

Том 103, Номер 3

ISSN 0044-5134
Март 2024



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 103, Номер 3, 2024

Метагеномный анализ микробиоты лабораторной популяции клещей <i>Neoseiulus californicus</i> (Mesostigmata, Phytoseiidae) и оптимизация состава микробиоты для повышения эффективности искусственного разведения клещей <i>Б. В. Андрианов, Л. А. Урошлев, О. В. Василенко, Ю. И. Мешков</i>	3
First record of Zoantharia in the Black Sea: <i>Isozoanthus</i> cf. <i>sulcatus</i> reared from planulae <i>Ulyana V. Simakova, Andrey A. Prudkovsky, Tatiana S. Lebedeva, Alexandra E. Smorygo, Viktoria N. Moskalenko, Tina N. Molodtsova</i>	15
Скребни морских и проходных рыб юго-восточного Сахалина (по результатам исследований в 2019–2021 гг.) <i>Е. В. Фролов, С. В. Новокрещенных, Н. К. Заварзина, Е. С. Корнеев</i>	20
Чужеродные брюхоногие моллюски (Gastropoda) среди эндемиков в открытых районах оз. Байкал <i>Т. Я. Ситникова, И. В. Ханаев, М. В. Коваленкова, Т. Е. Перетолчина, Н. В. Максимова</i>	26
Description of a well-known Western Palearctic species of the genus <i>Reptalus</i> Emeljanov 1971 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea, Cixiidae) that has no valid name <i>D. Yu. Tishechkin, A. F. Emeljanov</i>	44
Переходит ли бабочка-крапивница (<i>Aglais urticae</i> , Lepidoptera, Nymphalidae) к синантропии на северо-востоке Азии <i>Д. И. Берман</i>	52
Котловинная авифауна Северного Кавказа и особенности ее формирования на примере Ботлихской котловины, Внутренний Дагестан <i>В. П. Белик, Н. И. Насрулаев</i>	59
Изменчивость черепа и вопросы таксономии бурого медведя (<i>Ursus arctos</i>) Тибетского нагорья <i>В. Н. Орлов, Г. Ф. Барышников, Д. М. Кривоногов, А. В. Щегольков</i>	77
Возможности использования беспилотных летательных аппаратов для мониторинга состояния и учета численности байкальской нерпы (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae) <i>П. О. Ильина, П. Ю. Шибанова, М. А. Соловьева, Д. М. Глазов, А. Е. Разуваев, В. В. Рожнов</i>	89
Different types of marking behavior observed in the wild during the breeding period of the common hamster (<i>Cricetus cricetus</i> , Cricetidae, Rodentia) <i>V. P. Kupriyanov, A. V. Surov</i>	99
Genetic variation and taxonomic status of Dahl's jird (<i>Meriones dahli</i> , Rodentia, Muridae) <i>O. G. Nanova, V. S. Lebedev, E. N. Solovyeva, A. A. Lisenkova, V. Yu. Bogatyreva, E. D. Zemlemerova, V. A. Matrosova</i>	107
Пренатальный рост и развитие водяной полевки (<i>Arvicola amphibius</i> , Rodentia, Arvicolinae) <i>Г. Г. Назарова, Л. П. Проскурняк</i>	116

Contents

Volume 103, № 3, 2024

Metagenomic analysis of the microbiota of a laboratory mite population of <i>Neoseiulus californicus</i> (Mesostigmata, Phytoseiidae) and the optimisation of microbiota composition to improve mite breeding efficiency <i>B. V. Andrianov, L. A. Uroshlev, O. V. Vasilenko, Y. I. Meshkov</i>	3
First record of Zoantharia in the Black Sea: <i>Isozoanthus</i> cf. <i>sulcatus</i> reared from planulae <i>Ulyana V. Simakova, Andrey A. Prudkovsky, Tatiana S. Lebedeva, Alexandra E. Smorygo, Viktoria N. Moskalenko, Tina N. Molodtsova</i>	15
Scrapers of marine and passing fish of southeastern Sakhalin, based on research results in 2019–2021 <i>E. V. Frolov, S. V. Novokreschennykh, N. K. Zavarzina, E. S. Korneev</i>	20
Alien gastropods among endemics in the open waters of Lake Baikal <i>T. Y. Sitnikova, I. V. Khanaev, M. V. Kovalenkova, T. E. Peretolchina, N. V. Maximova</i>	26
Description of a well-known Western Palearctic species of the genus <i>Reptalus</i> Emeljanov 1971 (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea, Cixiidae) that has no valid name <i>D. Yu. Tishechkin, A. F. Emeljanov</i>	44
Does the tortoiseshell butterfly, <i>Aglais urticae</i> (Lepidoptera, Nymphalidae) shift to synanthropy in northeast Asia? <i>D. I. Berman</i>	52
Trough bird fauna of the North Caucasus and features of its formation, the Botlikh trough-like depression of Inner Dagestan taken as an example <i>V. P. Belik, N. I. Nasrulaev</i>	59
Skull variability and taxonomic issues of the brown bear (<i>Ursus arctos</i>) in the Qinghai-Tibetan Plateau <i>V. N. Orlov, G. F. Baryshnikov, D. M. Krivonogov, A. V. Shchegol'kov</i>	77
Using unmanned aerial vehicles to count the numbers and monitor the condition of the Baikal seal (<i>Pusa sibirica</i> Gmelin 1788, Phocidae) <i>P. O. Ilina, P. Yu. Shibanova, M. A. Solovyeva, D. M. Glazov, A. E. Razuvaev, V. V. Rozhnov</i>	89
Different types of marking behavior observed in the wild during the breeding period of the common hamster (<i>Cricetus cricetus</i> , Cricetidae, Rodentia) <i>V. P. Kupriyanov, A. V. Surov</i>	99
Genetic variation and taxonomic status of Dahl's jird (<i>Meriones dahli</i> , Rodentia, Muridae) <i>O. G. Nanova, V. S. Lebedev, E. N. Solovyeva, A. A. Lisenkova, V. Yu. Bogatyreva, E. D. Zemlemerova, V. A. Matrosova</i>	107
Prenatal growth and development of the water vole, <i>Arvicola amphibius</i> (Rodentia, Arvicolinae) <i>G. G. Nazarova, L. P. Proskurnyak</i>	116

УДК 579.64

МЕТАГЕНОМНЫЙ АНАЛИЗ МИКРОБИОТЫ ЛАБОРАТОРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ КЛЕЩЕЙ *NEOSEIULUS CALIFORNICUS* (MESOSTIGMATA, PHYTOSEIIDAE) И ОПТИМИЗАЦИЯ СОСТАВА МИКРОБИОТЫ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСКУССТВЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ КЛЕЩЕЙ

© 2024 г. Б.В. Андрианов^{а, *}, Л.А. Урошлев^{а, **}, О.В. Василенко^{б, ***}, Ю.И. Мешков^{с, ****}

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН, Москва, 119991 Россия

^бВсероссийская коллекция микроорганизмов, Институт биохимии и физиологии микроорганизмов имени Г.К. Скрябина, Пущинский научный центр биологических исследований РАН, Московская обл. Пущино, 142290 Россия

^сФедеральное государственное бюджетное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Московская область, Одинцовский район, р.п. Большие Вяземы, 143050 Россия

*e-mail: andrianovb@mail.ru

**e-mail: leoniduroshlev@gmail.com

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

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

Поступила в редакцию 21.11.2023 г.

