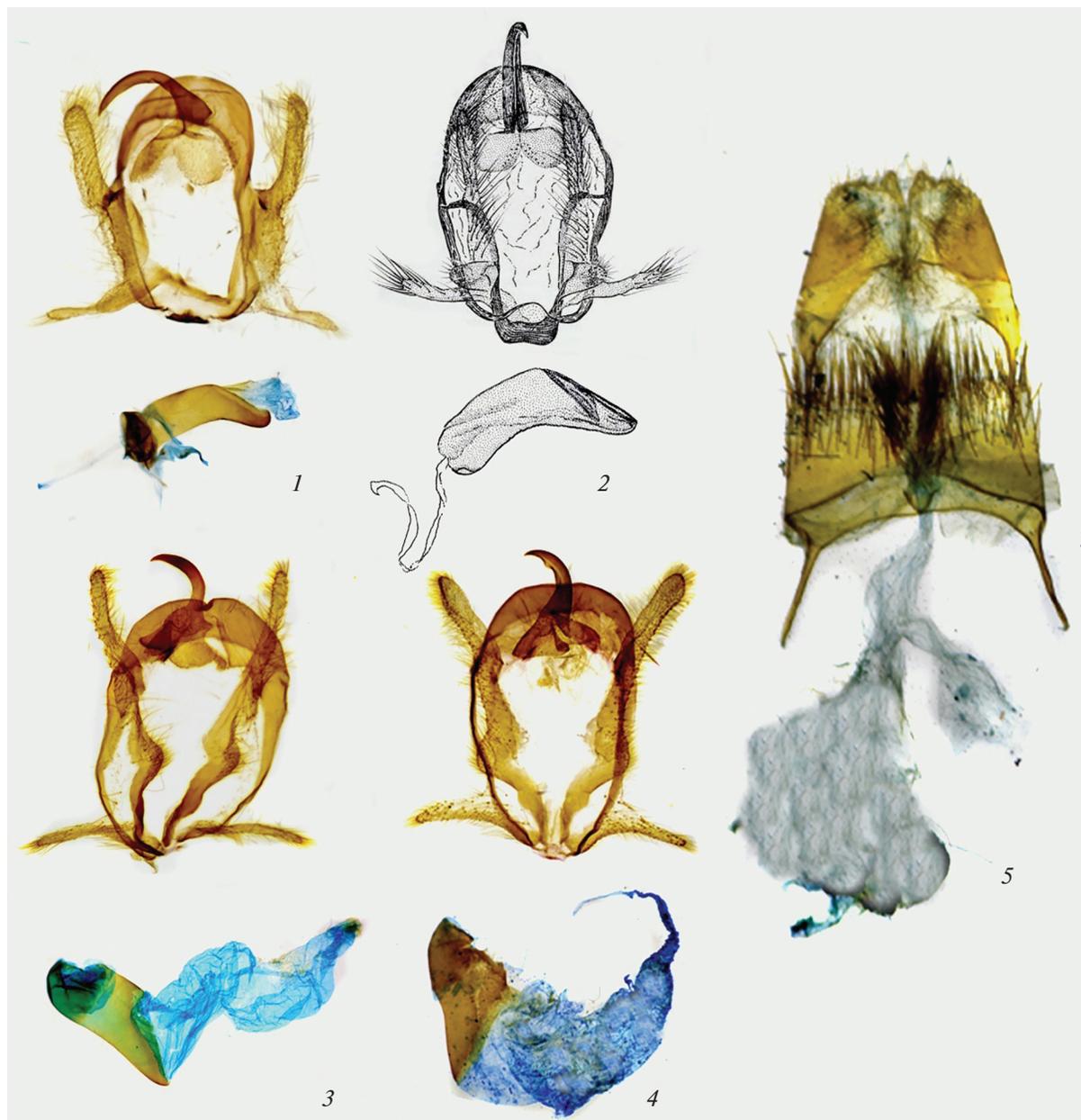
*Scyllopodalia globulus* (Dognin 1891) comb. n.

*Hydrias globulus* Dognin 1891, Le Naturaliste, ser. 2, v. 5, année 13: 278. TL: “environs de Loja, ...

provenant de Sarayaen, Equateur”. Голотип (по монотипии): самец (USNM) [изучен].

Типовой материал. Голотип самец, des environs de Loja, provenant de Sarayaen, Equateur, 1890, coll. Druce (USNM).

Материал. 2♂♂, Peru, prov. Pasco, Pozuzo, Rio Chuancabamba, 10°04' S, 75°33' W, VII 2013, 770 m, Thöny & Greifenstein (MWM).



**Рис. 4.** Генитальные придатки: 1 – *Scyllopodalia globulus* (Dognin 1891), самец; 2 – *Parvunduzia bolivari* (Heylaerts 1884), самец (по: Miller et al. 1995); 3 – *Charybdopodalia habitus* (Edwards 1887), самец; 4 – *Ch. contigua* (Walker 1866), самец; 5 – *Ch. contigua*, самка.

**Описание.** Первое апикальное пятно темно-коричневое, за ним, непосредственно примыкая, располагается небольшое белое пятно. Вниз после этой пары, последовательно, формируя медиальную дугу, расположены шесть белых пятен; три ближайших к заднему краю крыла наиболее четкие. Диаметр предпоследнего пятна превышает таковой прочих вдвое.

**Биология.** В Перу собраны в июле на высоте 770 м.

**Распространение** – Эквадор и Перу.

**Таксономические примечания.** В статье, посвященной виду *Podalia bolivari* (Heylaerts 1884) (Miller et al., 1995), типовой экземпляр *Unduzia gistinda* (рис. 1, 6) приведен как самка *P. bolivari*. Однако  $R_3 + R_4 + R_5$  у самца *P. bolivari* располагается на общем стебле, что показывает его таксономическую независимость от рода *Unduzia* Dyar 1914. Кроме того, в указанной работе к виду *P. bolivari* были синонимизированы еще два – *Unduzia phaule* Dyar 1914 и *U. pellucens* (Dognin 1912) (рис. 1, 5) (Miller et al., 1995). Голотипы обо-

их видов — самки, нами изучены, хранятся в USNM. Установлено, что у *U. phaule* жилкование идентично таковому *P. bolivari* —  $R_3 + R_4 + R_5$  располагаются на общем стебле (рис. 3, 3), когда как жилкование *U. pellucens* по своему плану сходно с таковым *U. gistinda* (рис. 3, 4; 3, 5). Таким образом, можно предположить, что самка *U. phaule* Dyar 1914, происходящая из Венесуэлы (“Merida, Venezuela”), действительно относится к виду *P. bolivari*, голотип которого происходит из этой же точки. Уникальная совокупность признаков, демонстрируемых данными представителями, позволяет нам отнести их к самостоятельному роду — *Parvunduzia* **gen. n.**, описание которого дано ниже.

*Parvunduzia* Volkova **gen. n.**

Типовой вид *Pentophora bolivari* Heylaerts 1884, *Annales de la Société entomologique de Belgique*, 28: XLI, обозначен здесь.

Описание (рис. 1, 4, 7). Размах крыльев самца (голотип) 16 мм, самки 27 мм. Длина переднего крыла самца 7–9 мм, самки 14 мм. Половой диморфизм ярко выражен. Голова самца белая, с приподнятым опушением, антенны двугребенчатые, светлые. Грудь и брюшко черные, передние и задние крылья однотонно-черные, полупрозрачные. Голова самки светло-коричневая, антенны нитевидные; грудь и брюшко покрыты коричневыми волосками. Крылья такого же оттенка, полупрозрачные.

Жилкование (рис. 3, 3). Субкостальная жилка переднего крыла мощная, сливается с  $R_1$ .  $R_2$  дуговидно изогнутая, обращена выпуклой частью к  $R_1$ , параллельна  $R_3$ ,  $R_4 + R_5$  расположены на общем стебле, длина которого составляет примерно половину длины самих жилок.  $M$  ствол в пределах  $R-Cu$  ячейки имеет вид тонкой мембранозной складки.  $M_1$  отчетливо заметна. Основания  $M_2$  и  $M_3$  сближены.  $Cu_1$  и  $Cu_2$  четкие и расположены параллельно друг другу.  $A_1$  имеет вид тонкой мембранозной складки, примерно вдвое тоньше  $A_2$ . Последняя тонкая, слегка дугообразна, анастомозирует с  $A_3$  с образованием базальной вилки, длиной примерно 1/5 образующегося анального ствола. Дополнительные жилки анального поля отсутствуют. В заднем крыле  $Rs$  слабо изогнутая, свободная.  $M$  ствол внутри  $R-Cu$  ячейки четкий, более половины ее длины. Основания  $M_2$  и  $M_3$  значительно сближены.  $Cu_1$  и  $Cu_2$  отчетливо заметны,  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_3$  имеют вид тонких складок.

Гениталии самца (рис. 4, 2). Генитальный комплекс с мощным крюковидным унксом, смещенным вентрально. Тегумен вздутый, плотный, разрастается в виде капюшона, двураздельный. Кукуллусная часть вальв тонкая, языковидная, покрыта щетинками. Саккулусная часть вальв расширенная, округлая по внешнему краю, сра-

сается с винкулумом и имеет два округлых широких отростка, покрытых щетинками. Непосредственно от винкулума также отходят два тонких, языковидных латеральных придатка, расширенных в базальной части и покрытых щетинками. Эдеагус изогнут, с маленькой нелопастной везикулой, лишенной корнугусов.

Дифференциальный диагноз. От ближайшего рода *Unduzia* Dyar 1914 отличается расположением  $R_3 + R_4 + R_5$  на общем стебле. От рода *Scyllopodalia* **gen. n.** отличается наличием латеральных округлых выростов в саккулусной зоне вальв.

Характерны полная редукция крылового ринкума и значительное ослабление чешуйчатого покрова крыльев.

Систематическое положение. По характеру строения генитальных придатков самцов род может быть включен в подсемейство *Megalopyginae*, где сближается с *Unduzia* Dyar 1914 и *Scyllopodalia* **gen. n.**

Распространение. Известен только из типовой местности.

Этимология. Название происходит от названия ближайшего рода — *Unduzia* Dyar 1914. Грамматический род женский.

Состав. Включает один вид — *Parvunduzia bolivari* (Heylaerts 1884) **comb. n.**

*Parvunduzia bolivari* (Heylaerts 1884) **comb. n.**

*Pentophora bolivari* Heylaerts 1884, *Annales de la Société entomologique de Belgique*, 28: XLI. TL: “Merida (Venezuela)” [согласно первоописанию, голотип хранится в музее Берлинского университета им. Гумбольдта, однако не был найден нами в коллекционных фондах, несмотря на специальные поиски].

= *Unduzia faule* Dyar 1914, **syn. rev.**, *Proceedings of the United States National Museum*, v. 47, no 2050: 242. TL: “Merida, Venezuela”. Голотип (по монотипии): самка (USNM) [изучен].

Типовой материал. Голотип самка *Unduzia faule* Dyar 1914, Merida, Venezuela (S.E. Briceño) (USNM).

Материал. Miller et al., 1995 в своей работе приводят также 10 ♂♂ из следующих точек: “Colombia, Antioquia, Medellin, “ex helecho”, VIII 1985, leg. F.L. Gallego; Colombia, Antioquia, Medellin, “el palma areca”, X 1985, leg. J.A. Quiroz & F. Serna; Colombia, Boyacá, Muzo, 400–800 m, leg. R. Velez; Panama, Barro Colorado Island, 5.VIII. 1940, leg. N. S. Serimshaw; Panama, Barro Colorado Island, 10.XII.1934, leg. M. Bates; Panama, Cabima, 16–30.V.1911, leg. A. Busck; Panama, Cano Saddle, V. leg. R. C. Shannon; Panama, Rio Trinidad, 15–31.III.1912, leg. A. Busck” (часть материала изучена нами по фотографиям).

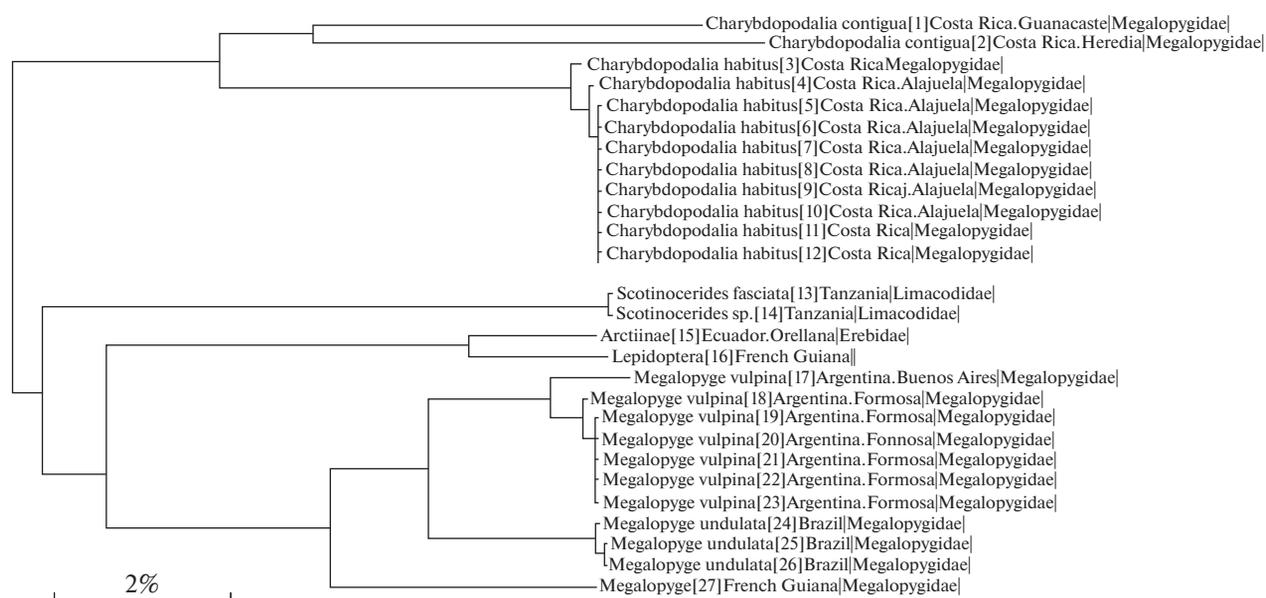


Рис. 5. Филогенетические отношения представителей рода *Charybdopodalia* gen. n. внутри семейства Megalopygidae (алгоритм Kimura 2 Parameter, маркер COI, первичные данные взяты с сайта BOLDSysstem).

**О п и с а н и е.** Рисунок крыла самцов и самок практически полностью редуцирован. Бахромка крыла длинная, у самцов черная, у самки — двуцветная (в коричневых тонах). Самцы внешне очень напоминают представителей рода *Pentophora* Germar 1812 семейства Lymantriidae, из-за чего первоначально были описаны именно в этом роде, причем само родовое название Хейлаертсом было приведено с ошибкой, как *Pentophora* (Watson, Fletcher et Nye 1980).

**Б и о л о г и я.** Развивается, вероятно, в двух генерациях, что обуславливает присутствие в сборах экземпляров, пойманных в летний и позднеосенний период. Лёт самцов предположительно происходит в дневное время, как у прочих видов с прозрачными крыльями.

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

Следующие два вида — *Alpis contigua* Walker 1866 и *Bombyx habitus* Edwards 1887 — до настоящего времени входили в состав рода *Podalia* Walker 1856, с которым имеют лишь незначительное сходство: наличие крупной мешковатой везики, лишенной корнутусов и схожая форма ункуса в гениталиях самцов, а также кольчатая окраска брюшка. При этом отличий от *Podalia* значительно больше — в строении прочих элементов как генитальных придатков, так и габитуальных. Кроме того, при сравнении нуклеотидных последовательностей COI, хранящихся в базе данных BOLD, нами было отмечено, что образцы, определенные как вышеуказанные виды, образуют самостоятельные клады с высоким уровнем отличий (16% и более) от ближайшего на древе пред-

ставителя семейства Megalopygidae — *Megalopyge vulpina* Schaus 1910 (рис. 5). Все указанные различия подтверждают отсутствие родственных связей рассматриваемых представителей с собственно *Podalia* и позволяют выделить их в самостоятельный род, диагноз которого приводится ниже.

#### *Charybdopodalia* Volkova gen. n.

**Т и п о в о й в и д.** *Alpis contigua* Walker 1866, List of the specimens of lepidopterous insects in the collection of the British Museum 35: 1935, обозначен здесь.

**О п и с а н и е** (рис. 1, 8–14). Среднего размера бабочки. Размах крыльев 35–38 мм у самцов и 43 мм у самок. Длина переднего крыла самцов 12 мм, самок 17 мм. Голова желтовато-коричневая или серая, антенны самцов двугребенчатые, антенны самок нитевидные. Ротовые придатки (рис. 2, 2) редуцированы. Лабиальные пальпы двучлениковые, не срастаются между собой, галла отсутствует. Грудь двуцветная, темноокрашенная позади головы. Брюшко серое или коричневое, с более темными поперечными кольцами и осветленной вершиной. Передние крылья темноокрашенные в базальной части, но светлее к наружному краю. Рисунок крыла модифицирован, состоит из чередующихся участков со светлыми и темными чешуйками, а также ряда перевязей — постмедиальной перевязи в виде тонкой ломаной белой линии и субмаргинальной перевязи в виде темно-коричневой пунктирной линии; базальные и антемедиальные элементы рисунка отсутствуют. У одного из видов рода крыло оторочено

двухцветной бахромкой. Задние крылья однотонные, серые или коричневые, затемнены базально.

Жилкование (рис. 3, 2). В переднем крыле ко- стальная и субкостальная жилки тонкие, сбли- женные.  $R_1$  тонкая, сближена с субкостальной жилкой.  $R_2$  дугообразно изогнута.  $R_3$  проходит па- раллельно  $R_2$ .  $R_4$  и  $R_5$  отходят от общего ствола, длина которого составляет примерно половину длины самих жилок. Медиальный ствол в преде- лах  $R$ - $Cu$  ячейки редукции не подвергается и чет- ко виден на всем своем протяжении. Основание  $M_1$  сближено с ( $R_2 + R_3 + R_4 + R_5$ ). Основания  $M_2$  и  $M_3$  сближены.  $Cu_1$  и  $Cu_2$  обе четкие,  $A_1$  тонкая, ду- гообразная. Наблюдается анастомоз анальных жилок с образованием комплекса  $A_2 + A_3$ . Длина анастомоза соответствует длине образующегося анального ствола;  $A_2$  и  $A_3$  образуют мощную вилку в зоне своего слияния,  $A_3$  отходит примерно от се- редины  $A_2$  и впадает в нижний край крыла. Ана- стомоз несет на себе 3 дополнительные короткие придаточные жилки, впадающие в анальный край крыла. В заднем крыле радиальная жилка практически прямая.  $M_1$ ,  $M_2$  и  $M_3$  отчетливо за- метны, параллельны друг другу. Основания  $M_2$  и  $M_3$  сближены.  $Cu_1$  и  $Cu_2$  четкие,  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_3$  имеют вид тонких складок. Френулум развит – непар- ный, изогнутый.

Гениталии самца (рис. 4, 3–4). Генитальный комплекс пумилизирован (ширина от вальвы до вальвы в разложенном состоянии 3 мм). Тегумен вздутый, двураздельный, разрастается в виде ка- пюшона. Ункус мощный, крюковидный, его внутренняя поверхность может быть пильчатой, сдвинут вентрально. Кукуллусная часть вальв языковидная, покрыта щетинками. Саккулусная часть треугольная. Винкулум с двумя латеральны- ми лентовидными отростками. Эдеагус крупный, с большой мешковидной везикулой, изогнутой в виде рога и лишенной корнутусов.

Гениталии самки (рис. 4, 5). Анальные сосоч- ки округлые, с выступающей треугольной верши- ной. Длина передних апофиз примерно равна длине задних. Прегенитальные сегменты покры- ты видоизмененными щетинками, которые в об- ласти остиума образуют два гребня. Дуктус длин- ный, тонкий, перед переходом в бурсу имеет мешковидное расширение. Дополнительные об- ласти склеротизации отсутствуют.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. От прочих родов семейства отличается частичной редукцией ряда элементов ротовых придатков, достаточно мощным  $M$  стволом переднего крыла и наличием анастомоза  $A_2 + A_3$ , а также развитием трех дополнительных жилок в анальной зоне. Развитие таких жилок, вероятно, служащих уси- лению сцепки крыльев в полете, наблюдается у

ряда близких родов (*Podalia* Walker 1856, *Megalop- yge* Hübner 1820 [1816], *Wittinia* Volkova 2019).

Систематическое положение. Об- щий план строения гениталий рода соответствует таковому подсемейства Megalopyginae (Волкова и др., 2017). В соответствии с формой ункуса, по от- сутствию корнутусов в эдеагусе, согласно разме- рам и форме везики сближается с родом *Podalia* Walker 1856.

Р а с п р о с т р а н е н и е – Центральная Аме- рика (Мексика, Гватемала, Гондурас, Коста-Ри- ка) и северная часть южноамериканского конти- нента (Колумбия).

Этимология. Название образовано от имени мифического чудовища Харибды и назва- ния рода *Podalia* Walker 1856. Грамматический род женский.

С о с т а в. Включает два описанных ранее вида.

*Charybdopodalia contigua* (Walker 1866) comb. n.

*Alpis contigua* Walker 1866, List of the specimens of lepidopterous insects in the collection of the British Museum 35: 1935. TL: “Bogota” [Колумбия]. Голотип (по монотипии) самец (BMNH) [изучен].

= *Alpis salacia* Druce 1887, Biologia Centrali–Americana; or Contributions to the Knowledge of the Fauna of Mexico and Central America. Zoology. Lep- idoptera. Heterocera 1: 211, pl. 22, fig. 14. TL: “Costa Rica, Irazu, 6000 to 7000 feet”. Голотип (по моно- типии): самец (BMNH) [изучен].

= *Megalopyge montana* Schaus 1910, The Annals and magazine of natural history, ser. 8, v. 6: 416. TL: “...El Sitio” [Costa Rica]. Голотип (по монотипии) самец (USNM) [изучен].

Типовой материал: ♂ голотип *Alpis contigua* Walker 1866, Bogota (BMNH); ♂ голотип *Alpis sala- cia* Druce 1887, Costa Rica, Irazu, 6000 to 7000 feet, H. Rogers (BMNH); ♂ голотип *Megalopyge montana* Schaus 1910, El Sitio, March, leg. Juan Vinas (USNM).

М а т е р и а л: 4♂♂, Costa Rica, Valle Central, prov. Heredia, Nationalpark Braulio Carillo, Sector Zurqui, 1500 m, Regenwald, 12–15.V 1999, J.R. Rud- loff; 2♂♂, Costa Rica, Cordillera de Talamanca–San Jose Bergnebelwaldregion “Avalon”, 10, 80° N; 83.57° W, 2250 m, 07–10.V 1999, J.R. Rudloff; ♂, Costa Rica, Valle Central, prov. Cartago, National- park Guayabo/Regenwald, 9.59° N; 83.45° W, 1050 m, 17–19.V 1999, J.R. Rudloff; 30♂♂, Colom- bia, Antioquia, Municipio San Luis Vereda Filo de Ambre, 5°59'03" N 74°57'11" W, 19–20.XI 2015, 770 m, Sinyaev & Machado; 24♂♂, ♀, Colombia, An- tioquia, Municipio de Cocorna, Vereda Biao, 1875 m, 6°03'57" N, 75°13'06" W, 21.XI 2015, Sinyaev & Machado; 5♂♂, Colombia, Antioquia, Municipio de Yarumal Vereda Ventanita, 2020 m, 07°04'15" N, 75°26'59" W, 1–4.XII 2014, Sinjaev, Márquez, Mach- ado (все в MWM).

**Описание** (рис. 1, 11–14). Голова светло-коричневая. Грудь темно-коричневого цвета, основание головы с пучком темно-коричневых волосков. Брюшко коричневое, у вершины светло-желтое. Передние крылья темно-коричневые в базальной части, освещаются до орехового в центре и желтовато-коричневого на вершине. Средняя и вершинная часть крыла разграничены тонкой, ломаной, белой медиальной перевязью. Субмаргинальная перевязь в виде тонкого темно-коричневого пунктира, окаймляющего крыло. Задние крылья желтовато-коричневые, базально и в центре с напылением темно-коричневых чешуек.

**Гениталии самца** (рис. 4, 4). Ункус крюковидный, пильчатый по внутреннему краю. Вальвы языковидные, расширенные каудально. Отростки винкулума базально расширены треугольно.

**Гениталии самки** (рис. 4, 5). См. описание рода.

**Диагноз.** От *Charybdopodalia habitus* (Edwards 1887) **comb. n.** отличается общей окраской в коричневых тонах и наличием субмаргинальной и медиальной перевязей на крыльях; пильчатым унксом, каудально расширенными вальвами и расширенными базально отростками винкулума.

**Биология.** Имаго были собраны с ноября по май в горных дождевых тропических лесах, на высотах от 770 до 2250 м над ур. м.

**Распространение** — Коста-Рика и Колумбия.

*Charybdopodalia habitus* (Edwards 1887) **comb. n.**

*Bombyx habitus* Edwards 1887, Entomologica Americana 3: 91. TL: [Mexico, ... in the province of Vera Cruz]. Голотип (по монотипии): самец (AMNH) [изучен].

**Типовой материал:** ♂ голотип, [Mexico, Vera Cruz] (AMNH).

**Материал:** 7♂♂, Guatemala, Baja Verapaz, Pirulha, Finca Santa Rosa, prim. *Quercus*-mix-forest, 15°14.30 N; 90°17.10 W, 3.VII.2001, 1650 m, J–P. Rudloff; 30♂♂, Guatemala, Alta Verapaz, Coban, Chamelco, 1450 m, Chio–San–Juan, Pines forest, 15°25.24 N; 90°20.66 W, (G6), 9.VII.2002, J–P. Rudloff; 5♂♂, Mexico, Est. Veracruz, Xochitla (7 km to) Zongolica, 18°42.4 N, 97°03.9 W, 1–4.VIII.2011, 1140 m, V. Siniaev, O. Romanov; 8♂♂, Honduras (SW), Lempira dept., Cerro Minas, P.N. Celaque, 1760 m, 14°33'46" N, 88°38'34" W, 31.V–02.VI.2014, Sinjaev, Márquez (все в MWM).

**Описание** (рис. 1, 8–10). Голова темно-серая. Грудь серая, за головой расположена группа темно-серых волосков. Брюшко серое, на конце группа светло-серых волосков. Передние крылья темно-серые в базальной части, постепенно становятся светло-серыми у вершины. В апикальной части имеется темно-серое округлое пятно, за которым начинается медиальная перевязь в виде

тонкой, светлой, ломаной линии. Задние крылья однотонно-серые, базально затемнены. Бахромка шахматовидная.

**Гениталии самца** (рис. 4, 3). Ункус крюковидный, гладкий по внутреннему краю. Вальвы языковидные, слегка заужены каудально. Отростки винкулума лентовидные, равноширокие по всей длине.

Самка неизвестна.

**Диагноз.** От предыдущего вида отличается рисунком передних и задних крыльев (наличием апикального округлого пятна и отсутствием перевязей), а также серой окраской, гладкой внутренней поверхностью ункуса, сужающимися каудально вальвами и параллельносторонними отростками винкулума. Оба вида рода различаются между собой по COI на 9%.

**Биология.** Бабочки собраны в весенне-летний период в первичных хвойных и смешанных лесах с доминированием дубов на высотах от 1100 до 1800 м над ур. м.

**Распространение** — Мексика, Гватемала, Гондурас.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Следует отметить, что все выделенные в данной работе рода относятся к подсемейству Megaloryginae и имеют ряд общих черт в строении генитальных придатков самцов и самок с некоторыми родами этого подсемейства. Так, рода *Scyllopodalia gen. n.* и *Parvunduzia gen. n.* морфологически сходны с родами *Megalopyge* Hübner 1820 [1816] и *Wittinia* Volkova 2019, а *Charybdopodalia gen. n.* сходен с *Podalia*.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю особую признательность В.В. Золотухину (УлГПУ, Ульяновск) за ценные рекомендации и помощь в подготовке данной работы и проведении исследований, Томасу Йозефу Витту (Thomas J. Witt, Мюнхен, Германия) за предоставление коллекционных материалов, Харальду Сулаку (Harold Sulak, Мюнхен, Германия), Гюла Лашло, Алессандро Джусти (Gyula Laszlo, Alessandro Giusti, Лондон, Великобритания), Скотту Миллеру (Scott Miller, Вашингтон, США), Сюзанне Раб Грин (Suzanne Rab Green, Нью-Йорк, США) за предоставление фотографий типовых образцов, Н.Н. Игнатьеву (Ческе-Будейовице, Чехия) за техническую поддержку. Изображение типов коллекции BMNH публикуется с любезного разрешения Совета при Британском музее Естественнонаучной истории (BMNH).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волкова Ю.С., Золотухин В.В., Куришаков П.А., 2017. Мускулатура генитальных придатков мегалопигид (Lepidoptera) и ее значение в систематике семейства // Зоологический журнал. Т. 96. № 10. С. 1213–1220.
- Heppner J.B., 1994. Atlas of Neotropical Lepidoptera, Checklist. Part 2. Hyblaedoidea–Pyraloidea–Tortricoidea. Association for Tropical Lepidoptera. Scientific Publishers Gainesville, Florida. 243 p.
- Miller S.E., Becker V.O., Vélez–Angel R., 1995. *Podalia bolivari* (Lepidoptera, Megalopygidae) – a highly sexually dimorphic Neotropical pest // Proceedings of the Entomological Society of Washington. V. 97 (1). P. 117–122.
- Watson A., Fletcher D.S., Nye I.W.B., 1980. The Generic names of moths of the world. Vol. 2. Noctuoidea: Arctiidae, Cocytiidae, Ctenuchidae, Dilobidae, Dioptidae, Lymantriidae, Notodontidae, Strepsimanidae, Thaumetopoeidae, Thyretidae. London, Trustees of the British Museum (Natural History). 228 p.

### THREE NEW GENERA OF THE NEOTROPICAL MOTH FAMILY MEGALOPYGIDAE (LEPIDOPTERA, ZYGAENOIDEA), WITH COMMENTS ON RELATED GENERA

Ju. S. Volkova\*

Ulyanovsk State University, Ulyanovsk, 432017 Russia

\*e-mail: beeme7@mail.ru

Three new genera of the endemic Neotropical moth family Megalopygidae are described: *Scyllopodalia* gen. n., monotypic, with the type species *Hydrias globulus* Dognin 1891; *Charybdopodalia* gen. n., with the type species *Alpis contigua* Walker 1866, and *Parvunduzia* gen. n., monotypic, with the type species *Pentophora bolivari* Heylaerts 1884. Apomorphies of the genera and taxonomic remarks, including those on the related genus *Unduzia* Dyar 1914, are given. The following new combinations are proposed: *Scyllopodalia globulus* (Dognin 1891) **comb. n.**, *Parvunduzia bolivari* (Heylaerts 1884) **comb. n.**, *Charybdopodalia contigua* (Walker 1866) **comb. n.**, *Charybdopodalia habitus* (Edwards 1887) **comb. n.**

*Keywords:* taxonomy, *Scyllopodalia* gen. n., *Charybdopodalia* gen. n., *Parvunduzia* gen. n., relationship, apomorphy

## ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИИ МИНИАТЮРНЫХ КОРОТКОУСЫХ ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA, SPHAEROCERIDAE, EPHYDRIDAE)

© 2022 г. Е. Н. Веко<sup>а</sup> \*, А. А. Полилов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

\*e-mail: vekogor@gmail.com

Поступила в редакцию 27.07.2021 г.

После доработки 05.11.2021 г.

Принята к публикации 06.11.2021 г.

Миниатюризация может сильно влиять на строение насекомых, и в разных группах обнаружены как общие, так и уникальные особенности. Однако исследований, направленных на изучение анатомии миниатюрных короткоусых двукрылых, ранее не было. В этой работе впервые детально описано внутреннее строение имаго двух миниатюрных короткоусых двукрылых *Leptocera* sp. (Diptera, Sphaeroceridae) и *Hydrellia albilabris* (Meigen 1830) (Diptera, Ephydriidae), изученное по сериям гистологических срезов с использованием трехмерных компьютерных реконструкций. Несмотря на малый размер изученных миниатюрных двукрылых, все системы органов сохраняют сложный уровень организации, характерный для крупных представителей родственных групп. Даже трахейная система не имеет принципиального упрощения, которое ранее было показано для большинства миниатюрных насекомых. Проведен сравнительный анализ изменения относительных объемов систем органов. Показано, что общие закономерности аллометрии органов, выявленные ранее, справедливы и для миниатюрных двукрылых, однако половая система *Leptocera* sp. и *Hydrellia albilabris* занимает значительно меньший относительный объем по сравнению с таковой у миниатюрных насекомых из других отрядов.

**Ключевые слова:** миниатюризация, Brachycera, морфология

**DOI:** 10.31857/S0044513422070133

Интерес к изучению миниатюризации насекомых появился в конце 40-х годов прошлого века (Rensch, 1948), а на данный момент существует целое направление исследований морфологии и анатомических особенностей у мельчайших членистоногих, в первую очередь насекомых (Polilov, 2016; Dunlop, 2019; Minelli, Fusco, 2019). При этом морфологические особенности двукрылых, связанные с миниатюризацией, изучены только на отдельных представителях длинноусых: *Mayetiola destructor* (Schneeberg et al., 2013) и *Corynoneura scutellata* (Веко, Полилов, 2020).

Одними из мельчайших двукрылых являются представители семейств Sphaeroceridae и Ephydriidae. Наружное строение описано в таксономических работах, посвященных Sphaeroceridae (Marshall et al., 2011; Rohacek, 2012) и Ephydriidae (Кривошеина, 1986, 1989, 2001, 2010; Mathis et al., 2014, 2015; Mathis, Zatwarnicki, 2019), а внутреннее строение представителей этих семейств остается неизученным. Род *Leptocera* (Diptera, Sphaeroceridae) состоит из мелких двукрылых с общей длиной тела имаго 0.8–2.5 мм (Пантелеева, Гапонов, 2016). Личинки развиваются в различных местах,

богатых разлагающейся органикой. К таким субстратам относится опавшая листва, загнивающие плоды фруктов, чаще всего развитие происходит в навозе. Основной тип питания как личинок, так и имаго – сапрофагия. Мухи рода *Hydrellia* (Diptera, Ephydriidae) – это небольшие насекомые с длиной тела от 1 до 10 мм (Deonier, 1971). Развитие протекает в биотопах, которые так или иначе связаны с водой или с местами с высокой влажностью. Личинки являются фитофагами, их развитие происходит внутри листовой пластинки ряски, взрослые особи питаются водорослями, детритом и микроорганизмами (Deonier, 1971).

Цель данной работы – детально изучить внутреннее строение *Leptocera* sp. и *Hydrellia albilabris* как миниатюрных представителей короткоусых двукрылых и выделить особенности, связанные с миниатюризацией.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Имаго *Leptocera* sp. (Diptera, Sphaeroceridae) и *Hydrellia albilabris* (Meigen 1830) (Diptera, Ephydriidae) были собраны в Московской обл. в окрест-

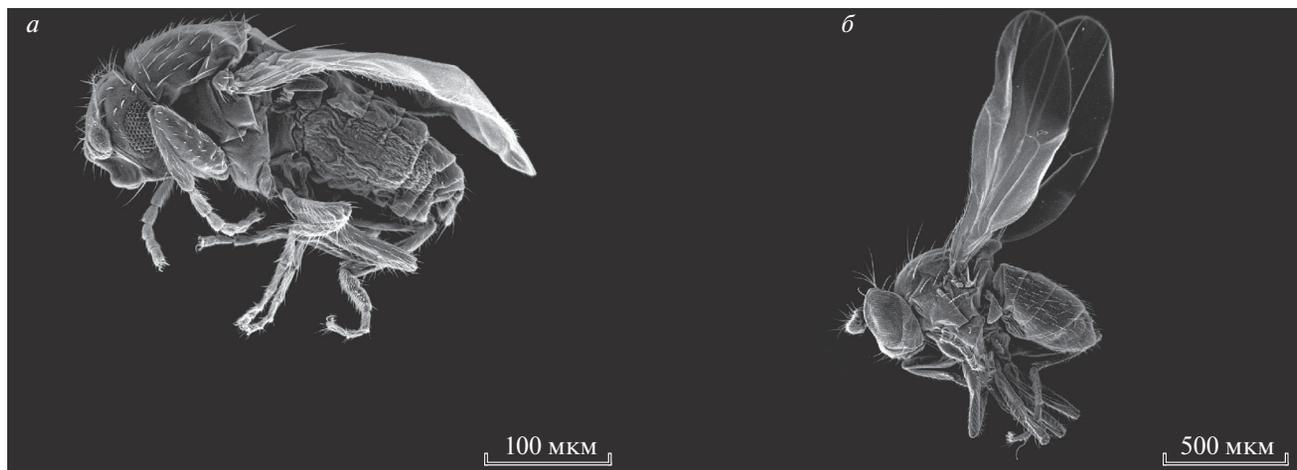


Рис. 1. Наружное строение, SEM. а – *Leptocera* sp., б – *Hydrellia albilabris*.

ностях поселка Володарского в августе–сентябре 2015 г.

Изучение внутреннего строения проведено по методике, описанной ранее (Веко, Полилов, 2020). Скелетные структуры были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Для изучения внутреннего строения использовали гистологические методы и трехмерное компьютерное моделирование (3D). В дополнение к методам, использованным ранее, была применена матричная томография. Серии срезов фотографировали на флуоресцентном микроскопе Olympus VX43 с камерой Tucsen TCC-6.11CE, используя автофлуоресценцию в ультрафиолетовом канале, что позволило выявить трахеи и воздушные мешки. После этого срезы окрашивали толуидиновым синим и пиронином и повторно фотографировали. На основе обеих серий фотографий проводили трехмерную реконструкцию органов. Используемая морфологическая номенклатура описана ранее (Веко, Полилов, 2020).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### АНАТОМИЯ *LEPTOCERA* SP.

#### Общий план строения

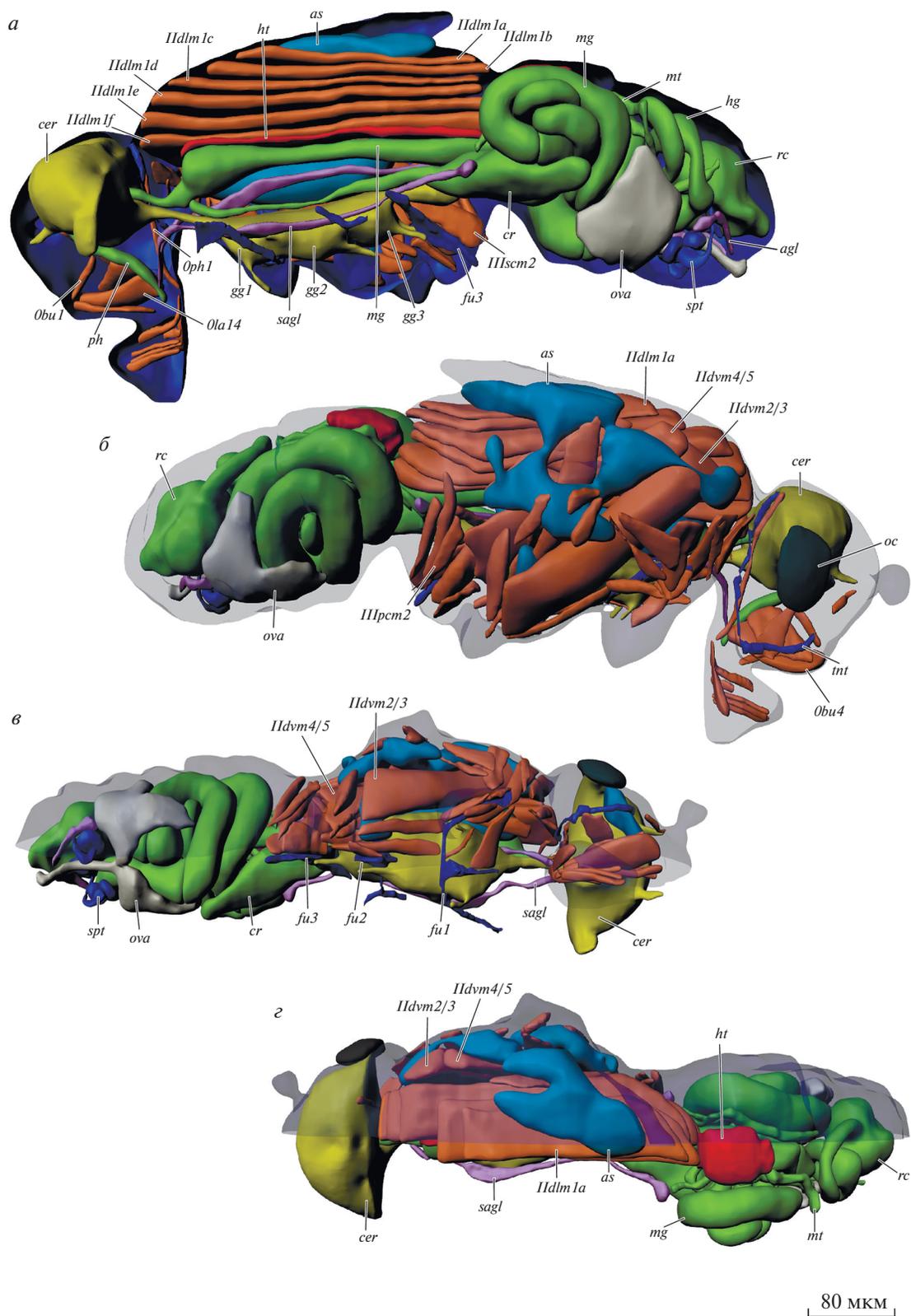
Длина тела 0.88–0.93 мм ( $M = 0.90$ ,  $n = 5$ ) (рис. 1). Топография внутренних органов: большая часть головной капсулы занята объемными воздушными мешками, а мозг, вплотную примыкая к теменной области, занимает значительную часть оставшегося пространства. В груди находятся мощная мускулатура и крупные воздушные мешки. Практически все пространство в брюшке занято кишечником, образующим петли, а половая система занимает небольшое место в дистальной части брюшка, сердце находится на дорсальной стороне брюшка (рис. 2). Объем тела 43.8 нл.

#### Скелет

Головная капсула имеет форму полусферы, дистальная сторона практически ровная. Фронтальный и фронто-клипеальные швы хорошо развиты. Тенториум состоит из дорсальных и передних рук, которые соединены тенториальным мостом. Дорсальные руки намного короче передних и подходят к затылочной части головной капсулы. Передние руки самые длинные. Начинаясь от тенториального моста, они идут вдоль задней части головы, затем приближаются к латеральной части клипеуса.

Переднегрудь – самый маленький сегмент груди. Шея и пронотум с дорсальной стороны прикрыты затылочной областью головы. Однако на гистологических срезах можно проследить, что шея имеет две пары цервикальных склеритов. Первая пара небольшая и имеет форму треугольника, она соединяется со второй парой цервикальных склеритов, изогнутых в виде серпа. Переднеспинка (пронотум) представляет собой узкую полоску; огибая с боковых сторон грудь, она переходит в плейриты. Проплевральная гребень разделяет первый сегмент груди на проэпистернит и проэпимерит. Вдаваясь внутрь груди, гребень формирует проплевральные апофизы, которые служат местом прикрепления некоторых мышц. Проэпистернит простирается в виде очень узкой полосы до вентральной стороны груди, где он прерывается четким срединным гребнем. Впячиваясь внутрь, он образует профурку. Она состоит из одной короткой центральной руки и двух более длинных латеральных рук.

Среднегрудь – самый крупный сегмент груди. Среднеспинка разделена на прескутум, скутум, скутеллум и постнотум. По латеральным сторонам прескутума формируются плечевые бугры в виде небольших вздутий. Эти бугры отделены от



80 мкм

**Рис. 2.** Внутреннее строение *Leptocera* sp., 3D-реконструкция. *a* – вид сбоку изнутри; *б* – вид снаружи, покровы полу-прозрачные; *в* – вид снизу; *г* – вид сверху. *agl* – придаточные железы; *as* – воздушные мешки; *cer* – мозг; *cr* – зуб; *fu1.2.3* – про-, мезо-, метафурка; *gg1.2.3* – передне-, средне- и заднегрудной ганглий; *hg* – задняя кишка; *ht* – сердце; *mg* – средняя кишка; *mt* – мальпигиевы сосуды; *oc* – глаз; *ova* – яичник; *ph* – глотка; *rc* – прямая кишка; *sagl* – слюнная железа; *spt* – сперматека; *tnt* – тенториум. Обозначения мускулатуры см. в тексте.

скутума коротким швом. Скутум и треугольный скутеллюм разделены скуто-скутеллярным швом. Постнотум выглядит как изогнутая поперечная полоса под задним краем скутеллюма, а сбоку образует пару больших выпуклостей. Тергит и плеирит среднегруди разделяются перпендикулярным нотоплевральным швом. В состав плеирита входит крупный мезоанэпистернит и ромбовидный мезоанэпимерит, вдоль которых проходит мезоплевральный гребень. От основания мезафурки отходят две тонкие руки, затем каждая из них образует V-образное разветвление.

Заднеспинка (метанотум) представлена узкой полоской. В состав плеирита входит метаэпистернит и метаэпимерит, которые разделяются коротким метаплевральным гребнем. Метаэпистернит расширяется в вентральном направлении и сочленяется с коксой. Небольшой метаэпимерит в форме треугольника. Метафурка хороша развита. Она имеет массивный крупный ствол и короткие руки.

В состав брюшка самца входит 7 видимых сегментов. Тергиты и стерниты четко дифференцированы и хорошо склеротизированы, а мембранозные плеириты не имеют четких границ. Постабдомен состоит из гипандрия и эпандрия, к которому причленяются подвижные придатки – сурстили. Брюшко самок состоит из 8 сегментов. Последний генитальный сегмент несет одну пару церков и гипопрокт.

Толщина кутикулы от 1.14 до 4.14 мкм ( $M = 2.05$ ,  $n = 80$ ). Объем скелета 1.91 нл, что составляет 4.35% от объема тела.

### Пищеварительная и выделительная системы

**Общая форма кишечника.** Передняя кишка располагается в головной капсуле и имеет изогнутую форму. Часть средней кишки в груди имеет вид прямой трубки, а в брюшке закручивается в многочисленные петли. Задняя кишка почти прямая, дифференцируется на тонкую и прямую кишку (рис. 3а, 3б).

**Передняя кишка.** Ротовое отверстие находится на дистальном конце рострума. Затем оно переходит в глотку. Она имеет U-образную форму в поперечном сечении и идет в диагональном направлении ко лбу. В лобной части головной капсулы глотка изгибается и продолжается прямым пищеводом. Затем пищевод переходит в кардиальное расширение.

Зоб представляет собой слепое выпячивание, которое располагается вне морфологической оси кишечника. Он берет начало на границе пищевода и кардиального расширения, далее проходит тонким длинным протоком через большую часть груди, а на последней трети своей длины имеет

мешковидную форму и своим концом заходит в брюшко.

**Средняя кишка** – это самая большая часть пищеварительного тракта. Морфологически ее можно разделить на три отдела. Первый отдел, находящийся в груди, имеет вид прямой трубки с однослойным эпителием из клеток неправильной формы. Второй отдел, располагающийся в первом сегменте брюшка, имеет в своем эпителии бокаловидные клетки. Стенка последнего отдела, находящегося во втором и третьем сегменте, толще двух предыдущих, эпителий представлен очень крупными клетками.

**Задняя кишка** состоит из короткой тонкой кишки и грушевидной формы прямой кишки, заканчивающейся анальным отверстием на последнем сегменте брюшка.

На границе средней и задней кишки берут начало четыре **мальпигиевых сосуда**. Они округлые в поперечном сечении и имеют однослойный эпителий. Мальпигиевы сосуды лежат в промежутках между петлями средней кишки.

Слюнные железы представляют собой две тонкие, неразветвленные прямые трубки с однослойным эпителием. Они заканчиваются на границе груди и брюшка, где каждая из них образует небольшое утолщение. В передней части груди они резко сужаются, образуя тонкие слюнные каналы, которые соединяются в области шеи в единый непарный проток. Непарный проток простирается к основанию хоботка и открывается в глотку.

Объем пищеварительной системы 4.91 нл (11.20% от объема тела), а мальпигиевых сосудов – 0.15 нл (0.34% от объема тела).

### Ткани внутренней среды

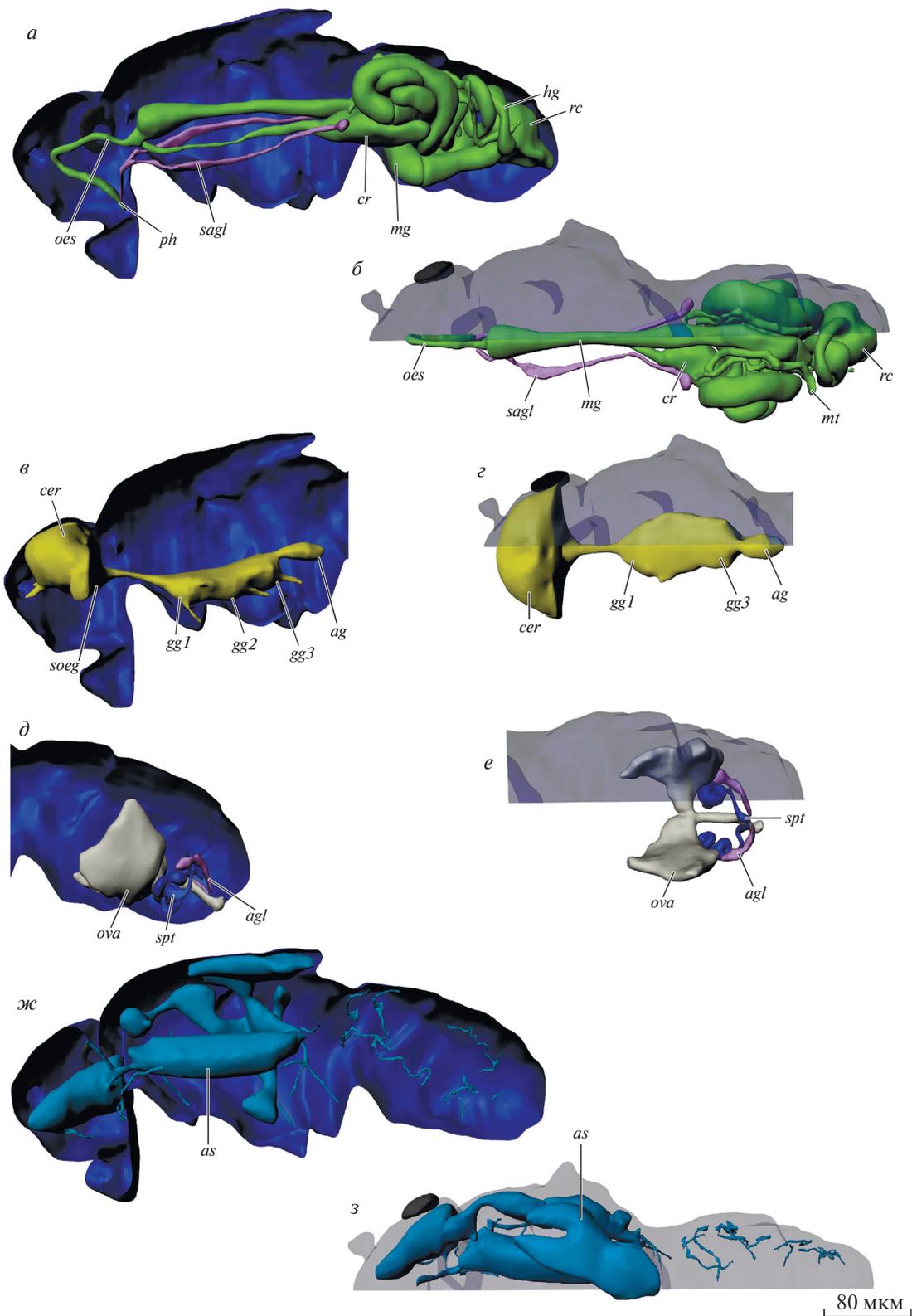
Кровеносная система состоит из сердца и длинной аорты. Сердце округлой формы, лежит в I и II сегменте брюшка. Аорта начинается от сердца и продолжается в виде тонкой округлой трубки до основания головы.

Основная масса жирового тела залегает в брюшке между органами, в промежутках среди петель кишечника. Меньшее количество клеток располагается в груди, а в голове представлено единичными клетками.

Объем тканей внутренней среды 22.62 нл (51.61% от объема тела).

### Трахеальная система

Дыхательная система хорошо развита, представлена сетью стволов и ветвящихся трахей, а также системой воздушных мешков (рис. 3ж, 3з). Среднегрудные дыхальца располагаются в верхней части латеральной стороны мезанэпистернита, а заднегрудные дыхальца – дистальнее жуж-



**Рис. 3.** Строение пищеварительной и выделительной (а, б), ЦНС (в, з), половой (д, е), дыхательной систем (ж, з) *Leptocera* sp., 3D-реконструкция. *ag* – брюшной ганглий; *agl* – придаточные железы; *as* – воздушные мешки; *cer* – мозг; *cr* – зуб; *gg1.2.3* – передне-, средне- и заднегрудной ганглий; *hg* – задняя кишка; *mg* – средняя кишка; *mt* – мальпигиевы сосуды; *oes* – пищевод; *ova* – яичник; *ph* – глотка; *rc* – прямая кишка; *sagl* – слюнная железа; *soeg* – подглоточный ганглий; *spt* – сперматека.

жалец. Каждое дыхальце по периферии окружено рядом микротрихий, которые защищают от попадания мелких частиц в трахею. На брюшке дыхальца располагаются на латеральных краях всех тергитов.

Система воздушных мешков состоит из четырех пар воздушных мешков, связанных друг с другом крупными стволами. Пара головных воздушных мешков занимает около трети головной капсулы (рис. 5). Они располагаются под мозгом и имеют конусовидную форму, с постепенно расширяющимся основанием к задней части головной капсулы. Оба воздушных мешка связаны друг с другом дугообразным стволом, который отходит от края левого и правого мешка. Второй крупный ствол головной капсулы идет к ротовому аппарату. Третий ствол связывает головной воздушный мешок с системой воздушных мешков грудного отдела. Имеется две пары грудных и шесть пар брюшных дыхалец.

От второй пары дыхалец отходит небольшая ветвь, дающая начало самой большой и сложно устроенной паре грудных воздушных мешков. Воздушный мешок заходит своими частями в каждый сегмент груди: на дорсальной стороне воздушный мешок тянется вдоль skutelluma и скутума, затем переходит на латеральную сторону груди и заканчивается в переднегруди булавовидным расширением. Этот воздушный мешок является местом отхождения трахейных стволов, идущих в дорсальные продольные мышцы, в крыловую мускулатуру и коксы вторых пар ног.

Третья пара грудных воздушных мешков имеет двояковыпуклую форму, одна часть находится непосредственно в коксе, а другая выходит в полость груди. От коксальной части воздушного мешка отходят крупные стволы, направляющиеся в коксы третьих пар ног, а также в грудной ганглий.

Четвертая пара воздушных мешков находится вдоль груди, мешки располагаются параллельно друг другу. От проксимальной части отходят два крупных ствола, один из которых направляется в коксу первой пары ног, а второй идет прямо вдоль груди и сливается с коксальной частью второй пары воздушных мешков.

В брюшке дыхательная система представлена единичными неветвящимися трахеями, крупные стволы отсутствуют.

Объем воздушных мешков 2.63 нл (6.01% от объема тела).

### Нервная система

Центральная нервная система демонстрирует незначительную степень олигомеризации (рис. 3в, 3г). Мозг вместе с подглоточным ганглием компактно располагаются в головной капсуле. Два

антеннальных нерва связывают антенны с дейто-церебрумом. Оптические доли большие и составляют около трети объема мозга.

Между грудными ганглиями нет четких границ, с латеральной и дорсальной сторон они имеют вид единого ганглионарного комплекса без видимых морфологических границ. Однако каждый ганглий можно идентифицировать по компартментам нейропиля и по нервам, которые отходят от вентральной стороны ганглия и продолжают до кокс. Так, в первом грудном сегменте располагается переднегрудной ганглий с парой вентральных нервов, во втором грудном сегменте находится среднегрудной ганглий, а также в среднегруди смещается заднегрудной ганглий. В заднегруди находится синганглий, образованный всеми брюшными ганглиями.

Объем нервной системы 2.65 нл (6.04% от объема тела).

### Мышечная система

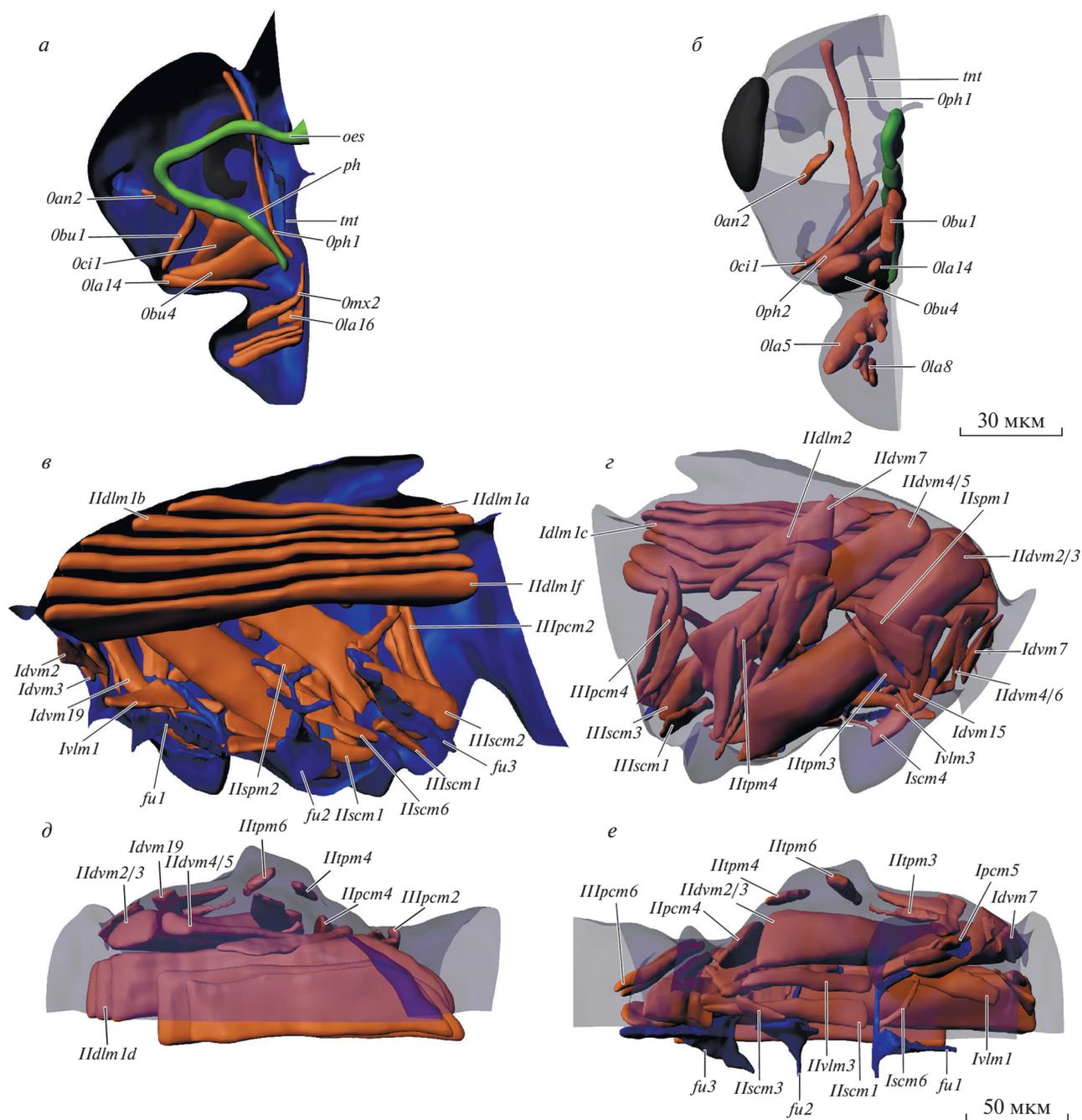
Исследованы две функциональные группы мышц по способу их прикрепления к скелету насекомого: мышцы, отходящие от неподвижной аподемальной поверхности, к подвижной структуре скелета, и мышцы, соединяющие две подвижные скелетные структуры (Стекольников, 2008). При описании мышц использованы сокращения: O – origin – место отхождения мышцы, I – insertion – место прикрепления мышцы.

#### Мускулатура головы (рис. 4а, 4б)

*Oan2* (M. tentorioscapalis posterior): O, передние руки тенториума; I, задний край скапуса. *Obu1* (M. clypeobuccalis): O, центральная часть клипеуса; I, вентральная стенка глотки. *Obu4* (M. tentoriobuccalis lateralis): O, основание рук тенториума; I, основание глотки. *Oci1* (M. clypeopalatalis): O, дорсальная сторона клипеуса; I, крыша циба-риума. *Ola14* (M. praementopalpalis externus): O, базальная часть прементума; I, основание шупика нижней губы. *Oph1* (M. verticopharyngalis): O, затылочная область головы; I, дорсальная стенка глотки. *Oph2* (M. tentorio-pharyngealis): O, задние руки тенториума; I, вентральная сторона глотки.

#### Мускулатура груди (рис. 4в–4е)

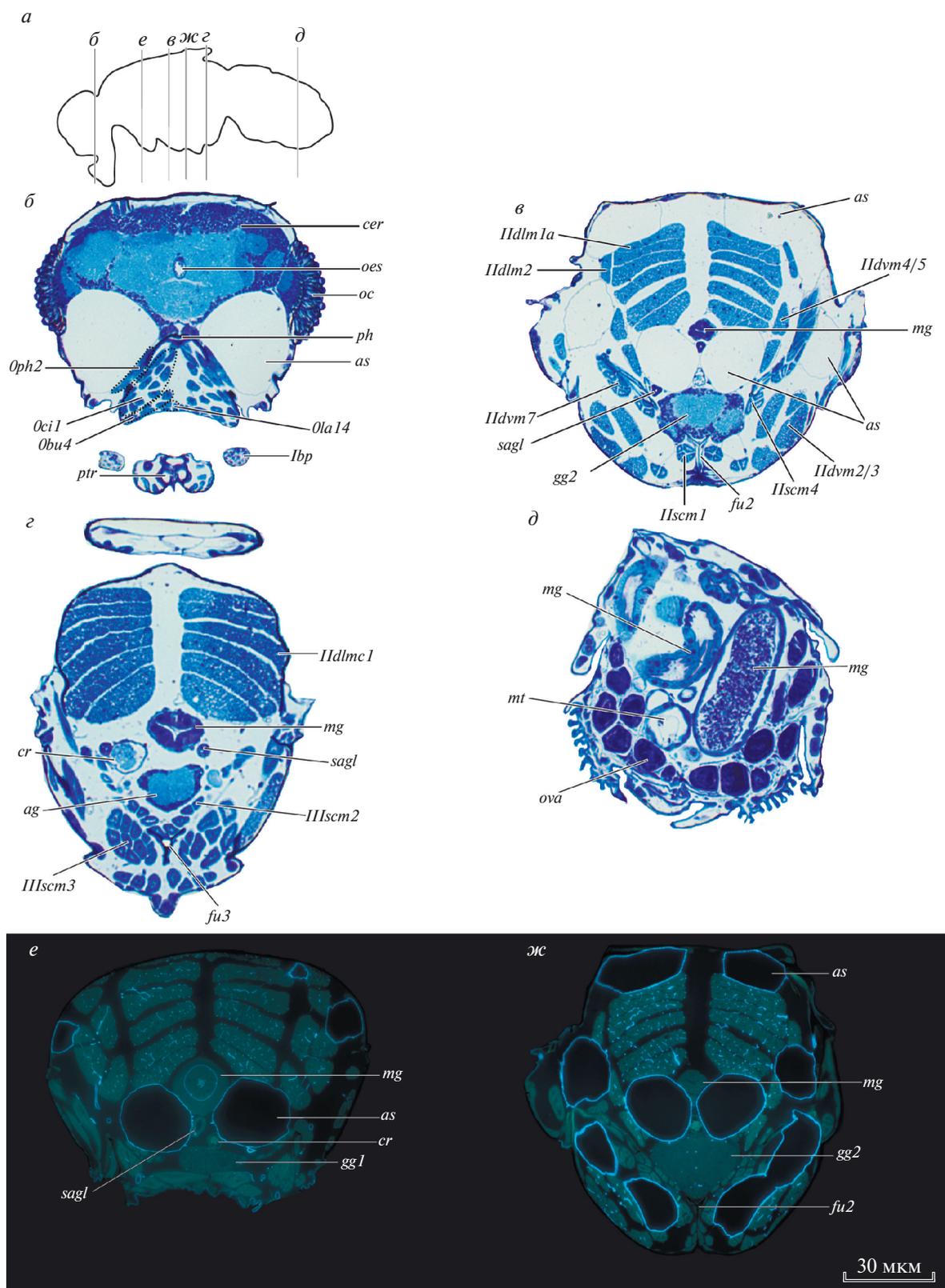
**Переднегрудь.** *Idvm2* (M. cervico-occipitalis medialis): O, медиальная часть шейного склерита; I, дорсолатеральная часть затылка. *Idvm3* (M. cervico-occipitalis posterior): O, латеральная часть шейного склерита; I, медиальная часть затылка. *Idvm4/6* (M. pronoto-cervicalis lateralis или M. pronotocervicalis medialis): O, пронотум; между *Idvm15* и *Idvm19*; I – передняя часть первого шейного склерита. *Idvm7* (M. pronoto-cervicalis posterior): O, ме-



**Рис. 4.** Строение мускулатуры *Leptocera* sp., 3D-реконструкция. *a* – вид головы сбоку, *б* – вид фронтально, покровы полупрозрачные; *в* – вид груди сбоку; *г* – вид снаружи, покровы полупрозрачные; *д* – вид сверху; *е* – вид снизу. *fu* 1.2.3 – про-, мезо-, метафурка; *oes* – пищевод; *ph* – глотка; *tnt* – тенториум. Обозначения мускулатуры см. в тексте.

диальный край пронотума; I, дорсальная часть второго шейного склерита. *Idvm15* (*M. pronoto-trochantinosoxalis*): O, передняя часть пронотума; I, передний край коксы, рядом с *Ipcm5*. *Idvm19* (*M. pronoto-trochanteralis*): O, пронотум, область плечевых бугров; I, передний край вертлуга. *Idlm1* (*M. prophragma-occipitalis*): O, терминальная часть срединной руки профурки; I, задняя часть

затылка. *Idlm2* (*M. pronoto-occipitalis*): O, задняя часть пронотума; I, дорсальная часть затылка. *Ivlm1* (*M. profurca-cervicalis*): O, вентральная часть профурки; I, медиальный край шейного склерита. *Ivlm3* (*M. profurca-tentorialis*): O, дорсальная часть профурки; I, задняя часть затылка. *Ivlm7* (*M. profurca-mesofurcalis*): O, дорсальная часть профурки; I, медиальная часть мезофурки.



**Рис. 5.** Внутреннее строение *Leptocera* sp., гистология и автофлуоресценция. *a* – схема срезов, *б–ж* – поперечные срезы на разных уровнях. *ag* – брюшной ганглий; *as* – воздушные мешки; *cer* – мозг; *cr* – зоб; *fu2.3* – мезо-, метафурка; *gg1.2* – передне-, среднегрудной ганглий; *lbp* – нижнегубной щупик; *mg* – средняя кишка; *mt* – мальпигиевы сосуды; *oc* – глаз; *oes* – пищевод; *ova* – яичник; *ph* – глотка; *ptr* – псевдотрахеи; *sagl* – слюнная железа. Обозначения мускулатуры см. в тексте.

*Iscm1* (M. profurca-coxalis anterior): O, латеральная часть срединной руки профурки; I, передний край коксы. *Iscm4* (M. profurca-coxalis lateralis): O, вентральная сторона рук профурки; I, латеральный край коксы. *Iscm6* (M. profurca-trochanteralis): O, дорсальная сторона рук профурки; I, задний край вертлуга. *Ipcm1* (M. prosoxa-cervicalis): O, передний край коксы; I, дорсальная часть шейного склерита. *Ipcm5* (M. propleuro-coxalis inferior): O, вентральная часть нотоплеврального гребня; I, передний край коксы.

**Среднегрудь.** *Идvm2/3* (M. mesonoto-trochanteralis anterior/posterior): O, латеральная сторона прескутума; I, базальный край проэпистернита. *Идvm4/5* (M. mesonoto-coxalis anterior/posterior): O, мезоскутум, между *Идlm2* и *Идvm2/Идvm3*; I, мезокатэпимер. *Идvm7* (M. mesonoto-trochanteralis): O, центральная часть мезоскутума; I, передний край вертлуга. *Идlm1* (M. prophragma-mesophragmalis): O, a-b: передняя часть мезоскутума; c-f: срединная часть прескутума; I, a-f: задняя часть постнотума. *Идlm2* (M. mesonoto-phragmalis): O, латеральная часть мезоскутума; I, латеральная часть метаэпимерита. *Иvlm3* (M. mesofurca-metafurcalis): O, срединная часть мезофурки; I, метафурка, дорсальная часть коротких рук фурки. *Иscm1* (M. mesofurca-coxalis anterior): O, латеральная часть мезофурки; I, медиальный край коксы. *Иscm2* (M. mesofurca-coxalis posterior): O, вентральная часть мезофурки; I, задний край коксы. *Иscm4* (M. mesofurca-coxalis lateralis): O, задняя поверхность мезофурки; I, вентральная сторона основания мезоплеврального гребня. *Иscm6* (M. mesofurca-trochanteralis): O, вентральная сторона рук мезофурки; I, передний край вертлуга. *Иspm1* (M. mesopleura-sternalis): O, латеральная сторона мезанэпистернита; I, основание базаларе. *Иspm2* (M. mesofurca-pleuralis): O, латеральная часть мезофурки; I, латеральная сторона мезоплеврального гребня. *Ирст6* (M. mesanepisterno-coxalis posterior): O, передняя часть мезоплеврального гребня; I, вентральный ободок коксы. *Итпm1* (M. prophragma-mesanepisternalis): O, нотоплевральный гребень; дистальная часть базаларе. *Итпm3* (M. mesonoto-basalaris): O, латеральная сторона мезоанэпистернита; I, задняя часть мезоплеврального гребня. *Итпm4* (M. mesonoto-pleuralis anterior): O, основание мезоплеврального гребня; I, первая аксиллярная пластинка. *Итпm5* (M. mesonoto-pleuralis medialis): O, дорсальная часть мезоплеврального гребня; I, первая аксиллярная пластинка. *Итпm6* (M. mesonoto-pleuralis posterior): O, мезоплевральная апофиза; I, четвертая аксиллярная пластинка. *Итпm7* (M. mesanepisterno-axillaris): O, задняя часть анаплеврального гребня; I, третья аксиллярная пластинка. *Итпm9* (M. mesepimero-axillaris tertius): O, задняя часть мезоплеврального гребня; I, третья аксиллярная пластинка.

**Заднегрудь.** *Иидvm7* (M. metanoto-trochanteralis): O, латеральная часть постфрагмы; I, передний край вертлуга. *Иитпm4* (M. metanoto-pleuralis anterior): O, дорсальная часть метаплевральной апофизы; I, основание жужалец. *Иисpm1* (M. meta-pleura-sternalis): O, медиальная часть метафурки; I, основание жужалец. *Иисpm2* (M. metafurca-pleuralis): O, метафурка, дорсальная часть рук фурки; I, метаплевральная апофиза. *Иирст2* (M. metabasalar-trochantinalis): O, дорсальная часть метэпистернита; I, дорсальный ободок коксы. *Иирст4* (M. metanepisterno-coxalis posterior): O, передняя часть метаплеврального гребня; I, передний край коксы. *Иирст6* (M. meta-pleura-trochanteralis): O, задняя часть метаплеврального гребня; I, задний край вертлуга. *Иивlm2* (M. metafurca-abdominosternalis): O, метафурка, дорсальная часть рук фурки; I, первый сегмент брюшка. *Иисcm1* (M. metafurca-coxalis anterior): O, срединная часть метаэпимерита; I, передний край коксы. *Иисcm2* (M. metafurca-coxalis posterior): O, проксимальная часть метафурки; I, задний край коксы. *Иисcm6* (M. metafurca-coxalis medialis): O, вентральная часть метафурки; I, вентральный ободок коксы.

### Мускулатура брюшка

Дорсальные продольные мышцы (Mm. dorsales), O, передняя фрагма; I, задняя фрагма. Вентральные продольные мышцы (Mm. ventrales), O, передний край сегмента; I, задний край сегмента. Дорсовентральные мышцы (Mm. dorsoventrales), O, боковая часть тергита; I, боковая часть стернита.

Объем мускулатуры 8.31 нл (18.96% от объема тела).

### Половая система

Половая система самки представлена парными яичниками, двумя придаточными железами и тремя сперматеками (рис. 3д, 3е). От каждого яичника, состоящего из восьми овариол, отходят небольшие латеральный яйцеводы, которые сливаются в единый центральный яйцевод. Три хорошо склеротизованные сперматеки имеют двояковогнутую форму, причем сразу две из них открываются в единый проток, впадающий в центральный яйцевод, а третья сперматека имеет самостоятельный проток. Пара придаточных желез также открывается в центральный яйцевод. Каждая железа имеет продольную вытянутую форму с небольшим пузырьвидным расширением на дистальном конце, в котором находятся секретирующие клетки.

Объем половой системы 0.65 нл (1.48% от объема тела).

АНАТОМИЯ *HYDRELLIA ALBILABRIS*

Строение во многом сходно с *Leptocera* sp., поэтому ниже будут приведены только различия в анатомии.

**Общий план строения**

Длина тела 1.12–1.23 мм ( $M = 1.19$ ,  $n = 5$ ) (рис. 6, 9). Объем тела 159.1 нл.

**Скелет**

Брюшко самцов состоит из шести сегментов.

Толщина кутикулы от 2.01 до 4.28 мкм ( $M = 3.40$ ,  $n = 80$ ). Объем скелета 7.13 нл, что составляет 4.48% от объема тела.

**Пищеварительная и выделительная системы**

У *H. albilabris* два мальпигиевых сосуда (рис. 7а–7б).

Объем пищеварительной системы 11.31 нл (7.11% от объема тела), а мальпигиевых сосудов – 2.63 нл (1.65% от объема тела).

**Ткани внутренней среды**

Объем тканей внутренней среды 97 нл (60.1% от объема тела).

**Трахеальная система**

Вдоль среднего кишечника проходит воздушный мешок, который в проксимальной части разделяется на две части (рис. 7ж, 7з). Одна из них спускается перпендикулярно вниз на вентральную сторону груди, а вторая идет к ее дорсальной стороне, располагаясь под скутумом и скутеллюмом.

Объем воздушных мешков 4.3 нл (9.81% от объема тела).

**Нервная система**

В сравнении с *Leptocera* sp., мозг *H. albilabris* имеет более вытянутую форму в поперечном направлении и напоминает по форме мозг крупных двукрылых (рис. 7в, 7г). У *H. albilabris* также значительно лучше развиты оптические доли в сопоставлении с *Leptocera* sp. У *H. albilabris* происходит слияние третьего грудного ганглия с брюшным синганглием.

Объем нервной системы 10.06 нл (5.17% от объема тела).

**Мышечная система****Мускулатура головы (рис. 8а, 8б)**

Набор мускулатуры в головной капсуле у *H. albilabris* отличается от *Leptocera* sp. отсутствием двух мышц *Ola14* (*M. praementopalpalis externus*), *Oph2* (*M. tentoriopharyngealis*).

**Мускулатура груди (рис. 8в–8е)**

**Переднегрудь.** В отличие от *Leptocera* sp., у *H. albilabris* отсутствует одна мышца – *Ivlm7* (*M. profurca-mesofurcalis*), а присутствуют *Idlm2* (*M. pronoto-occipitalis*), *Idvm5* (*M. pronoto-cervicalis anterior*), *Idvm18* (*M. pronoto-coxalis lateralis*), *Ipcm4* (*M. propleuro-coxalis superior*), *Iscm2* (*M. profurca-coxalis posterior*) и *Iscm3* (*M. profurca-coxalis medialis*).

**Среднегрудь.** В сравнении с *Leptocera* sp. у *H. albilabris* присутствует *Ипм2* (*M. mesopleura-praealaris*).

**Заднегрудь.** В отличие от *Leptocera* sp., у *H. albilabris* присутствует *Илсм3* (*M. metafurca-coxalis medialis*).

Объем мускулатуры 29.82 нл (18.74% от объема тела).

**Половая система**

Различие наблюдается лишь в количестве сперматек. У *H. albilabris* в яйцевод открывается единственная сперматека (рис. 7д, 7е).

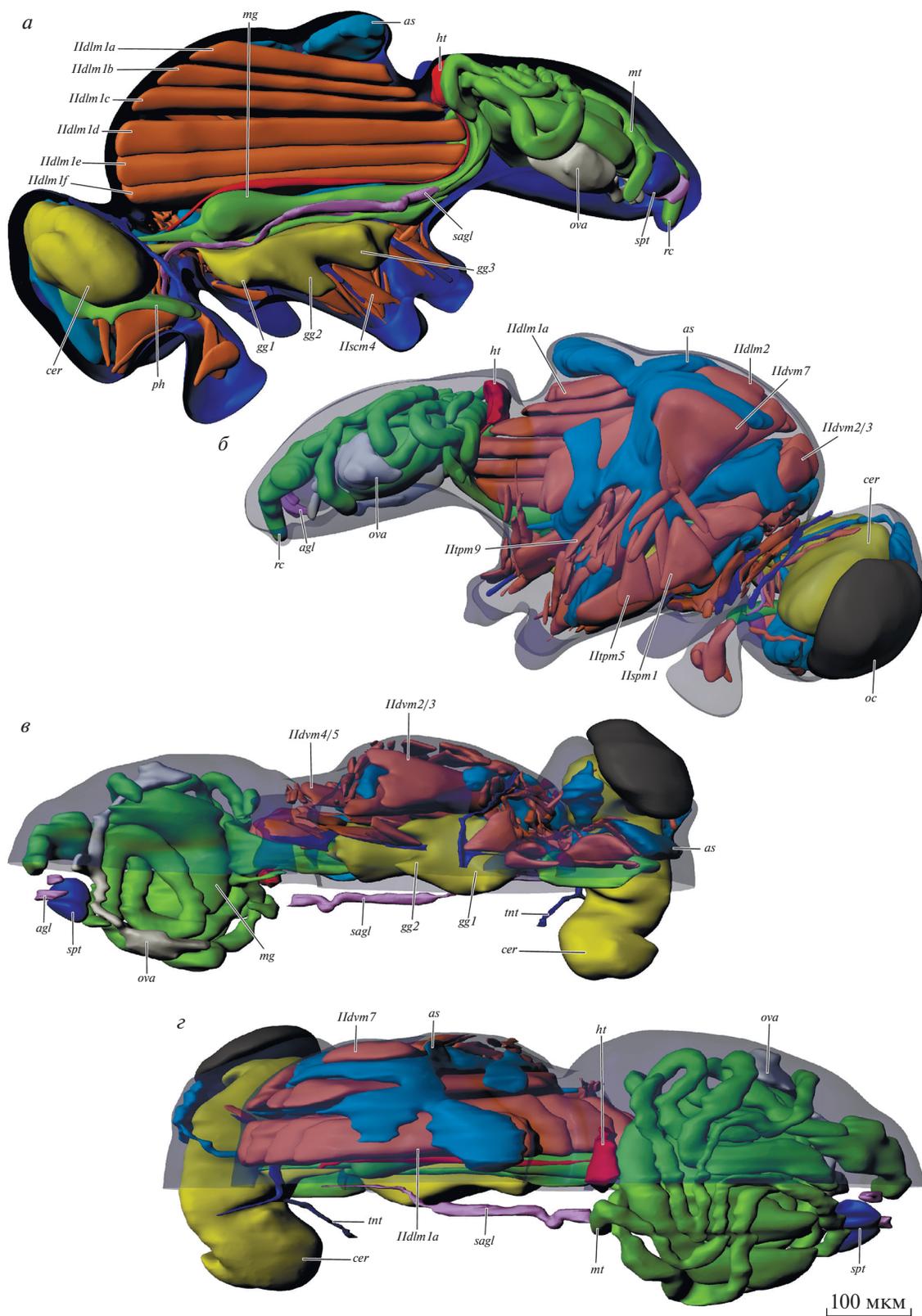
Объем половой системы 1.15 нл (0.72% от объема тела).

**ОБСУЖДЕНИЕ****Скелет**

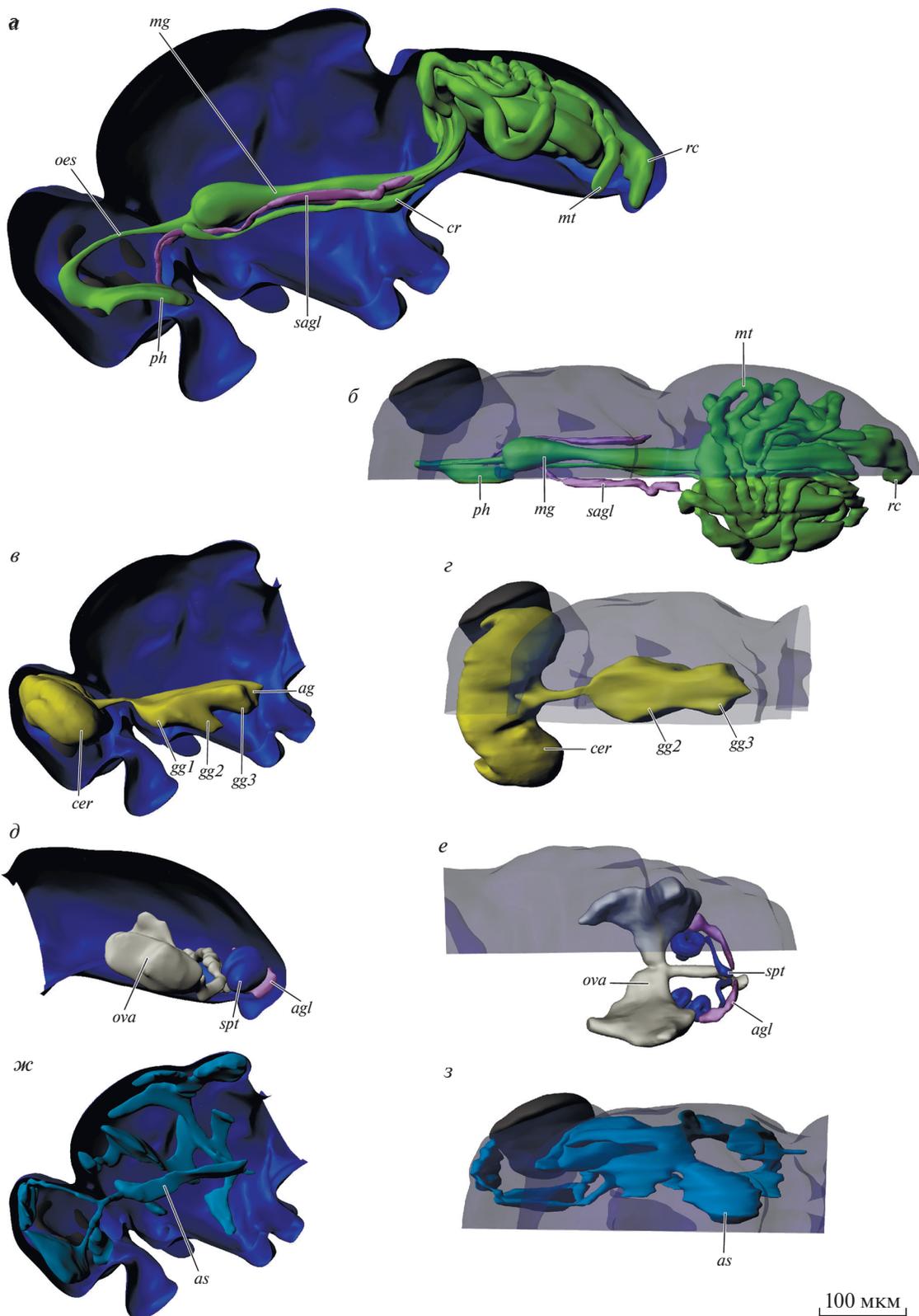
Тенториум *Leptocera* sp. и *H. albilabris* сохраняет сложное строение, характерное как для крупных представителей родственных групп двукрылых (Matsuda, 1965), так и для миниатюрных (Векко, Полилов, 2020). Эндоскелет груди *Leptocera* sp. и *H. albilabris* хорошо развит и представлен разветвленными фурками. Сходное строение про-, мезо- и метафурки описано и для более крупных двукрылых – *Drosophilidae*, *Tabanidae*, *Muscidae*, *Tipulidae* (Matsuda, 1970; Fabian et al., 2016). Внутренний скелет *C. scutellata* устроен сходным образом с *Leptocera* sp. и *H. albilabris*.

**Пищеварительная система**

Кишечник *Leptocera* sp. и *H. albilabris* устроен сходным образом. Относительный объем кишечника *Leptocera* sp. на 4% превосходит таковой *H. albilabris*.