После доработки 28.11.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Проведено экспериментальное моделирование микробиоты лабораторной популяции хищных клещей *Neoseiulus californicus* (McGregor 1954), разводимых на кормовых паутиных клещах *Tetranychus urticae* (Koch 1836), с целью устранения бактериальных патогенов и повышения жизнеспособности линии клещей. Мы получили линию клещей *N. californicus* BioDefence2 от единственной оплодотворенной самки и производную линию с оптимизированной микробиотой BioDefence3. Оптимизацию микробиоты проводили последовательной обработкой линии клещей тетрациклином для устранения патогенных бактерий и затем — пробиотическими бактериями *Bacillus subtilis* для восстановления жизнеспособности линии клещей. Проведено сравнение микробиоты линий клещей BioDefence2 и BioDefence3 на основе метагеномных данных 16S rRNA генов. Определены виды бактерий, образующих микробиоту исходной и оптимизированной линий клещей. Основу как исходной, так и оптимизированной микробиоты *N. californicus* составляют сапрофитные почвенные бактерии *Stenotrophomonas maltophilia*, *Acinetobacter* sp. и энтеробактерия *Enterobacter hormaechei*, известные также как оппортунистические патогены человека. Оптимизация микробиоты позволяет устранить внутриклеточную бактерию *Renibacterium salmoninarum*, известную как патоген рыб, и токсин-образующую бактерию *Clostridium botulinum*. Обсуждается влияние оптимизации микробиоты клещей на жизнеспособность популяции искусственного разведения *N. californicus*. Полученные результаты создают основу для совершенствования технологии разведения *N. californicus*.

Ключевые слова: Phytoseiidae, микробиота, пробиотические бактерии, 16S rRNA, метабаркодирование

DOI: 10.31857/S0044513424030011, **EDN:** VOABPP

Фитосейидный клещ *Neoseiulus californicus* (McGregor 1954), первоначально описанный как представитель рода *Typhlodromus* Scheuten 1857, широко используется для биологической борьбы с вредителями растений в условиях защищенного грунта, такими как обыкновенный паутиный

клещ (*Tetranychus urticae* (Koch 1836)), красный томатный паутиный клещ (*Tetranychus evansi* (Baker & Pritchard 1960)) и другими мелкими вредителями, поражающими растения (Sanchez et al., 2008). Большое число видов жертв *N. californicus* и его способность переносить временные периоды голодания

(питаются пыльцевыми зернами растений) (Akyazi, Liburd, 2019) указывают на отсутствие строгой пищевой специализации этого вида хищных клещей, что вероятно отражается на составе его микробиоты. В настоящее время исследования микробиоты *N. californicus* и других видов фитосейидных клещей находятся в начальной стадии. До эпохи полногеномного секвенирования интерес исследователей к бактериальным симбионтам фитосейидных клещей фокусировался на внутриклеточных бактериях *Wolbachia*, *Cardinium* и *Spiroplasma*, вызывающих сдвиг в соотношении полов в сторону самок и цитоплазматическую несовместимость инфицированных и свободных от инфекции линий клещей. Для обнаружения внутриклеточных бактерий использовались методы, основанные на идентификации генов бактерий методом ПЦР (Breeuwer, Jacobs, 1996; Johanowicz, Hoy, 1996; Weeks et al., 2003; Enigl, Schausberger, 2007). С появлением методов полногеномного секвенирования стали появляться работы с описанием всей микробиоты изучаемых клещей на основе метабаркодирования бактериальных генов (Andrianov, 2022). В работе Мерлина с соавторами (Merlin et al., 2023) изучен вопрос о влиянии растения хозяина на состав микробиоты системы “хищник – жертва” на примере пары видов *N. californicus* и *T. urticae* при развитии на растениях хлопчатника, кукурузы, обыкновенной фасоли или на томате. Предполагалось, что летучие фитонцидные соединения растений будут оказывать влияние на видовой состав микробиоты клещей. Тем не менее характеристика микробиоты на основе метабаркодирования по гену 16S rRNA выявила устойчивые качественные отличия микробиоты *N. californicus* от *T. urticae*, но влияние вида растения на микробиоту клещей не было обнаружено. Видовой состав микробиоты *N. californicus* в разных опытах оказался изменчив. Если принять интуитивно понятное допущение, что значимые для биологии клещей виды бактерий имеют высокую численность, то наибольшее значение для клещей *N. californicus* имеют бактерии из родов *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Enterococcus*, *Bacillus* и *Stenotrophomonas*.

Изучение микробиоты другой пары видов, образованной хищным фитосейидным клещом *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans 1930) и его жертвой акариевым клещом *Tyrophagus putrescentiae* (Schränk 1781), методом метабаркодирования гена 16S rRNA также выявило радикальные различия микробиоты хищника и жертвы (Pekas et al., 2017). Микробиота хищного клеща образована преимущественно видами бактерий из родов *Brevibacterium*, *Staphylococcus* и *Bacillus*, причем на долю *Staphylococcus kloosii* (Schleifer et al. 1985) приходится 61–72% всех бактерий. Еще 12–14% приходится на *Staphylococcus saprophyticus* (Fairbrother 1940). Эти бактерии отсутствуют в чистых культурах клеща *T.*

putrescentiae. Его микробиота содержит преимущественно *Blattabacterium-like* и *Solitalea-like* бактерии. Типичные для человека кишечные бактерии *Escherichia coli*, *Lactococcus* sp., *Leuconostoc* sp. и *Propionibacterium* немногочисленны и вероятно случайны в микробиоте клещей.

В недавно опубликованной работе с использованием секвенирования по Sanger фрагментов 16S rRNA гена и традиционных микробиологических подходов проведено изучение микробиоты трех видов фитосейидных клещей: *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot 1957), *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot 1962 и *Neoseiulus cucumeris* (Sumner-Kalkun et al., 2023). Полученные данные подтвердили вывод из работы Пекас с соавторами (Pekas et al., 2017) о большой численности популяции бактерий *S. kloosi* в микробиоте *N. cucumeris*. Обнаружение *S. kloosi* в микробиоте *N. cucumeris* двумя независимыми методами указывает на важную роль этой бактерии для биологии *N. cucumeris*. Основными представителями микробиоты *A. swirskii* и *N. cucumeris* являются *Serratia marcescens* NECW30 (Bizio 1823) и *Elizabethkingia meningoseptica* (King 1959) Kim et al. 2005 из группы энтеробактерий. Микробиота *P. persimilis* существенно отлична. Наибольшую представленность имеют *S. maltophilia* PHPW29, *Serratia odorifera* (Grimont et al. 1978) и *Arthrobacter* sp. PHPS1 (Conn and Dimmick 1947). Эксперименты по обработке *P. persimilis* двумя видами бактерий из рода *Serratia* показали их контрастное влияние на параметры жизнеспособности популяции (Sumner-Kalkun et al., 2023). Обработка клещей бактерией *S. marcescens*, характерной для микробиоты других видов фитосейид, снижала выживаемость, плодовитость и активность питания, но другой вид бактерий из рода *Serratia* — *S. odorifera* из микробиоты *P. Persimilis* — действовала противоположно, проявляя свойства пробиотика для *P. persimilis*. Следует отметить, что патогенность *S. marcescens* ранее отмечалась для лабораторных популяций клещей *Galendromus* (*Galendromus*) *occidentalis* (Nesbitt 1951), у которых инфекция этой бактерией приводит к нарушению пищеварения и прилипанию клещей к субстрату (Hoy, Jeyaparakash, 2005, 2008).

Особое практическое значение для использования фитосейидных клещей как агентов биоконтроля имеют патогенные виды бактерий. В настоящее время доказана патогенность для клещей нескольких видов бактерий. Для лабораторной линии клеща *P. persimilis* был описан синдром “невосприимчивости” или non-responding (NR) syndrome, характеризующийся уменьшением размеров взрослых особей, сокращением продолжительности жизни и плодовитости клещей, а также снижением их активности в питании паутиными клещами. В ногах зараженных клещей наблюдались кристаллы.

Причиной синдрома невосприимчивости оказалась спонтанная инфекция штаммом бактерии *Acaricomes phytoseiuli* DSM 14247 (Pukall et al. 2006). Ее роль в патогенезе данного синдрома была подтверждена возможностью инфицировать клещей из нормальных линий в соответствии с постулатами Коха (Gols et al., 2007; Schütte et al., 2008).

Наличие бактерии *Oligosporidium occidentalis* ассоциировано с заболеванием клещей *Gelendromus* (*Galendromus*) *occidentalis* (Becnel et al., 2002), а фитопатогенная бактерия *Brenneria salicis* (Day 1924) Hauben et al. 1999 ассоциирована с заболеванием *N. cucumeris* (Hoy, Jeyaparakash, 2008; Pekas et al., 2017). У фитосейидных клещей обнаружены широко распространенные среди видов членистоногих внутриклеточные бактерии *Wolbachia*, *Cardinium* и *Spiroplasma* (Enigl, Schausberger, 2007; Wu, Hoy, 2012; Famah et al., 2014). В настоящее время нет данных об облигатности симбиоза каких-либо штаммов бактерий из этой группы и фитосейидных клещей. Вероятно, симбиоз имеет факультативный характер. Наличие этих бактерий может быть бессимптомным и часто ассоциировано со сдвигом соотношения полов в пользу самок и с цитоплазматической несовместимостью, обнаруживаемой при скрещивании линий с разным инфекционным статусом (Wu, Hoy, 2012).

В данном сообщении мы впервые для популяций фитосейидных клещей, используемых в практике защиты растений в России, приводим данные метабаркодирования их микробиоты. Под микробиотой мы понимаем совокупность видов бактерий, определяемых по нуклеотидной последовательности бактериального гена 16S rRNA. В работе изложены результаты эксперимента по оптимизации микробиоты популяции *N. californicus* путем последовательной обработки клещей антибиотиком (тетрациклином) и пробиотической бактерией *Bacillus subtilis* (Ehrenberg 1835) Cohn 1872 с целью оптимизации технологии разведения хищного клеща и повышения эффективности его применения для контроля паутинных клещей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Линии клещей *Neoseiulus californicus*

Хищные клещи *N. californicus* для данного исследования были получены из коллекции Всероссийского научно-исследовательского института фитопатологии (Glinushkin et al., 2019) и разводилась в культуре на кормовых паутинных клещах *T. urticae*. Культуру *N. californicus* выращивали при температуре 25°C, относительной влажности воздуха 90% и продолжительности светового дня 20 часов. Для проведения экспериментов

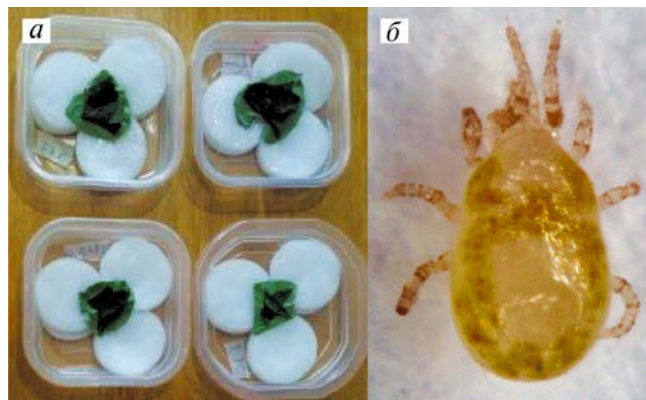


Рис. 1. Экспериментальная установка для разведения лабораторных линий *N. californicus*: а — плоты листьев фасоли, которые заражены паутинными клещами и на которых в контролируемых условиях питаются клещи *N. californicus*; б — самка *N. californicus*, в центре тела просвечивает созревающее яйцо. Фотография Ю.И. Мешкова.

в контролируемых условиях использовались плоты, в которых клещи питались на листьях фасоли, окруженных водой, что предотвращало рассеивание клещей (рис. 1а).

На каждый плот помещали по 10 самок *N. californicus*. Кормление *N. californicus* проводили на 3-й и 5-й дни, помещая на лист фасоли паутинных клещей. Количество клещей подсчитывали через 7 дней после начала эксперимента, что соответствует жизненному циклу *N. californicus* от яйца до имаго. Мы получили линию клещей *N. californicus* BioDefence2 от единственной оплодотворенной самки и производную линию с оптимизированной микробиотой BioDefence3. Линия BioDefence2 служила контрольной группой в эксперименте по оптимизации микробиоты линии BioDefence3.