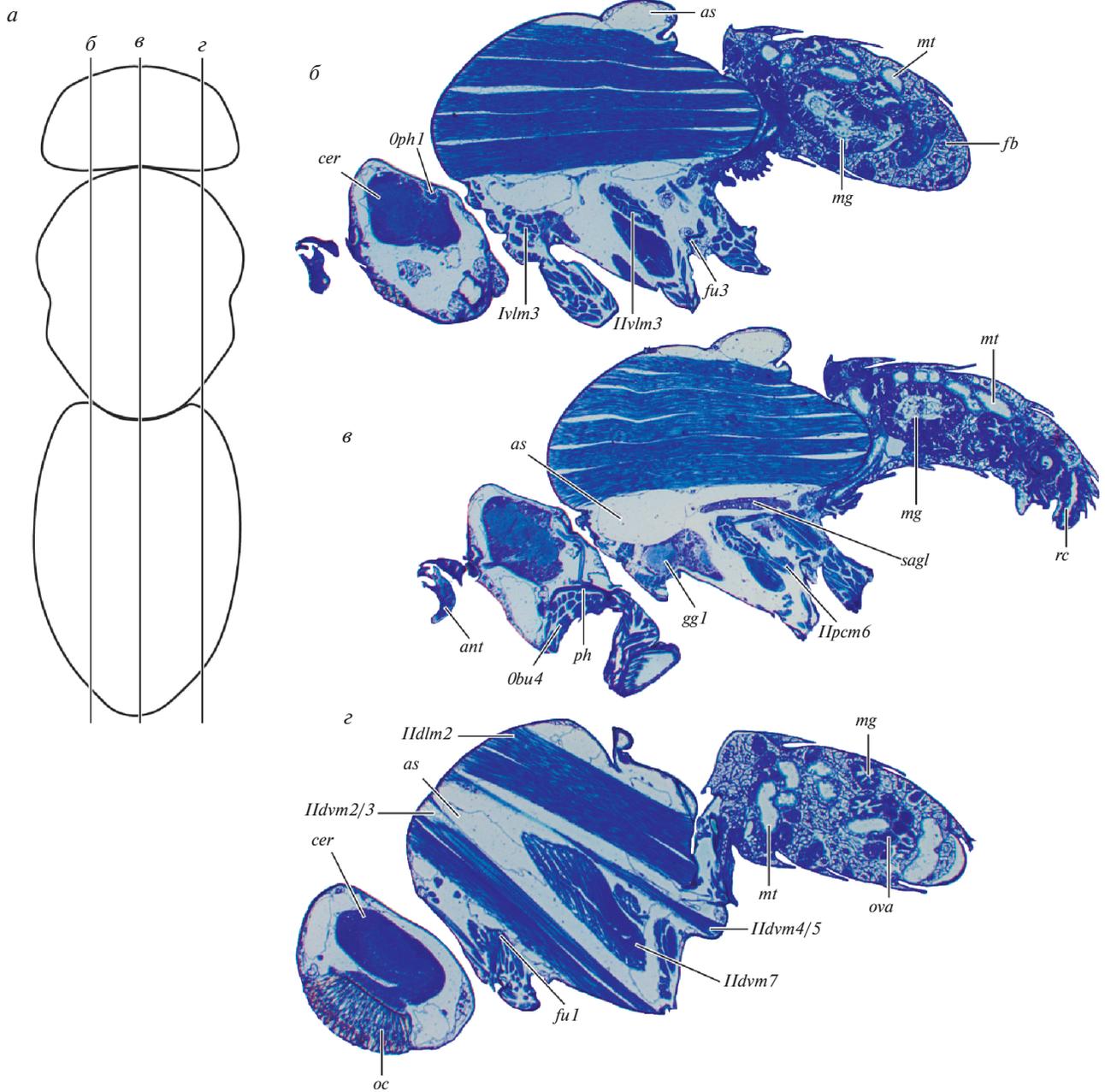


**Рис. 6.** Внутреннее строение *Hydrellia albilabris*, 3D-реконструкция. *а* – вид сбоку изнутри, *б* – вид снаружи, покровы полупрозрачные, *в* – вид снизу, *г* – вид сверху. *agl* – придаточные железы; *as* – воздушные мешки; *cer* – мозг; *gg1.2.3* – передне-, средне- и заднегрудной ганглий; *ht* – сердце; *mg* – средняя кишка; *mt* – мальпигиевы сосуды; *oc* – глаз; *ova* – яичник; *ph* – глотка; *rc* – прямая кишка; *sagl* – слюнная железа; *soeg* – подглоточный ганглий; *spt* – сперматека; *tnt* – тенториум. Обозначения мускулатуры см. в тексте.



**Рис. 7.** Строение пищеварительной и выделительной (а, б), ЦНС (в, г), половой (д, е), дыхательной систем (ж, з) *Hydrellia albilabris*, 3D-реконструкция. *ag* – брюшной ганглий; *agl* – придаточные железы; *as* – воздушные мешки; *cer* – мозг; *cr* – зуб; *gg1.2.3* – передне-, средне- и заднегрудной ганглий; *mg* – средняя кишка; *mt* – мальпигиевы сосуды; *oes* – пищевод; *ova* – яичник; *ph* – глотка; *rc* – прямая кишка; *sagl* – слюнная железа; *spt* – сперматека.





**Рис. 9.** Внутреннее строение *Hydrellia albilabris*, гистология. *a* – схема срезов, *б–з* – продольные срезы на разных уровнях. *ant* – антенна; *as* – воздушные мешки; *cer* – мозг; *fb* – жировое тело; *fu1.3* – про-, метафурка; *gg1* – переднегрудной ганглий; *mg* – средняя кишка; *mt* – мальпигиевы сосуды; *oc* – глаз; *ova* – яичник; *ph* – глотка; *rc* – прямая кишка; *sag1* – слюнная железа. Обозначения мускулатуры см. в тексте.

кишка миниатюрных двукрылых имеет большее количество петель, в то время как у *Liposcelidae* (Полилов, 2016), *Thripidae* (Polilov, Shmakov, 2016), *Ptiliidae* (Полилов, 2008) средняя кишка образует одну небольшую петлю, располагающуюся в заднегруди или в брюшке. У *Anaphes flavipes* (Hymenoptera, Mymaridae) кишечник вовсе не образует петлю, а имеет вид прямой трубки с небольшими изгибами в районе шеи и на границе груди

и брюшка (Полилов, 2016). Сходство *Leptocera* sp. и *H. albilabris* с другими микронасекомыми проявляется в наличии слюнных желез. Они развиты у представителей *Liposcelidae* (Полилов, 2016), *Thripidae* (Polilov, Shmakov, 2016), *Ptiliidae* (Полилов, 2008), но отсутствуют у *Corylophidae* (Polilov, 2016) и *Trichogrammatidae* (Полилов, 2016a).

У жесткокрылых при уменьшении размеров тела относительный объем пищеварительной си-

стемы снижается, а у перепончатокрылых того же размерного класса пищеварительная система меняется изометрически (Polilov, Makarova, 2017). Приблизительно равный объем кишечника имеют изученные миниатюрные двукрылые и жесткокрылые такого же размерного класса, однако этот показатель намного меньше, чем у *Paraneoptera* и больше, чем у перепончатокрылых (Polilov, Makarova, 2017).

У *Leptocera* sp. 4 мальпигиевых сосуда, а у *H. albilabris* – 2. Однако относительный объем мальпигиевых сосудов у *Leptocera* sp. в 5 раз меньше, чем у *H. albilabris*.

Количество мальпигиевых сосудов, наблюдаемое у *Leptocera* sp. и *H. albilabris*, также является типичным для большинства крупных представителей родственных групп двукрылых (Sohal, 1974; O'Donnell, Maddrell, 1995).

Выделительная система *C. scutellata* имеет сходное строение с *Leptocera* sp. и *H. albilabris*. На границе средней и задней кишки у *C. scutellata* располагается 4 мальпигиевых сосуда. Относительные объемы выделительной системы у миниатюрных короткоусых и длинноусых двукрылых между собой различаются несильно (Веко, Полилов, 2020).

Выделительная система всех изученных миниатюрных двукрылых сходна по строению и по набору мальпигиевых сосудов с ранее изученными миниатюрными насекомыми разных отрядов. У Liposcelidae (Полилов, 2016б), Thripidae (Polilov, Shmakov, 2016), Ptiliidae (Полилов, 2008), Corylophidae (Polilov, 2016) имеется 4 мальпигиевых сосуда, а у представителей Mymaridae (Полилов, 2016) и Trichogrammatidae (Полилов, 2016а) – 3.

Относительный объем выделительной системы *H. albilabris* превосходит аналогичный показатель у всех перепончатокрылых, *Paraneoptera* и большинства изученных жесткокрылых того же размерного класса, но относительный объем выделительной системы *Leptocera* sp. меньше, чем у *Paraneoptera*, но приблизительно равен таковому у Coleoptera и Hymenoptera (Polilov, Makarova, 2017).

### Кровеносная система

У *Leptocera* sp. и *H. albilabris* кровеносная система устроена сходно и разительных различий не имеет.

Строение кровеносной системы крупных короткоусых двукрылых, представителей семейства Calliphoridae, слабо отличается от *Leptocera* sp. и *H. albilabris* (Wasserthal, 1999).

Стоит отметить, что сердце *C. scutellata* имеет вытянутую продольную форму и продолжается практически до конца брюшка, в то время как сердце *Leptocera* sp. и *H. albilabris* имеет округлую форму и намного короче (Веко, Полилов, 2020).

Вопреки миниатюризации, кровеносная система двукрылых сохраняет высокий уровень организации, при этом у микронасекомых из других отрядов выявлены редукции. У жесткокрылых Ptiliidae (Полилов, 2008) и Corylophidae (Polilov, 2016), у наездников Mymaridae (Полилов, 2016) и Trichogrammatidae (Полилов, 2016а) сердце и аорта вовсе отсутствуют, а функцию гемолимфы во многом выполняет жировое тело.

При уменьшении размеров тела относительный объем кровеносной системы и жирового тела уменьшается у жесткокрылых и увеличивается у перепончатокрылых и *Paraneoptera* того же размерного класса (Polilov, Makarova, 2017). Стоит отметить, что изученные в этой работе миниатюрные двукрылые обладают рекордным значением по этому показателю и превосходят все ранее изученные таксоны микронасекомых.

### Дыхательная система

Во всех тагмах тела, включая брюшко, воздушные мешки имеются у *Lucilia* sp. и *Calliphora* sp. (Wasserthal, 1999). Таким образом, наблюдается принципиальные различия в строении миниатюрных и крупных двукрылых.

В отличие от *Leptocera* sp. и *H. albilabris*, дыхательная система *C. scutellata* представлена только крупными стволами и отходящими от них ветвящимися трахеями (Веко, Полилов, 2020). Воздушные мешки отсутствуют.

Сложная сеть трахей, воздушных мешков, а также соединяющих их крупных трахейных стволов впервые наблюдается у микронасекомых. У Liposcelidae во всех тагмах имеется система трахей, берущая начало от двух продольных трахейных стволов (Полилов, 2016б). Воздушные мешки отсутствуют. Дыхательная система Thripidae представлена только парой продольных стволов, от которых отходят слабо ветвящиеся трахеи (Polilov, Shmakov, 2016). Воздушные мешки отсутствуют. Трахейная система Ptiliidae обладает признаками сильного упрощения. Имеется лишь небольшое количество слабо ветвящихся трахей, связанных с дыхальцами (Полилов, 2008). Продольные и поперечные стволы и воздушные мешки отсутствуют. Миниатюрные жесткокрылые из семейства Corylophidae обладают сходной организацией дыхательной системы, однако у них в груди присутствуют продольные трахейные стволы, дающие начало слабо ветвящимся трахеям (Polilov, 2016). У Mymaridae и Trichogrammatidae в груди присутствуют лишь несколько слабо ветвящихся трахей, связанных с средне- и заднегрудными дыхальцами (Полилов, 2016а; Polilov, 2016). Трахейные стволы и воздушные мешки отсутствуют.

### Нервная система

Нервная система *Leptocera* sp. и *H. albilabris* имеет среднюю степень олигомеризации ганглиев. У обоих видов происходит смещение заднегрудного ганглия во второй сегмент груди, а в заднегруди располагается брюшной синганглий, представленный целиком слитыми брюшными ганглиями. Относительные объемы нервной системы *Leptocera* sp. и *H. albilabris* слабо различаются между собой, *Leptocera* sp. по этому показателю менее чем на 1% превосходит *H. albilabris*.

Строение головного мозга детально изучено у *Drosophila melanogaster* (Rein et al., 2002) и *Musca* sp. (Strausfeld, 1976). Морфология мозга у *Leptocera* sp. и *H. albilabris* сходна с таковой у крупных представителей двукрылых. Брюшная нервная цепочка *Leptocera* sp. и *H. albilabris* также сохраняет общий план строения, характерный для представителей Dolichopodidae, Phoridae, Drosophilidae, Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, Tachinidae (Yeates et al., 2002).

У *C. scutellata* каждый грудной ганглий располагается в собственном грудном сегменте, брюшные ганглии не сливаются друг с другом и четко дифференцированы (Веко, Полилов, 2020). Значения относительных объемов нервной системы различаются незначительно. У *C. scutellata* этот показатель на 2 и 3% больше, чем у *Leptocera* sp. и *H. albilabris* соответственно.

Для всех микронасекомых характерны значительная олигомеризация и концентрация нервных ганглиев. Самая сильная степень олигомеризации характерна для имаго жесткокрылых, а наименьшая — для взрослых трипсов. Мозг *Sericoderus lateralis* вместе с подглоточным ганглием целиком смещаются в грудь, у Ptiliidae брюшной ганглий сливается с заднегрудным и смещается в грудь (Полилов, 2008; Polilov, 2016). Имаго жуков из трибы Nanosellini обладает непарным протоцеребрумом, также асимметричен мозг личинок некоторых миниатюрных жесткокрылых, брюшной ганглий перепончатокрылых Mymaridae может смещаться на одну из сторон брюшка (Полилов, 2008; Polilov, 2016).

В изученных таксонах микронасекомых относительный объем ЦНС увеличивается при уменьшении размеров тела. Значения относительных объемов ЦНС микродвукрылых превосходят микрожесткокрылых того же размерного класса, но уступают перепончатокрылым, которые имеют самый большой относительный объем ЦНС (Polilov, Makarova, 2017). Похожая тенденция наблюдается и в объеме мозга. Относительный объем мозга приблизительно одинаков у двух изученных двукрылых, но *Musca* sp. обладает значительно меньшим относительным объемом мозга по сравнению с ними (Strausfeld, 1976). Миниатюрные Hymenoptera обладают самым большим от-

носительным объемом мозга среди всех изученных микронасекомых (Polilov, Makarova, 2017).

### Мускулатура

Все функциональные группы мышц представлены в головной капсуле *Leptocera* sp. и *H. albilabris*. Имеется мышца, движущая лабиальный щупик; сохраняется длинная глоточная мышца — 0ph1; глоткой движут несколько крупных мышц. За движение хоботка отвечают четыре мышцы — 0la5, 0la8, 0la16 и 0mx2 (Schneeberg et al., 2013). Основной отличительной чертой миниатюрных короткоусых двукрылых от крупных представителей родственных групп является уменьшение количества мышц, участвующих в движении антенны. К антеннам изученных микродвукрылых подходят лишь две мышцы — 0an1 и 0an2.

Переднегрудь *Leptocera* sp. и *H. albilabris* мало отличается по набору мускулатуры от аналогичной структуры крупных представителей родственных групп. В переднегруди *Leptocera* sp. расположено 17 мышц, а у *H. albilabris* в этом сегменте груди — 21 мышца. Различия наблюдаются в отсутствии небольших мышц, связанных с движением шеи. Таким образом, у микродвукрылых в первом грудном сегменте сохраняются все основные группы мышц. Во втором сегменте груди небольшие различия наблюдаются в количестве крыловых мышц прямого действия. У *Leptocera* sp. сохраняется лишь шесть из них, а у *H. albilabris* — семь мышц. Мускулатура заднегруди изученных миниатюрных двукрылых также слабо различается. В составе заднего грудного сегмента имеются все мышцы, участвующие в движении конечностей, а также крупные дорсо-вентральные мышцы.

Таким образом, два изученных микродвукрылых по количественному набору мускулатуры слабо различаются между собой, поскольку у *Leptocera* sp. во всей груди находится 50 мышц, у *H. albilabris* — 55 мышц. Мало различаются и относительные объемы мускулатуры *Leptocera* sp. и *H. albilabris*, эти значения практически равны.

В груди кровососущей мухи *Crataerina pallida* располагается 35 мышц (Liu et al., 2018). У *C. pallida* способность к полету минимальна, в связи с этим отсутствуют крыловые мышцы прямого и непрямого действия, которые присутствуют у большинства двукрылых, в том числе у *Leptocera* sp. и *H. albilabris* (Liu et al., 2018). Из-за потери большой группы крыловых мышц, в груди *C. pallida* освобождается пространство, доступное для увеличения мышц, участвующих в движении конечностей — Idvm15, Idvm18 и Idvm19, Iscm1-4, Iscm6, Iscm1-3, Iscm6 и Iscm1-3, Iscm6 (Liu et al., 2018). Многие из этих мышц конечностей отсутствуют у *Leptocera* sp., *H. albilabris* и *D. melanogaster* (Fabian et al., 2016). Возможно, увеличение

количества мышц у кровососущих двукрылых повышает способность ног прикрепляться к покровам хозяина (Liu et al., 2018). Таким образом, в груди у миниатюрных двукрылых *Leptocera* sp. и *H. albilabris* и у крупных представителей родственных групп набор мускулатуры схож, различия наблюдаются лишь в редукции некоторых групп мышц, что связано с особенностями анатомии и образа жизни.

В сравнении с *Leptocera* sp. и *H. albilabris* значительных изменений в наборе мускулатуры *C. scutellata* не происходит (Веко, Полилов, 2020). Отличия проявляются лишь в отсутствии некоторых единичных мышц разных функциональных групп. Например, в среднегруди *C. scutellata* присутствуют три стерно-коккальные мышцы, а у *Leptocera* sp. и *H. albilabris* их четыре. Различаются относительные объемы мускулатуры у двукрылых. По этому показателю *C. scutellata* на 10% превосходит *Leptocera* sp. и *H. albilabris*.

Сравнение набора мускулатуры изученных микронасекомых и крупных представителей родственных групп выявляет лишь единичные изменения. У жуков-перокрылок Ptiliidae отсутствуют только три мышцы — 0hy9, 0st2, IIIscm4, а остальные мышцы присутствуют, как и у более крупных представителей родственных групп (Полилов, 2008). В груди у Corylophidae отсутствуют мышцы Птpm10, Прсм6, Пvlm3, присутствующие у всех летающих представителей этого семейства (Polilov, 2016). Миниатюрные Trichogrammatidae отличаются от всех изученных хальцидоидов отсутствием 0lb2 и Пdvm1 (Полилов, 2016a). Заметное сокращение мускулатуры было выявлено только у *Megaphragma mymaripenne*, у которой отсутствуют 0ph1, Птpm10, Птpm11, Пспm1, Пvlm2, IIIscm2, IIIscm5 и IIIscm6 (Polilov, 2017). Изученные представители Liposcelididae также имеют меньший набор мускулатуры по сравнению с другими сеноедами, но это является результатом их бескрылости (Полилов, 2016b). Также у *Liposcelis bostrychophila* отсутствуют 0hy5, Iscm5, Пdvm4, Прсм4 и IIIscm1, которые присутствуют у всех изученных сеноедов. Таким образом, у всех изученных микронасекомых отсутствует единая редукция мышцы или группы мышц. Поэтому можно сделать вывод, что миниатюризация слабо влияет на мускулатуру, в том числе это характерно и для миниатюрных двукрылых.

Объем мускулатуры у микронасекомых изменяется изометрически (Polilov, Makarova, 2017). Уменьшение относительного объема мышечных волокон при уменьшении размера тела обнаружено у жесткокрылых и Раганеортега, однако эта тенденция не наблюдается у перепончатокрылых, у которых относительный объем мышц увеличивается. Этот показатель у двукрылых меньше, чем

у перепончатокрылых и жесткокрылых того же размерного класса.

### Половая система

Половая система изученных в этой работе миниатюрных двукрылых также не претерпевает сильных изменений. Она характеризуется типичным планом строения, и в составе половых желез имеется одинаковое количество овариол. Относительный объем половой системы *Leptocera* sp. в два раза больше, чем у *H. albilabris*.

В сравнение с крупными представителями двукрылых у *Leptocera* sp. и *H. albilabris* происходит уменьшение количества овариол. Суммарно в яичниках двух изученных двукрылых находится по 16 яйцевых трубочек, а для крупных представителей родственных групп, таких как *Calliphora* sp., их число равно 30 (Ananina et al., 2010).

В строении половой системы *C. scutellata* также не происходит значительных изменений (Веко, Полилов, 2020). Она представлена симметричными гонадами и придаточными железами. По относительному объему данная система всего на 1% больше, чем у *Leptocera* sp., но в то же время в три раза превышает относительный объем у *H. albilabris*.

Значительные изменения в организации половой системы обнаружены у Ptiliidae. Половая система жуков-перокрылок становится асимметричной — самки и самцы имеют непарные гонады (Полилов, 2008). У перепончатокрылых выявлено уменьшение числа овариол — в каждом яичнике самки *Megaphragma mymaripenne* находится всего лишь 4 овариолы, а в единственном яичнике микрожесткокрылых Ptiliidae — всего 2 (Полилов, 2008, 2016).

Объем половой системы у миниатюрных жесткокрылых и перепончатокрылых того же размерного класса изменяется аллометрически и увеличивается при уменьшении размера тела (Polilov, 2016). Все изученные нами двукрылые обладают наименьшим относительным объемом половой системы (Веко, Полилов, 2020).

Несмотря на миниатюрные размеры тела, *Leptocera* sp. и *Hydrellia albilabris*, как и изученная ранее *C. scutellata*, сохраняют высокий уровень организации строения, характерный для крупных представителей родственных групп. У миниатюрных короткоусых и длинноусых наблюдаются значительные различия в строении дыхательной системы, которая у длинноусых представлена только трахеями, а у короткоусых двукрылых — воздушными мешками со сложной сетью трахей. Также отличия отмечаются в более олигомеризованной ЦНС у короткоусых двукрылых.

Во влиянии миниатюризации на строение у двукрылых наблюдается ряд параллелизмов с

морфологическими особенностями других микронасекомых, например олигомеризация и концентрация ганглиев нервной системы. С другой стороны, миниатюрные двукрылые отличаются от других микронасекомых хорошо развитой дыхательной и кровеносной системами, а также малым объемом половой системы.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 19-14-00045).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веко Е.Н., Полилов А.А., 2020. Влияние миниатюризации на анатомию *Corynoneura scutellata* Winnertz 1846 (Diptera, Chironomidae) – одного из мельчайших двукрылых // Зоологический журнал. Т. 99. Вып. 12. С. 1398–1410.
- Кривошеина М.Г., 1986. Ревизия палеарктических видов мух-береговушек рода *Dichaeta* Mg. (Diptera, Ephydriidae) // Зоологический журнал. Т. 65. Вып. 5. С. 809–813.
- Кривошеина М.Г., 1989. Мухи-береговушки рода *Halatorota* (Diptera, Ephydriidae) Палеарктики // Вестник зоологии. Т. 1. С. 18–24.
- Кривошеина М.Г., 2001. Новые данные о палеарктических видах рода *Coenia* (Diptera, Ephydriidae) // Зоологический журнал. Т. 80. Вып. 11. С. 1367–1371.
- Кривошеина М.Г., 2010. Новый вид мух-береговушек рода *Notiphila* (Diptera, Ephydriidae) из Таиланда // Зоологический журнал. Т. 89. Вып. 8. С. 1012–1015.
- Пантелеева Н.Ю., Гапонов С.П., 2016. Новые сведения о сапрофагии личинок акаллитратных короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera, Acalypttratae) Среднего Подонья. II. Надсемейства Oromyzoidea, Chloroidea, Carnoidea, Sphaeroceroidea и Ephydroidea // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. Т. 1. С. 94–102.
- Полилов А.А., 2008. Анатомия мельчайших жесткокрылых – жуков-перистокрылок трибы Nanosellini (Coleoptera, Ptiliidae) и пределы миниатюризации насекомых // Зоологический журнал. Т. 87. № 2. С. 181–188.
- Полилов А.А., 2016. Особенности строения перепончатокрылых, связанные с миниатюризацией. 1. Анатомия мимариды *Anaphes flavipes* (Hymenoptera, Mymaridae) // Зоологический журнал. Т. 95. № 5. С. 567–578.
- Полилов А.А., 2016а. Особенности строения перепончатокрылых, связанные с миниатюризацией. 2. Анатомия *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Зоологический журнал. Т. 95. № 6. С. 699–711.
- Полилов А.А., 2016б. Анатомия имаго и нимфы первого возраста сеноеда *Liposcelis bostrychophila* (Psocoptera, Liposcelididae) // Зоологический журнал. Т. 95. № 11. С. 1305–1321.
- Стекольников А.А., 2008. Морфологические принципы эволюции мускулатуры насекомых. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та. 180 с.
- Alkassis W., Schoeller J., 1984. Ultrastructure of the Malpighian tubules of blow fly larva, *Calliphora erythrocephala* Meigen (Diptera: Calliphoridae) // International Journal of Insect Morphology and Embryology. V. 13. P. 215–231.
- Ananina T., Vedernikov A., Khodzhanov A., Stegnii V., 2010. Development of ovarioles and nurse-cell cytoskeleton in *Calliphora erythrocephala* Mg (Diptera: Calliphoridae) // Cell and Tissue Biology. V. 4. P. 192–198.
- Deonir D.L., 1971. A systematic and ecological study of Nearctic Hydrellia (Diptera: Ephydriidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. V. 68. 147 p.
- Dunlop J.A., 2019. Miniaturisation in Chelicerata // Arthropod Structure & Development. V. 48. P. 20–34.
- Fabian B., Schneeberg K., Beutel R.G., 2016. Comparative thoracic anatomy of the wild type and wingless (wg lcn1) mutant of *Drosophila melanogaster* (Diptera) // Arthropod Structure & Development. V. 45. P. 611–636.
- Liu S.P., Petersen D.S., Friedrich F., Busse S., 2018. The thoracic anatomy of the swift lousefly *Crataerina pallida* (Diptera) – functional implications and character evolution in Hippoboscoidea // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 185. P. 111–131.
- Marshall S., Rohacek J., Dong H., Buck M., 2011. The state of Sphaeroceridae (Diptera: Acalypttratae): a world catalog update covering the years 2000–2010, with new generic synonymy, new combinations, and new distributions // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. T. 51. P. 217–298.
- Mathis W., Marinoni L., Costa D., 2014. A review of Scatellini (Diptera: Ephydriidae) from Brazil // Zoologia (Curitiba). V. 31. P. 561–576.
- Mathis W., Costa D., Marinoni L., 2015. A review of *Mimapsilopa* Cresson (Diptera: Ephydriidae) from Brazil // Zootaxa. V. 3926. P. 499–522.
- Mathis W., Zatzwarnicki T., 2019. New taxonomic twists in shore flies as revealed in discovery of *Neozealides*, a new genus from New Zealand (Diptera: Ephydriidae) // Zootaxa. V. 4656. P. 487–500.
- Matsuda R., 1965. Morphology and evolution of the insect head // Memoirs of the American Entomological Institute. V. 4. 334 p.
- Matsuda R., 1970. Morphology and evolution of the insect thorax // The Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 102. 431 p.
- Minelli A., Fusco G., 2019. No limits: Breaking constraints in insect miniaturization // Arthropod Structure & Development. V. 48. P. 4–11.
- O'Donnell M.J., Maddrell S.H., 1995. Fluid reabsorption and ion transport by the lower Malpighian tubules of adult female *Drosophila* // Journal of Experimental Biology. V. 198. P. 1647–1653.
- Pacheco C.A., Chaboli Alevi K.C., Ravazi A., Oliveira M.T., 2014. Review: Malpighian Tubule, an Essential Organ for Insects // Entomology, Ornithology & Herpetology. V. 3 (2). P. 1–3.
- Polilov A.A., 2016. At the Size Limit – Effects of Miniaturization in Insects. // Springer International Publishing. Switzerland. 325 p.

- Polilov A.A., Shmakov A.S.*, 2016. The anatomy of the thrips *Heliothrips haemorrhoidalis* (Thysanoptera, Thripidae) and its specific features caused by miniaturization // *Arthropod Structure & Development*. V. 45. P. 496–507.
- Polilov A.A.*, 2017. Anatomy of adult *Megaphragma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), one of the smallest insects, and new insight into insect miniaturization // *PloS one*. V. 12. № 5. P. 1–20.
- Polilov A.A., Makarova A.A.*, 2017. The scaling and allometry of organ size associated with miniaturization in insects: A case study for Coleoptera and Hymenoptera // *Scientific reports*. V. 7. P. 1–7.
- Rein K., Zöckler M., Mader M., Grübel C., Heisenberg M.*, 2002. The *Drosophila* standard brain // *Current Biology*. V. 12. P. 227–231.
- Rensch B.*, 1948. Histological changes correlated with evolutionary changes of body size // *Evolution*. V. 2. P. 218–230.
- Rohacek J.*, 2012. Wing polymorphism in European species of Sphaeroceridae (Diptera) // *Acta Entomologica Musei Natioalis Pragae*. V. 52. P. 535–558.
- Schneeberg K., Polilov A., Harris M.O., Beutel R.G.*, 2013. The Adult Head Morphology of the Hessian Fly *Mayetiola destructor* (Diptera, Cecidomyiidae) // *Journal of morphology*. V. 274. P. 1299–1311.
- Sohal R.S.*, 1974. Fine structure of the Malpighian tubules in the housefly, *Musca domestica* // *Tissue and Cell*. V. 6. P. 719–728.
- Strausfeld N.*, 1976. Atlas of an Insect Brain. Switzerland: Springer International Publishing. 222 p.
- Wasserthal L.T.*, 1999. Functional morphology of the heart and of a new cephalic pulsatile organ in the blowfly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) and their roles in hemolymph transport and tracheal ventilation // *International Journal of Insect Morphology*. V. 28. P. 111–129.
- Yeates D.K., Merritt D.J., Baker C.H.*, 2002. The adult ventral nerve cord as a phylogenetic character in brachyceran Diptera // *Organisms Diversity & Evolution*. V. 2. P. 89–96.

## ANATOMY OF MINIATURE BRACHYCERA (DIPTERA, SPHAEROCERIDAE, EPHYDRIDAE)

E. N. Veko<sup>1</sup>, \*, A. A. Polilov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia*

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

Miniaturization can strongly affect the structure of insects, and both common and unique features have been found in different groups. However, there have been no studies aimed at studying the anatomy of miniature Brachycera. In this work, for the first time, the internal structure of the adults of two miniature Brachycera, *Leptocera* sp. (Diptera, Sphaeroceridae) and *Hydrellia albilabris* (Meigen 1830) (Diptera, Ephydriidae), was examined from a series of histological sections using three-dimensional computerized reconstructions. Despite the small size of the miniature Diptera studied, all organ systems retain a complex level of organization characteristic of larger representatives of related groups. Even the tracheal system shows no fundamental simplification, something revealed earlier for most miniature insects. A comparative analysis of changes in the relative volumes of organ systems has been carried out. The general regularities of organ allometry identified earlier are shown to also be valid for miniature Diptera; however, the reproductive systems of *Leptocera* sp. and *Hydrellia albilabris* occupy a much smaller relative volume than that of miniature insects from other orders.

*Keywords:* miniaturization, Brachycera, morphology

## СЛИТНАЯ И РАЗДЕЛЬНАЯ ПЕСНИ В АКУСТИЧЕСКОЙ КОММУНИКАЦИИ ПТИЦ И ДРУГИХ ЖИВОТНЫХ

© 2022 г. В. В. Иваницкий<sup>a</sup>, \*, И. М. Марова<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

\*e-mail: vladivanit@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.08.2021 г.

После доработки 15.12.2021 г.

Принята к публикации 17.12.2021 г.

Представлен обзор данных о слитном (континуальном) и раздельном (дискретном) стилях пения. Эти стили составляют одно из важных проявлений изменчивости рекламной вокализации птиц. Главным критерием для отнесения пения к слитному или раздельному стилю служит наличие или отсутствие жестких регламентов в отношении длительности отдельных песен и пауз между ними. Вокализации раздельного типа свойственна четкая ритмическая организация вокальных сессий, т.е. правильное чередование единичных песен и пауз при относительном постоянстве их длительности. Для слитного пения, напротив, характерно отсутствие жестких регламентов в отношении длительности песен и пауз между ними. Продолжительность отдельных песен варьирует в очень широких пределах, некоторые из них звучат десятки секунд без перерывов, но всегда исполняются и намного более короткие фрагменты. Раздельная песня распространена намного шире и является, по-видимому, более оперативным вариантом рекламной вокализации певчих птиц за счет того, что процесс пения имеет четкую ритмическую организацию, а вокализация предсказуемо чередуется с паузами, облегчающими слуховое сканирование окружающей среды. Кроме того, вариации ритма чередования песен и пауз могут выступать в качестве дополнительного средства кодирования информации, например, об уровне возбуждения поющей птицы. Не исключено, что раздельная манера пения требует более совершенного контроля за процессом вокализации со стороны исполнителя. Эпизоды слитного пения у видов с раздельной песней обычно приурочены к ситуациям, когда такой контроль затруднен, например, возрастным несовершенством вокализации, интенсивной локмоцией (пение в токовом полете) или высоким уровнем возбуждения (агрессивная и брачная песня). Слитная песня может быть эффективным средством монополизации канала связи в сообществах с насыщенной звуковой средой и высоким уровнем акустической конкуренции или может способствовать более надежной трансляции сигналов в условиях, экстремальных с точки зрения распространения звука, благодаря большой длительности и непрерывности.

*Ключевые слова:* певчие птицы, насекомые, акустическая сигнализация

DOI: 10.31857/S0044513422070066

Использование акустического канала связи в целях внутривидовой коммуникации широко распространено в мире животных. Звуковая сигнализация описана у насекомых, рыб, бесхвостых амфибий, птиц и млекопитающих. Огромное структурное разнообразие используемых сигналов, важность выполняемых ими биологических функций, своеобразные проявления внутривидовой и географической изменчивости — все это привлекает к изучению акустической сигнализации животных внимание многих исследователей (Жантеев, 1981; Никольский, 1984; Попов,

1985; Gerhardt, 1994; Catchpole, Slater, 2008; Касьян, 2009; Greenfield, 2016).

Особенно сложна и многообразна акустическая сигнализация у представителей многочисленного подотряда певчих птиц (Oscines). В системе внутривидовой коммуникации большинства видов певчих птиц, как и у многих других животных, приверженных активному использованию акустической сигнализации, ключевое значение имеют специфические сигналы, часто называемые рекламной песней (advertising song). Песни этого типа используются как сигнал широкого вещания, исполняемый с высокой частотой,

в спонтанном режиме, и обычно не имеют персональной адресации. Ярко выраженная спонтанность рекламной песни, ее зависимость главным образом от эндогенных факторов, отличает ее от прочих компонентов коммуникативной системы певчих птиц (позывки и специализированные типы пения), исполняемых лишь при непосредственном контакте с определенным стимулом, например брачным партнером, конкурентом за территорию, хищником (Marler, 2004). В акустическом репертуаре вида рекламная песня обычно обладает наиболее сложной и строго видоспецифичной структурой и выступает в роли эффективного средства саморекламирования, охраны гнездовой территории и привлечения конспецифичного брачного партнера (Catchpole, Slater, 2008). Другими словами, рекламная песня птиц представляет собой мультифункциональный сигнал, оповещающий получателей о статусе, мотивационном состоянии, индивидуальности, популяционной и видовой принадлежности поющей особи.

Структурное разнообразие рекламных песен птиц выглядит неисчерпаемым (Kroodsma, 1982; Eens et al., 1989; Darolova et al., 2012) и является одной из самых впечатляющих свидетельств диверсификации поведения в мире животных” (Podos, Novicki, 2004). Подотряд певчих птиц (Oscines) содержит свыше 5000 видов, и среди них, вероятно, нет ни одной пары с одинаковой песней. Песни разных видов различаются по частотно-временным и амплитудным параметрам, ритмическим особенностям, синтаксической организации (Price, Lanou, 2002; Панов, Опаев, 2011; Tietze et al., 2015; Иваницкий, Марова, 2021). Особый интерес представляет, на наш взгляд, различие между отдельными (дискретными) и слитными (континуальными) песнями. Обе эти вокальные манеры распространены достаточно широко, причем не только у певчих птиц, но и во всех вышеупомянутых группах животных с развитой акустической коммуникацией. Тем не менее на протяжении последних десятилетий, отмеченных бурным развитием биоакустики, внимание орнитологов было сосредоточено почти исключительно на видах с типично отдельным пением. Поэтому принципы организации слитных песен, механизмы их популяционно-географической дифференциации и направления эволюции изучены недостаточно. Соответственно этому, причины приверженности разных видов к отдельной или слитной вокализации, их функциональные возможности в коммуникативной сфере, формы эволюционной преемственности между ними также практически не исследованы.

Слитная (непрерывная, континуальная) и отдельная (дискретная) песни — полярные варианты ритмической структуры рекламной вокализации у певчих птиц. Будучи связанными спектром промежуточных вариантов, в своем типичном проявлении слитная и отдельная песни представляют собой весьма различные вокальные конструкции, что позволяет говорить об их своеобразной структурной, функциональной и эволюционной дихотомии. В этом обзоре мы формулируем критерии слитного и отдельного пения, проанализируем их физиологические, экологические и эволюционные аспекты, рассмотрим типичные примеры. Мы рассмотрим также проявления дихотомии слитной и отдельной вокализации и в других группах животных, использующих в целях коммуникации акустический канал связи: у насекомых (Desutter-Grandcolas, Robillard, 2004; Жантеев и др., 2003; Корсуновская, 2008, 2009, 2009a), бесхвостых амфибий (Blair, 1958; Gerhardt, 1994; Zhou et al., 2014) и китообразных (Stafford et al., 2001; Garland, McGregor, 2020).

#### Критерии слитной и отдельной песни

Хотя в орнитологии дихотомия слитной и отдельной песни известна давно, основные различия между ними до сих пор сформулированы, на наш взгляд, недостаточно четко. Широко известна в этой связи статья Хартшорна (Hartshorne, 1956), где предпринята попытка ввести универсальный количественный критерий для разграничения разных типов пения в зависимости от соотношения отрезков времени, заполненных собственно звуками пения и разделяющими их паузами. Это соотношение предложено в качестве критерия для отнесения рекламной вокализации птиц к дискретному (доля пауз >70%), промежуточному (70–50%) и континуальному (<50%) типам. Этот критерий был предложен еще до того, как в практику биоакустических исследований был введен сонограф (это произошло на рубеже 50-х и 60-х гг.), поэтому, на наш взгляд, он содержит в себе некоторую неопределенность. В частности, на сонограмме можно измерять паузы с точностью до нескольких миллисекунд, и в этой связи не вполне понятно, какой длины паузы следует учитывать при подсчете их совокупной продолжительности?

Со своей стороны, мы также попытались подытожить некоторые различия между слитным и отдельным пением.

| Песни стандартной длительности<br>с раздельным исполнением   | Песни произвольной длительности<br>со слитным исполнением   |
|--|---|
| Продолжительность отдельных вокальных эпизодов (единичных песен) не превышает нескольких секунд и является видоспецифическим признаком с незначительным размахом вариаций  | Продолжительность отдельных вокальных эпизодов (единичных песен) варьирует в широких пределах и бывает значительной (десятки секунд непрерывного пения)   |
| По ходу вокализации четко выражены компактные, монолитные акустические конструкции – отдельные песни (строфы). У многих видов эти конструкции строго стереотипны и имеют сложную структуру с четко выраженной начальной, центральной и заключительной частью | Степень выраженности монолитных акустических конструкций (единичных песен) варьирует в зависимости от режима пения и принадлежности к виду. Песни не стереотипны и не имеют четко выраженной внутренней структуры |
| Песни разделены паузами, протяженность которых, как правило, превышает длительность самих песен (или сопоставима с ними); ритм исполнения устойчивый   | Большинство пауз между песнями значительно короче самых длинных песен, ритм исполнения неустойчивый   |

Вокализации раздельного типа свойственна четкая ритмическая организация вокальных серий, т.е. правильное чередование единичных песен и пауз при относительном постоянстве их длительности. Размах вариаций продолжительности отдельных (единичных) песен ограничен, и обычно этот параметр также обладает четко выраженной видовой спецификой. У многих видов с раздельной вокализацией единичные песни обладают достаточно сложной и притом универсальной (видоспецифической) структурой. Например, почти в каждой песне восточного соловья (*Luscinia luscinia*), зяблика (*Fringilla coelebs*) и пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) имеются особые фразы, исполняемые только в начале песни, только в центральной ее части и только в заключении (рис. 1; наши данные).

Для слитного пения, напротив, характерно отсутствие жестких регламентов в отношении длительности песен и пауз между ними. Продолжительность отдельных песен варьирует в широких пределах, некоторые из них звучат десятки секунд без перерывов, но всегда исполняются и намного более короткие фрагменты. Разделение единичных песен на внутренние функциональные блоки (введение, центральная часть, заключение) обычно отсутствует или выражено в очень слабой форме (рис. 1, 2).

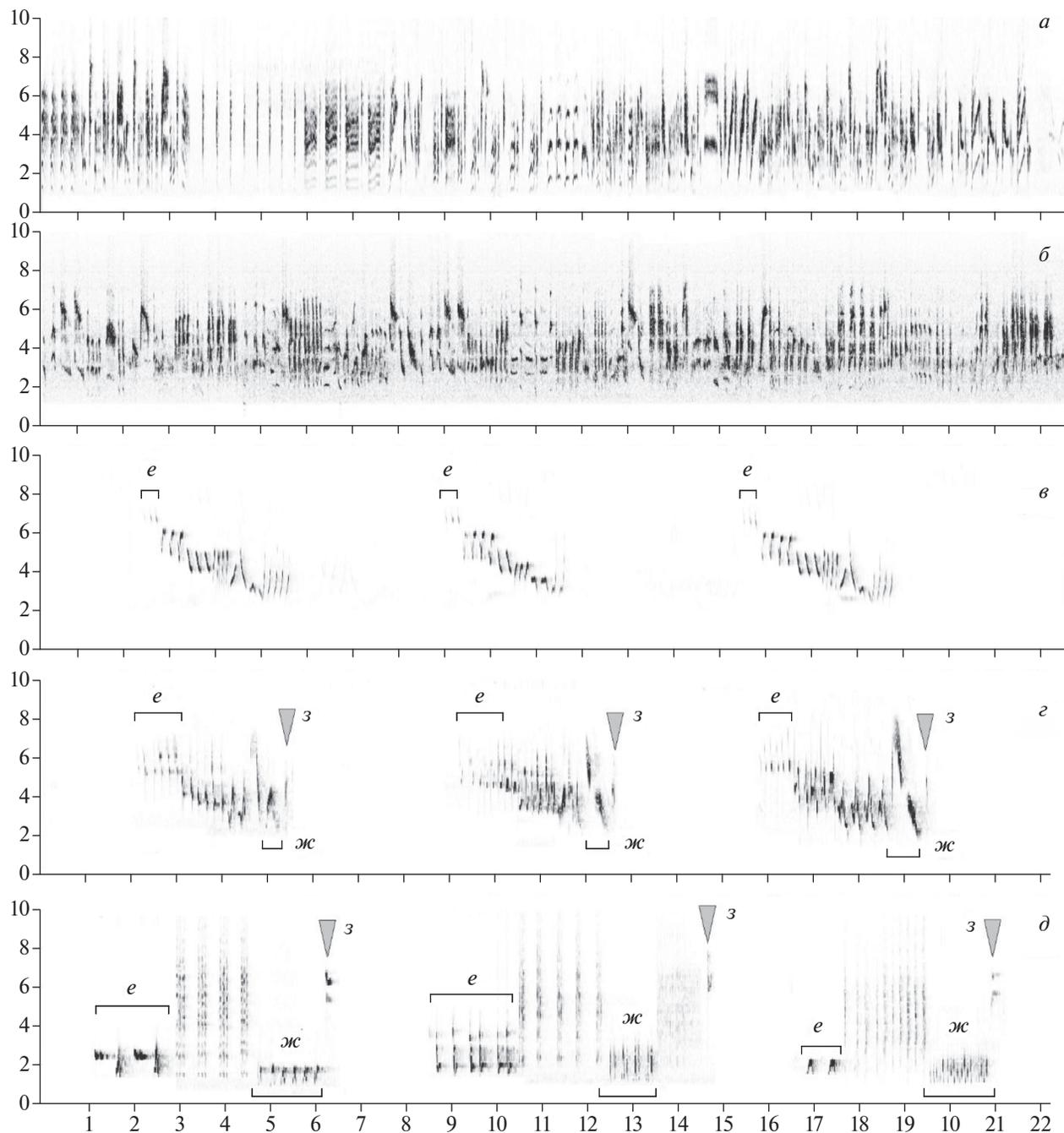
#### Контекстуальные и онтогенетические корреляты слитного и раздельного пения

Как отмечено выше, в типичном исполнении слитное и раздельное пение различаются с очевидностью. Например, пение зябликов (*Fringilla coelebs*) (Slater, Ince, 1979), большинства пеночек (*Phylloscopus* sp.) (Tietze et al., 2015), овсянок (*Emberiza* sp.), (McGregor, 1980; Рубцов, Опаев, 2012),

дроздов (*Turdus* sp.) (Dabelsteen, 1984; Bjerke, Bjerke, 1981), мухоловок (*Ficedula* sp.) (Vabishchevich, Formozov, 2010) всегда строго раздельное, тогда как многие камышевки (*Acrocephalus* sp.), сверчки (*Locustella* sp.), бормотушки (*Hippolais* sp.) (см. ниже) всегда поют только слитно. Таким образом, тип пения (слитный или раздельный) часто выступает в роли видоспецифического признака.