Оптимизацию микробиоты проводили последовательной обработкой линии клещей тетрациклином для устранения патогенных бактерий и затем обработкой пробиотическими бактериями *B. subtilis* для восстановления жизнеспособности линии клещей. Для обработки тетрациклином использовался тетрациклин гидрохлорид для микробиологии от фирмы "Helicon" (<https://www.helicon.ru/catalog/reagenty/kultivirovanie-kletok/antibiotiki/tetratsiklina-gidrokhlord-art-srl-38614/>). Концентрированный раствор 30 мг/мл получали в 70% спирте и разводили водой в 10 раз непосредственно перед опрыскиванием листьев фасоли с культурой паутинных клещей. Непосредственная обработка *N. californicus* тетрациклином невозможна, так как опрыскивание раствором антибиотика вызывает их гибель. Для обработки *N. californicus* тетрациклином мы использовали паутинных клещей, резистентных к опрыскиванию раствором тетрациклина

и выращенных на обработанных антибиотиком листьях фасоли. Концентрацию тетрациклина подбирали экспериментально для каждой партии тетрациклина в предварительных опытах с последовательными двукратными разведениями основного раствора антибиотика. Концентрация тетрациклина в два раза меньшая, чем токсичная доза, вызывающая частичную гибель лабораторной популяции *N. californicus*, была выбрана для опыта. Через сутки после обработки листа фасоли использовали для загрузки плотов хищными клещами или для подкормки клещей на плотках. Для получения обработанной тетрациклином линии, клещи проходили весь жизненный цикл от яйца до яйца на обработанных тетрациклином листьях. Для этого родителей удаляли после откладки яиц, а клещей, вышедших из яиц, дорастивали на листьях, обработанных тетрациклином, до взрослой стадии. Через 7 дней поколение клещей *N. californicus*, выросшее на обработанных тетрациклином листьях, собирали и переносили на плоты, не обработанные тетрациклином, но опрысканные 5% раствором спор *B. subtilis* для восстановления жизнеспособности линии клещей. В качестве пробиотических бактерий мы использовали суспензию спор бактерий рода *Bacillus* производства фирмы “Chisal NV” (Belgium), поставщик в России – фирма “Пробиотика” (https://probiotica.ru/chrisal_products/stb_-_nasishenie_prostranstva/215594/). Исходный препарат “Сенная палочка”, являющийся суспензией спор бактерий с концентрацией 5×10^7 живых бактерий в одном миллилитре, разводили стерильной водой перед опытом в 20 раз для активации бактерий и опрыскивали листья с клещами ежедневно. После откладки яиц родителей удаляли, и поколение клещей, выросшее на листьях с пробиотическими бактериями, вели далее как производную линию BioDefence3. Культивирование линии BioDefence3 вели при ежедневном опрыскивании пробиотическими бактериями. Всего для выделения суммарной ДНК было получено 30 плотов с клещами линии BioDefence2 и 30 плотов с клещами линии BioDefence3. Перед выделением суммарной ДНК клещей переносили в культуральный флакон без кормовых клещей, где они голодали в течение двух суток. Далее взрослых клещей индивидуально собирали в лизирующий раствор для выделения суммарной ДНК и определения нуклеотидной последовательности хологена линии клещей.

Выделение суммарной ДНК линии клещей и определение нуклеотидной последовательности ее хологена методом нанопорового секвенирования длинных фрагментов ДНК

Высокомолекулярную ДНК для нанопорового секвенирования выделяли с помощью классического фенол-хлороформного метода с Протеиназой К, модифицированного для выделения высокомолекулярной ДНК. Примесь РНК удаляли обработкой

рибонуклеазой T1. Качество и чистоту выделенной ДНК оценивали с помощью спектрофотометра NanoDrop (Thermo Scientific). Концентрацию ДНК определяли с помощью флуорометра Qubit (Invitrogen) и наборов реагентов (Qubit dsDNA HS Assay Kit, Invitrogen). Заключительный этап выделения высокомолекулярной ДНК проводили на магнитных шариках с использованием буфера для больших фрагментов (LFB) из набора SQK-LSK110 (Oxford Nanopore Technologies). Для подготовки библиотеки концы молекул ДНК достраивались, а затем лигировались с адаптерами с помощью модуля NEBNext Companion Module. Библиотеки для нанопорового секвенирования готовили при помощи набора SQK-LSK110 (Oxford Nanopore Technologies). Секвенирование геномной библиотеки проводилось на потоковой ячейке MinION R9.4.1 на приборе MinION нанопор секвенатор 512 каналов (Oxford Nanopore Technologies) под управлением программы MinKNOW v.5.1.0. Сохраняли риды с длиной более 200 п.н. Бейсколлинг проводили на сервере с графическим процессором при помощи программы Guppy (v6.0.1+652ffd179) (<https://github.com/asadprodhan/GPU-accelerated-guppy-basecalling>). Сборку контигов из первичных чтений вели в программе canu v.2.3 assembler (Koren et al., 2017). N50 для полученных сборок было равно 97122 п.н. для сборки BioDefence2 и 44867 п.н. для сборки BioDefence3, что говорит о достаточно хорошем качестве сборки. Качество сборки генома *N. californicus* было проверено в программе BUSCO ver. 5.4.2. (Manni et al., 2021). При оценке качества мы получили 77.1% корректно собранных генов домашнего хозяйства для BioDefence2 и 79.3% для BioDefence3. Для поиска генов использовалась программа AUGUSTUS (Stanke et al., 2006). Аннотацию собранных генов проводили в программе OrthoFinder (Emms, Kelly, 2019), которая собирает ортологичные гены в группы. Выявленные гены выравнивали на базу данных nr с помощью программы BLAST. Сборки хологена двух линий *N. californicus* BioDefence2 и BioDefence3 были размещены в базе данных GenBank. Сборки последовательностей, присоединенные к проекту BioDefence2, доступны по номеру SRR23949036. Все данные проекта зарегистрированы с номером BioProject ID PRJNA946627. Сборки последовательностей, присоединенные к проекту BioDefence3, доступны по номеру SRR26395938. Все данные проекта зарегистрированы с номером BioProject ID PRJNA1028568.