В то же время известны примеры того, как в акустическом репертуаре вида совмещены обе манеры. При этом обычно слитное или раздельное исполнение используется в разных контекстах или в функционально различных категориях песен.

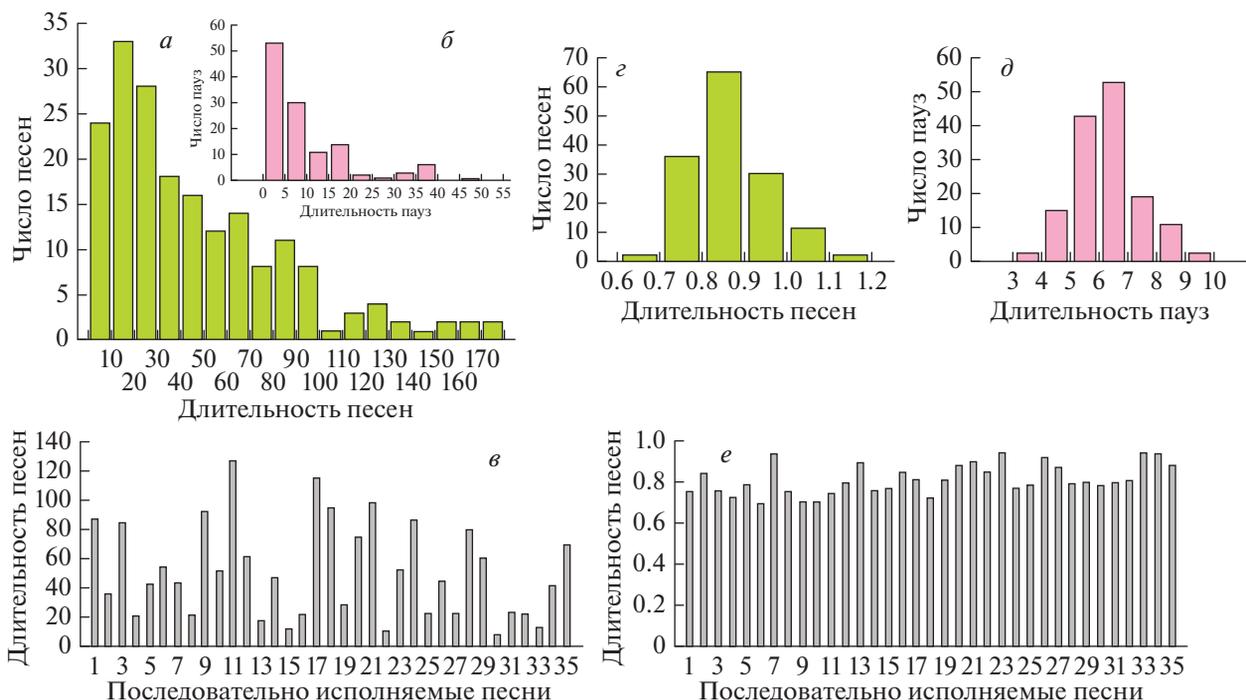
Самцы восточного соловья в дневное время поют, как правило, в раздельной манере, отделяя стереотипные песни друг от друга четкими паузами, однако ночью – в часы наиболее интенсивного пения – они нередко переключаются на типично слитное исполнение песни, когда промежутки между песнями сравниваются с промежутками между отдельными элементами внутри песен (Симкин, 1981; Ivanitskii et al., 2017). Аналогичную суточную изменчивость ритмической структуры песни демонстрирует и садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum*). Ночью ее интенсивное слитное пение может звучать без перерыва более часа; в дневное время пение становится заметно менее интенсивным и входит в режим своеобразной “диссоциации”. Оно дробится на отдельные относительно короткие отрезки, разделенные четкими паузами. При этом, однако, в отличие от соловья, продолжительность фрагментов вокализации и разделяющих пауз у садовой камышевки произвольная – так же как и их структура, что не позволяет говорить о наличии у этого вида типично раздельной стереотипной песни (Иваницкий и др., 2009).



**Рис. 1.** Образцы песен. Слитная песня: *а* – болотная камышевка, *б* – тонкоклювая камышевка. Раздельная песня: *в* – пеночка-весничка, *г* – зяблик, *д* – восточный соловей, *е* – вводная фраза, *жс* – заключительная фраза, *з* – замыкающий элемент. По вертикальным осям – частота, кГц; по горизонтальным осям – время, с (по нашим записям).

Еще один пример контекстуальных различий – пение в полете и на присаде. Самцы каменок (*Oenanthe* sp.) исполняют рекламную песню сидя на возвышении (песенном посту) или во время токового полета. В первом случае отчетливо преобладает раздельное пение (короткие песни стереотипной или импровизационной природы), во втором случае – слитное (Панов, 1978). У лесного

конька (*Anthus trivialis*) и серой славки (*Sylvia communis*) средняя продолжительность единичных песен, исполняемых во время токовых полетов, почти в 3–4 раза превосходит продолжительность песен, исполняемых самцами, поющими в стационарной позиции, т.е. сидя на вершине дерева или куста (Balsby, Dabelsteen, 2001; Petruscova et al., 2008). Вероятно, наиболее продолжитель-



**Рис. 2.** Изменчивость продолжительности отдельных песен и пауз в слитном пении тростниковой камышевки (а, б, в) (измерено 190 песен и 120 пауз у 5 самцов) и раздельном пении голосистой пеночки (г, д, е) (измерено 150 песен и 150 пауз у 5 самцов): а, г — длительность песен; б, д — длительность пауз; в, е — вариации продолжительности последовательно исполняемых песен (наши данные).

ные слитные песни среди всех певчих птиц исполняют жаворонки (*Alaudidae*), у большинства видов которых самцы поют преимущественно или даже исключительно во время токовых полетов. Так, у полевого жаворонка (*Alauda arvensis*) зафиксировано непрерывное пение в течение одного токового полета продолжительностью около одного часа (Geberzahn, Aubin, 2014). По нашим наблюдениям в Калмыкии, весьма продолжительные токовые полеты (более 10 мин) в сопровождении непрерывного слитного пения типичны также для степного жаворонка (*Melanocorypha calandra*).

У многих видов, которым в стационарных условиях сольной рекламной вокализации свойственно раздельное пение, сопровождающие напряженные социальные взаимодействия (обычно параллельно с интенсивным демонстративным поведением) — территориальные конфликты (“агрессивная песня”), образование пары, предкопуляционные демонстрации (“брачная песня”), — исполняются в слитной манере (Панов, 1978).

Нетрудно видеть, что во всех приведенных выше примерах прослеживается одна и та же тенденция. При стационарном сольном пении в условиях, когда отсутствуют явные сильные внешние возбудители и общий уровень возбуждения исполнителя умеренный, у него преобладает

типично раздельная рекламная песня, которая с нарастанием уровня возбуждения под влиянием эндогенных или экзогенных факторов сменяется слитным пением. Самец каменки, спокойно сидящий на своем песенном посту на вершине скалы, неизменно исполняет раздельную песню, но, завидев самку или соперника-самца, он устремляется к ним с интенсивной слитной песней. Тот же самец при периодическом нарастании эндогенного возбуждения время от времени взмывает ввысь в токовом полете, во время которого также исполняется слитная песня (наши наблюдения). Обращает на себя внимание в целом тесная контекстуальная связь слитного пения с воздушной локомоцией. Не исключено, что раздельная манера исполнения рекламной песни требует более совершенного контроля за процессом вокализации со стороны исполнителя. Примечательно, что эпизоды слитного пения у видов с раздельной песней обычно приурочены к ситуациям, когда такой контроль затруднен, например, интенсивной локомоцией (пение в токовом полете) или высоким уровнем возбуждения (агрессивная и брачная песня).

В этой связи определенный интерес представляют, на наш взгляд, и процессы онтогенеза. Заслуживает внимания тот факт, что первые стадии онтогенеза песни (подпесня и пластичная песня) обычно представлены именно слитной вокализа-

цией, причем даже у тех видов, у которых дефинитивная песня является строго отдельной. Например, у молодых южных соловьев (*L. megarhynchos*) подпесня типично слитная, ей на смену приходит слитная же пластичная песня, которая в возрасте 46–49 недель в свою очередь сменяется на типичную отдельную дефинитивную песню (Hultsch, Todt, 2004). Несколько примеров опережающего появления в онтогенезе слитной песни при последующей смене ее отдельной песней приводит также Constantine (2006).

Таким образом, данные по онтогенезу песни соответствуют высказанным выше представлениям о том, что отдельная манера исполнения рекламной песни требует более совершенного контроля за процессом вокализации со стороны исполнителя.

К сходному выводу пришла также Корсуновская (2009) при анализе структуры и эволюции систем акустической сигнализации кузнечиков (Tettigoniidae). В каждой группе кузнечиков ею были найдены виды, издающие призывный сигнал в виде простой протяженной трели, и виды, звуки которых обладают сложной временной организацией с несколькими ритмическими уровнями. По ее мнению, “простейшей ритмической организацией обладает трель, следующая ступень развития временной структуры – появление сигналов, издаваемых в виде периодически повторяющихся серий. В этом случае на ритм повторения пульсов накладывается ритм повторения серий, и, наконец, последовательность фраз из однотипных серий представляет собой сигнал с тремя ритмическими уровнями”. Отметим, что длительные слитные трели признаются в качестве предкового типа рекламной вокализации также и в эволюции сверчков (Grylloidea) (Alexander, 1962; Robillard, Desutter-Grancolas, 2011).

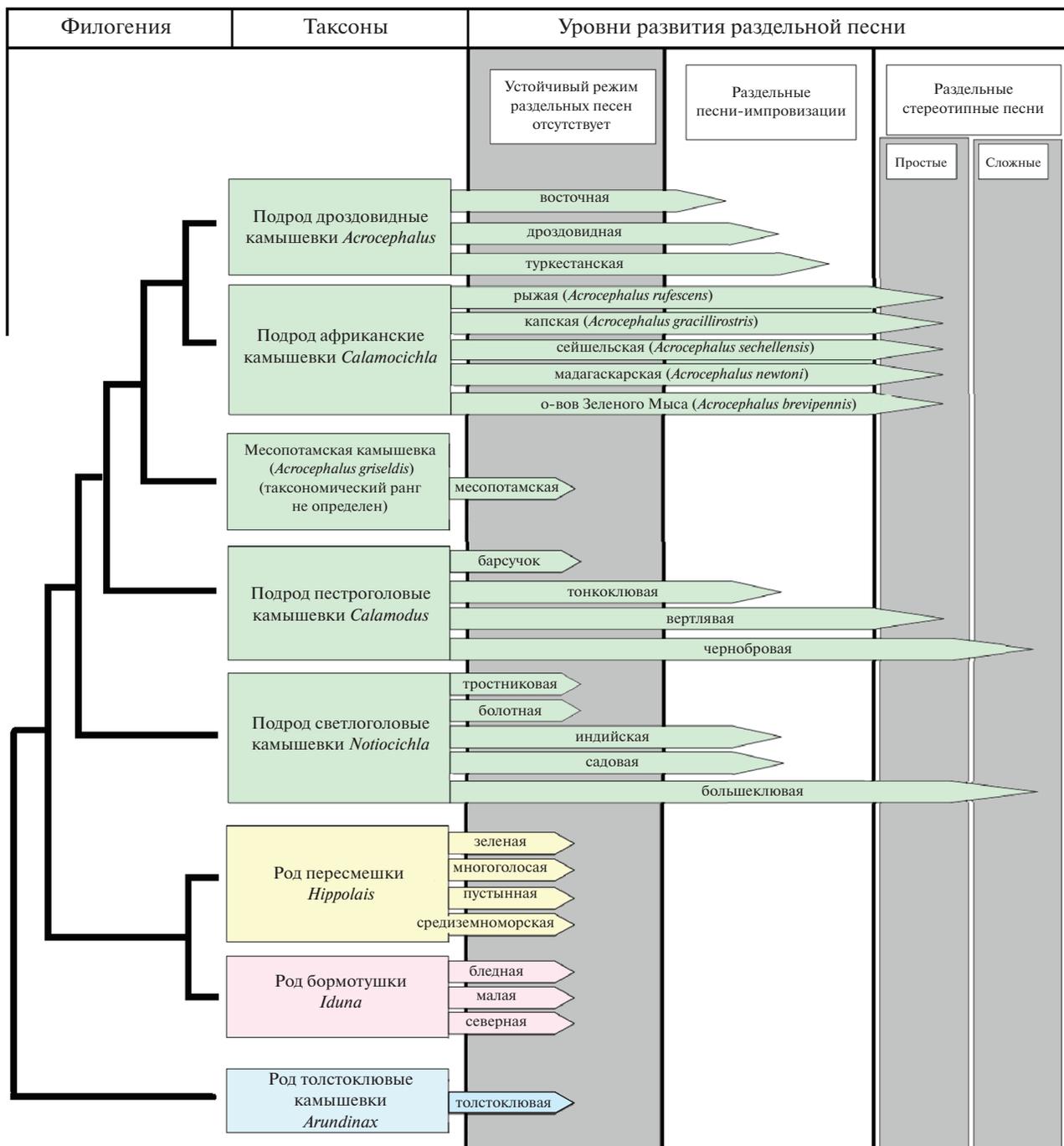
#### Эволюционные и экологические аспекты слитного и отдельного пения

Судя по тому, что нередко даже близкородственные виды исполняют свои рекламные песни в совершенной разной манере, переходы между слитной и отдельной песней в процессе эволюции могут происходить довольно быстро. Например, у многих палеарктических сверчков (*Locustella naevia*, *L. fluviatilis*, *L. luscinioides*, *L. lanceolata*) песни слитные с нерегламентированной (часто весьма значительной) длительностью и очень плотной упаковкой нот (“стрекошущие”). Так, песня речного сверчка, по нашим данным, может тянуться непрерывно свыше 12 мин с абсолютно постоянным и притом очень высоким ритмом эмиссии 14–15 нот/с и с промежутками между нотами 25–30 мс. В противоположность этому, ржавчатая пестрогрудка (*L. mandelli*), обитающая в Юго-Восточной Азии и имеющая фонетически

сходную песню “стрекошущего” типа, придерживается отдельной манеры исполнения – даже при наиболее интенсивном пении, когда паузы между отдельными песнями сокращаются до 0.25–0.30 с, оставаясь, однако, вполне сопоставимыми с продолжительностью самих песен (Alström et al., 2015). Песни таежного (*L. fasciolata*) и певчего (*L. certhiola*) сверчка также отдельные, однако они намного более разнообразны и фонетически резко отличны от песен “стрекошущих” видов (наши данные).

Рассмотрим данные о ритмической организации рекламной песни разных видов камышевок, обобщенные в схематической форме на рис. 3. В настоящее время род настоящих камышевок (*Acrocephalus*), включающий свыше 30 видов, вместе с относительно немногочисленными родами пересмешек (*Hippolais*), бормотушек (*Iduna*) и монотипическим родом толстоклювых камышевок (*Arundinax*), выделяют в отдельное семейство Acrocephalidae (Fregin et al., 2009; Arbabi et al., 2014). Здесь мы видим практически все варианты ритмической организации песни. Наиболее яркий пример слитной вокализации дают тростниковая камышевка (*Acrocephalus scirpaceus*) и барсучок (*A. schoenobaenus*), у которых единичные песни могут звучать десятки секунд без перерыва, а устойчивого режима отдельных песен нет вовсе. Отметим, что они относятся к разным под родам (Catchpole, 1980; Иваницкий и др., 2008а). У болотной камышевки (*A. palustris*), которая по генетическим данным является близким родичем тростниковой камышевки, у всех бормотушек и пересмешек, месопотамской (*A. griseldis*) и толстоклювой (*Arundinax aedon*) камышевок также преобладает слитное пение (Secondi et al., 2003; Kennerley, Pearson, 2010; Darolova et al., 2012). По-видимому, именно его следует считать эволюционно наиболее древним (исходным) вариантом ритмической организации в данном семействе. Скорее всего, слитная песня является в данном случае предковым признаком, тогда как отдельную песню можно считать производным признаком.

Примером попеременного использования в рекламной вокализации и слитной, и отдельной песни – при быстром переключении между ними по ходу одного сеанса пения – могут служить тонкоклювая (*Acrocephalus melanopogon*) и индийская (*A. agricola*) камышевка. Так, при рекламировании территории самец тонкоклювой камышевки исполняет подряд несколько коротких песен (<10 с), после чего звучит намного более длительная песня (до 50–60 с). При исполнении коротких песен у этого вида отчетливо преобладает импровизация, т.е. каждая следующая песня отличается от предыдущей. Напротив, длинные песни содержат стереотипные вокальные композиции, которые в неизменном виде повторяются полностью или частично в ходе пения особи. Одна



**Рис. 3.** Модель параллельной изменчивости и эволюции рекламной вокализации в разных филогенетических стволах семейства камышевковых (Acrocephalidae). Филогенетические взаимоотношения между разными подрядами и родами (слева) приведены в схематической форме по Arbabi (2014). Длина стрелки соответствует степени развития раздельной песни у данного вида. Источники данных: Иваницкий и др., 2006, 2008, 2008а, 2009; Опасв, Иваницкий, 2010; Catchpole, 1976, 1980; Catchpole, Komdeur, 1993; Darolova et al., 2012; Kennerley, Pearson, 2010; Milder, Schreider, 1989; Samotskaya et al., 2016; Secondi et al., 2003.

длинная песня может содержать до шести полных серийных повторений одной композиции (чаще 2–3), после чего, не прекращая пения, самец переключается на другую композицию (Иваницкий и др., 2006; Иваницкий, Бочкарева, 2008).

Сочетание преимущественно раздельной песни и импровизационного стиля ее исполнения типично для всех представителей группы “дроздовидных” камышевок: восточной (*A. orientalis*), голосистой (*A. stentoreus*) и собственно дроздо-

видной (*A. arundinaceus*) (Catchpole, 1980; Опаев, Иваницкий, 2010). Еще дальше в направлении эволюции раздельной песни с относительно простой структурой продвинулись камышевки, населяющие тропическую Африку и прилежащие к ней острова: Мадагаскар, Сейшельские, Зеленого мыса (Catchpole, Komdeur, 1993), а также некоторые камышевки, изолированно обитающие на островах западной части Тихого океана (Milder, Schreiber, 1989; Kennerley, Pearson, 2010).

Особое положение в континууме “раздельная – слитная песня” занимают чернобровая (*A. bistrigiceps*) и большешкловая (*A. orinus*) камышевка (подроды *Calamodus* и *Notiocichla*, соответственно). Их рекламная вокализация занимает промежуточное положение между слитной и раздельной песней. С одной стороны, их единичные песни могут быть достаточно продолжительны при плотной упаковке составляющих нот. С другой стороны, многие такие песни повторяются по ходу пения практически в неизменном виде. Таким образом, единичные песни хорошо выражены, разделены отчетливыми паузами, имеют сложную структуру и в известной мере могут быть названы стереотипными (Иваницкий и др., 2008a; Samotskaya et al., 2016).

Контроль временных параметров песни резко различается даже у близких видов с очень сходным типом вокализации. Например, камышевка-барсучок заметно превосходит чернобровую камышевку как по средней протяженности и уровню вариабельности длины отдельных песен, так и по протяженности и равномерности темпа исполнения гомотипических серий, являющихся главным материалом для построения песни у обоих видов. Отсутствие эффективного контроля за эмиссией нот, образующих серии, может служить существенным препятствием на пути выработки системы дискретных стереотипных песен и других устойчивых акустических конструкций, в основе которых лежит тенденция к копированию однажды заученных образцов (Иваницкий и др., 2008a).

Можно допустить, что физические условия распространения звука в местах обитания разных видов способствуют развитию у них раздельной или слитной песни. Чтобы оценить вероятность такого эволюционного сценария, полезно, как мы полагаем, сравнить между собой две группы певчих птиц, которые являются, пожалуй, самыми известными представителями слитной манеры пения. Это камышевки и жаворонки. Их обоюдная приверженность слитной манере пения выглядит удивительной с учетом резких экологических и поведенческих различий между ними. Жаворонки и камышевки противоположны буквально во всех проявлениях своего образа жизни. Первые обитают на совершенно открытой мест-

ности и часто поют в воздухе во время сложных и длительных токовых полетов. Вторые, напротив, живут в гуще растительности, причем некоторые виды, обитающие в зарослях надводных макрофитов (тростника или рогоза), являются обитателями наиболее плотных растительных толщ, которые могут заселяться птицами. Поют камышевки, сидя на одном месте. Самцы большинства видов стараются располагаться для пения на открытых насестах, но тростниковые камышевки неизменно поют на закрытых позициях, располагаясь внутри густой поросли. Среди всех видов камышевок только у барсучка и вертлявой камышевки самцы в период размножения регулярно совершают короткие токовые полеты (Catchpole, 1980; Иваницкий и др., 2007).

Соответственно, различаются и факторы, влияющие на распространение звука. У жаворонков это, несомненно, ветер, который в местах их обитания дует практически непрерывно и, как правило, бывает сильным (временами чрезвычайно сильным). Для камышевок первостепенное значение приобретает деградация звука в процессе его прохождения сквозь густую растительность. Возможно, именно поэтому пение тростниковых камышевок на слух всегда воспринимается, как намного более тихое, чем у видов, обитающих по соседству и поющих обычно на открытых присадах – индийская или тонкокловая камышевки (Иваницкий и др., 2006, 2007).

#### Физиологические и коммуникативные аспекты слитного и раздельного пения

Сравнение камышевок и жаворонков, приведенное выше, убеждает в том, что слитная песня служит эффективным средством коммуникации при разных условиях распространения звука, в том числе и при таких, которые в этом отношении можно назвать контрастными и притом, в известной мере, экстремальными. В свете этого неожиданным выглядит тот факт, что настоящая слитная рекламная песня, подобная песне тростниковой камышевки, барсучка, сверчков или полевого жаворонка, среди певчих птиц в целом встречается намного реже по сравнению с раздельной песней. Так, по приблизительным подсчетам, песни длиннее 6 с встречаются менее чем у 15% видов европейских певчих птиц (Bhattacharya et al., 2008). По данным, приведенным в диссертации Опаева (2021), среди 76 видов певчих птиц, представляющих 20 семейств мировой фауны, обнаружили всего 2 вида, продолжительность песен которых превышала 5 с. Как пишет автор: “типичная (“средняя”) воробьиная птица имеет дискретную манеру пения: песни длительностью 1–2 с разделены промежутками в 3–8 с”.

Факт безусловного преобладания раздельной манеры пения тем в большей степени заслужива-

ет внимание, если учесть, что у певчих птиц имеются физиологические механизмы, обеспечивающие возможность слитного пения. Рекламные песни многих видов певчих птиц представляют собой сложные и продолжительные вокальные конструкции, воспроизведение которых требует, в частности, четкого взаимодействия нейронных и мышечных систем, обеспечивающих дыхание и фонацию. Одной из ключевых физиологических особенностей певчих птиц, непосредственно связанных с пением, является уникальная технология “мини-вдохов”, позволяющая вдыхать воздух в очень короткие промежутки между последовательно исполняемыми элементами песни (Hartley, Suthers, 1989). Эта особенность дает птицам возможность петь практически непрерывно, в течение длительного времени, и может, как мы полагаем, рассматриваться, как важная преадаптация к возникновению продолжительной и слитной песни.

Причины абсолютного преобладания у певчих птиц отдельной и притом относительно короткой рекламной песни — зачастую при наличии у многих видов умения петь слитно и длительно (при исполнении “пластичных”, “брачных” или “агрессивных” песен), не вполне понятны. В этой связи можно предположить, что при отдельном пении птица имеет больше возможностей для слухового сканирования окружающего пространства, поскольку в этом случае короткие эпизоды собственного пения правильным образом чередуются с паузами, позволяя тем самым вслушиваться в биологически важные звуки внешнего мира, например, в пение соседей. Правда, экспериментальные исследования, которые могли бы подтвердить или опровергнуть предположение о том, что звучание собственного голоса действительно затрудняет поющей птице восприятие внешних звуков, нам не известны. Тем не менее существование такой проблемы в современной нейрофизиологии слуха признается (Scott, 2013). Имеются экспериментальные свидетельства того, что собственная громкая речь понижает чувствительность слуховой коры головного мозга говорящего, вызывая задержку реакции нейронов на 10–21 мс и снижая ее интенсивность на 44–71% (Numminen et al., 1999). В качестве механизма, позволяющего ослабить реакцию на стимулы, возникающие в результате собственной активности, предложена модель “эфферентных копий” — особых импульсов (collary discharge), которые посылаются в опережающем режиме на слуховые рецепторы и которые понижают их чувствительность к собственной вокализации. Работы с певчими птицами в этом направлении только начинаются (Prather et al., 2008), однако эффективность этого механизма была показана экспериментально на примере стридуляционного “пения”

прямокрылых насекомых (Crapse, Sommer, 2008; Fukutomi, Carlson, 2020).

Отметим, что насекомые, у которых встреча полов обеспечивается почти исключительно за счет акустической сигнализации, могут служить хорошей иллюстрацией функциональных различий между слитной и отдельной песней в сфере коммуникации.

Так, например, слитная и длительная песня — в ее наиболее ярком и типичном исполнении — свойственна большинству видов певчих цикад (Cicadidae), а также многим видам сверчков (Gryllidae) и медведок (Gryllotalpidae). Наши наблюдения за этими насекомыми в Калмыкии, Предкавказье, в Южном Вьетнаме, а также просмотр сонограмм сделанных там записей убеждают в том, что пение сверчков и медведок представляет собой очень длительную, непрерывную и монотонную трель и может продолжаться десятки минут без перерыва. Известно, что самцы многих видов сверчков поют рядом со своими убежищами (норками), а самцы медведок — непосредственно в норах, которые имеют особое устройство и служат резонаторами. Цикады поют, сидя открыто на стволах деревьев. Их песни включают сложную амплитудную модуляцию, однако у всех известных нам видов они являются слитными и очень продолжительными. Самки цикад, сверчков и медведок в процессе сближения с самцом (фонотаксис) звуков не издают. Соответственно, акустические взаимодействия, требующие реципрокного слухового восприятия сигналов друг друга, на стадии сближения партнеров у этих насекомых отсутствуют (Жантiev, Корсуновская, 1973; Попов, 1985; Жантiev и др., 2003). Очевидно, что при этих условиях самец цикады, сверчка или медведки может петь непрерывно сколько угодно долго, не опасаясь пропустить какой-либо релевантный сигнал.

Иную картину мы видим у видов с более динамичной системой коммуникации, у которых самцы, не будучи привязаны к постоянным убежищам, относительно свободно перемещаются в пространстве, а фонотаксис и вокализация в той или иной мере присущи обоим партнерам. Как пишет Корсуновская (2009), акустическая коммуникация у листовых кузнечиков (Phaneropteridae) включает в себя регулярный обмен сигналами между половыми партнерами, а также, возможно, и между соседними самцами. Непременным условием встречи полов является установление акустического контакта, для чего требуется очень точная координация в системе “стимул—реакция”. В частности, “для установления устойчивого акустического контакта между потенциальными брачными партнерами ответ самки должен быть воспринят самцом в определенном видоспецифическом временном интервале после его соб-

ственного сигнала”. Очевидно, что в этой ситуации использование непрерывных и слитных сигналов, подобных трелям медведек или сверчков, едва ли возможно. Соответственно, акустическая коммуникация у листовых кузнечиков строится на использовании относительно коротких сигналов, разделенных четкими паузами сопоставимой, а иногда и значительно превышающей длительности (Корсуновская, 2008, 2009).

Возвращаясь к певчим птицам, мы можем теперь предположить, что, по всей видимости, и у них типичная раздельная песня также может быть более оперативным вариантом рекламной вокализации.

Прежде всего, как отмечалось выше, в этом случае пение предсказуемо чередуется с паузами, облегчающими слуховое сканирование окружающей среды. Благодаря этому складываются оптимальные условия для “переключек” или “вокальных дуэлей” соседних самцов, которые, как полагают, имеют важное значение в регуляции их пространственно-территориальных взаимоотношений. Например, самцы американской певчей овсянки (*Melospiza melodia*), чей индивидуальный репертуар содержит обычно 6–8 дискретных типов песен, по-разному отвечают на пение соседа на разных стадиях размножения. Если на начальных этапах самец в этой ситуации обычно воспроизводит в ответ тот же самый тип песен, но позднее — один из типов песен, общих для репертуаров этих самцов. Примечательно, что самец избегает исполнять песни, отсутствующие в репертуаре соседа, даже если они имеются в его собственном репертуаре (Beecher et al., 2000). Если же у самца вообще нет общих типов песен с соседом, и в ответ на пение последнего он исполняет другие песни, то в этом случае территориальные взаимоотношения самцов являются более агрессивными (Wilson, Vehrencamp, 2001). Стимулом к агрессии во взаимоотношениях самцов южного соловья (*L. megarhynchos*), одновременно поющих по соседству друг с другом, может быть перекрытие отдельных песен (их наложение). При этом самцы, чьи песни накладываются на песни других самцов, вызывают более сильную агрессию по сравнению с самцами, чьи песни перекрываются другим исполнителем, причем принадлежность самцов к “перекрывающим” или к “не перекрывающим” отличается большим индивидуальным постоянством (Collins, 2004).

Понятно, что для всех взаимодействий такого рода предпочтительны короткие стереотипные песни. Как пишут Хульгч и Тодт (Hultsch, Todt, 2004): “сигнал должен быть достаточно продолжительным для того, чтобы вместить всю необходимую информацию, но все же не настолько длинным, чтобы отсрочить ответную реакцию”. Сложные акустические взаимодействия между

соседними самцами, такие как синхронизация или, наоборот, правильное чередование (альтерация) сигналов, возможны лишь при использовании достаточно коротких звуков (Greenfield, 1994).

К преимуществам раздельного пения можно отнести и то, что ритм чередования песен и пауз может выступать в качестве дополнительного средства кодирования информации, например, об уровне возбуждения поющей птицы. Наконец, четкий ритм чередования песен и пауз, сопоставимых по длительности и притом относительно коротких, выглядит менее затратным с энергетической точки зрения и, как можно думать, равномернее распределяет нагрузку на мышечную систему сирикса по сравнению с длительным, безостановочным и монотонным пением. Заслуживают упоминания в этой связи работы, посвященные изучению феномена “вокального дрейфа”, под которым подразумевается постепенное увеличение продолжительности промежутков между одинаковыми песнями по ходу исполнения их длительных серий. Полагают, что такое увеличение свидетельствует о нарастании “усталости” мышц сирикса при многократном исполнении одной и той же песни, что побуждает птицу переключиться на исполнение песни другого типа, после чего промежутки между песнями вновь сокращаются (Lambrechts, Dhondt, 1988; Poesel, Kempnaers, 2000). Отметим, однако, что все упомянутые работы выполнены на видах с раздельной песней (синицы рода *Parus*). Открытым остается вопрос о том, в какой мере можно говорить об “усталости” применительно к видам со слитной песней, например к сверчкам с их необычайно продолжительным и монотонным пением.

В то же время, слитная и продолжительная (“бесконечная”) песня также не лишена определенных коммуникативных достоинств. Например, за счет высокой избыточности она может, вероятно, повышать надежность трансляции сигналов в условиях, экстремальных с точки зрения распространения звука (при постоянном воздействии сильного ветра у жаворонков или реверберации в густой растительности у камышевок и сверчков). Представители кричащих воробьиных (Suboscines) огненные мухоловы (*Pyrocephalus rubinus*), живущие среди городского шума, исполняют почти исключительно длинные песни, тогда как за пределами города — и длинные, и короткие (Rios-Chelen et al., 2013). Тихоокеанские крапивники (*Troglodytes pacificus*) при наличии постоянного шума исполняют более длинные песни и используют для их построения более продолжительные ноты, чем при его отсутствии (Gough et al., 2014).

Можно также предположить, что слитная песня может служить эффективным средством “мо-

нополитации эфира” в сообществах с насыщенной звуковой средой и высоким уровнем акустической конкуренции. Например, слитную песню специализированных фрагмофилов – тростниковой камышевки и соловьиного сверчка – можно трактовать как адаптацию не только к физическим особенностям среды, усиливающим реверберацию, но и к мощному акустическому прессингу со стороны чрезвычайно громкоголосых и многочисленных дроздовидных камышевок, поющих в том же самом частотном диапазоне. Аналогичным образом можно допустить, что слитная песня речного и обыкновенного сверчков помогает им более успешно конкурировать за канал связи с их постоянными соседями по местообитаниям – восточным соловьем и садовой камышевкой, которые также отличаются очень громким голосом, повсеместно высокой численностью и – за счет ярко выраженной склонности к ночному пению – практически всегда поют одновременно со сверчками. Отметим, однако, что в этом акустическом сообществе имеет место значительно расхождение по частотным диапазонам (песни сверчков располагаются выше по спектру).

На роль межвидовой конкуренции за акустический канал связи в эволюции слитной манеры пения у насекомых – на примере сверчков и певчих цикад – обращает внимание Попов (1985). В многовидовых сообществах симбиотических сверчков “лучшие и наибольшие участки занимают виды, сигналы которых имеют меньше пауз и поэтому являются большей помехой для коммуникации других видов” (Попов, 1985, с. 100). Вероятно всякий, кому приходилось бывать в тропическом лесу в пору массового пения цикад, может подтвердить, что создаваемый ими сплошной и притом необычайно мощный акустический фон буквально подавляет все прочие звуки, включая пение птиц и крики лягушек, которые вынуждены использовать “частотные и временные окна”, т.е. те участки частотного диапазона или же те часы суток, которые в минимальной степени наполнены пением цикад (Páez et al., 1993; Slabbekoorn, 2004; Slabbekoorn, Smith, 2002; Wollerman, Wiley, 2002; Hart et al., 2015).

Мы полагаем, что дихотомия слитной и раздельной вокализации представляет собой важную, но недостаточно изученную проблему, имеющую свои эволюционные, поведенческие и физиологические аспекты. Проявления такой дихотомии мы видим в самых разных группах животных, причем вне зависимости от их способности к вокальному обучению и особенностей механизмов звукопродукции. В особенности широким распространением пользуется дихотомия слитной и раздельной вокализации у певчих птиц. Преобладание раздельной песни у всех представителей подотряда Oscines в целом, а также в наиболее прогрессивных группах (овсянки, пеночки,

дрозды, мухоловки и пр.), колонизировавших наиболее широкий спектр местообитаний, наводит на мысль о том, что раздельная манера исполнения рекламной песни имеет определенные преимущества, как более эффективное и оперативное средство коммуникации, но требует и более совершенного контроля за процессом вокализации со стороны исполнителя. Примечательно, что эпизоды слитного пения у видов с раздельной песней обычно приурочены к ситуациям, когда такой контроль затруднен. Причинами этого могут быть возрастное несовершенство вокализации (пластичная песня), интенсивная локомоция (пение в токовом полете), высокий уровень возбуждения (агрессивная и брачная песня). Мы полагаем, что такая вариативность вполне может выступать в роли эволюционного механизма сохранения слитной песни, благодаря которому, в частности, возможно появление относительно быстрых (например, на уровне близкородственных конгенеричных видов) эволюционных переходов между слитной и раздельной песней.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны рецензенту за объективный критический анализ нашей статьи.

Обзор подготовлен при финансовом содействии Российского научного фонда (№ 20-14-00058).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жантиев Р.Д., 1981. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 257 с.
- Жантиев Р.Д., Корсуновская О.С., 1973. Звуковая сигнализация и некоторые характеристики слуховой системы медведок (Orthoptera, Grillotalpidae) // Зоологический журнал. Т. 52. № 12. С. 1789–1801.
- Жантиев Р.Д., Корсуновская О.С., Сорокин Н.Н., Чуканов В.С., 2003. Звуковые сигналы медведок (Orthoptera, Grillotalpidae) фауны Восточной Европы // Зоологический журнал. Т. 82. № 11. С. 1339–1346.
- Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Марова И.М., 2006. Акустическая сигнализация и поведение индийской камышевки, *Acrocephalus agricola* (Passeriformes, Sylviidae) // Зоологический журнал. Т. 85. № 8. С. 971–982.
- Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Маркитан Л.В., Марова И.М., 2007. Камышевки (*Acrocephalus*, Sylviidae) на лиманах восточного Приазовья: механизмы экологической сегрегации и смена стадий в сообществе с высоким видовым разнообразием // Зоологический журнал. Т. 86. № 8. С. 966–977.
- Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., 2008. Рекламная песня восточной тонкоклювой камышевки (*Acrocephalus melanopogon mimica*, Sylviidae): структурно-функциональные и филогенетические аспекты // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 319–330.
- Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., Марова И.М., 2008а. На рубеже между раздельной и слитной песнями:

- рекламная вокализация чернобрововой камышевки (*Acrocephalus bistrigiceps*, Sylviidae) // Зоологический журнал. Т. 87. № 11. С. 1348–1360.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., 2021. Синтаксическая организация песни птиц // Зоологический журнал. Т. 100. № 10. С. 1145–1158.
- 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 видов с богатым репертуаром? // Зоологический журнал. Т. 88. № 3. С. 326–338.
- Касумян А.О., 2009. Звуковая сигнализация у рыб. Учебное пособие. М.: Изд-во Московского университета. 157 с.
- Корсуновская О.С., 2008. Звуковая сигнализация кузнечиковых (Orthoptera, Tettigonioidae). Сообщение 1 // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1453–1471.
- Корсуновская О.С., 2009. Звуковая сигнализация кузнечиковых (Orthoptera, Tettigonioidae). Сообщение 2 // Зоологический журнал. Т. 88. № 1. С. 18–22.
- Корсуновская О.С., 2009а. Акустические системы связи кузнечиковых (Orthoptera, Tettigonioidae). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.
- Онаев А.С., Иваницкий В.В., 2010. Рекламная вокализация туркестанской камышевки (*Acrocephalus stentoreus*, Sylviidae) // Зоологический журнал. Т. 37. № 2. С. 198–211.
- Онаев А.С., 2021. Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации. Дис. ... докт. биол. наук. М. 337 с.
- Панов Е. Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
- Панов Е.Н., Онаев 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>
- Попов А.В., 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука. 256 с.
- Рубцов А.С., Онаев А.С., 2012. Реконструкция филогении обыкновенной и белшапочной овсянок по песне и морфологическим признакам // Зоологический журнал. Т. 91. № 4. С. 577–586.
- Симкин Г.Н., 1981. Песня восточного соловья как акустический маркер групповых и популяционных структур // Орнитология. Вып. 16. С. 73–83.
- Alexander R.D., 1962. Evolutionary change in cricket acoustic communication // Evolution. V. 16. P. 443–467.
- Alström P., C. Xia, P.C., Rasmussen U., Olsson B., Dai J., Zhao P.J., Leader G.J., Carey L., Dong T., Cai P.I., Holt H.L., Manh G., Song Y., Liu Y., Zhang Y., Lei F., 2015. Integrative taxonomy of the Russet bush warbler *Locustella mandelli* complex reveals a new species from central China // Avian Research. V. 6. P. 9–25.
- Arbabi T., Gonzalez J., Wink M., 2014. A re-evaluation of phylogenetic relationships within reed warblers (Aves: Acrocephalidae) based on eight molecular loci and ISSR profiles // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 78. P. 304–313.
- Balsby T.J.S., Dabelsteen T., 2001. The meaning of song repertoire size and song length to male whitethroats *Sylvia communis* // Behavioral Process. V. 56. P. 75–84.
- Beecher M.D., Campbell E., Burt J.M., Hill C.E., Nordby J.C., 2000. Song-type matching between neighbouring song sparrows // Animal Behaviour. V. 59. P. 21–27.
- 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* // Ornis Scandinavica. V. 12. P. 40–50.
- Blair W.F., 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians // American Naturalist. V. 42. P. 27–51.
- Catchpole C.K., 1976. Temporal and sequential organization of song in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus* // Behaviour. V. 59. P. 226–246.
- Catchpole C.K., 1980. Sexual selection and the evolution of complex songs among warblers of the genus *Acrocephalus* // Behaviour. V. 74. P. 149–166.
- Catchpole C.K., Komdeur J., 1993. The song of the Seychells warbler *A. sechellensis*, an island endemic // Ibis. V. 135. P. 190–195.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song. Biological Themes and Variations. N.Y.: Cambridge Univ. Press. 335 p.
- Collins S., 2004. Vocal fighting and flirting: the function of birdsong // In Nature's Music. The Science of Birdsong. London: Elsevier Academic Press. (eds P. Marler and H. Slabbecorn).
- Constantine M., 2006. The sound approach to birding. Utrecht. Netherlands. 192 p.
- Crapse T.B., Sommer M.A., 2008. Corollary discharge across the animal kingdom // Nature Reviews Neuroscience. V. 9. P. 587–600.
- Dabelsteen T., 1984. An analysis of the full song of the blackbird *Turdus merula* with respect to message coding and adaptations for acoustic communication // Ornis Scandinavica. V. 15. P. 227–239.
- 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.
- Desutter-Grandcolas L., Robillard T., 2004. Acoustic evolution in crickets: need for phylogenetic study and a reappraisal of signal effectiveness // Anais da Academia Brasileira de Ciências. V. 76. P. 301–315.
- Eens M., Pinxten R., Verheyen R.F., 1989. Temporal sequential organization of song bouts in the starling // Ardea. V. 77. P. 75–86.
- Fregin S., Haase M., Olsson U., Alström P. 2009. Multi-locus phylogeny of the family Acrocephalidae (Aves: Passeriformes) the traditional taxonomy overthrown // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 55. P. 866–878.
- Fukutomi M., Carlson B.A., 2020. A history of corollary discharge: contributions of mormyrid weakly electric fish // Frontiers in Integrative Neuroscience. V. 29. July 2020. <https://doi.org/10.3389/fnint.2020.00042>
- Garland E.C., McGregor P.K., 2020. Cultural transmission, evolution, and revolution in displays: insights from

- bird and whale song. *Frontiers in Psychology*. V. 11. [www.frontiersin.org](http://www.frontiersin.org)
- Geberzahn N., Aubin T., 2014. How a songbird with a continuous singing style modulates its song when territorially challenged // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 68. P. 1–12.
- Gerhardt H.C., 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads: the evolution of signal interactions // *Annual Review Ecology and Systematics*. V. 25. P. 293–324.
- Greenfield M.D., 1994. Cooperation and conflict in the evolution of signal interactions // *Annual Review Ecology and Systematics*. V. 25. P. 97–126.
- Greenfield M.D., 2016. Evolution of acoustic communication in insects // G.S. Pollack et al. (eds). *Insect Hearing*, Springer Handbook of Auditory Research 55. P. 17–47. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28890-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28890-1_2)
- Gough D.C., Mennill D.J., Nol E., 2014. Singing seaside: pacific wrens (*Troglodytes pacificus*) change their songs in the presence of natural and anthropogenic noise // *The Wilson Journal of Ornithology*. V. 126. P. 269–278.
- Hart P.J., Robert Hall R., Ray W., Beck A., Zook J., 2015. Cicadas impact on bird communication in a noisy tropical rainforest // *Behavioral Ecology*. V. 26. P. 839–842.
- Hartley R.S., Suthers R.A., 1989. Airflow and pressure during canary song: direct evidence for mini-breaths // *J. Comp. Physiol.* V. 165. P. 15–26.
- Hartshorne C., 1956. The monotony threshold in singing birds // *Auk*. V. 73. P. 176–192.
- Hultsch H., Todt D., 2004. Learning to sing. In *Nature's Music. The Science of Birdsong*. London: Elsevier Academic Press. P. 80–107.
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Antipov V.A., 2017. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): clustering and sequential order of the song types // *Bioacoustics*. V. 26. P. 199–215.
- Kennerley P., Pearson D., 2010. Reed and bush warblers. London: Christopher Helm. 708 p.
- Kroodsma D.E., 1982. Song repertoires: problems in their definition and use. In *Acoustic communication in birds*. New York: Academic Press. P. 125–146.
- Lambrechts M., Dhondt A.A., 1988. The anti-exhaustion hypothesis: a new hypothesis to explain song performance and song switching in the great tit // *Animal Behaviour*. V. 36. P. 327–334.
- Marler P., 2004. Bird calls: a cornucopia for communication. In *Nature's Music. The Science of Birdsong*. London: Elsevier Academic Press. P. 132–176.
- McGregor P. K., 1980. Song dialects in the corn bunting (*Emberiza calandra*) // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. V. 54. P. 285–297.
- Milder S.R., Schreider R.W., 1989. The vocalization of the Christmas Island warbler *Acrocephalus aequinoctialis*, an island endemic // *Ibis*. V. 131. P. 99–110.
- Numminen J., Salmelin R., Hari R., 1999. Subject's own speech reduces reactivity of the human auditory cortex // *Neuroscience Letters*. V. 265. P. 119–122.
- Páez V.P., Bock B.C., Rand A.S., 1993. Inhibition of evoked calling of *Dendrobates pumilio* due to acoustic interference from cicada calling // *Biotropica*. V. 25. P. 242–245.
- Petrusková T., Osiejuk T.S., Linhart P., Petrusek A., 2008. Structure and complexity of perched and flight songs of the tree pipit (*Anthus trivialis*) // *Annals Zoology Fennici*. V. 45. P. 135–148.
- Podos J., Novicki S., 2004. Performance limits on bird song. In *Nature's Music – The Science of Birdsong*. London: Elsevier Academic Press. P. 322–346.
- Poesel A., Kempnaers B., 2000. When a bird is tired from singing: a study of drift during the dawn chorus // *Etologia*. V. 8. P. 1–7.
- Prather J.F., Peters S., Nowicki S., Mooney R., 2008. Precise auditory vocal mirroring in neurons for learned vocal communication // *Nature*. V. 451 (7176). P. 305–310.
- Price J.J., Lanyon S.M., 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas // *Evolution*. V. 56. P. 1514–1530.
- Rios-Chelen A.A., Quiros-Guerrero E., Gil D., Garcia C.M., 2013. Dealing with urban noise: vermilion flycatchers sing longer songs in noisier territories // *Behavioral ecology and sociobiology*. V. 67. P. 145–152.
- Robillard T., Desutter-Grandcolas L., 2011. Evolution of calling songs as multicomponent signals in crickets (Orthoptera: Grylloidea: Eneopterinae) // *Behaviour*. V. 148. P. 627–672.
- Samotskaya V.V., Opaev A.S., Ivanitskii V.V., Marova I.M., Kvartalnov P.V., 2016. Syntax of complex bird song in the large-billed reed warbler (*Acrocephalus orinus*) // *Bioacoustics*. V. 25. P. 127–143.
- Secondi J., Bretagnolle V., Cjmpagnon C., Faivre B., 2003. Species-specific song convergence in a moving hybrid zone between two passerines // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 80. P. 507–517.
- Scott M., 2013. Corollary discharge provides the sensory content of inner speech // *Psychological Science*. V. 24. P. 1824–1830. <https://doi.org/10.1177/0956797613478614>
- Slabbekoorn H., 2004. Habitat-dependent ambient noise: consistent spectral profiles in two African forest types // *Journal of the Acoustical Society of America*. V. 116. P. 3727–3733.
- Slabbekoorn H., Smith T.B. 2002. Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: An analysis of environmental selection pressures on acoustic signals // *Evolution*. V. 56. P. 1849–1858.
- Slater P.J.B., Ince S.A., 1979. Cultural evolution in chaffinch song // *Behaviour*. V. 71. P. 146–166.
- Stafford K.M., Sharon L. Nieukirk S.L., Fox C.G., 2001. Geographic and seasonal variation of blue whale calls in the North Pacific // *J. Cetacean Res. Manage*. V. 3. P. 65–76.
- Tietze D.T., Martens J., Fischer B.S., Sun Y.H., Klusmann-Kolb A., Päckert M., 2015. Evolution of leaf warbler songs (Aves: Phylloscopidae) // *Ecology and Evolution*. V. 5. P. 781–798.
- Vabishchevich A.P., Formozov N.A., 2010. Song variability in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: impact of the sympatry with collared flycatchers *F. albicollis* // *Acta Ornithologica*. V. 45. P. 189–202.
- Weary D.M., Lambrechts M.M., Krebs J.R., 1991. Does singing exhaust male great tits? // *Animal Behaviour*. V. 41. P. 540–542.