Для проведения метагеномного анализа мы извлекли из геномного проекта все последовательности прокариотического гена 16S rRNA с помощью программы Centrifuge и базу данных NCBI в качестве референса (Kim et al., 2016). Все последовательности, принадлежащие более чем одному виду бактерий, мы классифицировали как химерные и удалили их. В результате мы нашли наиболее

сходные последовательности известных видов бактерий и провели идентификацию всех видов микробиоты *N. californicus*. Каждый из идентифицированных видов бактерий характеризуется числом относящихся к нему последовательностей в геномном проекте или параметром NumReads, который является ранговой оценкой количества бактерий данного вида в микробиоте. Систематическое положение идентифицированных видов бактерий представлено в виде дерева, построенного в программе Krona (Ondov et al., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Виды бактерий, образующие микробиоту линий *N. californicus*, были определены в результате мета-баркодирования полученных хологеномов по гену 16S rRNA. В результате организм — источник полученных нуклеотидных последовательностей — был определен до вида, и получен список видов бактерий, образующих микробиоту клеща. Мы ограничились своим анализом бактериями, так как идентификация бактерий по генам 16S rRNA максимально надежна, а референсная база имеет минимальное число ошибок, по сравнению с грибами. Каждый из идентифицированных таким образом видов бактерий характеризуется числом чтений, картированных на геном, или числом numReads. Число numReads может быть использовано для ранговой оценки количества бактерий данного вида в микробиоте клеща и, следовательно, дает качественную оценку значимости этого вида бактерий для изучаемой популяции *N. californicus*. Полученная оценка не является количественной, так как бактерии с прочными клеточными стенками неизбежно будут представлены меньшим числом прочтений, чем виды бактерий с тонкими клеточными стенками из-за разницы в эффективности выделения ДНК. Тем не менее сравнение микробиоты линий BioDefence2 и BioDefence3 возможно, так как выделение ДНК из клещей этих линий проводили одним методом, и состав видов микробиоты обеих линий сходен. Сравнение видового состава микробиоты линий BioDefence2 и BioDefence3 представлено на рис. 2 и в табл. 1.

При построении диаграммы использованы первые 50 видов бактерий микробиоты каждой из линий с максимальным значением параметра NumReads. Основу микробиоты обеих линий *N. californicus* BioDefence2 и BioDefence3 составляют сапрофитные аэробные почвенные бактерии *S. maltophilia*, *Acinetobacter* sp. и энтеробактерия *Enterobacter hormaechei* (Hormaeche and Edwards 1960).

S. maltophilia — почвенная аэробная грамотрицательная, подвижная бактерия, биопленкообразователь и оппортунистический патоген человека,

высокоустойчивый к большинству антибиотиков. Эта бактерия также является компонентом микробиоты ротовой полости разводимых в террариумах видов змей (Hejnar et al., 2007). У близкородственного вида фитосейид *N. cucumeris* данный вид отмечается, но как малочисленный (Pekas et al., 2017). Напротив, *S. kloosii*, образующий основу микробиоты *N. cucumeris*, у *N. californicus* найден в небольшом количестве и только в линии BioDefence2. Так как *S. maltophilia* и *S. kloosii* относятся к одной экологической группе бактерий — почвенные сапрофиты, то, вероятно, они могут замещать друг друга у разных видов фитосейидных клещей. Вполне закономерно, что вторая по массовости группа бактерий микробиоты образована кишечными бактериями *E. hormaechei* и *E. coli*. Эти виды бактерий, предпочитающие среду с высокой концентрацией аминокислот, отражают особенности питания *N. californicus* животной пищей с высокой долей белков.

Интересно наличие в линии BioDefence2 необычной для членистоногих внутриклеточной патогенной бактерии *R. salmoninarum*, способной инфицировать рыб и распространяться в их популяциях как “горизонтально” путем инфекционной передачи между особями, так и “вертикально” через икру (Rozas-Serri et al., 2020). Также в линии BioDefence2 обнаруживается высокая численность токсин-образующей бактерии *Clostridium botulinum* (van Ermengem 1896) Bergey et al. 1923. Оптимизация микробиоты в линии BioDefence3 устраняет оба эти вида бактерий.

Сравнение микробиоты линий BioDefence2 и BioDefence3 позволяет выделить группу бактерий, обнаруживаемых в обеих линиях клещей, кроме тех, что были перечислены ранее. К ним относятся почвенные бактерии и оппортунистические патогены человека: *Pseudomonas putida* (Trevisan 1889), *Salmonella enterica* (ex Kauffmann & Edwards 1952) Le Minor & Popoff 1987), *Pantoea dispersa* (Gavini et al. 1989), *Acinetobacter baumannii* (Bouvet and Grimont 1986). Устойчивость их в микробиоте *N. californicus* возможно связана с природной устойчивостью некоторых штаммов этих бактерий к большинству антибиотиков (Yang et al., 2023).

Существенные изменения микробиоты линий BioDefence2 и BioDefence3 ставят вопрос о влиянии этих изменений на жизнеспособность и эффективность размножения клещей. Для количественного сравнения эффективности размножения клещей измеренной числом полученных клещей в стандартных опытах, линии клещей BioDefence2 и BioDefence3 культивировали параллельно в одном помещении и в одинаковых условиях, обеспечивающих оптимальную скорость роста на плотках, как описано в разделе “Материалы и методы”. Подсчеты числа клещей проводили на 7-й день эксперимента.