- Wilson P., Vehrencamp S., 2001. A test of the deceptive mimicry hypothesis in song-sharing song sparrows // *Animal Behaviour*. V. 62. P. 1197–1205.
- Wollerman L., Wiley R.H., 2002. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog // *Animal Behaviour*. V. 63. P. 15–22.
- Zhou Y.L., Qiu X., Fang X.B., Yang L.Y., Zhao Y., Fang T., Zheng W.H., Liu J.S., 2014. Acoustic characteristics of eight common Chinese anurans during the breeding season // *Zoological Research*. V. 35 (1). P. 42–50.

## CONTINUOUS AND DISCONTINUOUS SINGING IN THE ACOUSTIC COMMUNICATION OF BIRDS AND OTHER ANIMALS

V. V. Ivanitskii<sup>1</sup>, \*, I. M. Marova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

\*e-mail: vladivanit@yandex.ru

Both continuous and discontinuous singing is reviewed, one of the important manifestations of variations in advertising vocalizations in birds. The presence or absence of strict regulations regarding the duration of individual songs and pauses between them is the main criterion for attributing singing to a continuous or discontinuous mode. Discontinuous vocalization is characterized by a clear rhythmic organization of vocal sessions, i.e. the correct alternation of single songs and pauses with a relative constancy of their duration. On the contrary, the absence of strict regulations regarding the duration of songs and pauses between them is characteristic of continuous singing. The duration of individual songs varies very widely, some of them sounding for tens of seconds without interruption, but much shorter vocal fragments are always performed as well. Discontinuous singing has a wider distribution across songbirds and seems to be a more operational version of the advertising vocalization of songbirds because the singing process has a clear rhythmic organization, and vocalizations predictably alternate with pauses that facilitate auditory scanning of the environment. Discontinuous singing possibly requires a more perfect control over the vocalization process on the part of the performer. Episodes of continuous singing in species with a separate song are usually timed to situations where such control is difficult, for example, due to age-related imperfect vocalizations, intense locomotion (singing during a display flight) or a high level of arousal (aggressive and courtship song). A continuous singing can probably be an effective tool for monopolizing the communication channel in communities with a saturated sound environment and a high level of acoustic competition, or it can contribute to a more reliable signal transmission in conditions that are extreme from the point of view of sound propagation, due to its long duration and continuity.

*Keywords:* songbirds, insects, acoustic signalization

УДК 598.252.1;598.243.8;598.243.1;598.243.5;502.2;502.74

## МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ГНЕЗДЯЩИХСЯ МОРСКИХ ПТИЦ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕЛОГО МОРЯ

© 2022 г. В. Ю. Семашко<sup>a</sup>, \*, Е. В. Семашко<sup>b</sup>, \*\*, Г. М. Тертицкий<sup>b</sup>, \*\*\*,  
А. Е. Черенков<sup>c</sup>, \*\*\*\*, Е. В. Шутова<sup>d</sup>, \*\*\*\*\*, Е. Л. Толмачёва<sup>d</sup>, \*\*\*\*\*

<sup>a</sup>Образовательный центр “Экосистема”, Москва, 125475 Россия

<sup>b</sup>Институт географии РАН, Москва, 119017 Россия

<sup>c</sup>Соловецкий филиал Беломорской биостанции Московского государственного университета  
имени М.В. Ломоносова, поселок Соловецкий, Архангельская область, 164070 Россия

<sup>d</sup>Кандалакшский государственный природный заповедник, Кандалакша,  
Мурманская область, 184042 Россия

\*e-mail: simakovw@mail.ru

\*\*e-mail: jsemashko@yandex.ru

\*\*\*e-mail: tertitski@igras.ru

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

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

\*\*\*\*\*e-mail: tolmacheva-e@list.ru

Поступила в редакцию 20.06.2021 г.

После доработки 14.08.2021 г.

Принята к публикации 14.08.2021 г.

Представлены результаты сравнения многолетней динамики численности морских птиц, гнездящихся в западной части Белого моря на охраняемых и незащищенных островах. Периоды, в течение которых проводились серии наблюдений, составили более 50 лет в Кандалакшском государственном природном заповеднике и более 30 лет на Соловецком архипелаге. Для шести видов, встречающихся в обоих исследуемых районах, была проанализирована динамика гнездовой части популяции. Динамика численности оказалась разнородной в исследованных районах для разных видов. Обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), серебристая чайка (*Larus argentatus*) и атлантический чистик (*Cerpphus grylle*) показали схожую динамику численности, а кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*), сизая чайка (*Larus canus*) и камнешарка (*Arenaria interpres*) – различную. Совпадающая динамика численности обусловлена сходными природными условиями гнездования и зимовок птиц на Соловецком архипелаге и в Кандалакшском заливе. Различия в основном связаны с различными режимами защиты на островах, территорию которых птицы используют в гнездовой период, и с возросшим в последние десятилетия давлением хищников на колонии морских птиц.

**Ключевые слова:** обыкновенная гага, серебристая чайка, атлантический чистик, кулик-сорока, сизая чайка, камнешарка, Кандалакшский заповедник, Соловецкий архипелаг

**DOI:** 10.31857/S004451342207011X

Изучение долгосрочных изменений численности животных невозможно без проведения ежегодного мониторинга. Многолетние учеты птиц проводятся в первую очередь в заповедниках и отражают динамику популяций в условиях минимального антропогенного воздействия. В Кандалакшском государственном природном заповеднике (КГПЗ, далее в тексте Кандалакшский заповедник) учеты численности всех морских птиц проводятся с 1960-х годов (Бианки, 1967, 1975, 1996; Карпович, 1972, 1979, 1987; Корякин, 2012; Корякин и др., 1989). На неохраняемых территориях подобные исследования, охватываю-

щие несколько десятилетий непрерывных наблюдений, крайне редки, а исследований, выполненных в одно и то же время и в одном регионе, как на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), так и вне их, практически нет в России.

Различные сочетания природных и антропогенных факторов формируют неоднородную среду даже в близко расположенных районах обитания вида. В связи с этим популяционная динамика одного вида на сопредельных территориях может иметь разнонаправленный характер. В настоящей работе проанализированы данные учетов гнездящихся морских птиц в сходных при-

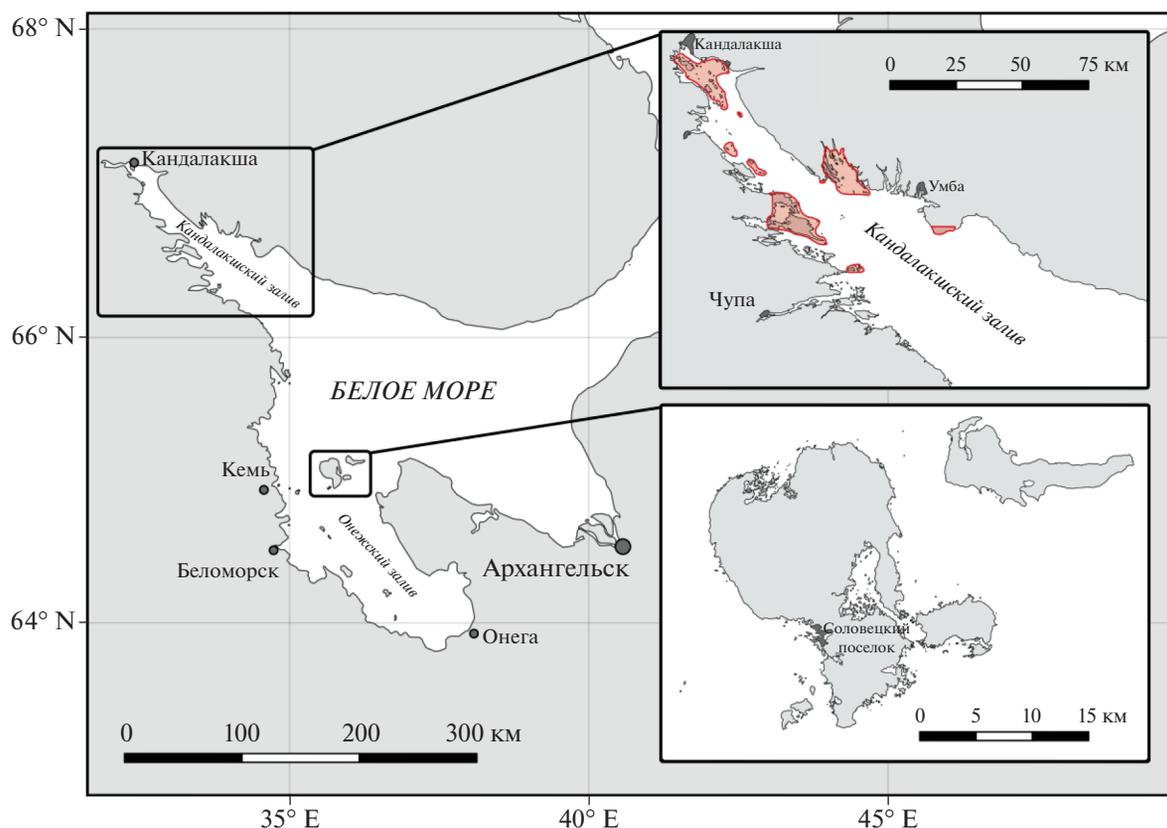


Рис. 1. Район исследований.

родных условиях для заповедной территории и для островов вне ООПТ.

На Белом море наиболее высокие показатели численности морских птиц и их видового разнообразия характерны для его западной части, и, прежде всего, для Канда拉克шского и Онежского заливов (Бианки, 1967; Бианки и др., 1993; Черенков и др., 2014). В 2012 г. была опубликована статья Корякина (2012) о многолетней динамике численности морских птиц Канда拉克шского заповедника, а в 2014 г. вышла монография о птицах Соловецкого архипелага (Черенков и др., 2014), где представлены аналогичные данные. В настоящей статье приводится сравнительный анализ многолетней динамики популяций морских птиц в этих соседних регионах, включая данные, полученные в последние годы.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ, РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Данные о численности морских птиц собраны на заповедных островах Канда拉克шского залива и на Соловецком архипелаге Онежского залива (рис. 1). В этих районах Белого моря расположено более тысячи островов, большая часть из которых

является местом гнездования морских птиц. Значительная часть островов включена в несколько ООПТ федерального и регионального уровня, но реальная охрана всех компонентов морских экосистем осуществляется только в Канда拉克шском заповеднике, который в нынешних границах существует уже более 50 лет. В Онежском заливе для большинства островов нет запрета на посещение, а Соловецкий архипелаг в летнее время является основным туристическим центром западной части Белого моря.

В настоящем исследовании не анализируется динамика численности всей популяции вида. Оценить ее очень сложно, особенно в период гнездования, когда неразмножающиеся птицы диффузно распределены по акватории или побережьям островов и материка. Мы оценивали только ту часть популяции, которая размножалась в данном сезоне и сохранила гнезда или птенцов на момент наших учетов, поэтому можно предположить, что общая численность видов не испытывает таких резких колебаний, как это видно на некоторых графиках. Результаты массового индивидуального мечения показали, что для части изучаемых видов характерен высокий уровень гнездового консерватизма. Окольцованных гнез-

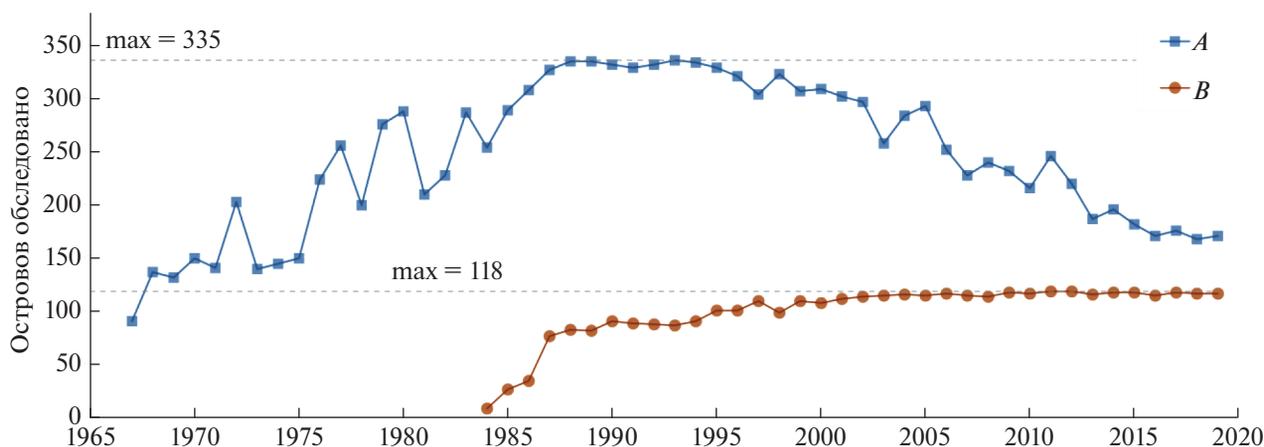


Рис. 2. Изменение количества обследованных островов в КГПЗ (А) и на Соловецком архипелаге (В).

дящихся особей обыкновенной гаги, чаек и кулика-сороки ежегодно наблюдали в одних и тех же районах. В то же время, в Онежском заливе мы никогда не встречали на гнездовании птиц, помеченных взрослыми в КГПЗ, и, наоборот, птицы, окольцованные на Соловецких о-вах, не встречены на колониях Кандалакшского залива. Расселение происходит за счет молодых особей, поэтому ухудшение условий гнездования в одних районах не приводит к быстрому росту численности вида в других.

В Кандалакшском заповеднике количество островов, охваченных учетами, было непостоянным. До 1967 г. оно увеличивалось за счет присоединения к заповеднику новых территорий, с 1986 по 1998 гг. учеты проводились практически на всех заповедных островах (300–336 островов). Позднее по разным причинам количество обследованных островов сокращалось и в 2013–2019 гг. составляло 170–190 островов (рис. 2). Обычно из учетов выводились острова, на которых гнездовые колонии существенно деградировали. С другой стороны, в последние годы обследован ряд островов залива, на которых зарегистрирована высокая численность морских птиц и которые не входят в состав заповедника (Малый, Половинницы и др.). Таким образом, многолетние исследования, проводимые в КГПЗ, не только в полной мере отражают динамику численности видов, но и достаточно достоверно показывают общую численность морских птиц во всем Кандалакшском заливе.

В Онежском заливе первые попытки оценки численности морских птиц относятся к началу 1960-х годов (Бианки, 1963). Планомерные работы на Соловецких о-вах начаты в середине 1980-х годов, а с середины 1990-х годов ежегодными учетами охвачен весь архипелаг, т.е. немногим более

100 островов (рис. 2). Кроме того, с 1991 г. учеты морских птиц проводятся один раз в несколько лет и в других районах залива. Всего здесь обследовано около 460 островов, но треть из них, в основном с низкой численностью морских птиц, обследованы однократно. Таким образом, для Онежского залива мы располагаем ежегодными данными о динамике численности птиц на Соловецком архипелаге за 25–30 лет, а общая их численность в заливе определена на уровне экспертной оценки (Черенков и др., 2014). Соловецкие учеты не включают в себя данные о численности морских птиц на трех крупнейших островах архипелага (Большой Соловецкий, Анзер и Большая Муксалма). Это связано со сложностью оценки абсолютной численности для столь больших территорий и с почти полным отсутствием на них гаги, крупных чаек и чистика. Для этих территорий, как и для залива в целом, имеется экспертная оценка численности (Черенков и др., 2014).

Учеты морских птиц в Кандалакшском заливе проводились в гнездовой период с 10 мая по 10–15 июля, а на Соловецком архипелаге с 1 по 25 июня. Численность обыкновенной гаги определялась по количеству найденных гнезд. Численность куликов и чаек определялась как по количеству найденных гнезд, так и по присутствию птиц с гнездовым поведением. Количество пар чистика считалось равным половине учтенных особей на камнях и на воде вокруг острова. Полученная численность является минимальной, т.к. мы не знаем, сколько птиц осталось на гнездах во время нашего учета.

Используемый в работе термин “морские птицы” относится в данном случае не только к обыкновенной гаге, чайкам и чистиковым, но и нескольким видам куликов, предпочитающим на Белом море гнездиться на морских островах.

К массовым видам морских птиц в западной части Белого моря относятся: обыкновенная гага (*Somateria mollissima* (L. 1758)), кулик-сорока (*Haematopus ostralegus* L. 1758), серебристая чайка (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763), клуша (*Larus fuscus fuscus* L. 1758), сизая чайка (*Larus canus* L. 1758), полярная крачка (*Sterna paradisaea* Pontoppidan 1763), атлантический чистик (*Cephus grylle* (L. 1758)) и гагарка (*Alca torda* L. 1758). Реже встречаются большой баклан (*Phalacrocorax carbo* (L. 1758)), камнешарка (*Arenaria interpres* (L. 1758)), короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus* (L. 1758)) и морская чайка (*Larus marinus* L. 1758). Из перечисленных видов большой баклан, клуша, короткохвостый поморник и гагарка гнездятся в Кандалакшском заливе в незначительном количестве, поэтому сравнение по этим видам не проводилось. Также нам представляется нецелесообразным анализировать данные по полярной крачке, т.к. для нее характерны периодические смены районов гнездования (Белопольский, 1957; Бианки, Хляп, 1970; Краснов и др., 1995), а ее численность в Онежском заливе многократно выше, чем в Кандалакшском и зависит от состояния нескольких крупных колоний (Bianki, Isaksen, 2000; Черенков и др., 2014). Таким образом, мы будем анализировать численность обыкновенной гаги, камнешарки, кулика-сороки, атлантического чистика, серебристой, сизой и морской чаек.

На Соловецких о-вах до 1997 г. мы не проводили регулярных учетов на лесных островах Долгой губы, где в последние годы гнездится много обыкновенной гаги, поэтому долговременный тренд мы отслеживаем по 75 островам, посещаемым ежегодно с конца 1980-х годов. Как показали последующие учеты, динамика численности вида на этих 75 островах соответствует динамике на всем архипелаге.

Обработка данных проводилась в Microsoft Excel. Для построения графиков данные аппроксимировались с помощью полиномиальных функций разной степени. Степени полиномов подбирались таким образом, чтобы, с одной стороны, значение  $r^2$  было максимальным, но с другой — количество экстремумов на линии тренда было минимальным. Статистические расчеты проводились в STATISTICA 12.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обыкновенная гага, гнездящаяся на Белом море, образует эндемичную популяцию, обитающую здесь круглый год (Бианки, 1991). В Кандалакшском заповеднике в XX веке были отмечены циклические изменения численности гнездящихся самок с интервалом около 20 лет (Карпо-

вич, 1987; Корякин, 2012). Максимумы отмечены в середине 1950-х, 1970-х и 1990-х годов (рис. 3).

Цикличность прослеживается и в Онежском заливе. Начало работ на Соловецких о-вах пришлось на период низкой численности, после чего этот показатель увеличился более чем вдвое к середине—концу 1990-х годов (рис. 3). В это же время была отмечена наиболее высокая численность гаги и в Онежском заливе в целом (5500 гнездящихся самок). Затем численность, на фоне ежегодных колебаний, снизилась в 2009–2014 гг. и выросла к 2018–2019 гг. Графики тренда численности и для Соловецких о-вов, и для Кандалакшского залива показывают, что циклические изменения с периодом около 20 лет продолжились и в XXI веке, но с уменьшением амплитуды колебаний. Кроме того, соловецкий цикл несколько сдвинут во времени по сравнению с кандалакшским.

Цикличность гнездовой численности гаги отмечена не только на Белом море, но и в других частях гнездового ареала. Например, в восточных районах Балтики пик зарегистрирован в 1985 г., а продолжительность цикла составляет 26 лет (Hario, Rintala, 2006). В Норвегии на островах Норвежского моря циклы значительно короче — 13–16 лет, а на островах Баренцева моря динамика численности гаги имеет сглаженный характер (Fauchald et al., 2015). Причины этих циклов не ясны. На Белом море природные абioticеские (характер зимы) и биотические (наличие кормовой базы, эпизоотии, активность хищников), а также антропогенные (браконьерство, беспокойство) факторы, несомненно, играют роль в этих циклах, но не объясняют более чем двукратные колебания численности вида.

Факторы, лимитирующие численность только самок, действуют в период гнездования. В первую очередь это заметная активизация хищников на прибрежных островах в летнее время. Это относится, прежде всего, к орлану-белохвосту (*Haliaeetus albicilla* (L. 1758)), численность которого в последних два десятилетия заметно возросла. В XXI веке он ежегодно добывает не менее 4–5% от гнездовой популяции обыкновенной гаги на Соловецком архипелаге и около 10% в Кандалакшском заповеднике (Корякин, Воуко, 2006; Корякин, Бойко, 2010; Черенков и др., 2014). С начала 2000-х годов колонии гаги на прибрежных островах регулярно разоряет бурый медведь (*Ursus arctos* L. 1758), численность которого выросла в Карелии за последние 15 лет (Состояние охотничьих ресурсов ... [http://www.ohotcontrol.ru/resource/Resources\\_2008-2013/Бурый\\_медведь.pdf](http://www.ohotcontrol.ru/resource/Resources_2008-2013/Бурый_медведь.pdf)).

Негативное влияние на численность вида и на успех размножения на неохраняемой терри-

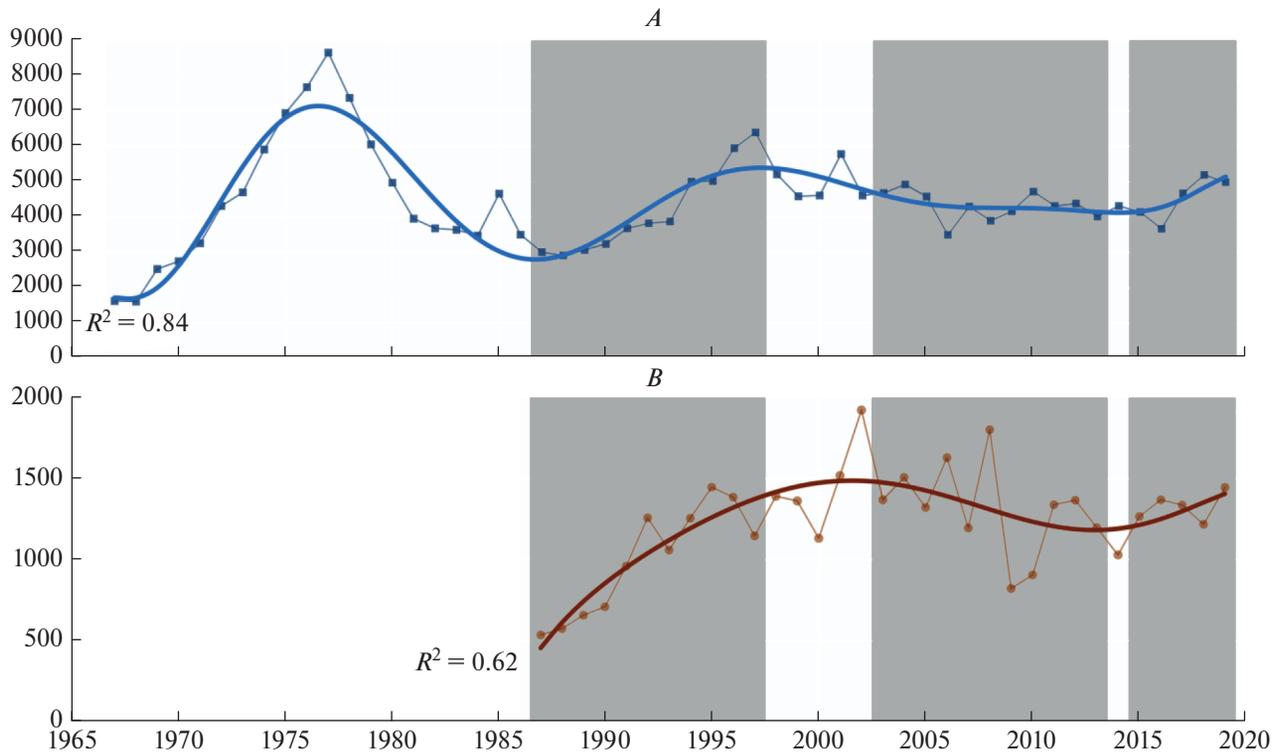


Рис. 3. Динамика численности обыкновенной гаги в КГПЗ (А) и на 75 островах Соловецкого архипелага (В). Здесь и на рис. 4, 5 и 7–10 серым цветом выделены периоды, когда тренд численности в исследуемых районах был однонаправленным.  $R^2$  – коэффициент детерминации полиномиального тренда.

тории оказывает также деятельность человека. В 2000-х годах у местного населения и туристов появились надежные и быстроходные маломерные суда, и даже самые удаленные острова стали легко доступными. Имеет место и прямое преследование (охота, сбор яиц), и фактор беспокойства в период размножения.

Существенное влияние на численность обыкновенной гаги в отдельных районах оказали разливы нефтепродуктов. Вероятно, такие инциденты в районе Кандалякши в 1981, 1983 и 1986 гг. усилили депрессию в период и без того низкой численности. На севере Онежского залива за время наших работ разливов нефтепродуктов отмечено не было, но авария в 2003 г. на юге залива оказала сильное негативное влияние на численность вида в этом районе в последующие три года (Черенков и др., 2005).

Положительное влияние на динамику численности оказывает многолетнее снижение ледовитости западной части Белого моря (Ледовые условия в Белом море [http://193.7.160.230/web/esimo/beloe/ice/ice\\_bel.php](http://193.7.160.230/web/esimo/beloe/ice/ice_bel.php)), где расположены основные зимовки всей беломорской популяции (Краснов и др., 2010).

Большая часть беломорской популяции обыкновенной гаги зимует в северной части Онежского залива. В марте 2009 г. по данным авиаучетов в полыньях и разводьях держалось около 50 тысяч особей (Аарвак и др., 2011). Значительно меньше птиц остается на зимовку в Кандалякшском заливе на незамерзающих Еремеевском и Городецком порогах в проливе Великая Салма у о-ва Великой (Корякин и др., 2012). В конце марта 2019 г. здесь было учтено 944 особи обыкновенной гаги (Е.Д. Краснова, М.В. Мардашова, Д.А. Воронов, устное сообщение).

Еще один фактор, оказывающий положительное влияние на численность гаги – это отсутствие эпизоотий последние 40 лет. С конца 1970-х годов не отмечено массовой гибели птенцов от гельминтозов, наблюдавшихся в прошлом в популяциях с высокой плотностью выводков (Кулачкова, 1979; Корякин, 2012).

В результате разнонаправленного влияния вышперечисленных факторов произошло уменьшение амплитуды колебаний численности гнездящихся самок в первую очередь на заповедной территории.

Численность камнешарки в Кандалякшском заповеднике была высокой (более 250 пар) на

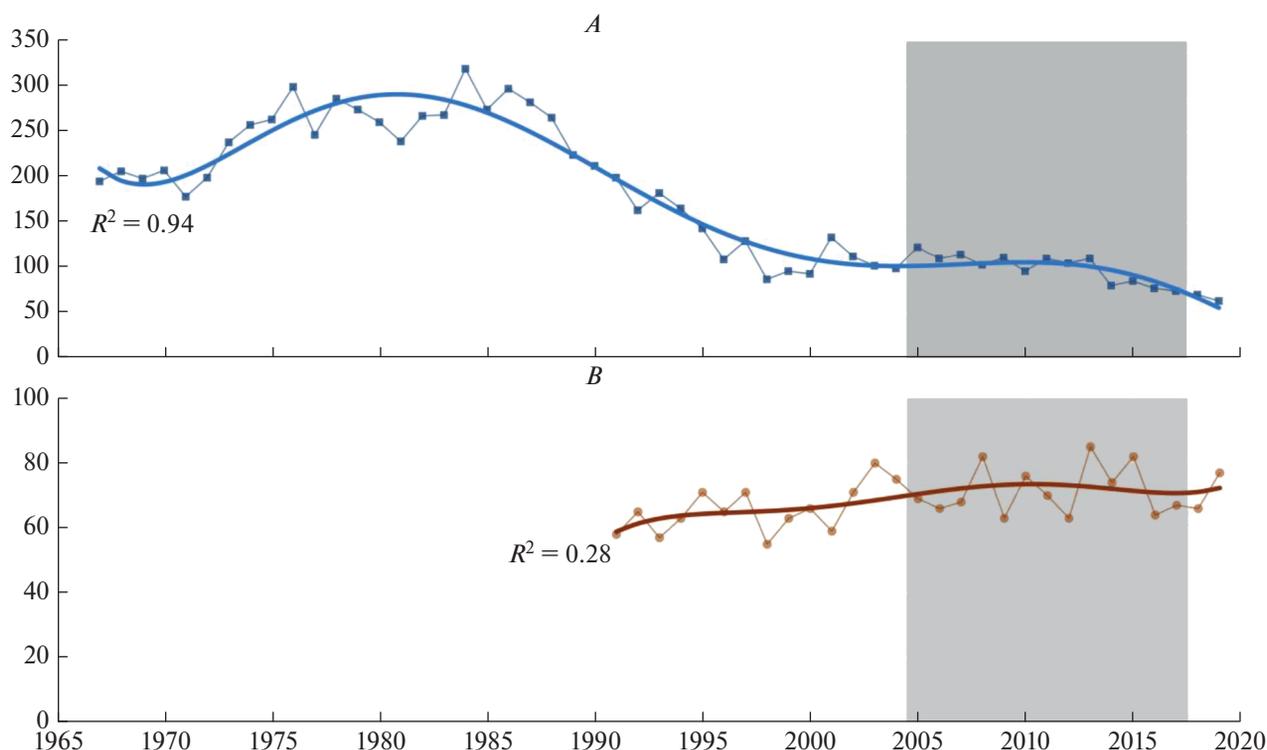


Рис. 4. Динамика численности камнешарки в КГПЗ (А) и на Соловецких островах (В).

протяжении 1970–1980-х годов. Затем менее чем за десять лет она снизилась почти втрое до 90–100 пар. При этом падение численности началось за 12 лет до сокращения количества островов, на которых проводились учеты (рис. 2 и 4). Затем был период относительной стабильности, но с 2013 г. вновь проявилась негативная тенденция. Некоторое снижение численности в начале XXI века по сравнению с последним десятилетием XX века отмечено и на островах Онежского залива, за исключением Соловецкого архипелага. Наоборот, здесь на фоне ежегодных колебаний численности наблюдается слабая положительная тенденция (рис. 4).

Разнонаправленность изменения численности труднообъяснима, скорее всего, ее причины следует искать не на Белом море, а в районах зимовок и миграционных путей. Известно, что беломорские камнешарки зимуют на морских побережьях Западной Европы и Западной Африки (Корякин, 2016), но детали распределения птиц из разных районов на местах зимовок и их остановок на пролете изучены недостаточно.

На первый взгляд сходная картина наблюдается и при сравнении динамики численности кулика-сорочки в Кандалякшском и Онежском заливах. Тренды разнонаправлены: в Кандалякшском заповеднике учеты показывают примерно трех-

кратное снижение численности в период с середины 1990-х годов по настоящее время, а на Соловецком архипелаге прослеживается тенденция ее увеличения (рис. 5).

Причины разнонаправленности трендов не совсем ясны. Следует учесть, что кулик-сорочка — один из самых широко распространенных видов на островах Белого моря: в Онежском заливе он заселяет около 70% (на Соловецком архипелаге почти 90%), а в Кандалякшском заливе — 70–75% обследованных островов. При этом часто на острове гнездятся лишь 1–2 пары этих куликов. Таким образом, результаты учетов этого вида напрямую (в КГПЗ за период 1995–2019 гг. корреляция Спирмена  $\rho = 0.92$  при уровне  $p < 0.05$ ) связаны с количеством обследованных островов. Реальное снижение численности на островах КГПЗ было не столь значительным, как показывают данные учетов, хотя и имело место, т.к. снизилось среднее количество гнездящихся пар на один обследованный остров (рис. 6).

Возможно, на островах Кандалякшского залива по сравнению с Соловецким архипелагом из-за их близости к матерiku сильнее сказывается роль наземных хищников: бурого медведя, лисицы (*Vulpes vulpes* L. 1758), норка *Mustela lutreola* L. 1761 и *Neovison vison* (Schreber 1777) (Корякин, 2012). В 2015–2020 гг. и в Кандалякшском, и в Онеж-

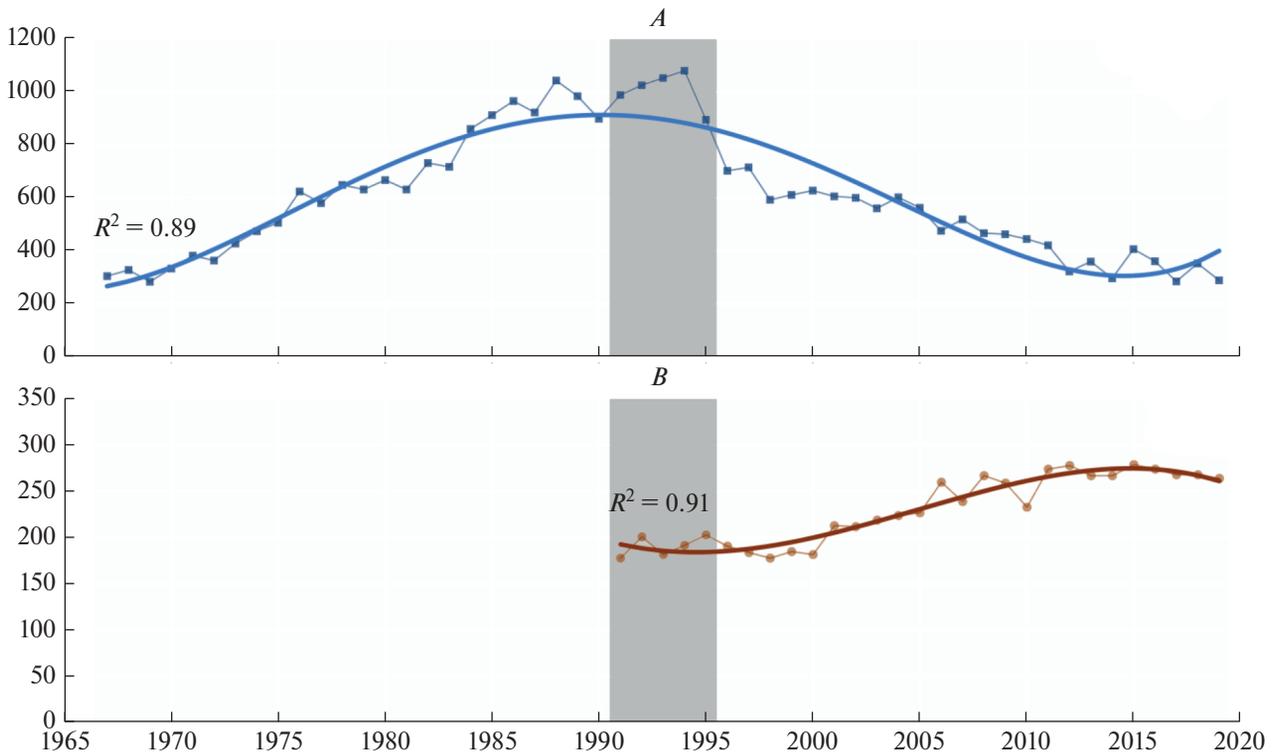


Рис. 5. Динамика численности кулика-сороки в КГПЗ (А) и на Соловецких островах (В).

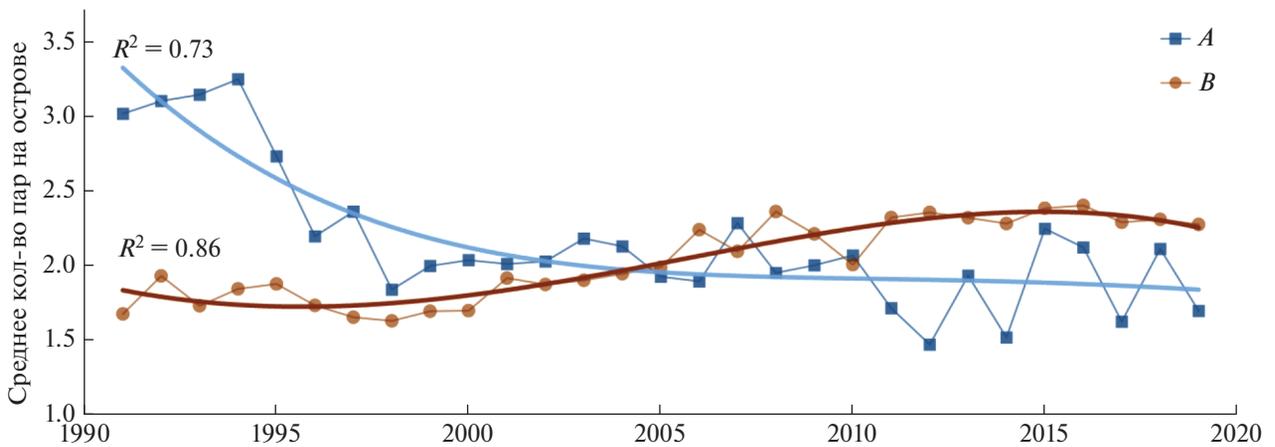


Рис. 6. Динамика среднего числа пар кулика-сороки, гнездящихся на каждом из обследованных островов в КГПЗ (А) и на Соловецких островах (В).

ском заливах численность кулика-сороки на фоне ежегодных относительно небольших колебаний стабилизировалась. В Кандалакшском заповеднике – на низком, а на Соловецком архипелаге – на относительно высоком уровне.