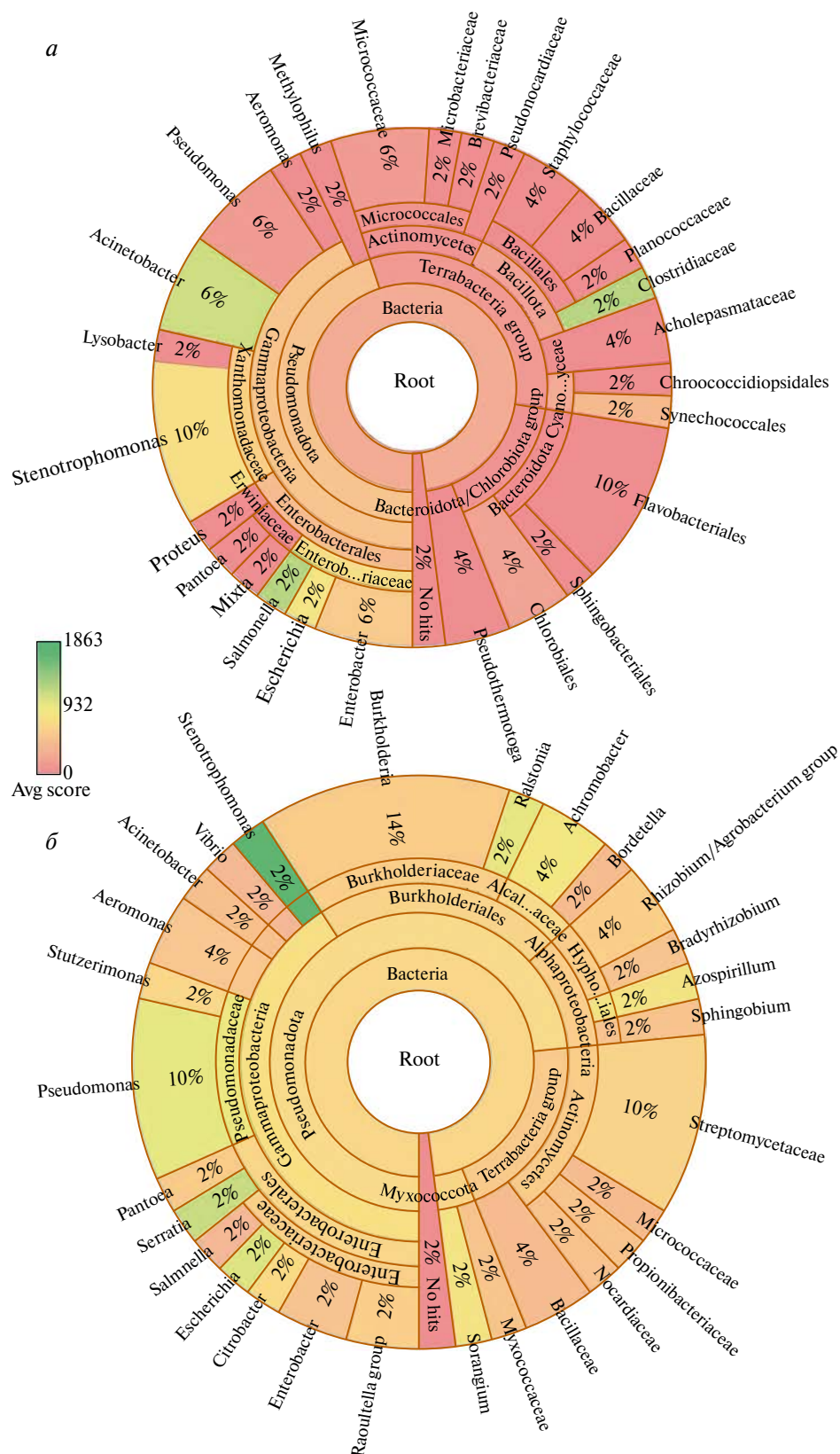


Рис. 2. Сравнение микробиоты сублиний BioDefence. Цветом обозначено число NumResds каждого из таксонов, что является ранговой оценкой количества данного вида в микробиоте. На врезке в центре представлена легенда для цветов диаграммы с соответствием цвета и числа NumResds. Числа в секторах диаграммы соответствуют числу видов бактерий: *a* – микробиота линии BioDefence2, *б* – микробиота линии BioDefence3.

Таблица 1. Сравнение микробиоты *N. californicus* линий BioDefence2 и BioDefence3

№	Группа бактерий	Бактериальная микробиота BioDefence2 (исходная линия)	Бактериальная микробиота BioDefence3 (обработанная линия)
1	Enterobacterales	<i>Enterobacter</i> sp. <i>LU1</i> <i>Enterobacter</i> sp. <i>RHBSTW-00975</i> <i>Enterobacter hormaechei</i> <i>Escherichia coli</i> <i>Salmonella enterica</i> <i>Mixta intestinalis</i> <i>Pantoea dispersa</i> <i>Proteus mirabilis</i>	<i>Klebsiella pneumoniae</i>
2			<i>Klebsiella oxytoca</i>
3			<i>Enterobacter hormaechei</i> <i>Enterobacter cloacae</i> <i>Citrobacter freundii</i> <i>Escherichia coli</i> <i>Salmonella enterica</i> <i>Serratia marcescens</i> <i>Pantoea dispersa</i>
4			
5			
6			
7			
8			
9			
10			
11			
12			
13			
14	Xanthomonadales	<i>Stenotrophomonas</i> sp. <i>ASS1</i>	<i>Stenotrophomonas maltophilia</i>
15		<i>Stenotrophomonas</i> sp. <i>WZN-1</i>	
16		<i>Stenotrophomonas</i> sp. <i>PAMC25021</i>	
17		<i>Stenotrophomonas maltophilia</i>	
18		<i>Stenotrophomonas maltophilia</i> <i>R551-3</i>	
19		<i>Lysobacter</i> sp. <i>HDW10</i>	
20	Pseudomonadales	<i>Pseudomonas putida</i> <i>Pseudomonas alkylphenolica</i> <i>Pseudomonas</i> sp. <i>S1-A32-2</i> <i>Acinetobacter johnsonii</i> <i>Acinetobacter johnsonii</i> <i>XBB1</i> <i>Acinetobacter baumannii</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>
21			<i>Pseudomonas protegens</i>
22			<i>Pseudomonas aeruginosa</i>
23			<i>Pseudomonas chlororaphis</i>
24			<i>Pseudomonas putida</i>
25			<i>Pseudomonas stutzeri</i>
26			<i>Acinetobacter baumannii</i>
27			
28			
29			
30			
31	Aeromonadales	<i>Aeromonas caviae</i>	<i>Aeromonas hydrophila</i>
32			<i>Aeromonas veronii</i>
33			
34	Vibrionales		<i>Vibrio parahaemolyticus</i>
35	Burkholderiales		<i>Burkholderia cenocepacia</i>
36			<i>Burkholderia cepacia</i>
37			<i>Burkholderia multivorans</i>
38			<i>Burkholderia ubonensis</i>
39			<i>Burkholderia gladioli</i>
40			<i>Burkholderia gladioli</i> pv. <i>gladioli</i>
41			<i>Burkholderia pseudomallei</i>
42			<i>Ralstonia solanacearum</i>
43			<i>Achromobacter denitrificans</i>
44			<i>Achromobacter xylosoxidans</i>
45			<i>Bordetella hinzii</i>

Таблица 1 (окончание).