Для серебристой чайки динамика изменения численности на островах Кандалакшского и Онежского заливов за последние 50 лет имеет

сходные тренды (корреляция Спирмана  $\rho = 0.81$  при уровне  $p < 0.05$ ). В начале 1960-х годов общая численность вида на островах Онежского залива была оценена в 650 пар (Бианки, 1963), а на заповедных островах Кандалакшского залива гнездилось около 750 пар. С начала 1970-х годов в КГПЗ и в Онежском заливе начался стабильный и довольно быстрый рост численности, так что к

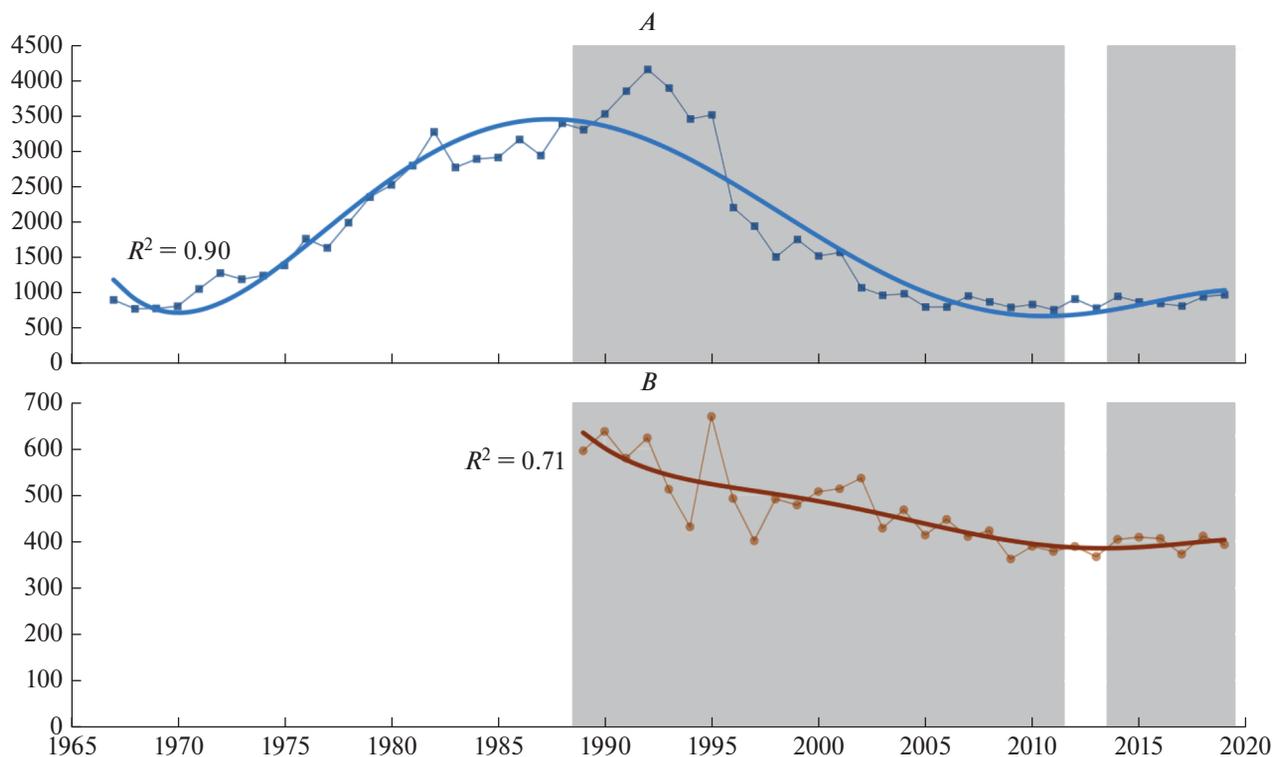


Рис. 7. Динамика численности серебристой чайки в КГПЗ (А) и на Соловецких островах (В).

1990-м годам этот показатель на островах Онежского залива вырос более чем в 8 раз, а в Кандалакшском заповеднике – в 6 раз (рис. 7).

С середины 1990-х годов в Кандалакшском заливе и несколько позже в Онежском началось снижение численности серебристой чайки. Особенно резко оно проявилось в Кандалакшском заливе, где примерно за 10 лет количество гнездящихся пар снизилось до уровня 1960-х годов, т.е. почти в 5 раз. В Онежском заливе, в том числе и на Соловецких о-вах, снижение было не столь катастрофично, примерно в 1.5–1.7 раз. В последние 10 лет во всей западной части Белого моря численность вида стабилизировалась на относительно низком уровне.

Причины резкого роста и последующего падения численности серебристой чайки связаны как с ситуацией на Белом море (возможно, и на Мурмане), так и на местах зимовки в Западной Европе. Рост популяции был обусловлен ослаблением антропогенной нагрузки на колонии из-за расширения заповедных территорий на островах Кандалакшского залива и, особенно в 1980–1990-х годах, из-за экономических проблем местного населения, затруднивших использование маломерных судов на море и браконьерство на островах. Основной причиной снижения численности вида послужил дефицит естественных

кормов не только в Белом море, но и в соседних частях ареала. В это же время отмечаются сильное обеднение литорали Мурмана и изменение кормовой базы крупных чаек в Баренцевом море, где они в значительной степени перешли на питание пищевыми отходами вблизи населенных пунктов (Краснов, 1989; Татаринкова, 1989, 1989а; Краснов и др., 1995; Lorentsen, Tatarinkova, 2000). Аналогичная динамика численности серебристой чайки отмечена в Финляндии, где рост популяции в 1978–1985 гг. (Kilpi, 1990) сменился ее последующим снижением. На Айновых о-вах пик численности серебристой чайки отмечен в середине 1970-х годов, после чего ее численность стала сокращаться, и к 2010 г. количество гнездящихся пар снизилось в 6 раз (Горяев и др., 2011). На норвежском побережье Баренцева моря численность серебристой чайки с 1980 по 2013 г. сократилась в 5 раз. В Норвегии, на побережье Северного моря, популяция вида увеличивалась до уровня 1997 г., но затем также начала уменьшаться (Fauchald et al., 2015).

Снижение численности серебристой чайки началось, скорее всего, из-за развития в Европе программ по утилизации отходов, что привело к ухудшению кормовой базы в зимний период. Основные зимовки чаек находятся в странах ЕС, где еще в конце 1990-х годов была принята програм-

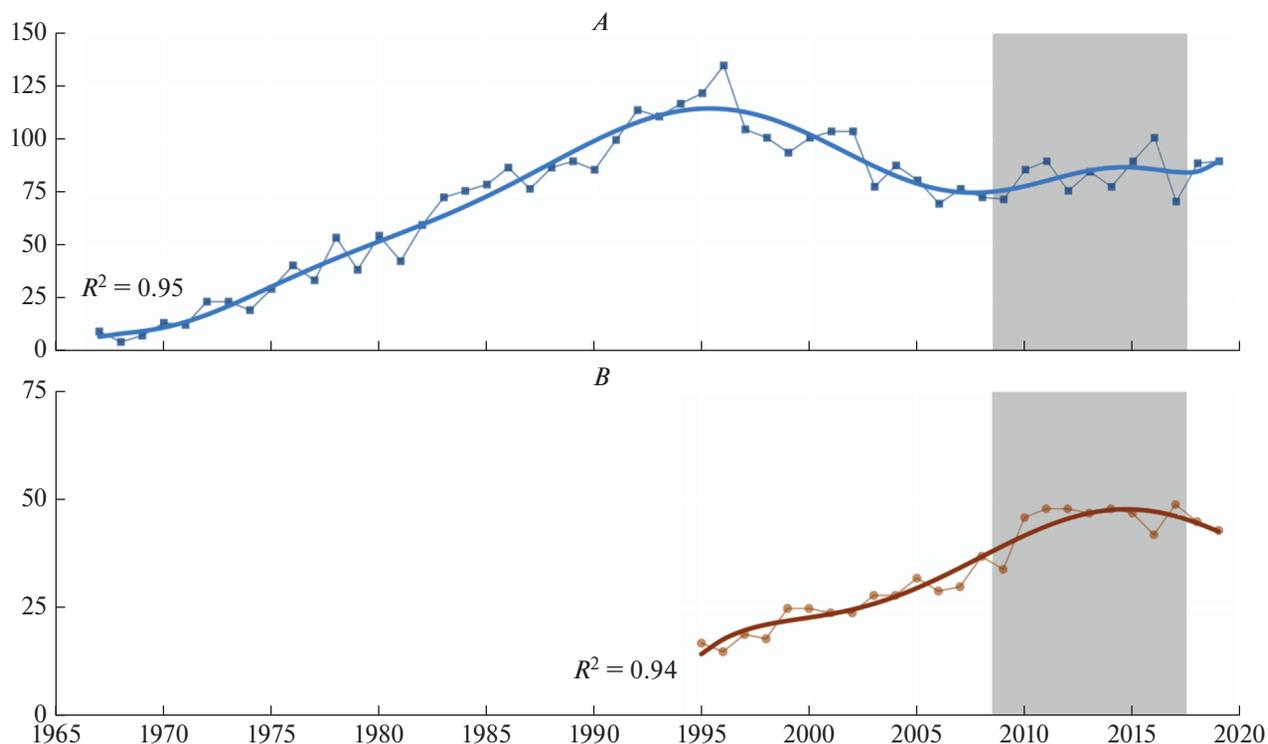


Рис. 8. Динамика численности морской чайки в КГПЗ (А) и на Соловецких островах (В).

ма сокращения биоразлагаемых отходов. В настоящее время доля этих отходов, направляемых на свалки, находится в пределах 1–2% (Никуличев, 2017). Таким образом, меры, направленные на улучшение экологической ситуации, могут приводить к негативным последствиям для видов, ориентированным на корма антропогенного происхождения хотя бы на одном из этапов своего жизненного цикла. Одновременно на Белом море в районах гнездования усилился пресс хищников, прежде всего орлана-белохвоста и бурого медведя, что оказалось особо значимым для Кандалакшского залива. В последние годы усилилось и антропогенное влияние на колонии, особенно в Онежском заливе.

**Морская чайка** — относительно редкий вид на Белом море, ее численность на порядок ниже, чем серебристой. В Кандалакшском заливе в динамике этих двух видов прослеживается определенное сходство — с 1970-х до середины 1990-х годов происходил заметный рост численности (с 5–10 до 135 пар), затем последовали ее спад, хотя и не такой значительный, как у серебристой чайки, и относительная стабилизация численности на среднем (75–90 пар) уровне. В Онежском заливе рост популяции морской чайки начался намного позже, чем в Кандалакшском. В 1960-х годах ее здесь не встретили (Бианки, 1963), а в конце 1990-х годов было учтено немногим более 100 пар,

из них 25 пар на Соловецких о-вах. В начале XXI века численность морской чайки здесь еще продолжала увеличиваться, но в последние 10 лет стабилизировалась на уровне 130–140 пар во всем заливе и 40–45 пар на Соловецком архипелаге. Снижения численности этого вида в Онежском заливе за период наших наблюдений не было, поэтому тренды за последние 25 лет разнонаправлены (рис. 8). На побережье Баренцева моря, где вид традиционно был многочислен, с 1980 по 2013 гг. численность морской чайки постоянно уменьшалась, как в России, так и в Норвегии (Горяев и др., 2011; Fauchald et al., 2015).

Причины, влияющие на динамику численности морской чайки те же, что и у серебристой, но в целом она меньше страдает от хищников и человека, поскольку на Белом море гнездится преимущественно отдельными парами. В конкурентной борьбе морская чайка имеет преимущество перед серебристой, что проявляется и на местах гнездования (на небольших островах морская чайка порой вытесняет серебристую), и, возможно, на зимовках.

Сходно с крупными чайками изменялась в Кандалакшском заповеднике и популяция **сизой чайки** (рис. 9). Изначально она была здесь самой многочисленной из чаек, и численность ее достигла максимальных значений в конце 1980-х го-

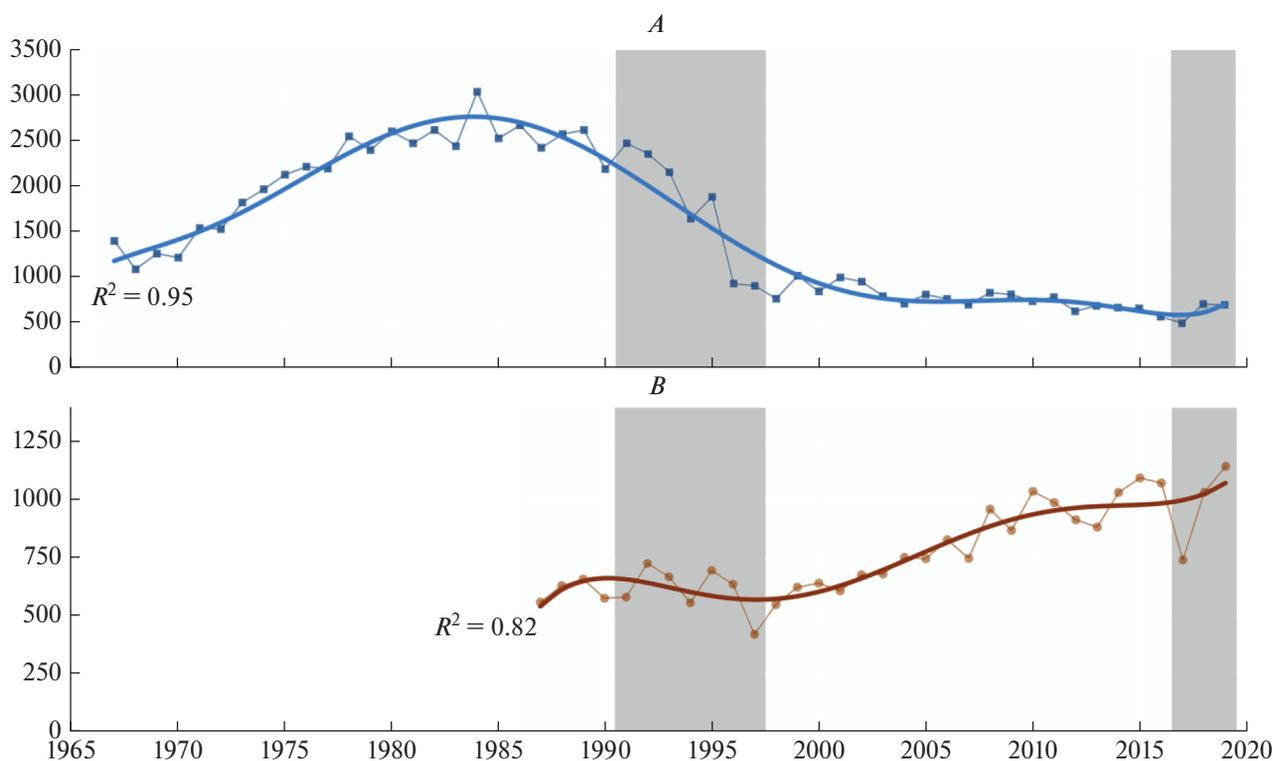


Рис. 9. Динамика численности сизой чайки в КГПЗ (А) и на Соловецких островах (В).

дов, в т.ч. и за счет включения в учеты новых островов. Но в середине 1990-х годов закончился пятнадцатилетний период стабильно высокой численности, и за три года численность вида сократилась более чем в два раза. Отчасти это связано с прекращением учетов на Кемь-лудах, где гнездились до 20% кандалакшских сизых чаек, но сокращением территории, на которых проводились учеты, нельзя полностью объяснить такое резкое падение численности вида. С конца 1990-х годов и по настоящее время численность вида в КГПЗ держится на низком уровне со слабо выраженной тенденцией к понижению. В Онежском заливе с 1960-х годов, когда была дана первая количественная оценка популяции сизой чайки (Бианки, 1963), численность к 1990-м годам увеличилась в 8–9 раз, а в последующие годы несколько понизилась или осталась на близком уровне. На Соловецком архипелаге за время наших наблюдений на фоне ежегодных колебаний прослеживается четкая положительная динамика, т.е. тенденция заметно отличается от кандалакшской (корреляция Спирмана  $\rho = -0.72$  при уровне  $p < 0.05$ ).

Причина разнонаправленной динамики численности вида в Кандалакшском заливе и на Соловецком архипелаге неясна. Очевидно, что негативные факторы, воздействующие на крупных

чаек в районах зимовок и гнездования, о чем говорилось выше, влияют и на сизую чайку, но она, вероятно, меньше зависит от антропогенных источников пищи зимой и более пластична в выборе островов для гнездования. В частности, она легче меняет места размножения и избегает влияния хищников, в т.ч. и за счет гнездования вблизи поселений человека. Снижение численности сизой чайки в КГПЗ, возможно, связано с перераспределением местных чаек в пределах района, в том числе переселение на не заповедные территории ближе к населенным пунктам. Некоторые заповедные районы были почти полностью оставлены птицами. Так, например, в заливе Бабье море, расположенном между о-вом Великий и материковым берегом, где непосредственное воздействие человека практически отсутствует, падение численности было связано с тем, что медведи начали регулярно посещать колонии на прибрежных островах, а орланы-белохвосты практически разорили колонии на мористых островах. Птицы с островов Бабьего моря переместились на острова Ковдской губы, примыкающей к данному участку заповедника с севера. Здесь, вне заповедника, люди достаточно часто посещают акватории и крупные лесные острова, поэтому орланы и медведи в этом районе появлялись редко (Корякин, 2012). В 1990-х годах определенную

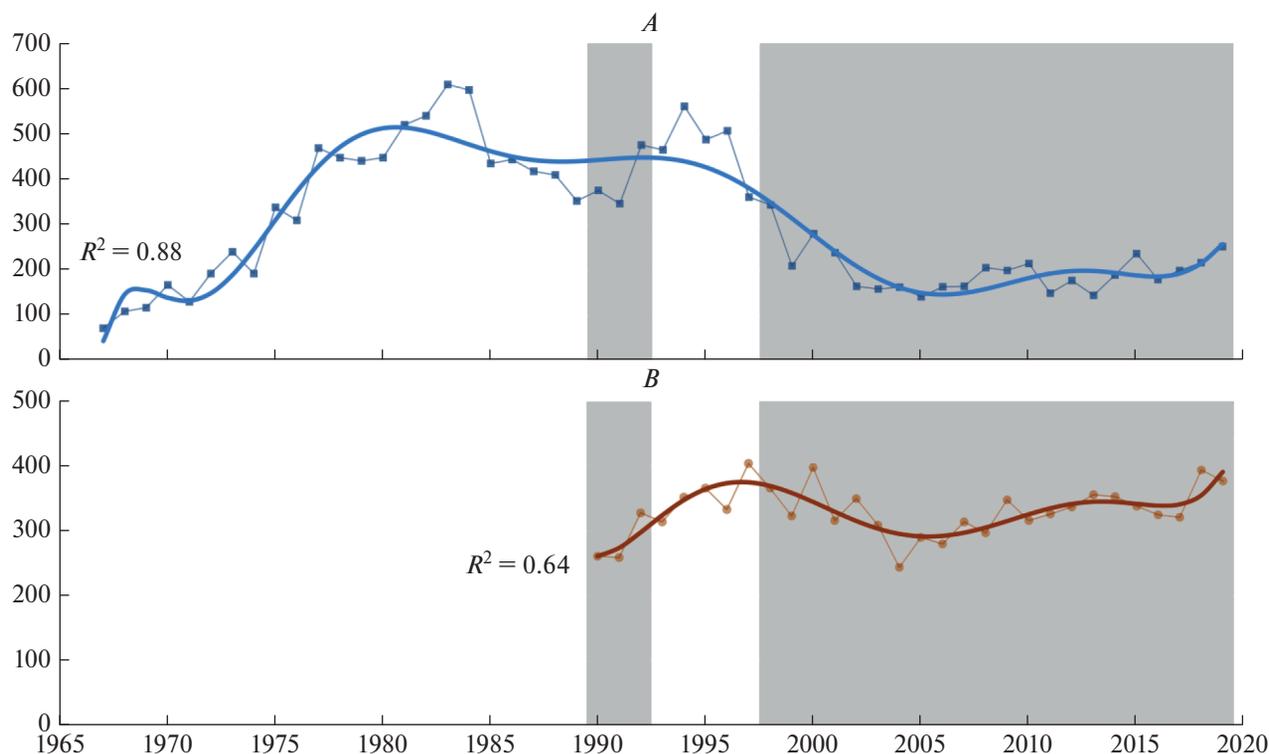


Рис. 10. Динамика численности атлантического чистика в КГПЗ (А) и на Соловецких островах (В).

роль в исчезновении колоний сизой чайки на заповедных островах (и, вероятно, их перемещении на другие территории) сыграла конкуренция с серебристой чайкой, численность которой в те годы была максимальной. Серебристые чайки не только нападали на гнезда и птенцов, но и вытесняли сизых чаек с удобных мест гнездования.

В КГПЗ период высокой численности атлантического чистика продолжался с начала 1980-х до конца 1990-х годов прошлого столетия с пиками в середине этих десятилетий, а периоды депрессии пришлись на 1960–1970-е годы и начало XXI века. Амплитуда колебаний в эти периоды была более чем трехкратной. Отчасти снижение численности вида в последние 20 лет связано с исключением из учетов ряда островов залива (Кемь-луды, о-в Вачев), где гнездилось около 30% кандалакшских чистиков.

На Соловецком архипелаге максимальные колебания численности атлантического чистика не столь сильны, их тренд за последние 30 лет в некоторой степени (корреляция Спирмана  $\rho = 0.29$  при уровне  $p < 0.05$ ) совпадает с динамикой популяции вида в Кандалакшском заповеднике и в обоих районах проявляется слабозаметный 20-летний цикл (рис. 10).

Беломорские атлантические чистики так же как и беломорские обыкновенные гаги обитают

здесь круглый год (Бианки, 1967), зимую на полыньях. Условия зимовки — один из основных факторов, определяющих динамику популяций этих видов (Корякин, 1988). В связи с этим можно было бы ожидать сходных трендов в изменении их численности. В реальности же четкой корреляции не прослеживается ни в Кандалакшском заповеднике, ни на Соловках. Вероятно, другие факторы (например, различия кормовой базы, условий гнездования, эпизоотии) оказывают на динамику видов не меньшее влияние, особенно при отсутствии экстремально холодных зим.

## ВЫВОДЫ

Очевидно, что на популяции морских птиц, гнездящихся в Онежском и Кандалакшском заливах, при относительной близости их расположения и сходстве природных условий должны оказывать влияние сходные факторы, особенно на те виды, которые не только размножаются, но и зимуют на Белом море. Тем не менее изменения численности за несколько последних десятилетий у большей части видов разнонаправлены. У птиц Кандалакшского заповедника, как правило, проявляется негативная тенденция, у соловецких позитивная.

Одна из возможных причин — историческая. Заповедник долгое время был охраняемым “оазисом”, который обеспечивал на своей территории лучшие условия гнездования и привлекал птиц из всех окружающих районов. Плотность гнездования морских птиц на его территории приблизилась к предельным для данного региона величинам. Одновременно, благодаря охраняемым мероприятиям, в т.ч. международным, выросла численность хищников, как наземных, так и пернатых, и массовые поселения морских птиц оказались для них доступной кормовой базой, тем более что многие заповедные острова располагаются вблизи материкового побережья. Заповедник, достаточно эффективно защищавший морских птиц от влияния человека, защиту от хищников обеспечивать не призван.

В это же время резко изменилась экономическая ситуация. После кризиса 1990-х годов большинство рыболовецких совхозов и предприятий по сбору водорослей закрылись или сократили свою добычу в разы. Началось сокращение численности населения, вследствие эмиграции и естественной убыли. Качество снабжения значительно ухудшилось, вначале дефицит, а потом высокие цены сделали ГСМ почти недоступными для местных жителей. Общая мобильность населения значительно упала. Посещаемость отдаленных островов резко сократилась, что не могло не повлиять положительно на колонии морских птиц вне охраняемой территории. Заповедные острова в какой-то мере утратили свою привлекательность, и для некоторых видов, вероятно, оказалось выгоднее распределиться шире по региону, что привело к оттоку птиц с охраняемых территорий.

Распределение колоний морских птиц в Онежском заливе определялось иными факторами. Залив больше по размерам и богаче кормовыми ресурсами (Наумов, Федяков, 1993). Здесь не было территорий, на которых осуществлялась реальная охрана биоты. Расположение колоний в основном было связано с наличием кормовых ресурсов и труднодоступностью для человека и наземных хищников. Значительная доля от общей численности морских птиц Онежского залива гнездится на Соловецком архипелаге и других островах, находящихся на большом удалении от материка. Постоянное антропогенное воздействие препятствовало достижению предельных величин плотности гнездования. Поэтому рост численности большинства видов морских птиц начался при снижении антропогенного воздействия, а ее колебания не имеют столь выраженной амплитуды.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Г.М. Тертицкий выполнял исследования по теме госзаданий ИГ РАН (номера ЦИТИС АААА-А19-119021990093-8 и АААА-А19-119022190168-8).

Авторы очень признательны анонимному рецензенту за ценные и конструктивные замечания к рукописи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аарвак Т., Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Шавыкин А.А.*, 2011. Зимовки морских уток в Баренцевом и Белом морях: размещение и численность // Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов. Тез. Междунар. науч. конференции. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 7–8.
- Белопольский Л.О.*, 1957. Экология морских колоний птиц Баренцева моря. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 460 с.
- Бианки В.В.*, 1963. Численность и размещение массовых морских птиц в западной части Белого моря // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. Вып. 1. М.–Л.: Наука. С. 161–167.
- Бианки В.В.*, 1967. Кулики, чайки и чистиковые Кандакшского залива // Труды Кандакшского гос. заповедника. Вып. 6. Мурманск: Мурманское книжное изд-во. 364 с.
- Бианки В.В.*, 1975. Изменения численности птиц в вершине Кандакшского залива // Места гнездования колоний околводных птиц и их охрана. М. С. 9–11.
- Бианки В.В.*, 1991. Птицы // Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 1–115.
- Бианки В.В.*, 1996. Об изменении численности птиц, гнездящихся в Кандакшских шхерах // I Международный семинар “Рациональное использование прибрежной зоны Северных морей”. Материалы докладов. Кандакша. С. 31–33.
- Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В.*, 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона // Русский орнитологический журнал. Т. 2. Вып. 4. С. 491–586.
- Бианки В.В., Хляп Л.А.*, 1970. Опыт изучения гнездового консерватизма и смертности взрослых полярных крачек // Материалы 7-й Прибалтийской орнитологической конференции. Т. 1. Рига. С. 25–30.
- Горяев Ю.И., Горяева А.А., Татаринкова И.П.*, 2011. Крупные чайки в антропогенных ландшафтах Западного Мурмана (Кольский полуостров) // Беркут. Т. 20. Вып. 1–2. С. 90–110.
- Карпович В.Н.*, 1972. Изменения численности обыкновенной гаги в Кандакшском заповеднике за период с 1965 по 1971 г. // Материалы 2-го межведомственного совещания по изучению, охране и воспроизводству обыкновенной гаги. Кандакша. С. 7–9.

- Карпович В.Н., 1979. Изменения численности обыкновенной гаги в Кандалакшском заповеднике и их возможная связь с общей динамикой гагачьих популяций на севере и северо-западе Европы // Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука. С. 46–60.
- Карпович В.Н., 1987. О возможной цикличности в динамике численности обыкновенной гаги // Проблемы изучения и охраны природы Прибеломорья. Мурманск: Мурманское книжное изд-во. С. 55–64.
- Корякин А.С., 1988. Ледовитость моря и динамика численности гнездящихся обыкновенных гаг в Кандалакшском заливе // XII Прибалтийская орнитологическая конференция. Вильнюс. Институт зоологии и паразитологии АН Литовской ССР. С. 99–101.
- Корякин А.С., 2012. Мониторинг морских птиц в Кандалакшском заливе Белого моря (1967–2010 гг.) // Зоологический журнал. Т. 91. № 7. С. 800–808.
- Корякин А.С., 2016. Камнешарка *Arenaria interpres* // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. Отв. ред. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гягинская А.Р. СПб.: Изд-во АНО ЛА “Профессионал”. С. 349–352.
- Корякин А.А., Бианки В.В., Шкляревич Ф.Н., Коханов В.Д., 1989. Размещение обыкновенных гаг на островах Кандалакшского залива // Растительный и животный мир заповедных островов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 56–73.
- Корякин А.С., Бойко Н.С., 2010. Орлан-белохвост и обыкновенная гага в Кандалакшском заливе, Белое море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря (Материалы XI Всероссийской конференции с международным участием. 9–11 ноября 2010 г.). С.-Петербург: ЗИН РАН. С. 87–88.
- Корякин А.С., Толмачева Е.Л., Краснова Е.Д., Парфей-Карпович О.А., 2012. Зимовка гусеобразных в Кандалакшском заливе Белого моря // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Материалы IV Всерос. науч. конференции с международным участием. Т. 2. КНЦ РАН. Апатиты. С. 121–126.
- Краснов Ю.В., 1989. Состав пищи и особенности поведения чайковых птиц в условиях многолетнего дефицита рыбного корма // Экология птиц морских островов и побережий Кольского Севера. Мурманск: Мурманское книжное изд-во. С. 11–26.
- Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Шавыкин А.А., Ващенко П.С., 2010. Орнитофауна Белого моря в зимний период (результаты авианаблюдений в марте 2009 г.) // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки: Тезисы докладов международной научной конференции. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 238–239.
- Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савинова Т.Н., 1995. Морские колониальные птицы Мурманска. СПб.: Наука. 224 с.
- Кулачкова В.Г. 1979. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалакшского залива // Экология и морфология гаг в СССР. М.: Наука. С. 119–125.
- Ледовые условия в Белом море // Единая государственная система информации об обстановке в мировом океане. Режим доступа: [http://193.7.160.230/web/esimo/beloe/ice/ice\\_bel.php](http://193.7.160.230/web/esimo/beloe/ice/ice_bel.php)
- Наумов А.Д., Федяков В.В., 1993. Вечно живое Белое море. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского гор. дворца творчества юных. 335 с.
- Никуличев Ю.В., 2017. Управление отходами. Опыт Европейского союза. Аналитический обзор. РАН. ИНИОН. Центр научно-информационных исследований глобальных и региональных проблем. Отел проблем европейской безопасности. М. 55 с.
- Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008–2013 гг. // ФГБУ “Федеральный центр развития охотничьего хозяйства”. Режим доступа: [http://www.ohotcontrol.ru/resource/Resources\\_2008-2013/Resources\\_2008-2013.php](http://www.ohotcontrol.ru/resource/Resources_2008-2013/Resources_2008-2013.php)
- Татаринкова И.П., 1989. Кормовые биотопы крупных чаек на Айновых островах в различной экологической обстановке // Растительный и животный мир заповедных островов. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 33–43.
- Татаринкова И.П., 1989а. Зависимость временного баланса крупных чаек от состояния кормовой базы в период гнездования // Экология птиц морских островов и побережий Кольского Севера. Мурманск: Мурманское книжное изд-во. С. 5–11.
- Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М., 2005. Гибель морских уток от разлива мазута на юге Онежского залива осенью 2003 года // Гусеобразные птицы Северной Евразии. СПб. С. 279–280.
- Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М., 2014. Птицы Соловецких островов и Онежского залива Белого моря (1983–2013 гг.). Архангельск. 383 с.
- Bianki V.V., Isaksen K., 2000. Arctic Tern *Sterna paradisaea* // The status of marine birds breeding in the Barents Sea region. T. Anker-Nilssen, V. Bakken, H. Strom, A.N. Golovkin, V.V. Bianki, I.P. Tatarinkova (eds). Tromsø: Norsk Polarinstittutt Rapportserie 113. P. 131–136.
- Fauchald P., Anker-Nilssen T., Barrett R.T., Bustnes J.O., Bårdsen B.J. et al., 2015. The status and trends of seabirds breeding in Norway and Svalbard. Tromsø. NINA Report 1151. 84 p.
- Hario M., Rintala J., 2006. Fledgling production and population trends in Finnish common eiders (*Somateria mollissima mollissima*) – evidence for density dependence // Canadian Journal of Zoology. V. 84. P. 1038–1046. <https://doi.org/10.1139/Z06-077>
- Kilpi M., 1990. Breeding biology of Herring Gull *Larus argentatus* in the northern Baltic // Ornis Fennica. V. 67. P. 130–140.
- Koryakin A.S., Boyko N.S., 2006. The White-tailed Sea Eagle *Haliaeetus albicilla* and the Common Eider *Somateria mollissima* in the Gulf of Kandalaksha, White Sea // Status of raptor populations in Eastern Fennoscandia. Proceedings of the Workshop. P. Koskimies, N.V. Lapshin (eds). Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 49–55.
- Lorentsen S.-H., Tatarinkova I.P., 2000. Herring gull *Larus argentatus* // The status of marine birds breeding in the Barents Sea region. T. Anker-Nilssen, V. Bakken, H. Strom, A.N. Golovkin, V.V. Bianki, I.P. Tatarinkova (eds). Tromsø: Norsk Polarinstittutt Rapportserie 113. P. 76–78.

## LONG-TERM POPULATION DYNAMICS OF SEABIRDS BREEDING IN THE WESTERN PART OF THE WHITE SEA

V. Y. Semashko<sup>1, \*</sup>, E. V. Semashko<sup>2, \*\*</sup>, G. M. Tertitski<sup>2, \*\*\*</sup>, A. E. Cherenkov<sup>3, \*\*\*\*</sup>,  
E. V. Shutova<sup>4, \*\*\*\*\*</sup>, E. L. Tolmacheva<sup>4, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>*"Ecosystem" Field Educational Centre, Moscow, 125475 Russia*

<sup>2</sup>*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

<sup>3</sup>*Lomonosov Moscow State University, Solovetsky Branch of the White Sea Biological Station,  
Solovetsky, Arkhangelsk District, 164070 Russia*

<sup>4</sup>*Kandalaksha State Nature Reserve, Kandalaksha, Murmansk Region, 184042 Russia*

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

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

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

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

\*\*\*\*\*e-mail: [shutovakand@gmail.com](mailto:shutovakand@gmail.com)

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

The results of a comparison of the long-term population dynamics of seabirds breeding in the western part of the White Sea are presented, both on protected and unprotected islands. A series of observations was conducted for more than 50 years in the Kandalaksha Nature Reserve and for more than 30 years in the Solovetsky Archipelago. The dynamics of the breeding part of the population were analyzed for six species occurring in both study areas. The population trends of the Common Eider, *Somateria mollissima*, the Herring Gull, *Larus argentatus*, and the Black Guillemot, *Cephus grylle*, were the same in the two areas, while those of the Eurasian Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*, the Common Gull, *Larus canus*, and the Ruddy Turnstone, *Arenaria interpres* differed. The uniform trends are due to similar natural conditions of the breeding and wintering grounds of the birds in the Solovetsky Archipelago and Kandalaksha Bay. The discrepancies are mostly associated with different protection regimes on the islands used for breeding, as well as with an increased pressure of both terrestrial and avian predators on seabird colonies in the recent decades.

**Keywords:** Common Eider, Herring Gull, Black Guillemot, Eurasian Oystercatcher, Common Gull, Ruddy Turnstone, Kandalaksha Nature Reserve, Solovetsky Archipelago

УДК 591.05

## УПИТАННОСТЬ И ЗАПАСЫ ЖИРА: КАКОЙ ИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ УПИТАННОСТИ ЛУЧШЕ? ПРОВЕРКА НА ХОМЯЧКЕ РОБОРОВСКОГО (*PHODOPUS ROBOROVSKII*, CRICETIDAE, RODENTIA)

© 2022 г. Н. Ю. Васильева<sup>а</sup>, \*, А. М. Хрущова<sup>а</sup>, \*\*, К. А. Роговин<sup>а</sup>, \*\*\*<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,  
Москва, 119071 Россия

\*e-mail: nuy1@yandex.ru

\*\*e-mail: cricetulus@yandex.ru

\*\*\*e-mail: krogovin@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.07.2021 г.

После доработки 22.08.2021 г.

Принята к публикации 27.08.2021 г.

В исследованиях млекопитающих, как правило, предполагается, что упитанность находится в прямой зависимости от массы жировых отложений. Однако прямые проверки связи показателей упитанности с реальными запасами жира редки. Мы проверили способность 13 показателей упитанности, применявшихся разными авторами, прогнозировать жировые запасы у одновозрастных самцов хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii* Satunin 1903; Cricetidae, Rodentia), содержащихся в стандартных условиях на долгом световом дне (16D: 8N). Некоторые индексы отношения массы тела к длине тела и ее производным лучше предсказывают запасы жира, чем показатели в виде остатков регрессии массы тела на его длину. Наилучшими предикторами общей массы запасенного жира, общих запасов жира в процентах по отношению к массе тела, массы полостного жира оказались масса тела и некоторые индексы отношения (такие как отношение массы тела к длине тела, отношение логарифма массы к логарифму длины тела, отношение массы тела к квадрату длины, или корень кубический из отношения массы к длине тела). Хорошим инструментом для предсказания запасов жира в организме оказалось использование общих регрессионных моделей (GRM). В целом полученные нами результаты свидетельствуют о важности проверки на опыте возможностей того или иного показателя упитанности до того, как он будет использован в конкретном исследовательском проекте.

*Ключевые слова:* показатели упитанности, моделирование

**DOI:** 10.31857/S0044513422070121

Показатели упитанности, или физического статуса, организма (body condition indices) широко используются в экологических исследованиях как косвенная характеристика приспособленности особей в популяции (Wilson, Nussey, 2010). Эти показатели призваны служить индикаторами энергетического, ресурсного капитала, накопленного организмом, и указывать на состояние его здоровья, жизнеспособность. В разное время предлагались разные показатели, рассчитываемые исходя из простых, легко доступных измерений, – массы животного и внешних размеров тела или его частей. В экологической литературе фигурируют в основном два подхода к оценкам показателей упитанности. Один основан на оценках отношения массы животного к той или иной размерной характеристике и ее производным (далее “индексы отношения”) (Перелешин, 1943;

Lunn, Boyd, 1993; Huot et al., 1995; Hayes, Shonkwiler, 2001; Tierney et al., 2001; Bercovitch et al., 2003 и др.). Другой подход оперирует остатками линейной регрессии массы тела животного на размерную морфометрическую переменную (ниже “остаточные показатели”) (Cavallini, 1996; Jakob et al., 1996; Christe et al., 1998; Hayes, Shonkwiler, 2001; Tella et al., 1997; McElroy et al., 2007; Harris, 2008 и др.). Плюсы и минусы прямых индексов отношения по сравнению с показателями в виде остатков регрессии многократно обсуждались (Green, 2001; Schulte-Hostedde et al., 2005; Peig, Green, 2009; Labocha, Hayes, 2012 и др.). К основным недостаткам индексов отношения относится несвобода от влияния линейного размера тела или его частей и проблематичность экстраполяции на животных другого размерного ряда (Jakob et al., 1996; Hayes, Shonkwiler, 2001). Остатки ре-

грессии массы тела на размерные показатели свободны от влияния размера как такового, однако имеют ряд ограничений, связанных с исходными допущениями, в частности с предположением о линейном увеличении массы по мере увеличения размеров тела (Green, 2001). Использование остатков не позволяет проводить межпопуляционные сравнения (Jakob et al., 1996). Существуют и другие ограничения (Darlington, Smulders, 2001; Garcia-Berthou, 2001; Green, 2001; Hayes, Shonkwiler, 2001; Freckleton, 2002). Отсутствие универсальных решений проблемы показателей упитанности обусловило поиск более адекватных морфометрических переменных, с одной стороны (Labocha et al., 2014), и новых математических решений — с другой. Примером последних может служить индекс “масштабированной массы” (Scaled mass index), теоретически свободный от влияния размера и одновременно приемлемый для межпопуляционных сравнений (Peig, Green, 2009, 2010).

Ограничения, обусловленные методами расчета показателей упитанности, а также морфофизиологические и экологические особенности видов делают крайне желательными прямые проверки эффективности показателей упитанности, накопленных в арсенале экологов, путем анализа их связи непосредственно с энергетическими резервами организма.

В исследованиях, проводимых на млекопитающих, как правило, предполагается, что упитанность (body condition) находится в прямой зависимости от массы жировых отложений (Labocha, Hayes, 2012; Wilder et al., 2016). Однако прямые проверки связи показателей упитанности с реальными запасами жира редки. Среди грызунов такие оценки существуют для желтого соснового бурундука (*Neotamias amoenus*), пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*), пышнохвостого лесного хомяка (*Neotoma cinerea*), восточного оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus*) (Schulte-Hostedde et al., 2001, 2005), морской свинки (*Cavia porcellus*) (Michel, Bonnet, 2012), домашней мыши (*Mus musculus*) (Labocha et al., 2014).

Цель нашего исследования — проверка способности показателей упитанности или физического статуса организма (табл. 1), использовавшихся разными авторами, прогнозировать жировые запасы у хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii* Satunin 1903; Cricetidae, Rodentia). Мы сравнивали одновозрастных взрослых хомячков одного пола, содержащихся в одинаковых условиях. Поэтому в вариации массы тела должен быть велик вес не структурной компоненты массы, связанной с возрастными особенностями развития (роста), а вес именно функциональной со-

ставляющей, которая отражает увеличение массы тела в связи с ростом запаса жировых отложений.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Животные.** В работе использованы 62 взрослых одновозрастных (10–11 мес.) самца хомячка Роборовского, выведенных из эксперимента по влиянию продолжительности светового дня на репродуктивные и иммунные функции (Vasilieva et al., 2020). После окончания эксперимента в середине марта 2018 г. 28 хомячков, содержащихся в индивидуальных клетках на коротком дне (8L:16D), были переведены на долгий день (16L:8D). Другие 34 хомячка продолжали жить при долгом дне. К началу июня самцы, содержащиеся на коротком дне, полностью компенсировали различия в массе тела и во внешних морфометрических показателях (размер среднебрюшной железы, аногенитальное расстояние, длина тела) ( $F_{4,53} = 1.5, p = 0.21$ ). 14 июня 2018 г. все самцы были умерщвлены диэтиловым эфиром. Были сделаны указанные выше измерения, после чего тела хомячков упаковали в полиэтиленовые пакеты, поместили в пластиковый контейнер для минимизации испарения, заморозили и хранили при  $-20^{\circ}\text{C}$ . Выборочные оценки массы тела хомячков ( $n = 29$ ) до замораживания и после размораживания составили в среднем  $28.5 \pm 0.9$  и  $28.3 \pm 0.9$  г соответственно. Потеря первоначальной массы в результате хранения была минимальной и не могла значимо повлиять на результат нашего исследования. Животных размораживали непосредственно перед вскрытием при комнатной температуре, взвешивали, после вскрытия оценивали взвешиванием с точностью до 1 мг запасы белого жира (подкожного, ассоциированного с половыми органами, оставшегося нутряного), запас бурого жира. Внутренние органы (семенники, придатки семенников, почки, селезенку и печень) взвешивали с точностью до 1 мг.

**Сравниваемые показатели и статистика.** 13 проверявшихся нами показателей упитанности, формулы для расчета и ссылки на источники информации приведены в табл. 1. Первые шесть показателей — это индексы, представляющие собой отношения массы тела к линейному размеру тела или его производным. Два других представлены частными от деления массы тела на теоретическую (predicted) массу, вычисленную по линейной регрессии массы тела на его длину, и частными от деления логарифма массы на теоретическую массу, рассчитанную по линейной регрессии лог-трансформированной массы тела на лог-трансформированную длину тела. Следующие три показателя упитанности представляют собой остат-

Таблица 1. Сравнимые показатели упитанности

| Индекс   | Аббревиатура             | Источник*   |
|--|--------------------------|---|
| Масса тела, деленная на длину тела   | BM/L                     | Lunn, Boyd, 1993; Huot et al., 1995                                     |
| Масса тела, деленная на длину тела в квадрате  | BM/L <sup>2</sup>        | Jelliffe, Jelliffe, 1979; Tierney et al., 2001; Bercovitch et al., 2003 |
| Масса тела, деленная на длину тела в кубе  | BM/L <sup>3</sup>        | Fulton, 1904; Перелешин, 1943; Huot et al., 1995                        |
| Масса тела, деленная на длину тела в степени, эмпирически определенной по нелинейной регрессии массы тела на длину тела  | BM/L <sup>x</sup>        | Le Cren, 1951; Ricker, 1973   |
| Кубический корень из частного от деления массы тела на его длину   | $\sqrt[3]{BM/L}$         | Tierney et al., 2001  |
| Логарифм массы тела, деленный на логарифм длины тела   | lg BM/lg L               | Hayes, Shonkwiler, 2001   |
| Масса тела, деленная на теоретическую массу, вычисленную по линейной регрессии массы тела на его длину   | BM/pr BM                 | Hayes, Shonkwiler, 2001   |
| Логарифм массы тела, деленный на теоретически рассчитанную массу на основе линейной регрессии лог-трансформированной массы тела на лог-трансформированную длину тела | lg BM/pr lg BM           | Hayes, Shonkwiler, 2001   |
| Остатки линейной регрессии массы тела на длину тела  | resBM/L                  | Cavallini, 1996; Christe et al., 1998                                   |
| Остатки линейной регрессии массы тела на длину тела в кубе   | resBM/L <sup>3</sup>     | Tella et al., 1997; McElroy et al., 2007                                |
| Остатки линейной регрессии логарифма массы тела на логарифм длины тела   | reslg BM/lg L            | Hwang et al., 2005; Harris, 2008  |
| Остатки линейной регрессии массы тела на первую главную компоненту (PC1) внешних размерных признаков (L, MVG, An-Gen)  | resBM/PC1 <sub>ext</sub> | Schulte-Hostedde et al., 2001; Labocha et al., 2014                     |
| Scaled mass index  | SMI                      | Peig, Green, 2009   |

Примечания. \* Ссылки не обязательно являются первоисточниками; их следует рассматривать как методические примеры.