№	Группа бактерий	Бактериальная микробиота BioDefence2 (исходная линия)	Бактериальная микробиота BioDefence3 (обработанная линия)
46	Nitrosomonadales	<i>Methylophilus</i> sp. TWE2	
47	Hyphomicrobiales		<i>Agrobacterium tumefaciens</i>
48			<i>Rhizobium leguminosarum</i>
49			<i>Bradyrhizobium diazoefficiens</i>
50	Rhodospirillales		<i>Azospirillum brasilense</i>
51	Sphingomonadales		<i>Sphingobium yanoikuyae</i>
52	Actinomycetia	<i>Renibacterium salmoninarum</i>	
53		<i>Renibacterium salmoninarum</i> ATCC33209	
54		<i>Neomicrococcus aestuarii</i>	
55		<i>Leucobacter denitrificans</i>	
56		<i>Brevibacterium</i> sp. WO024	
57		<i>Amycolatopsis methanolica</i> 239	
58			<i>Streptomyces lydicus</i>
59			<i>Streptomyces albus</i>
60			<i>Streptomyces venezuelae</i>
61			<i>Streptomyces lincolnensis</i>
62			<i>Micrococcus luteus</i>
63			<i>Cutibacterium acnes</i>
64			<i>Rhodococcus ruber</i>
65	Bacillales	<i>Staphylococcus succinus</i>	
66		<i>Staphylococcus kloosii</i>	
67		<i>Peribacillus simplex</i> NBRC15720 = DSM 1321	
68		<i>Oceanobacillus</i> sp. 160	
69		<i>Kurthia</i> sp. 11kri321	
70			<i>Bacillus cereus</i>
71			<i>Bacillus thuringiensis</i>
72	Myxococcales		<i>Myxococcus xanthus</i>
73			<i>Sorangium cellulosum</i>
74	Eubacteriales	<i>Clostridium botulinum</i>	
75	Acholeplasmatales	<i>Acholeplasma palmae</i>	
76		<i>Acholeplasma axanthum</i>	
77	Chroococcidiopsidales	<i>Chroococcidiopsis thermalis</i> PCC7203	
78	Synechococcales	<i>Synechococcus</i> sp. JA-3–3Ab	
79	Flavobacteriales	<i>Chryseobacterium glaciei</i>	
80		<i>Chryseobacterium</i> sp. G0201	
81		<i>Chryseobacterium indoltheticum</i>	
82		<i>Chryseobacterium carnipullorum</i>	
83		<i>Fluviicola taffensis</i> DSM 16823	
84	Sphingobacteriales	<i>Sphingobacterium</i> sp. B29	
85	Chlorobiaceae	<i>Pelodictyon phaeoclathratiforme</i> BU-1	
86		<i>Chlorobium phaeobacteroides</i> DSM 266	
87	Thermotogales	<i>Pseudothermotoga hypogea</i> DSM 11164 = = NBRC106472	
88		<i>Pseudothermotoga thermarum</i> DSM 5069	

Примечания. В сравнение включены первые 50 видов бактерий с максимальным значением параметра NumReads. Патогенные и образующие токсин виды бактерий из состава микробиоты линии BioDefence2 выделены жирным шрифтом.

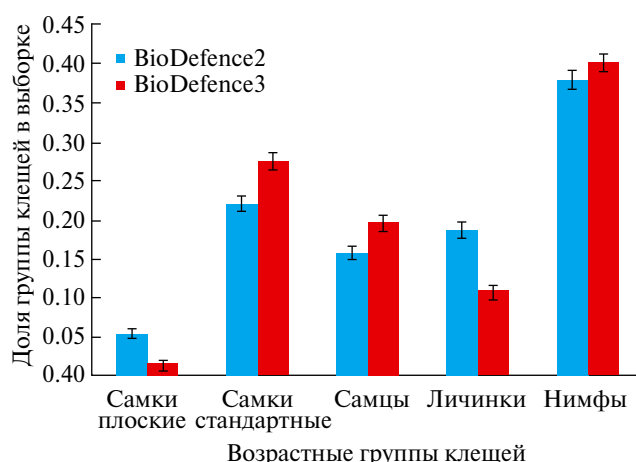


Рис. 3. Демографическая структура клещей в линиях BioDefence2 и BioDefence3 на 7-й день эксперимента. Синим цветом показана линия BioDefence2, красным цветом — линия BioDefence3. Отрезками указаны 95% доверительные интервалы ошибки доли. По вертикальной оси — доля группы клещей во всей выборке. По горизонтальной оси — группы клещей. Суммированы данные 30 повторностей эксперимента на листовых вырезках для каждой из линий. Всего получено 1576 клещей всех возрастов линии BioDefence2 и 1967 клещей линии BioDefence3.

Выявлено достоверное увеличение числа полученных клещей линии BioDefence3 по сравнению с контрольной линией BioDefence2 (рис. 3).

Для характеристики жизнеспособности опытной и контрольной популяций мы оценивали внешний вид самок по двухбалльной шкале. Нормальные активно питающиеся самки имеют вздутое тело, причем степень вздутия увеличивается у самок, несущих яйца (рис. 1б). Помимо нормальных самок в популяции всегда есть некоторое количество вялых самок с плоским телом, которые практически не питаются. Причин этого явления может быть много, но одной из вероятных причин может быть наличие патогенных видов бактерий, вызывающих отравление клещей. На основании визуального наблюдения мы разделили всех самок на плоских и нормальных. Наблюдаются достоверное снижение доли плоских самок с 20% в контрольной группе до 6% в линии BioDefence3 и увеличение числа полученных в эксперименте взрослых клещей, как самцов, так и самок (рис. 3). Результаты количественных подсчетов роста популяции в контролируемых условиях эксперимента свидетельствуют об эффективности двойной последовательной обработки популяции клеща тетрациклином и пробиотиком *B. subtilis* для стабилизации размножения культуры *N. californicus*.

Данные геномного секвенирования позволяют провести генетическую идентификацию линий клещей. Для этого мы извлекли из полученных геномов линий BioDefence2 и BioDefence3 последовательности гена 18S rRNA и провели их сравнительный анализ. Как и ожидалось, нуклеотидная последовательность гена 18S rRNA длиной 1181 п.о. идентична у линий BioDefence2 и BioDefence3 и отличается от генетически охарактеризованных линий *N. californicus* уникальными нуклеотидными заменами. Наибольшее сходство полученных нами последовательностей наблюдается с последовательностями гена 18S rRNA *N. californicus*, опубликованными в работе (Sonoda et al., 2012). Различия ограничены точковыми мутациями. Замены G на A наблюдаются в позициях 134, 302 и 1045 при сравнении с генотипами изолятов 89NcSPN1, 02NcaCI и 87NcFT1 соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данном сообщении мы приводим результаты метабаркодирования микробиоты *N. californicus* по гену 16S rRNA и сравнительного анализа изменений микробиоты двух полученных нами линий *N. californicus* BioDefence2 и BioDefence3 в результате обработки тетрациклином и пробиотическими бактериями *B. subtilis*. Ранее метабаркодирование микробиоты *N. californicus* было проведено в работе Мерлина с соавторами (Merlin et al., 2023). В ней было показано, что основу микробиоты *N. californicus* составляют бактерии из родов *Stenotrophomonas*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Enterococcus*, *Bacillus*, *Paenibacillus*. Совпадение с нашими данными наблюдается в случае *Stenotrophomonas*, *Pseudomonas* и *Bacillus*. Эти бактерии наиболее вероятно являются обязательными компонентами микробиоты *N. californicus*, и среди них можно ожидать наличия пробиотических штаммов, повышающих жизнеспособность популяции клещей и защищающих их от патогенных и условно патогенных микроорганизмов. Аналогичный результат недавно был получен при изучении микробиоты *P. persimilis* (Sumner-Kalkun et al., 2023). В составе микробиоты *P. persimilis* была обнаружена бактерия *S. odorifera*, а затем были показаны пробиотические свойства найденного штамма для клеща *P. persimilis*.