ки от линейной регрессии массы тела на длину тела, массы тела на длину тела в кубе и логарифма массы тела на логарифм длины тела. Еще один показатель представлен остатками от регрессии массы тела на первую главную компоненту (PC1), которая образована взаимосвязанными морфометрическими показателями (длина тела, продольный размер среднебрюшной железы, аногенитальное расстояние) и получена в результате анализа предварительно лог-трансформированных морфометрических характеристик методом главных компонент. PC1 объясняет 62% общей дисперсии. Аналогичный прием, но с использованием других размерных показателей, фигурирует в литературе (Schulte-Hostedde et al., 2001; Labocha et al., 2014). Наконец, еще один показатель упитанности, известный как Scaled Mass Index (SMI), вычисляли по формуле:  $SMI = M_i \times$

$\times [L_0/L_i]^{bSMA}$ , где  $M_i$  и  $L_i$  — масса тела и линейный размер тела  $i$ -индивида соответственно;  $bSMA$  — показатель степени, оцениваемый по SMA регрессии (Standardized Major Axis Regression)  $\ln M$  на  $\ln L$ ;  $L_0$  — среднее арифметическое значение для исследуемой выборки (Peig, Green, 2009).

Мы также оценили связи массы тела, внешних морфометрических характеристик и массы внутренних органов (семенники, придатки семенников, селезенка, почки, печень) (табл. 1) с жировыми резервами. В качестве независимой переменной — предиктора запасов жира — использован также результат объединения в одну компоненту весовых характеристик внутренних органов методом главных компонент (61.4% объясненной дисперсии).

**Таблица 2.** Масса жировых отложений, масса тела и внутренних органов, а также внешние размерные признаки в исследованной выборке самцов хомячка Роборовского

| Признак                              | Аббревиатура | <i>n</i> | Среднее | SD   | Медиана | Мин–Макс   |
|--------------------------------------|--------------|----------|---------|------|---------|------------|
| Жир (весь запас), мг                 | FM           | 61       | 4962    | 2339 | 4292    | 1407–12750 |
| % жира                               | % FM         | 61       | 16.5    | 4.9  | 16      | 7.6–28.5   |
| Нутряной белый жир, мг               | IFM          | 62       | 618     | 356  | 547     | 20–1610    |
| Бурый жир, мг                        | BFM          | 61       | 356     | 242  | 319     | 36–1540    |
| Белый жир вокруг половых органов, мг | TFM          | 62       | 553     | 159  | 525     | 252–1042   |
| Масса тела, г                        | BM           | 62       | 28.9    | 5.3  | 27.4    | 18.5–44.8  |
| Длина тела, мм                       | L            | 62       | 90      | 4    | 90      | 80–102     |
| Длина среднебрюшной железы, мм       | MVG          | 59       | 19.8    | 4    | 20      | 12–29      |
| Аногенитальное расстояние, мм        | An-Gen       | 59       | 14.0    | 1.8  | 14      | 10–18      |
| Семенник (среднее), мг               | TST          | 62       | 442     | 116  | 441     | 147–735    |
| Придаток семенника (среднее), мг     | EPD          | 61       | 53      | 16   | 52      | 10–85      |
| Селезенка, мг                        | SPL          | 56       | 49      | 18   | 46      | 27–152     |
| Почка (среднее), мг                  | REN          | 60       | 191     | 38   | 190     | 131–318    |
| Печень, мг                           | HEP          | 60       | 1395    | 264  | 1400    | 750–2240   |

Внешние морфометрические характеристики и масса тела были включены в общие регрессионные модели (General Regression Models, GRM) в качестве независимых переменных (предикторов) для оценки их способности прогнозировать запас жировых резервов организма (зависимая переменная). Выбор оптимальной модели проведен путем пошагового исключения переменных-предикторов. В разных моделях в качестве зависимой переменной использованы общий запас жира, процент жира по отношению к массе тела, запас бурого жира, запас не связанного с половыми органами нутряного белого жира и запас белого жира, ассоциированного с половыми органами – семенниками и их придатками. Расчеты проведены с использованием пакета программ Statistica, v.7. В таблицах уравнения линейной регрессии и значения коэффициента детерминации ( $r^2$ ) приведены для всех распределений, не отличающихся от нормальных по критерию Колмогорова-Смирнова. Для случаев отличия формы распределения от нормального по критерию Шапиро–Уилкса приведены непараметрические корреляции Спирмена. Размеры выборок указаны в таблицах. Небольшие различия в числе данных связаны с отсутствием отдельных измерений. В ряде случаев использована логарифмическая трансформация данных (десятичный логарифм) как способ нормализации распределений.

#### Этические принципы работы с животными

В исследовании мы руководствовались рекомендациями “Guidelines for the treatment of ani-

mals in behavioural research and teaching. ASAB/ABS 2012” (Buchanan et al., 2012) и законодательством РФ. Проект исследования одобрен Комиссией по биоэтике при ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, протокол № 23 от 31.01.2018.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Общий запас отложений жира у исследованных самцов хомячка Роборовского варьировал от 1.4 до 12.75 г, а по отношению к массе тела – от 7.6 до 28.5%. По отношению к общим жировым запасам отложения белого жира в полости тела, не связанные с половыми органами, составляли в среднем 12.45%, ассоциированные с половыми органами – 11.14%. Запасы бурого жира составляли 7.17%. Остальное приходилось на подкожные отложения (табл. 2). Из всех показателей, оценивающих состояние жировых запасов, наилучшими предикторами оказались масса тела и прямые индексы отношения № 12, 13, 15–17 (табл. 3–6). Отношения массы тела к длине тела или отношение их логарифмов – лучшие предикторы общих запасов жира. Эффект массы тела подтверждается и сильной линейной зависимостью остатков регрессии общей массы жировых отложений на длину тела от остатков регрессии массы тела на длину тела (рис. 1). Индексы, представленные частными от деления массы тела на массу, предсказанную регрессией массы на длину тела (№ 18 и 19), а также показатели, представляющие собой остатки регрессий (№ 20–23), менее показательны. Хуже, чем вышеназванные простые индексы

**Таблица 3.** Сравнение показателей физического состояния организма по их способности предсказывать массу жировых отложений у самцов хомячка Роборовского

| №      | Предикторы                                  | <i>n</i> | Уравнение регрессии*     | <i>r</i> <sup>2</sup> | <i>p</i> | <i>R</i> <sub>Sp</sub> * | <i>p</i> |
|--------|---|----------|--------------------------|-----------------------|----------|--------------------------|----------|
| 1**    | BM  | 61       | $y = 0.14 + 2.41x$       | 0.84                  | <0.001   |                          |          |
| 2**    | L   | 61       | $y = -8.95 + 6.45x$      | 0.44                  | <0.001   |                          |          |
| 3**    | MVG   | 58       |                          |                       |          | 0.47                     | <0.001   |
| 4**    | An-Gen                                      | 58       | $y = 2.16 + 1.3x$        | 0.13                  | <0.01    | 0.32                     | <0.05    |
| 5**    | PC1 <sub>ext: L, MVG, An-Gen</sub>          | 58       | $y = 3.65 + 0.1x$        | 0.44                  | <0.001   |                          |          |
| 6**    | TST   | 61       | $y = 1.55 + 0.8x$        | 0.27                  | <0.001   | 0.35                     | <0.01    |
| 7**    | EPD   | 60       | $y = 2.49 + 0.68x$       | 0.35                  | <0.001   | 0.46                     | <0.001   |
| 8**    | SPL   | 55       | $y = 2.34 + 0.78x$       | 0.2                   | <0.001   | 0.42                     | 0.001    |
| 9**    | REN   | 59       | $y = -0.17 + 1.68x$      | 0.45                  | <0.001   |                          |          |
| 10**   | HEP   | 59       | $y = -0.65 + 1.37x$      | 0.31                  | <0.001   |                          |          |
| 11**   | PC1 <sub>int: TST, EPD, SPL, REN, HEP</sub> | 53       | $y = 3.64 + 0.09x$       | 0.54                  | <0.001   | 0.62                     | <0.001   |
| 12     | BM/L  | 61       | $y = -9304.6 + 44703x$   | 0.86                  | <0.001   | 0.87                     | <0.001   |
| 13     | BM/L <sup>2</sup>                           | 61       | $y = -10248.9 + 4.31E6x$ | 0.7                   | <0.001   | 0.77                     | <0.001   |
| 14     | BM/L <sup>3</sup>                           | 61       | $y = -6900.73 + 3.03E8x$ | 0.38                  | <0.001   |                          |          |
| 15     | BM/L <sup>x</sup>                           | 61       |                          |                       |          | 0.87                     | <0.001   |
| 16     | $\sqrt[3]{BM/L}$                            | 61       |                          |                       |          | 0.87                     | <0.001   |
| 17***  | lg BM/lg L                                  | 61       | $y = -0.39 + 5.44x$      | 0.83                  | <0.001   | 0.87                     | <0.001   |
| 18     | BM/pr BM                                    | 61       | $y = -6349.4 + 391.2x$   | 0.42                  | <0.001   |                          |          |
| 19***  | lg BM/pr lg BM                              | 61       | $y = 0.21 + 2.36x$       | 0.44                  | <0.001   | 0.57                     | <0.001   |
| 20     | resBM/L                                     | 61       | $y = 4966.7 + 433.7x$    | 0.47                  | <0.001   |                          |          |
| 21     | resBM/L <sup>3</sup>                        | 61       | $y = 4966.9 + 432.1x$    | 0.46                  | <0.001   |                          |          |
| 22***  | reslg BM/lg L                               | 61       | $y = 3.6 + 2.5x$         | 0.41                  | <0.001   |                          |          |
| 23***  | reslg BM/PC1 <sub>ext: L, MVG, An-Gen</sub> | 61       | $y = 3.65 + 2.62x$       | 0.41                  | <0.001   |                          |          |
| 24**** | SMI   | 61       | $y = 25.47 + x$          | 0.17                  | <0.001   |                          |          |

Примечания. \* Уравнения линейной регрессии и значения коэффициента детерминации ( $r^2$ ) приведены для всех распределений, не отличающихся от нормальных по критерию Колмогорова-Смирнова. Для случаев отличия формы распределения от нормального по критерию Шапиро-Уилкса приведены непараметрические корреляции Спирмена ( $R_{Sp}$ ). \*\* Зависимые переменные с 1 по 4, с 6 по 10 были предварительно лог-трансформированы (lg); PC1 рассчитаны по лог-трансформированным данным; параметры регрессий с 1 по 11 рассчитаны для логарифма массы жировых отложений. \*\*\* Параметры регрессий 17, 19, 22, 23 рассчитаны для логарифма массы жировых отложений. \*\*\*\* SMI =  $M_i [L_0/L_i]^{bSMA}$ , где  $M_i$  и  $L_i$  – масса тела и линейный размер *i*-индивида соответственно; bSMA – показатель степени, оцениваемый по SMA регрессии (Standardized Major Axis Regression) ln M по ln L;  $L_0$  – среднее арифметическое значение для исследуемой выборки (Peig, Green, 2009).  
Объяснения аббревиатур см. в табл. 1 и 2.

отношения и масса тела, предсказывает жировые запасы и индекс SMI (№ 24).

Исследованные показатели наилучшим образом предсказывают общий запас жира (FM): для прямых индексов отношения коэффициент детерминации ( $r^2$ ) варьирует от 0.31 до 0.86, для показателей в форме остатков регрессий – от 0.06 до 0.47 (табл. 3). Применительно к процентному содержанию жировых отложений (% FM)  $r^2$  для индексов отношения изменяется от 0.31 до 0.67, для показателей в форме остатков – от 0.05 до 0.35 (табл. 4). Применительно к бурому жиру для индексов отношения  $r^2$  варьирует в пределах 0.08–

0.20 и в пределах 0.01–0.12 для показателей в форме остатков (табл. 5). Применительно к нутряному жиру  $r^2$  для индексов отношения изменяется от 0.16 до 0.46, для показателей в форме остатков регрессий – от 0.003 до 0.200 (табл. 6). Немного более сильные связи с жиром, ассоциированным с половыми органами: для индексов отношения  $r^2$  варьирует от 0.22 до 0.6, для остатков – от 0.04 до 0.29, но относительный эффект показателей сходен с таковым для запасов нутряного жира.

Внешние морфометрические характеристики, включая и массу тела, в совокупности оказываются хорошими предикторами жировых запасов,

**Таблица 4.** Сравнение показателей физического состояния организма по их способности предсказывать процентное содержание жира у самцов хомячка Роборовского

| №      | Предикторы                                  | <i>n</i> | Уравнение регрессии*    | $r^2$ | <i>p</i> | $R_{Sp}^*$ | <i>p</i> |
|--------|---|----------|-------------------------|-------|----------|------------|----------|
| 1**    | BM  | 61       | $y = -0.9 + 1.4x$       | 0.65  | <0.001   |            |          |
| 2**    | L   | 61       | $y = -6.0 + 3.7x$       | 0.32  | <0.001   |            |          |
| 3**    | MVG   | 58       |                         |       |          | 0.41       | 0.001    |
| 4**    | An-Gen                                      | 58       | $y = 0.4 + 0.7x$        | 0.08  | <0.05    | 0.31       | <0.05    |
| 5**    | PC1 <sub>ext: L, MVG, An-Gen</sub>          | 58       | $y = 1.2 + 0.06x$       | 0.32  | <0.001   |            |          |
| 6**    | TST   | 61       | $y = 0.08 + 0.42x$      | 0.17  | 0.001    | 0.27       | <0.05    |
| 7**    | EPD   | 60       | $y = 0.53 + 0.39x$      | 0.25  | <0.001   | 0.37       | <0.01    |
| 8**    | SPL   | 55       | $y = 0.47 + 0.43x$      | 0.14  | <0.01    | 0.39       | <0.01    |
| 9**    | REN   | 59       | $y = -0.83 + 0.89x$     | 0.27  | <0.001   |            |          |
| 10**   | HEP   | 59       | $y = -1.33 + 0.81x$     | 0.23  | <0.001   |            |          |
| 11**   | PC1 <sub>int: TST, EPD, SPL, REN, HEP</sub> | 53       | $y = 1.19 + 0.05x$      | 0.38  | <0.001   | 0.52       | <0.001   |
| 12     | BM/L  | 61       | $y = -9.96 + 82.93x$    | 0.67  | <0.001   | 0.79       | <0.001   |
| 13     | BM/L <sup>2</sup>                           | 61       | $y = -11.97 + 8062.35x$ | 0.55  | <0.001   | 0.71       | <0.001   |
| 14     | BM/L <sup>3</sup>                           | 61       | $y = -5.95 + 5.73E5x$   | 0.31  | <0.001   |            |          |
| 15     | BM/L <sup>x</sup>                           | 61       |                         |       |          | 0.8        | <0.001   |
| 16     | $\sqrt[3]{BM/L}$                            | 61       |                         |       |          | 0.79       | <0.001   |
| 17***  | lg BM/lg L                                  | 61       | $y = -1.2 + 3.2x$       | 0.65  | <0.001   | 0.8        | <0.001   |
| 18     | BM/pr BM                                    | 61       | $y = -4.5 + 0.7x$       | 0.32  | <0.001   |            |          |
| 19***  | lg BM/pr lg BM                              | 61       | $y = -0.8 + 1.4x$       | 0.32  | <0.001   | 0.52       | <0.001   |
| 20     | resBM/L                                     | 61       | $y = 16.5 + 0.8x$       | 0.35  | <0.001   |            |          |
| 21     | resBM/L <sup>3</sup>                        | 61       | $y = 16.5 + 0.8x$       | 0.35  | <0.001   |            |          |
| 22***  | reslg BM/lg L                               | 61       | $y = 1.2 + 1.5x$        | 0.33  | <0.001   |            |          |
| 23***  | reslg BM/PC1 <sub>ext: L, MVG, An-Gen</sub> | 61       | $y = 1.2 + 1.6x$        | 0.35  | <0.001   |            |          |
| 24**** | SMI   | 61       | $y = 24.07 + 0.28x$     | 0.14  | <0.001   |            |          |

Объяснения см. в табл. 3.

будучи включенными в общую регрессионную модель в качестве независимых переменных. Однако пошаговый отбор переменных методом исключения (backward stepwise) оставляет в четырех моделях из пяти в качестве значимого предиктора только массу тела и в одной модели — массу тела и аногенитальное расстояние (табл. 7).

## ОБСУЖДЕНИЕ

У исследованных нами одновозрастных взрослых самцов хомячка Роборовского масса тела оказалась одним из лучших индикаторов накопленных жировых запасов. Это подтверждают и общие регрессионные модели, предусматривающие пошаговый отбор методом исключения морфометрических переменных-предикторов. При этом масса тела и длина тела взаимосвязаны, а величина коэффициента корреляции близка к высокой (для лог-трансформированных данных

$r = 0.74$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 62$ ). В нашем случае, поскольку сравнивали одновозрастных взрослых хомячков одного пола, содержащихся в одинаковых условиях, в вариации массы тела должен быть велик вес не структурной, а именно функциональной компоненты, которая отражает увеличение массы в связи с ростом запаса жировых отложений. Высокую величину корреляции массы тела с массой жировых отложений в исследованиях, проводившихся на разных видах птиц, отмечали Лабока и Хайес (Labocha, Hayes, 2012). В своей обзорной статье они пишут, что, хотя масса тела находится под влиянием различных параметров жизненного цикла птицы, тем не менее в некоторых ситуациях масса тела и масса жира могут сильно коррелировать и при этом масса тела может служить хорошим показателем ресурсной обеспеченности организма.

Использование простых индексов, рассчитываемых как отношение массы тела к линейным

**Таблица 5.** Сравнение показателей физического состояния организма по их способности предсказывать массу отложений бурого жира у самцов хомячка Роборовского

| №      | Предикторы                                   | <i>n</i> | Уравнение регрессии*   | <i>r</i> <sup>2</sup> | <i>p</i> | <i>R</i> <sub>Sp</sub> * | <i>p</i> |
|--------|--|----------|------------------------|-----------------------|----------|--------------------------|----------|
| 1**    | BM   | 61       | $y = 0.67 + 1.23x$     | 0.11                  | <0.01    |                          |          |
| 2**    | L  | 61       | $y = -4.75 + 3.69x$    | 0.07                  | <0.05    |                          |          |
| 3**    | MVG  | 58       |                        |                       |          | 0.19                     | 0.14     |
| 4**    | An-Gen                                       | 58       | $y = 1.26 + 1.05x$     | 0.04                  | 0.11     | 0.17                     | 0.21     |
| 5**    | PC1 <sub>ext</sub> : L, MVG, An-Gen          | 58       | $y = 2.46 + 0.07x$     | 0.1                   | <0.05    |                          |          |
| 6**    | TST  | 61       | $y = 1.78 + 0.26x$     | 0.01                  | 0.36     | 0.05                     | 0.72     |
| 7**    | EPD  | 60       | $y = 1.95 + 0.30x$     | 0.03                  | 0.16     | 0.08                     | 0.53     |
| 8**    | SPL  | 55       | $y = 1.11 + 0.81x$     | 0.1                   | <0.05    | 0.2                      | 0.14     |
| 9**    | REN  | 59       | $y = -0.17 + 1.68x$    | 0.06                  | <0.07    |                          |          |
| 10**   | HEP  | 59       | $y = 1.91 + 0.17x$     | 0.003                 | 0.71     |                          |          |
| 11**   | PC1 <sub>int</sub> : TST, EPD, SPL, REN, HEP | 53       | $y = 2.45 + 0.04x$     | 0.07                  | 0.06     | 0.19                     | 0.18     |
| 12     | BM/L   | 61       | $y = -359.1 + 2240.4x$ | 0.2                   | <0.001   | 0.25                     | 0.05     |
| 13     | BM/L <sup>2</sup>                            | 61       | $y = -398.5 + 2.14E5x$ | 0.16                  | <0.01    | 0.21                     | 0.1      |
| 14     | BM/L <sup>3</sup>                            | 61       | $y = -211.9 + 1.45E7x$ | 0.08                  | 0.02     |                          |          |
| 15     | BM/L <sup>x</sup>                            | 61       |                        |                       |          | 0.27                     | <0.05    |
| 16     | <sup>3</sup> √ BM/L                          | 61       |                        |                       |          | 0.25                     | 0.05     |
| 17***  | lg BM/lg L                                   | 61       | $y = 0.43 + 2.73x$     | 0.1                   | <0.05    | 0.27                     | <0.05    |
| 18     | BM/pr BM                                     | 61       | $y = -196.2 + 19.1x$   | 0.09                  | <0.05    |                          |          |
| 19***  | lg BM/prlg BM                                | 61       | $y = 0.5 + 1.4x$       | 0.07                  | <0.05    | 0.19                     | 0.13     |
| 20     | resBM/L                                      | 61       | $y = 356.1 + 22.3x$    | 0.12                  | <0.01    |                          |          |
| 21     | resBM/L <sup>3</sup>                         | 61       | $y = 356.1 + 23.1x$    | 0.12                  | <0.01    |                          |          |
| 22***  | reslg BM/lg L                                | 61       | $y = 356.2 + 1451.5x$  | 0.1                   | <0.05    |                          |          |
| 23***  | reslg BM/PC1 <sub>ext</sub> : L, MVG, An-Gen | 61       | $y = 2.5 + 0.6x$       | 0.01                  | 0.42     |                          |          |
| 24**** | SMI  | 61       | $y = 27.74 + x$        | 0.03                  | 0.16     |                          |          |

Объяснения см. в табл. 3.

промерам и их производным, обусловлено желанием внести поправку на связь массы тела с его размером. Однако в действительности, корреляцию с размером таким образом убрать полностью не удастся (Hayes, Shonkwiler, 2001). В нашем исследовании корреляция с длиной тела для индекса № 13 была слабой ( $r = 0.29$ ,  $p = 0.02$ ,  $n = 62$ ), отсутствовала для индекса № 14 ( $r = -0.09$ ,  $p = 0.49$ ,  $n = 62$ ), но была хорошо выражена и статистически значима с прямыми индексами № 12 ( $r = 0.57$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 62$ ), № 15 ( $r = 0.72$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 62$ ), № 16 ( $r = 0.57$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 62$ ) и № 17 ( $r = 0.63$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 62$ ) (табл. 3).

В индексах отношения часто оказываются смешанными две компоненты вариации массы тела — чисто структурная, обусловленная конструкцией организма и ростом скелета, и функциональная, обусловленная накопленной жировой и, возможно, мышечной массой. Теоретически это ограничивает полезность прямых индексов

отношения (Hayes, Shonkwiler, 2001). Поскольку участие структурной компоненты изменчивости массы в нашем случае должно быть минимальным, можно было бы ожидать хорошие прогностические возможности индексов отношения. Действительно, некоторые из них хорошо предсказывают запас жировых отложений у хомячков. Лучшим предиктором оказалось простое отношение массы тела к его длине, т.е. линейному, но не объемному показателю. Знаменатель в виде объема предлагался неоднократно как предпочтительный, удовлетворяющий условию изометрического роста, — при одинаковой плотности масса пропорциональна объему (Перелешин, 1943; Volger, Connolly, 1989; Huot et al., 1995 и др.).

По сравнению с индексами отношения, показатели в форме остатков теоретически имеют преимущество, поскольку не зависят от размера (Jakob et al., 1996). Однако в действительности независимость от размера не означает, что остаточ-

**Таблица 6.** Сравнение показателей физического состояния организма по их способности предсказывать массу отложений нутряного жира у самцов хомячка Роборовского

| №      | Предикторы   | <i>n</i> | Уравнение регрессии*     | $r^2$ | <i>p</i> | $R_{Sp}^*$ | <i>p</i> |
|--------|--|----------|--------------------------|-------|----------|------------|----------|
| 1*     | BM   | 61       | $y = -0.99 + 2.54x$      | 0.36  | <0.001   |            |          |
| 2*     | L  | 61       | $y = -10.72 + 6.87x$     | 0.44  | <0.001   |            |          |
| 3*     | MVG  | 58       |                          |       |          | 0.35       | <0.01    |
| 4*     | An-Gen   | 58       | $y = 2.08 + 0.56x$       | 0.01  | 0.46     | 0.15       | 0.25     |
| 5*     | PC1 <sub>(external: L, MVG, An-Gen)</sub>          | 58       | $y = 2.71 + 0.10x$       | 0.18  | <0.001   |            |          |
| 6*     | TST  | 61       | $y = 0.13 + 0.98x$       | 0.15  | <0.01    | 0.38       | <0.01    |
| 7*     | EPD  | 60       | $y = 1.61 + 0.65x$       | 0.12  | <0.01    | 0.35       | <0.01    |
| 8*     | SPL  | 55       | $y = 1.01 + 1.02x$       | 0.14  | <0.01    |            | <0.01    |
| 9*     | REN  | 59       | $y = -1.69 + 1.94x$      | 0.24  | <0.001   |            |          |
| 10*    | HEP  | 59       | $y = -3.44 + 1.96x$      | 0.24  | <0.001   |            |          |
| 11*    | PC1 <sub>(internal: TST, EPD, SPL, REN, HEP)</sub> | 53       | $y = 2.71 + 0.1x$        | 0.27  | <0.001   | 0.54       | <0.001   |
| 12     | BM/L   | 61       | $y = -970.07 + 4981.01x$ | 0.46  | <0.001   | 0.69       | <0.001   |
| 13     | BM/L <sup>2</sup>                                  | 61       | $y = -1011.09 + 4.61E5x$ | 0.34  | <0.001   | 0.59       | <0.001   |
| 14**   | BM/L <sup>3</sup>                                  | 61       | $y = -555.02 + 2.99E7x$  | 0.16  | <0.01    |            |          |
| 15     | BM/L <sup>x</sup>                                  | 61       |                          |       |          | 0.69       | <0.001   |
| 16**   | $\sqrt[3]{BM/L}$                                   | 61       |                          |       |          | 0.68       | <0.001   |
| 17***  | lg BM/lg L   | 61       | $y = -1.56 + 5.72x$      | 0.35  | <0.001   | 0.68       | <0.001   |
| 18     | BM/pr BM   | 61       | $y = -839.9 + 50.5x$     | 0.3   | <0.001   |            |          |
| 19***  | lg BM/pr lg BM                                     | 61       | $y = -0.96 + 2.52x$      | 0.19  | <0.001   | 0.46       | <0.001   |
| 20     | resBM/L  | 61       | $y = 618.0 + 42.7x$      | 0.2   | <0.001   |            |          |
| 21     | resBM/L <sup>3</sup>                               | 61       | $y = 618.0 + 41.9x$      | 0.19  | <0.001   |            |          |
| 22***  | reslg BM/lg L                                      | 61       | $y = 2.7 + 2.57x$        | 0.17  | <0.01    |            |          |
| 23***  | reslg BM/PC1 <sub>(external: L, MVG, An-Gen)</sub> | 61       | $y = 2.71 + 3.69x$       | 0.32  | <0.001   |            |          |
| 24**** | SMI  | 61       | $y = 27.23 + x$          | 0.06  | 0.06     |            |          |

Объяснения см. в табл. 3.

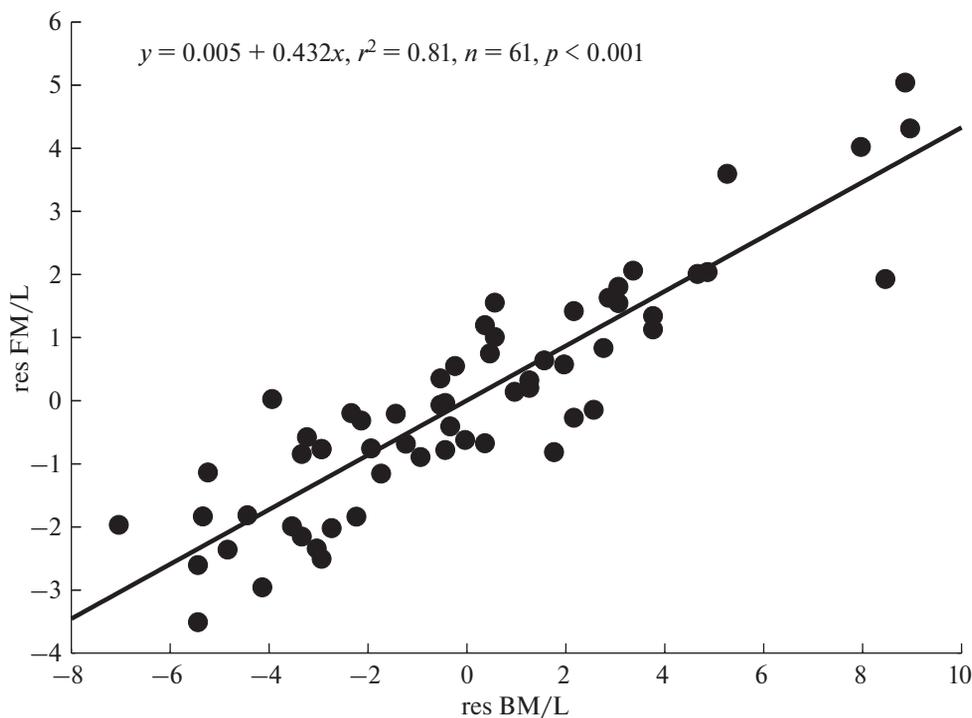
**Таблица 7.** Результаты анализа GRM с пошаговым исключением предикторов для оценки способности внешних морфометрических переменных и массы тела предсказывать общий запас жировых отложений (FM), процент жировых отложений (% FM), запас бурого (BFM), нутряного жира (IFM) и жира, ассоциированного с половыми органами (TFM), у самцов хомячка Роборовского

| Зависимая переменная | Предикторы         | $r^2$ | $F_{5,51}$ | <i>p</i> | Результат пошагового исключения предикторов                 |
|----------------------|--------------------|-------|------------|----------|---|
| FM                   | BM, L, MVG, An-Gen | 0.86  | 62.86      | <0.001   | BM: $r^2 = 0.85$ , $F_{1,55} = 309.78$ , $p < 0.001$        |
| % FM                 | BM, L, MVG, An-Gen | 0.69  | 22.18      | <0.001   | BM: $r^2 = 0.66$ , $F_{1,55} = 108.49$ , $p < 0.001$        |
| BFM                  | BM, L, MVG, An-Gen | 0.13  | 1.56       | 0.186    | BM: $r^2 = 0.098$ , $F_{1,55} = 6.01$ , $p < 0.05$          |
| IFM                  | BM, L, MVG, An-Gen | 0.58  | 14.41      | <0.001   | BM, An-Gen: $r^2 = 0.54$ , $F_{2,54} = 32.99$ , $p < 0.001$ |
| TFM                  | BM, L, MVG, An-Gen | 0.64  | 18.51      | <0.001   | BM: $r^2 = 0.62$ , $F_{1,56} = 91.65$ , $p < 0.001$         |

Примечание. Использованы лог-трансформированные данные. Объяснения аббревиатур предикторов см. в табл. 1 и 2.

ные показатели предсказывают содержание жира в организме лучше, чем индексы отношения (Hayes, Shonkwiler, 2001; Labocha, Hayes, 2012).

В этом наши результаты подтверждают и результаты других исследований, в которых показано, что остаточные индексы не обязательно лучше



**Рис. 1.** Зависимость остатков регрессии общей массы жировых отложений на длину тела (resFM/L) от остатков регрессии массы тела на длину тела (resBM/L).

индексов отношения при прогнозировании количества жировых отложений (Barthelmess et al., 2006; Pitt et al., 2006; Labocha et al., 2014).

Хорошим инструментом для предсказания запасов жира в организме оказалось использование общих регрессионных моделей. К использованию множественной регрессии как инструмента альтернативного традиционным индексам призывали Лабока с соавторами (Labocha et al., 2014).

В целом полученные нами результаты свидетельствуют о том, насколько важно проверить возможности того или иного показателя упитанности прежде, чем начать использовать его в конкретном исследовательском проекте. Хотя для хомячка Роборовского мы показали преимущество одних показателей перед другими, применять их следует с осторожностью, имея в виду, что вопрос о влиянии половых и возрастных различий, стадии жизненного цикла остается открытым. Половые различия в связи индексов с запасами жира отмечены у домашней мыши (Labocha et al., 2014). На различие индикационных возможностей показателей упитанности у разных полов и в разных возрастных когортах указывали Пейг и Грин (Peig, Green, 2010). У хомячка Роборовского индикационные возможности показателей упитанности могут различаться зимой и летом. Накопление жира у хомячков Роборовского происходит

при долгом световом дне. В условиях короткого дня происходит потеря массы тела, интенсифицируется основной обмен, возрастает фоновый уровень стрессированности. Происходит расходование резервного жира (Zhang et al., 2015; Vasilieva et al., 2020).

Использованные нами показатели упитанности плохо предсказывают запас бурого жира. Основная функция бурой жировой ткани – несократительный термогенез. В отличие от клеток белой жировой ткани, в бурых адипоцитах свободные жирные кислоты не высвобождаются в кровь, а быстро метаболизируются. При этом происходит повышенное потребление кислорода и продуцирование тепла (Ikeda et al., 2018). Хомячок Роборовского не впадает в зимнюю спячку (Кузнецова, 2019; Vasilieva et al., 2020). Для него не характерны состояния кратковременного торпора (Feoktistova, Meschersky, 2005; Müller et al., 2015), при выходе из которого бурый жир играет принципиальную роль, обеспечивая интенсивный термогенез. Тем не менее бурый жир активно расходуется в сезон холодов. В нашем исследовании хомячки были адаптированы к условиям теплого периода года и длинного дня. Слабые предсказательные возможности исследованных показателей в отношении бурого жира отчасти могут быть связаны с условиями содержания. Но скорее

всего проверенные нами, применяемые экологами показатели непригодны для прогноза узко локализованных и относительно небольших запасов бурого жира.

Ранее проводившиеся проверки прогностических возможностей показателей упитанности у животных нередко демонстрировали слабые корреляции с содержанием в организме липидов (Wilder, 2016). Проверка 17 показателей упитанности (body condition indices) на способность предсказывать запасы жира у домашних мышей (Labocha et al., 2014) продемонстрировала в основном их низкую эффективность (максимальный  $r_{\text{adjusted}}^2 = 0.34$  для  $\lg \text{BM}/\lg \text{L}$ ). В нашем исследовании некоторые из проверявшихся показателей хорошо прогнозировали запасы жира. Однако лишь немногие показатели (в первую очередь масса тела, а также индексы отношения  $\text{BM}/\text{L}$  и  $\lg \text{BM}/\lg \text{L}$ ) согласуются с проверявшимися у других видов (Labocha et al., 2012). Это еще раз свидетельствует о том, что автоматический перенос опыта использования показателей упитанности, простых и нетравматичных при измерениях, с одного вида на другой весьма проблематичен. Низкая способность ряда показателей прогнозировать содержание липидов может быть связана с влиянием таких факторов как непереваренная пища и содержание воды в организме, различное соотношение запасов жира и мышечной массы в разные периоды жизненного цикла, влияние паразитов и т.п. (Wang et al., 1992; Speakman, 2001; Моуа-Лараño et al., 2008). Следует также учитывать тот факт, что запас жира — это значительная, но не единственная компонента энергетических резервов организма. Морфометрические показатели могут лучше указывать на резервы в виде накопленной мышечной массы, а не на резервы в виде запасов жира (Schulte-Hostedde et al., 2001, 2005). Мышечная масса, обводненность организма, различные жизненно важные биохимические субстраты, иммунокомпетентность и т.п. влияют на состояние организма и его приспособленность (fitness) не меньше, чем запас жира (Labocha et al., 2012; Wilder et al., 2016). В этом смысле использование показателей упитанности, даже если они достаточно хорошо прогнозируют запас жировых резервов, не обязательно наилучшим образом характеризует текущий уровень приспособленности организма.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках программы совместных международных проектов: РФФИ — Государственный фонд естественных наук Китая (17-54-53206).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кузнецова Е.В., 2019. Эколого-физиологические адаптации представителей подсемейства Cricetinae к осенне-зимним условиям. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 25 с.
- Перелешин С.Д., 1943. Зимнее питание песка в Ямальском округе // Зоологический журнал. Т. 22. № 5. С. 299–313.
- Barthelmess E.L., Phillips M.L., Schuckers M.E., 2006. The value of bioelectrical impedance analysis vs. condition indices in predicting body fat stores in North American porcupines (*Erethizon dorsatum*) // Canadian Journal of Zoology. V. 84. № 12. P. 1712–1720.
- Bercovitch F.B., Widdig A., Trefilov A., Kessler M.J., Bernard J.D., Schmidtke J., Nürnberg P., Krawczak M., 2003. A longitudinal study of age-specific reproductive output and body condition among male rhesus macaques, *Macaca mulatta* // Naturwissenschaften. V. 90. № 7. P. 309–312.
- Bolger T., Connolly P.L., 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition // Journal of Fish Biology. V. 34. № 2. P. 171–182.
- Buchanan K., Burt de Perera T., Carere C., Carter T., Hailey A., Hubrecht R., Jennings D., Metcalfe N., Pitcher T., Peron F., Sneddon L., Sherwin C., Talling J., Thomas R., Thompson M., 2012. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching // Animal Behaviour. V. 83. № 1. P. 301–309.
- Cavallini P., 1996. Comparison of body condition indices in the red fox (*Fissipedia*, Canidae) // Mammalia. V. 60. № 3. P. 449–462.
- Christe P., Möller A.P., de Lope F., 1998. Immunocompetence and nestling survival in the house martin: the tasty chick hypothesis // Oikos. V. 83. № 1. P. 175–179.
- Darlington R.B., Smulders T.V., 2001. Problems with residual analysis // Animal Behaviour. V. 62. № 3. P. 599–602.
- Feoktistova N.Y., Meschersky I.G., 2005. Seasonal changes in desert hamster *Phodopus roborovskii* breeding activity // Acta Zoologica Sinica. V. 51. P. 1–6
- Freckleton R.P., 2002. On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs. multiple regression // Journal of Animal Ecology. V. 71. № 3. P. 542–545.
- Fulton T.W., 1904. The rate of growth of fishes // Fish Board of Scotland Annual Report. V. 22. P. 141–241.
- Garcia-Berthou E., 2001. On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs. the analysis of covariance // Journal of Animal Ecology. V. 70. № 4. P. 708–711.
- Green A.J., 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? // Ecology. V. 82. № 5. P. 1473–1483.
- Harris R.N., 2008. Body condition and order of arrival affect cooperative nesting behaviour in four-toed salamanders *Hemidactylium scutatum* // Animal Behaviour. V. 75. № 1. P. 229–233.
- Hayes J.P., Shonkwiler J.S., 2001. Morphometric indicators of body condition: worthwhile or wishful thinking? //

- Body composition analysis of animals: a handbook of non-destructive methods. Speakman J.R. (Ed.). Cambridge: U.K. Cambridge University Press. P. 8–38.
- Huot J., Poulle M. L., Crête M., 1995. Evaluation of several indices for assessment of coyote (*Canis latrans*) body composition // Canadian Journal of Zoology. V. 73. № 9. P. 1620–1624.
- Hwang Ten Y., Larivière S., Messier F., 2005. Evaluating body condition of striped skunks using non-invasive morphometric indices and bioelectrical impedance analysis // Wildlife Society Bulletin. V. 33. № 1. P. 195–203.
- Ikeda K., Maretich P., Kajimura S., 2018. The common and distinct features of brown and beige adipocytes // Trends in Endocrinology and Metabolism. V. 29. № 3. P. 191–200.
- Jakob E.M., Marshall S.D., Uetz G.W., 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices // Oikos. V. 77. № 1. P. 61–67.
- Jelliffe D.B., Jelliffe E.F., 1979. Underappreciated pioneers. Quetelet: man and index // The American Journal of Clinical Nutrition. V. 32. № 12. P. 2519–2521.
- Labocha M.K., Hayes J.P., 2012. Morphometric indices of body condition in birds: a review // Journal of Ornithology. V. 153. № 1. P. 1–22.
- Labocha M.K., Schutz H., Hayes J.P., 2014. Which body condition index is best? // Oikos. V. 123. № 1. P. 111–119.
- Le Cren E.D., 1951. The length–weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*) // Journal of Animal Ecology. V. 20. P. 201–219.
- Lunn N.J., Boyd I.L., 1993. Effects of maternal age and condition on parturition and the perinatal period of Antarctic fur seals // Journal of Zoology. V. 229. № 1. P. 55–67.
- McElroy E.J., Marien C., Meyers J.J., Irschick D.J., 2007. Do displays send information about ornament structure and male quality in the ornate tree lizard, *Urosaurus ornatus*? // Ethology. V. 113. № 11. P. 1113–1122.
- Michel C.L., Bonnet X., 2012. Influence of body condition on reproductive output in the guinea pig // Journal of Experimental Zoology. Part A: Ecological Genetics and Physiology. V. 317. № 1. P. C. 24–31.
- Moya-Laraño J., Macías-Ordóñez R., Blanckenhorn W.U., Fernández-Montraveta C., 2008. Analysing body condition: mass, volume or density? // Journal of Animal Ecology. V. 77. № 6. P. 1099–1108.
- Müller D., Hauer J., Schöttner K., Fritzsche P., Weinert D., 2015. Seasonal adaptation of dwarf hamsters (Genus *Phodopus*): differences between species and their geographic origin // Journal of Comparative Physiology B. V. 185. № 8. P. 917–930.
- Peig J., Green A.J., 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method // Oikos. V. 118. P. 1883–1891.
- Peig J., Green A.J., 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length // Functional Ecology. V. 24. P. 1323–1332.
- Pitt J.A., Larivière S., Messier F., 2006. Condition indices and bioelectrical impedance analysis to predict body condition of small carnivores // Journal of Mammalogy. V. 87. № 4. P. 717–722.
- Ricker W.E., 1973. Linear regressions in fisheries research // Journal of Fisheries Research Board of Canada. V. 30. № 3. P. 409–434.
- Schulte-Hostedde A.I., Millar J.S., Hickling G.J., 2001. Evaluating body condition in small mammals // Canadian Journal of Zoology. V. 79. № 6. P. 1021–1029.
- Schulte-Hostedde A.I., Zinner B., Millar J.S., Hickling G.J., 2005. Restitution of mass–size residuals: validating body condition indices // Ecology. V. 86. № 1. P. 155–163.
- Speakman J.R. (Ed.), 2001. Body composition analysis of animals: A handbook of non-destructive methods. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.
- Tella J.L., Forero M.G., Donazar J.A., Negro J.J., Hiraldo F., 1997. Non-adaptive adoptions of nestlings in the colonial lesser kestrel: proximate causes and fitness consequences // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 40. № 4. P. 253–260.
- Tierney M., Hindell M., Lea M.A., Tollit D., 2001. A comparison of techniques used to estimate body condition of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) // Wildlife Research. V. 28. № 6. P. 581–588.
- Vasilieva N.Y., Khrushchova A.M., Kuptsov A.V., Shekarova O.N., Sokolova O.V., Wang D., Rogovin K.A., 2020. On the winter enhancement of adaptive humoral immunity: Hypothesis testing in desert hamsters (*Phodopus roborovskii*: Cricetidae, Rodentia) kept under long-day and short-day photoperiod // Integrative Zoology. V. 15. № 3. P. 232–247.
- Wang Z.M., Pierson Jr R.N., Heymsfield S.B., 1992. The five-level model: a new approach to organizing body-composition research // The American Journal of Clinical Nutrition. V. 56. № 1. P. 19–28.
- Wilder S.M., Raubenheimer D., Simpson S.J., 2016. Moving beyond body condition indices as an estimate of fitness in ecological and evolutionary studies // Functional Ecology. V. 30. № 1. P. 108–115.
- Wilson A.J., Nussey D.H., 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. Trends in Ecology and Evolution. V. 25. № 4. P. 207–214.
- Zhang X., Zhao Z., Vasilieva N., Khrushchova A., Wang D., 2015. Effects of short photoperiod on energy intake, thermogenesis, and reproduction in desert hamsters (*Phodopus roborovskii*) // Integrative zoology. V. 10. № 2. P. 207–215.

## **BODY CONDITION AND FAT STORES: WHICH INDICATOR OF BODY CONDITION IS BETTER? TESTING THE DESERT HAMSTER (*PHODOPUS ROBOROVSKII*, CRICETIDAE, RODENTIA)**

**N. Yu. Vasilieva<sup>1</sup>\*, A. M. Khrushchova<sup>1</sup>\*\*, K. A. Rogovin<sup>1</sup>\*\*\***

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

*\*e-mail: nyv1@yandex.ru*

*\*\*e-mail: cricetus@yandex.ru*

*\*\*\*e-mail: krogovin@yandex.ru*

Body condition indexes are generally assumed to directly reflect the reserves of body fat. However, direct tests of the relations between body condition and actual fat stores are few. We tested the ability of 13 body condition indexes used by different authors to predict fat reserves in the same-aged males of the Desert hamster kept individually under standard long-day conditions (16D: 8N). Some direct ratio-based condition indexes (ratio of body mass to body length or its derivatives) predict fat reserves better than residual indexes (residuals from a regression of body mass on body length or its derivatives). The best predictors of the total fat stored, the percentage of total fat stored (relative to live body mass), and of visceral fat were the body mass and some ratio indexes, such as the ratio of body mass to body length, the ratio of the logarithm of body mass to the logarithm of body length, the ratio of body mass to the square of body length, or the cubic root of the ratio of body mass to body length). The use of general regression models proves to be a good tool for predicting body fat stores. In general, our results indicate the importance of validating the capabilities of any body condition index before its use in a research project.

*Keywords:* body condition index, modeling

УДК 599+57.082.5

## ДИНАМИКА ПОСТУПЛЕНИЙ ЗООЛОГИЧЕСКИХ КОЛЛЕКЦИЙ В ЛАБОРАТОРИЮ ТЕРИОЛОГИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН В 1946–2015 ГОДЫ

© 2022 г. С. А. Саблина<sup>а</sup>, \*, Е. П. Тихонова<sup>а</sup>, \*\*<sup>а</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: sve-sablina@yandex.ru

\*\*e-mail: Elena.Tikhonova@zin.ru

Поступила в редакцию 09.06.2021 г.

После доработки 20.08.2021 г.

Принята к публикации 08.12.2021 г.

Исследование посвящено анализу динамики поступлений единиц хранения рецентных видов в фондовые коллекции лаборатории териологии Зоологического института РАН. Данные получены из “Книг поступлений” лаборатории и научного архива ЗИН РАН за период с 1946 по 2015 гг., который был условно разбит на десятилетия и пятилетки. Всего зарегистрировано 2415 поступлений, общее количество экземпляров составило 73232 единицы. Большое внимание уделено экспедиционной деятельности. Приведены примеры маршрутов комплексных экспедиций, количество участников и научных сборов. На основе полученных результатов отмечена общая негативная тенденция в сборе коллекций, вскрыты насущные проблемы в данной области. Поднимается вопрос об активизации коллекционной деятельности и привлечении к ней зоологического сообщества.

*Ключевые слова:* зоологические коллекции, коллектор, териология, экспедиции

DOI: 10.31857/S0044513422070108

Коллекции являются основой для работы классических зоологов, а в последнее время и специалистов смежных областей. Постоянное и своевременное их пополнение дает фактический материал для научных исследований. “Зоологическая коллекция включает в себя любые дериваты или целые организмы, сохраняемые в исходном виде и снабженные этикеткой с указанием как минимум места и даты сбора, ФИО коллектора и индивидуального номера, привязывающего данный экземпляр к базе данных конкретного музейного собрания” (Калякин, Павлинов, 2012). Коллекции являются первоисточником для изучения биоразнообразия живых существ и их взаимосвязи. Чтобы ориентироваться в многообразии видов, нужно их знать и уметь отличать друг от друга, т.е. определять, а это невозможно без изучения коллекций (Алимов и др., 2000). Сложно переоценить роль коллекций для целого ряда наук: систематики, морфологии, биогеографии, теории эволюции, а также фаунистики, экологии, а в последнее время цитогенетики и молекулярной биологии. Коллекции нужны для изучения географического распространения видов, динамики их ареалов, что дает необходимые сведения

для своевременной охраны редких видов животных (Алимов и др., 1999). Важна помощь коллекций и для борьбы с трансмиссивными заболеваниями с природной очаговостью. В последние два десятилетия ученые всего мира осознают уникальность зоологических коллекций с точки зрения материального “архива” и в области биобезопасности (Thompson et al., 2021).

Являясь основой для многократного использования, коллекции обеспечивают воспроизводимость результатов и их уточнение по мере развития, совершенствования новых методов исследований (Калякин, Павлинов, 2012). Именно поэтому в связи с многократным использованием и частичным разрушением нужно не только бережно их использовать, но регулярно пополнять и обновлять. Преимущество сбора коллекций является необходимым условием создания базы для работы ученых многих направлений, которые смогут работать в будущем на новых более высоких уровнях.

Коллекционная деятельность в России ведется уже на протяжении более трех веков. Начало коллекционной работы было положено Петром I в конце XVII в. после его первого пребывания в

Голландии и приобретения значительного количества редкостей и чучел различных животных. В дальнейшем разросшееся собрание послужило созданию Кунсткамеры, которая стала материальной базой для развития естественно-исторических наук, а в 1832 г. выделению из нее Зоологического музея. Благодаря многочисленным поступлениям с территории России и зарубежных стран к концу XIX века коллекция научного фонда Зоологического музея насчитывала более 400 000 экз., а перед Первой мировой войной более 2.5 млн. На основании изучения богатейшей коллекции музея в 1911 г. началась публикация многотомного издания “Фауна России и сопредельных стран” (Наумов, 1980), и в 1931 году на базе музея организован Зоологический институт АН СССР (Слепкова, 2008). Уже в конце XIX века была определена ключевая специализация учреждения – систематика, и произошло деление коллекций на научную, фондовую часть и музейную экспозицию (Слепкова, 2006). С начала 1896 г. перечень поступивших в течение года коллекций публиковали в “Ежегоднике Зоологического музея” (Ежегодник, 1896), с 1932 г. его сменили “Труды Зоологического института АН СССР” (Труды, 1932). На основании изучения коллекционных сборов с 1927 г. выходит серия монографий “Определители по фауне СССР” (с 1992 г. — “Определители по фауне России и сопредельных территорий”). Кроме серийных изданий в институте опубликовано множество определителей, книг и брошюр непосредственно разными подразделениями в соответствии со своими специализациями (Кержнер, Лобанов, 2002).

Еще в начале 1930-х гг. в Зоологическом институте сформировалась структура, состоящая из четырех отделов. Все отделы подразделялись на отделения, согласно систематическим группам животных, которые в них изучались. Отдел наземных позвоночных включал четыре отделения: млекопитающих (руководил отделением Б.С. Виноградов), остеологии (В.И. Громова), орнитологии (П.В. Серебровский) и герпетологии (С.А. Чернов) (Зернов, 1937; Тихонова, 2019). В 1969 г. отделение млекопитающих было выделено в самостоятельное структурное подразделение – лабораторию млекопитающих, в настоящее время – лабораторию териологии. После Б.С. Виноградова лабораторией руководили К.К. Чапский, Н.К. Верещагин, И.М. Громов, И.М. Фокин, А.О. Аверьянов, в настоящее время М.В. Саблин.

К началу 21 века научная териологическая коллекция насчитывала более 120 тыс. единиц хранения, включая шкуры, черепа, скелеты млекопитающих, “мокрые” препараты, хранящиеся

в спирте и формалине, а также палеонтологические сборы (Аверьянов, 2004). В лаборатории хранятся типовые экземпляры 56 современных и 50 вымерших млекопитающих (Алимов и др., 2000). Учет коллекционных поступлений ведется по системе Ф.Д. Плеске с 1894 г. (Слепкова, 2006). На каждое поступление заполняется парный бланк, который содержит сведения о дате поступления, районе сбора, сборщике, характере поступления (покупка, дар, обмен), объеме и таксономической принадлежности поступления. Бланк разрезается на две части, одна из которых подшивается в опись отделения, а вторая поступает в Научный архив Зоологического института РАН (Тихонова, 2013).

Настоящая статья посвящена изучению динамики поступления единиц хранения рецентных видов в фонды лаборатории териологии в период 1946–2015 гг. В качестве материалов мы использовали “Книги поступлений” отделения систематики и филогении и отделения истории териофауны (остеологии).

Всего с 1946 по 2015 гг. было зарегистрировано 2415 поступлений, принятых на хранение в коллекцию лаборатории териологии, общее количество экземпляров составило 73 232 ед. Наиболее активными сборщиками коллекций были: Н.Н. Воронцов, М.В. Охотина, П.П. Стрелков, А.В. Абрамов, А.Н. Леонтьева, Е.М. Снигиревская, В.Э. Мартино, М.В. Зайцев, М.Н. Мейер, Н.И. Абрамсон, А.С. Строганова, Н.С. Бойко, В.А. Фоканов. От каждого из них в фонды поступило более 1000 экз. (табл. 1). В пополнении коллекций приняли участие около 200 организаций, при этом приблизительно 50 из них из дальнего зарубежья (рис. 1). Большой вклад внесли зоопарки: 214 поступлений (789 экз.); Дальневосточный научный центр (ДВНЦ) АН СССР: 15 поступлений (6156 экз.); Гурьевская противочумная станция: 5 поступлений (223 экз.); Институт Полярного земледелия Якутской АССР: 12 поступлений (627 экз.); заповедники: 23 поступления (1062 экз.). В наиболее крупных экспедициях сотрудниками ЗИН было собрано в коллекцию лаборатории териологии 6532 единицы хранения. На рис. 2 и 3 отражена общая динамика количества поступлений, принятых на хранение, и число экземпляров, поступивших в коллекцию лаборатории териологии с временным интервалом в 5 лет. Благодаря передаче крупных коллекций, собранных за долгие годы научной работы, мы отмечаем несколько резких подъемов на графике (рис. 3). Пик 1986–1990 гг. обусловлен поступлением коллекции Н.Н. Воронцова. Материалы, переданные М.В. Охотиной и А.Н. Леонтьевой,

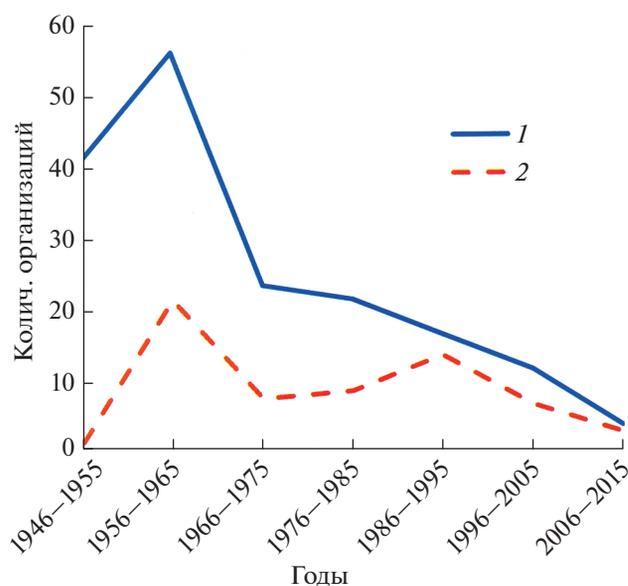
**Таблица 1.** Наиболее результативные сборщики коллекций, от которых в период с 1946 г. по 2015 г. поступило более 1000 единиц хранения

| №  | Сборщик           | Колич. поступлений | Колич. экземпляров | Годы      |
|----|-------------------|--------------------|--------------------|-----------|
| 1  | Воронцов Н.Н.     | 22                 | 6055               | 1956–2002 |
| 2  | Охотина М.В.      | 6                  | 5968               | 1964–2008 |
| 3  | Стрелков П.П.     | 134                | 4296               | 1953–2002 |
| 4  | Абрамов А.В.      | 76                 | 4246               | 1985–2015 |
| 5  | Леонтьева А.Н.    | 1                  | 3520               | 2005      |
| 6  | Снигиревская Е.М. | 9                  | 3033               | 1953–2008 |
| 7  | Мартино В.Э.      | 7                  | 2843               | 1949–1961 |
| 8  | Зайцев М.В.       | 21                 | 1718               | 1979–2002 |
| 9  | Бойко Н.С.        | 10                 | 1516               | 1983–2015 |
| 10 | Мейер М.Н.        | 51                 | 1498               | 1964–1995 |
| 11 | Абрамсон Н.И.     | 21                 | 1454               | 1977–2015 |
| 12 | Строганова А.С.   | 26                 | 1337               | 1949–1964 |
| 13 | Фоканов В.А.      | 26                 | 1061               | 1948–1967 |

обусловили подъем в период 2001–2005 гг. Следует учитывать, что эти сборы были сделаны в более ранние годы, и уже цельной большой коллекцией поступили в Зоологический институт, а затем вносились в каталоги еще на протяжении длительного времени. Кроме того, в коллекцию ЗИН были переданы значительные сборы В.Э. Мартино, Е.М. Снигиревской и др. Отсутствие крупных поступлений в последние десятилетия указывает на сокращение коллекционной деятельности.

В первое послевоенное десятилетие (1946–1955), несмотря на сложности восстановления страны и масштабные работы Зоологического института по расконсервированию коллекционных фондов, перенесенных на время войны в подвальные этажи здания, возвращению их на прежнее место хранения и расстановке в систематическом порядке, в коллекции лаборатории было зарегистрировано 298 новых поступлений (8394 ед. хр.). Эти сборы включали экземпляры, добытые в т.ч. и во время войны. Основными сборщиками в этот непростой период были И.М. Громов, В.Б. Дубинин, Е.М. Снигиревская, Б.К. Штегман, В.Э. Мартино, В.А. Фоканов, Н.М. Парфёнова, А.С. Строганова, Н.Ю. Ченцова, К.А. Юдин. В фондовую коллекцию ЗИН передали свои сборы 41 организация СССР и Естественно-Научный музей Сербии. Институт Полярного земледелия передал на хранение 511 экз.; Институт гибридизации и акклиматизации ВАСХНИЛ (Аскания-Нова) – 650 ед. хр. (из них: 64 экз. пород и гибридов домашних животных). Большой вклад в пополнение коллекционного фонда внесла экспедиция Полезащитного лесоразведе-

ния (1949–1952), в которой принимали участие А.С. Строганова, В.А. Фоканов, К.А. Юдин и Н.М. Парфёнова. Они работали в окрестностях Валуйской опытной станции Саратовской обл. и в районе трассы Заволжской и Уральской государственных лесных полос в Куйбышевской, Саратовской, Сталинградской, Астраханской, Чкаловской и Уральской областях и собрали 790 экз. млекопитающих. Добытый ими материал относится к 27 видам. Среди них: четыре вида насекомояд-

**Рис. 1.** Поступление коллекций от сторонних организаций с 1946 по 2015 гг.: 1 – организации СССР и России, 2 – зарубежные организации.

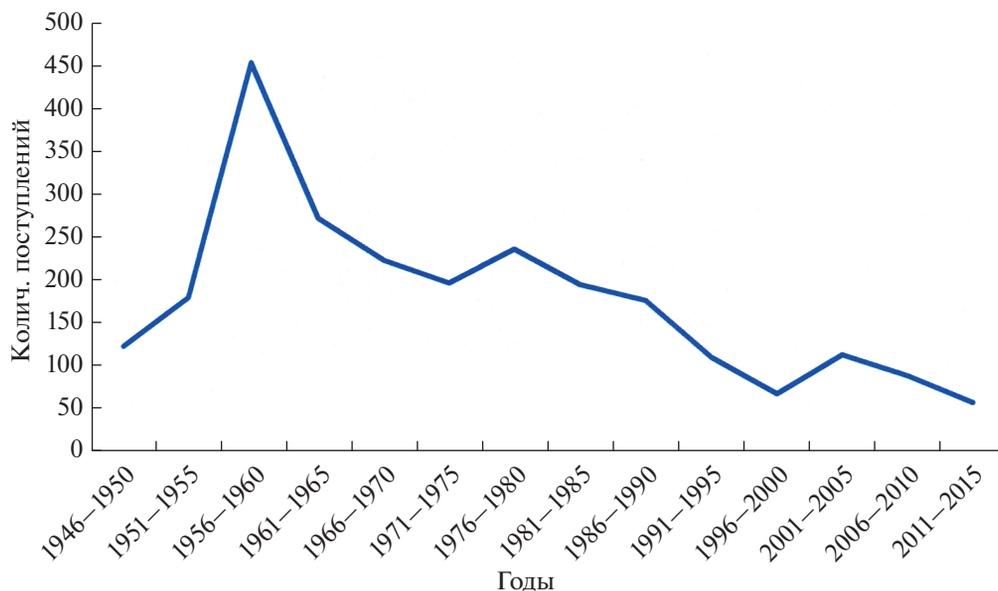


Рис. 2. Количество поступлений, принятых на хранение в коллекцию лаборатории териологии с 1946 по 2015 гг.

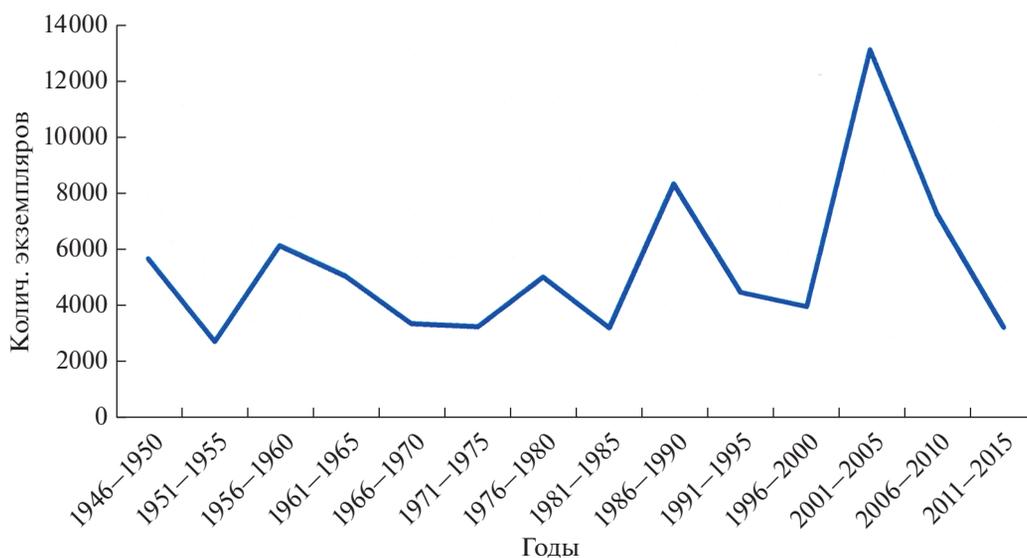


Рис. 3. Число экземпляров рецентных видов, поступивших в коллекцию лаборатории териологии с 1946 по 2015 гг.

ных, четыре вида летучих мышей, 13 видов грызунов, 5 видов хищных и один вид парнокопытных. Активно велось международное сотрудничество: в страны дальнего зарубежья (Американский Музей Естественной истории; Мичиганский Зоологический Музей, США; Естественно-Исторический Музей в Берне, Швейцария; музей Естественной Истории в г. Мальмё, Швеция; Естественно-Исторический Музей г. Брюссель, Бельгия; Шанхайский университет, КНР и др.) было передано 72 экз. из 56 поступлений.

В следующее десятилетие (1956–1965) в лабораторию было передано 720 поступлений (11111 экз.). Наибольший вклад в коллекцию внесла Зайсанская экспедиция, в течение трех месяцев (с 20 апреля по 16 июля 1961 г.) колесившая на машине от экспедиционной автобазы АН СССР по Карагандинской, Семипалатинской, Восточно-Казахстанской и Талды-Курганской областям. Участники экспедиции (Н.Н. Воронцов, А.С. Соколов, В.А. Фоканов и О.Ю. Орлов) собрали 902 экз.: насекомых (3 вида), рукокрылых (2), зайцеоб-

разных (2), грызунов (37) и хищных (3). Всего 47 видов – тушки, черепа, скелеты и спиртовые образцы. В коллекции им присвоен № пост. 542–1961. Е.М. Снигиревская, в течение трех лет работавшая начальником Амурской экспедиции (1957–1959), проводила исследования по разработке методов составления крупномасштабных карт населения мелких млекопитающих. В итоге этих работ коллекции ЗИН дополнили 565 ед. хр. Р.Д. Масловец, М.Н. Мейер, А.С. Соколов и О.Ю. Орлов на экспедиционной машине работали в Жилокосинском р-оне Гурьевской обл. в апреле–июне 1962 г. и заколлектировали 286 экз. грызунов 12 видов, преимущественно тушканчиков, песчанок и сусликов (№ пост. 298–1962). От Корякской экспедиции, в которой работали Л.А. Портенко, Ф.Б. Чернявский и А.А. Кишинский, в коллекцию поступило 148 экз. П.П. Стрелков и А.С. Соколов привезли из Памирской экспедиции 103 экз. Нельзя не отметить для этого периода также сборы А.С. Строгановой, Х.М. Алекперова, В.И. Капитонова, Е.В. Мартино и И.М. Фокина. В пополнении коллекции приняли участие 56 организаций СССР, 21 организация из зарубежных стран. От Ленинградского зоопарка были получены 117 поступлений (375 экз.), от Гурьевской противочумной станции – 5 поступлений (168 экз.). Продолжалось сотрудничество нашей лаборатории со странами дальнего зарубежья, в музеи и университеты которых была передана 31 единица хранения из 23 поступлений.

С 1966 по 1975 г. продолжается активная экспедиционная деятельность лаборатории. В этом десятилетии наиболее “урожайной” была Средне-Азиатская экспедиция, в которой работали П.П. Гамбарян, П.П. Стрелков, А.А. Сапаров, студенты Ф.Н. Голенищев, И.В. Крафтс и А.С. Крылова, а также В.Б. Суханов из Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР (Москва) и А.А. Веренинов из Института цитологии АН СССР (Ленинград). На автомашине ГАЗ-63 с 16 апреля по 15 августа 1973 г. они обследовали териофауну Туркмении, Узбекистана и Казахстана, заколлектировали 871 экз., среди них – зайцеобразные, насекомоядные, рукокрылые и грызуны (№ пост. 67-1973; 429-1974; 155-1975). Казахстанская экспедиция (М.Н. Мейер – руководитель экспедиции, П.П. Гамбарян, М.Н. Наумова и Д.В. Сабунаев) привезла в Ленинград 371 экз. 28 видов млекопитающих, собранных в августе–октябре 1970 г. в Талды-Курганской, Алма-Атинской и Джамбульской областях Восточного Казахстана и в Киргизии, в окрестностях г. Фрунзе. 296 экз., принадлежащих к 37 видам, с апреля по июль 1971 г. собрал поле-

вой отряд (Р.С. Полякова, А.Д. Печенюк и М.Н. Наумова под руководством начальника экспедиции П.П. Гамбаряна) в Кавказской экспедиции, маршрут которой проходил через Краснодарский край, Азербайджан, Армению и Грузию. В целом за десятилетие из разных источников в коллекцию лаборатории териологии поступило 6475 экз. (411 поступлений). Самым активным сборщиком в это время был П.П. Стрелков. Всего он передавал свои сборы 38 раз общим числом 1636 экз. Материал он добывал как в экспедициях, так и во время охоты, прогулок, а также передавал от разных лиц из разных мест. Стоит отметить также сборщиков: И.М. Громова, М.Н. Мейер, Ф.Б. Чернявского и доктора Х. Холландера из Музея Естественной Истории, Мальмё, Швеция, передавшего 132 ед. хранения. В сборе коллекции приняли участие 23 организации СССР и 7 иностранных организаций. Как в этом, так и в последующих десятилетиях акты передачи коллекций из лаборатории в зарубежные научные организации были единичны и не фиксировались в книгах поступлений.

За следующее десятилетие (1976–1985) было зарегистрировано 420 поступлений (8016 экз.). Закавказская экспедиция под руководством М.В. Зайцева, работавшая в 1985 г. в Грузинской ССР, Азербайджанской ССР, в том числе в Ленкорани, Армянской ССР и Нахичеванской АССР, привезла в коллекцию ЗИН 468 экз. животных, относящихся к 28 видам. Экспедиционный отряд, возглавляемый М.Н. Мейер, с 1 июля по 30 сентября 1974 г. отловил 27 видов млекопитающих (232 экз.) в Тувинской АССР и Красноярском крае. По-прежнему самым результативным сборщиком оставался П.П. Стрелков, пополнивший коллекции на 1868 экз. (44 поступления). Н.Н. Воронцов передал в фонды лаборатории великолепную коллекцию из Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР (Владивосток), и собственных сборов, состоящую из нескольких тысяч экземпляров. Запись этого собрания велась на протяжении нескольких лет. В рассматриваемый период было зарегистрировано 1225 экз. 66 видов млекопитающих. От Зейского государственного заповедника было принято 11 видов (155 экз.) из Амурской обл. Из поступлений от зарубежных коллег следует отметить Висконсинский университет, штат Висконсин, США (1978 г.): 17 видов, 52 экз. Всего в сборе коллекций приняли участие 21 организация СССР и 8 иностранных организаций.

Десятилетие (1986–1995) оказалось сложным как для всей страны, так и для работы зоологов. Общее количество поступлений снизилось в 1.5 ра-



Рис. 4. М.В. Зайцев и А.В. Абрамов в Среднеазиатской экспедиции на автомашине ГАЗ-66, 1990 г.

за по сравнению с прошлым десятилетием и составило 273 поступления (12492 ед. хр.) Достаточно большой объем объясняется в первую очередь продолжением регистрации материала, переданного Н.Н. Воронцовым (3781 экз.) и В.Г. Юдиным (443 экз.) из коллекции БПИ ДВНЦ АН СССР. Свой вклад внес Петербургский государственный университет передав 512 экз. за 3 поступления; Севморгеология — слуховые кости китообразных Тихого океана 150 ед. хр. (1988 г.). В коллекционировании приняли участие 16 организаций страны и 13 зарубежных организаций. Особенно хочется отметить работу М.В. Зайцева, который за указанный период внес в фонды коллекции 1228 экз. (9 поступлений). Продолжали свою коллекторскую деятельность П.П. Стрелков, М.Н. Мейер, И.М. Фокин, каждый добытый ими экземпляр обязательно пополнял коллекцию. От Н.И. Абрамсон за десятилетие поступило 807 ед. хр., из них 572 экз. (7 видов: лемминги, полёвки и одна ласка) были добыты в международной Российско-Шведской Арктической экспедиции в 1994 г. (№ пост. 221-1994). 125 экз. (32 вида) передал в коллекцию А.В. Абрамов из Туркменской экспедиции, работавшей под руководством Г.Ф. Барышникова в 1990 г. на автомашине ГАЗ-66 в Красноводской, Ашхабадской, Марыйской и Чарджоуской областях Туркмении и в Сурханда-

рынской обл. Узбекистана. Это была одна из последних экспедиций такого рода. Вместе с распадом СССР в 1991 г. окончилась “эра” экспедиций с использованием автомашины ГАЗ-66, которая представляла собой своеобразную лабораторию на колесах и позволяла за достаточно короткий промежуток времени охватить исследованиями большую территорию и собрать коллекционный материал из разных точек (рис. 4).

На рубеже XX и XXI веков (1996–2005) коллекция пополнилась за счет 165 поступлений (16697 экз.). Самый большой вклад внесли: М.В. Охотина, приславшая ценный материал с Дальнего Востока — 3 поступления (5937 экз.), и А.Н. Леонтьева — (3520 экз.) из Казахстана и Южного Прибалхашья; а также Г.Б. Бахтадзе — из Ростовского государственного университета — 7 поступлений (760 экз.); А.В. Абрамов — 29 поступлений (901 экз.), в т.ч. через А.В. Абрамова передали свои сборы Пензенский государственный педагогический университет, Пенза (57 экз.), и Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ (57 экз.); продолжалась запись коллекции Н.Н. Воронцова из БПИ ДВНЦ АН СССР — взято на учет 814 экз. Научная коллекция экспериментальных лабораторных животных временного содержания ЗИН дала

2139 ед. хр. Всего в формировании фондов приняли участие 11 организаций из РФ, 6 иностранных организаций.

С 2006 по 2015 г. получено 128 поступлений (10047 ед. хр.). Часть экземпляров были зарегистрированы из сборов Е.М. Снигиревской за прошлые годы – 1954 экз. из Башкирского заповедника; В.И. Капитонова из Юго-Западной Тувы 295 экз. (сбор 1970–1971). Наибольшее число единиц хранения (1475), собранных во Вьетнаме, поступило от А.В. Абрамова. Н.С. Бойко передала 975 экз. из Кандалакшского заповедника Мурманской обл. От Н.И. Абрамсон поступило 388 экз. из разных мест. К сожалению, общее число поступлений и количество организаций, передающих сборы в фонды Зоологического института, продолжало падать. За десятилетие только 3 организации России передали сборы в коллекцию лаборатории териологии: ВНИИОЗ, Киров, – 470 экз., Лапландский государственный Природный биосферный заповедник – 376 экз., Ленинградский зоопарк – 3 экз. Из зарубежных поступлений: Венгерский музей естественной истории передал 4 экз., Боннский университет – 2 экз.

Обобщая вышесказанное, следует отметить, что в результате проделанной нами работы отмечена отрицательная тенденция в коллекционной деятельности, несмотря на совершенствование орудий лова и лучшую доступность территорий. Схожая ситуация наблюдается в смежных лабораториях Зоологического института: орнитологии и ихтиологии (устные сообщения хранителей коллекций). Однако специальных работ по анализу динамики поступлений никто не делал. Кроме того, в результате рассмотрения локальных биот как “национального достояния” субъектов федерации происходит распыление научного коллекционного материала, а для исследовательской работы важна его централизация. Также на местах не всегда обеспечивается надлежащее хранение, в результате чего коллекции просто погибают. Мы считаем, что “местечковые” идеи в борьбе за “национальное достояние” оказывают отрицательное влияние на развитие науки в целом. Аналогичное мнение высказывает Алимов с соавторами (2000). Возможно, оптимальным решением проблемы было бы сохранение части коллекции на местах и передача некоторого ее количества в крупные научные центры.

Работу ученого определяют два фактора: его интересы и требования времени. Объяснением обнаруженной негативной тенденции могут служить стремление молодежи к более популярным направлениям науки (молекулярная биология,

генная инженерия и пр.), а также недостаточное финансирование коллекционной деятельности. В прежние времена выделялись средства не только на экспедиции, но и на покупку экземпляров. Это было стимулом для сбора коллекций и передачи их на хранение в Зоологический институт. О существовании ряда проблем говорил в своем докладе директор ЗИН РАН О.Н. Пугачев на VII съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС) 22 июня 2019 г. Он отметил неопределенный статус коллекций и, как следствие, – “невидимость” их для бюджетного финансирования, трудности с подготовкой кадрового резерва, нарушение в России рекомендаций Международных кодексов о хранении типового материала, отсутствие финансовых возможностей для покупки частных коллекций, трудности ввоза-вывоза и обмена коллекциями. Много внимания в докладе было уделено важности государственной поддержки работы с коллекциями.

Старший научный сотрудник лаборатории териологии ЗИН Л.Л. Войта отмечает, что поддержка была осуществлена в 2017 г. по дополнительному государственному заданию Федерального агентства научных организаций России (ФАНО РФ) в рамках программы поддержания и развития биоресурсных коллекций России (БРК), инициированная академиком РАН Н.А. Колчановым. Зоологический институт, вместе с другими организациями направления “Музейные коллекции животных”, был включен в эту программу в рамках выполнения дополнительного госзадания ФАНО РФ “Инвентаризация и развитие фондовых коллекций Зоологического института (0125-2017-0055)”. С этого момента ЗИН РАН, как крупнейшее и старейшее зоологическое собрание России, возглавляет работу по оценке современного состояния зоологических коллекций Российской Федерации совместно с Институтом систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Институтом экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург), Национальным научным центром морской биологии ДВО РАН (Владивосток), Институтом морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН (Севастополь) и Институтом биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (Москва). В результате этой работы были определены основные ресурсные ограничения, задерживающие развитие всего направления зоологических коллекций: нехватка квалифицированных кадров, как научных (кураторы), так и научно-технических (хранители); нехватка площадей для хранения и обработки коллекций; устаревшая инфраструктура

(ветхость зданий и хранилищ, устаревшие системы хранения); нехватка финансирования на поддержание коллекций. Другим аспектом, ограничивающим развитие биоресурсных коллекций, является слабое развитие информационной структуры, что в первую очередь выражается в отсутствии единых стандартов хранения, обработки коллекций, что часто приводит к неподобающему хранению и утрате многих региональных сборов. Многие коллекционные стандарты и отчет по дополнительному государственному заданию можно найти на портале ЗИН РАН (<http://zin.ru/collections/documents.html>). Программа развития БРК позволила формально подойти к оценке того, какие материалы требуются зоологическим коллекциям, и, соответственно, четко формулировать свои потребности для Минобрнауки РФ (Л.Л. Войта, устное сообщение).

В настоящее время появились альтернативные способы коллектирования зоологического материала. Например, криоконсервация, которая является идеальным типом хранения образцов и позволяет сохранять потенциально жизнеспособные организмы и их клетки, а также открывает широкие возможности для сохранения и разведения редких и исчезающих видов животных. Однако технология глубокого замораживания и хранения в жидком азоте — сложная, дорогостоящая и энергоемкая процедура (Танасийчук и др., 2002). Бурное развитие генной систематики привело к созданию генетических банков. В нашем институте также создан банк генетических ресурсов животных, которые сохраняются в виде очищенной высокомолекулярной ДНК (Танасийчук и др., 2002). В ЗИН РАН под руководством Н.И. Абрамсон работает лаборатория эволюционной геномики и палеогеномики. Коллекция тканей животных, собранная в лаборатории, составляет около 5 тыс. ед. хранения и постоянно пополняется. В качестве образцов представлены мышцы и внутренние органы животных, а также ампутированные фаланги пальцев и кусочки хвостов. Хотя последние позволяют получить пробы без умерщвления животных, но ученые уже понимают, что, помимо образцов ДНК и протоколов генбанка, следует сохранять и ваучерные экземпляры (Кальякин, Павлинов, 2012).

Следует отметить важность живых биологических коллекций. В научной коллекции экспериментальных животных временного содержания лаборатории териологии, начиная с 1962 года, насчитывалось в среднем около 30 форм грызунов численностью около 600 особей. Основателем биологической коллекции была М.Н. Мейер. Здесь в разные периоды проживали представители се-

мейств Cricetidae, Muridae, Calomyscidae и др. В настоящее время коллекция представлена 12 видами родов *Microtus*, *Alexandromys*, тремя видами рода *Calomyscus* и гибридами. Живая коллекция позволяет уточнять представление о таксономическом ранге и вероятных родственных связях полевок, о близости видов в разных филетических линиях. Используя экспериментальную гибридизацию, можно характеризовать степень генетической совместимости видов, которая определяется показателями интенсивности размножения или его отсутствием при межвидовых скрещиваниях, а также степенью выраженности гетерозиса у гибридов и характером нарушений у них процессов оогенеза и сперматогенеза (Мейер, 1984). Наряду с этим, живая коллекция позволяет изучать видоспецифичность поведения, онтогенеза грызунов, а также в любой момент дает возможность получать образцы для морфологического, кариологического и молекулярного анализа. Живые коллекции имеют как преимущества, так и недостатки: это трудоемкость и дороговизна содержания животных, инбридинг, а, следовательно, временность лабораторных популяций и необходимость их обновления.

Перспективными способами коллектирования зоологического материала в ближайшем будущем признаны способы, которые не подразумевают убийство животных: коллекции шерсти, перьев, кожных покровов, рентгенограмм, фотографий, звуковых записей и т.п. Но все же они носят факультативный характер и имеют лишь вспомогательное значение.

В современном мире традиционная коллекционная деятельность подвергается довольно жесткой критике природоохранной биоэтики, но на самом деле в зоологические коллекции попадает минимальная часть от общей популяции животных. Это изъятие никоим образом не влияет на численность вида в целом. Нельзя этого же сказать о тех животных, которые погибают в результате хозяйственной деятельности человека, приводящей к загрязнению окружающей среды и уничтожению мест их обитания. Это строительство промышленных предприятий, наносящих значительный вред экосистеме в результате выбросов вредных веществ в атмосферу и водоемы, беспорядочное захоронение мусора, распашка и обработка ядохимикатами сельскохозяйственных угодий, вырубка лесов, охота, туризм, отдых людей на природе, сбор грибов и ягод и пр. Все перечисленное действительно наносит природе непоправимый ущерб.

Для научных целей вовсе необязателен огромный объем выборок, и мы не призываем к много-

численным сборам из одной точки. Во всем должны быть разумность и мера. Авторы согласны с высказыванием А.С. Мальчевского, что “Лучше белое пятно в науке, чем в природе” (устное сообщение). Главное, чтобы материал поступал из разных регионов, охватывая весь ареал вида, для понимания целостности картины и динамики изменений. Ранее это достигалось многочисленными поступлениями от разных коллекторов из разных мест. В настоящее время характерна резкая мозаичность сборов. Так как, поступление коллекционных экземпляров в основном происходит благодаря отдельным личностям. Например, в лабораторию териологии в последние годы поступают многочисленные сборы от А.В. Абрамова из Дальневосточного региона и юго-восточной Азии, в основном из Вьетнама. Вместе с тем, большая часть территории нашей страны остается без внимания.

Авторы призывают зоологическое сообщество, невзирая на изменение политических и экономических отношений, к более активному сотрудничеству ученых из разных регионов, к планомерному, осознанному сбору коллекций, концентрации сборов в крупных научных центрах и обеспечению квалифицированного хранения уже накопленных собраний. Мы также просим Министерство науки и образования обратить более пристальное внимание на проблему сбора и сохранения биоресурсных коллекций.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.Г. Маликову, послужившему инициатором данной работы, Л.Л. Войта, оказавшему большую помощь в создании статьи, С.Ю. Бодрову за предоставленную информацию, а также выражаем глубокую благодарность Ю.Ю. Дгебуадзе и другим рецензентам за ценные советы и замечания.

Исследование выполнено в рамках темы госзадания ЗИН РАН № 122031100282-2.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О.*, 2004. Исследования млекопитающих в Зоологическом институте // *Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы*. М.—СПб.: Товарищество научных изданий КМК. С. 20–25.
- Алимов А.Ф., Танасийчук В.Н., Степаньянц С.Д.*, 1999. Коллекции Зоологического института РАН — основа для изучения видового разнообразия // *Зоологический журнал*. Т. 78. Вып. 9. С. 1027–1047.
- Алимов А.Ф., Танасийчук В.Н., Степаньянц С.Д.*, 2000. Коллекция зоологического института РАН — сокровище мировой науки // *Вестник РАН*. Т. 70. № 1. С. 63–72.
- Ежегодник Зоологического музея Императорской академии наук, 1896. СПб. 435 с.
- Зернов С.А.*, 1937. Зоологический институт Академии наук СССР за период 1931–1936 гг. // *Известия Академии наук СССР. Серия биологическая*. М.: Изд-во АН СССР. С. 1121–1141.
- Калякин М.В., Павлинов И.Я.*, 2012. О стратегии научного использования зоологических коллекций // *Зоологические коллекции России в XVIII–XXI веках: социально-политический и научный контекст / Ред. сост. Н.В. Слепкова*. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ “ЛЭТИ”. С. 13–28.
- Кержнер И.М., Лобанов А.Л.*, 2002. Публикации. *Alma mater отечественной зоологии. 170 лет Зоологическому институту РАН // Природа*. № 8. С. 37–40.
- Мейер М.Н.*, 1984. Комплексный таксономический анализ в систематике грызунов на примере серых полевков (род *Microtus*) фауны СССР. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: Зоологический институт АН СССР. 42 с.
- Наумов Д.В.*, 1980. Зоологический музей АН СССР. Краткая история и описание экспозиции. Л.: Наука. 113 с., 25 л. ил.
- Слепкова Н.В.*, 2006. Развитие Зоологического музея Академии Наук как центра исследований по систематике (1883–1932 гг.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН. 26 с.
- Слепкова Н.В.*, 2008. Реорганизация Академии наук 1929–1931 гг. и Зоологический музей // *Академический архив в прошлом и настоящем*. Сб. науч. ст. к 280-летию Архива РАН СПб. С.-Петербург. фил. Архива РАН. Редкол.: Тункина И.В. (отв. ред.) и др. СПб.: Нестор-История. С. 292–302.
- Танасийчук В.Н., Ананьева Н.Б., Подлипаев С.А., Пугачев О.Н.*, 2002. От Кунсткамеры до банка генетических ресурсов // *Природа*. № 8. С. 12–17.
- Тихонова Е.П.*, 2013. Организация архивного дела в Зоологическом институте РАН // *Фундаментальная наука: проблемы изучения, сохранения и реставрации документального наследия: Материалы Международной науч. конференции*. Отв. ред. В.Ю. Афиани. М.: Архив РАН. С. 240–245.
- Тихонова Е.П.*, 2019. Структура, штат и тематика исследований в Зоологическом институте АН СССР накануне Великой Отечественной войны (1937–1940 гг.) // *Электронный сборник научных статей и публикаций Архивный поиск, 2019, Архив РАН*. С. 54–70.
- Труды Зоологического института Академии наук Союза Советских Социалистических Республик, 1932. Т. 11. Вып. 1. Ленинград. 148 с.
- Thompson C.W., Phelps K.L., Allard M.W., Cook J.A., Dunnum J.L.*, 2021. Preserve a Voucher Specimen! The Critical Need for Integrating Natural History Collections in Infectious Disease Studies // *ASM Journals/ mBio*. V. 12. I. 1. P. 1–20.

**DYNAMICS OF INCOMING ZOOLOGICAL COLLECTIONS  
TO THE LABORATORY OF THERIOLOGY OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE  
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES IN 1946–2015**

**S. A. Sablina<sup>1, \*</sup>, E. P. Tikhonova<sup>1, \*\*</sup>**

*<sup>1</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, 199034 Russia*

*\*e-mail: sve-sablina@yandex.ru*

*\*\*e-mail: Elena.Tikhonova@zin.ru*

Collections are basic for the work of classical zoologists and, more recently, specialists in related fields. Constantly and timely replenishing these collections provides factual material for research, allows one to track changes in distributions and species ratios, and to adjust environmental activities. The present work is devoted to an analysis of the dynamics of the incoming storage lots of extant species in the stock collections of the Laboratory of Theriology of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (ZIN RAS) in St. Petersburg. The data are taken from the laboratory's "Revenue Books" and Scientific Archives of the ZIN RAS for the time period 1946 to 2015, divided into decades and five-year plans. Altogether, 2415 new lots were registered, amounting to a total of 73232 items. Based on the results obtained, a general negative trend in the collections' replenishment is noted. Urgent problems in this field are revealed. The problem of activating the collection activities and making the zoological community involved is raised.

*Keywords:* collection lots, collector, expedition