Наличие в микробиоте *N. californicus* бактерий, известных образователей токсинов, позволяет предполагать, что в настоящее время состав микробиоты культуры *N. californicus* не является оптимальным. Для оптимизации микробиоты клещей необходимы удаление патогенных видов бактерий и замена их на пробиотические виды бактерий.

В данной работе мы показали возможность улучшения параметров материнских культур *N. californicus*, выращенных на паутином клеще *T. urticae*. Устранение чувствительной к тетрациклину микрофлоры клещей и модуляция микробиоты *N. californicus* путем обработки популяции пробиотической бактерией *Bacillus subtilis* приводят к увеличению скорости роста популяции *N. californicus* и снижению доли неактивных клещей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ имеющейся литературы показывает, что жизнеспособность и эффективность применения популяций фитосейидных клещей как агентов биоконтроля в значительной степени зависит от состава микробиоты линии. Без необходимого контроля популяция клещей быстро накапливает патогенные виды бактерий в составе своей микробиоты и становится неэффективной как агент биоконтроля. Субклонирование популяции путем получения линии от одной самки является эффективным методом устранения патогенных микроорганизмов. Вторым подходом к повышению эффективности применения фитосейидных клещей является моделирование микробиоты системы: “фитосейидный клещ — кормовой клещ” на стадии лабораторного разведения. В представленной работе мы применили оба подхода для оптимизации микробиоты популяции клещей искусственного разведения *N. californicus*. Клещи полученной нами линии BioDefence3 очищены от патогенных бактерий *R. salmoninarum* и *C. botulinum*. Удаление бактерий, продуцирующих токсины, коррелирует с уменьшением доли “неэффективных” самок, что указывает на перспективность предложенного подхода для поддержания жизнеспособности популяций *N. californicus*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (РНФ), грант 22-24-00727.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akyazi R., Liburd O.E., 2019. Biological Control of the Twospotted Spider Mite (Trombidiformes: Tetranychidae) with the Predatory Mite *Neoseiulus californicus* (Mesostigmata: Phytoseiidae) in Blackberries // Florida Entomologist. V. 102. P. 373–381. <https://doi.org/10.1653/024.102.0217>
- Andrianov B.V., 2022. Bacterial Symbionts and Pathogens in Populations of Phytoseiidae Mites (Phytoseiidae, Mesostigmata) // Biology Bulletin Reviews. V. 12. P. S78–S84. <https://doi.org/10.1134/S2079086422070027>
- Becnel J.J., Jeyaprakash A., Hoy M.A., Shapiro A., 2002. Morphological and molecular characterization of a new microsporidian species from the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Acari, Phytoseiidae) // Journal of Invertebrate Pathology. V. 79. № 3. P. 163–172. [https://doi.org/10.1016/s0022-2011\(02\)00032-0](https://doi.org/10.1016/s0022-2011(02)00032-0)
- Breeuwer J.A.J., Jacobs G., 1996. *Wolbachia*: intracellular manipulators of mite reproduction // Experimental and Applied Acarology. V. 20. P. 421–434.
- Emms D.M., Kelly S., 2019. OrthoFinder: phylogenetic orthology inference for comparative genomics // Genome Biology. V. 20. P. 238. <https://doi.org/10.1186/s13059-019-1832-y>
- Enigl M., Schausberger P., 2007. Incidence of the endosymbionts *Wolbachia*, *Cardinium* and *Spiroplasma* in phytoseiid mites and associated prey // Experimental and Applied Acarology. V. 42. P. 75–85. <https://doi.org/10.1007/s10493-007-9080-3>
- Famah S.N., Hanna R., Breeuwer J.A., et al., 2014. The endosymbionts *Wolbachia* and *Cardinium* and their effects in three populations of the predatory mite *Neoseiulus paspalivorus* // Experimental and Applied Acarology. V. 64. P. 207–221. <https://doi.org/10.1007/s10493-014-9820-0>
- Glinushkin A.P., Yakovleva I.N., Meshkov Y.I., 2019. The impact of pesticides used in greenhouses, on the predatory mite *Neoseiulus californicus* (parasitiformes, phytoseiidae) // Rossiiskaia selskokhoziaistvennaia nauka. V. 3. P. 32–34. <https://doi.org/10.31857/S2500-26272019332-34>
- Gols R., Schutte C., Stouthamer R., et al., 2007. PCR-based identification of the pathogenic bacterium, *Acaricomes phytoseiuli*, in the biological control agent *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) // Biological Control. V. 42. P. 316–325. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.06.001>
- Hejnar P., Bardon J., Sauer P., Kolár M., 2007. *Stenotrophomonas maltophilia* as a part of normal oral bacterial flora in captive snakes and its susceptibility to antibiotics // Veterinary Microbiology. V. 121. P. 357–362. <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2006.12.026>
- Hoy M., Jeyaprakash A., 2005. Microbial diversity in the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Acari:

- Phytoseiidae) and its prey, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) // *Biological Control*. V. 32. P. 427–441. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.12.012>
- Hoy M.A., Jeyaprakash A., 2008. Symbionts, including pathogens, of the predatory mite *Metaseiulus occidentalis*: current and future analysis methods // *Experimental and Applied Acarology*. V. 46. P. 329–347. <https://doi.org/10.1007/s10493-008-9185-3>
- Johanowicz D.L., Hoy M.A., 1996. *Wolbachia* in a Predator–Prey System: 16S Ribosomal DNA Analysis of Two Phytoseiids (Acari: Phytoseiidae) and Their Prey (Acari: Tetranychidae) // *Annals of the Entomological Society of America*. V. 89. P. 435–441. <https://doi.org/10.1093/aesa/89.3.435>
- Kim D., Song L., Breitwieser F.P., Salzberg S.L., 2016. Centrifuge: rapid and sensitive classification of metagenomic sequences // *Genome Research*. V. 12. P. 1721–1729. <https://doi.org/10.1101/gr.210641.116>
- Koren S., Walenz B.P., Berlin K., Miller J.R., Bergman N.H., Phillippy A.M., 2017. Canu: scalable and accurate long-read assembly via adaptive k-mer weighting and repeat separation // *Genome Research*. V. 27. P. 722–736. <https://doi.org/10.1101/gr.215087.116>
- Manni M., Berkeley M.R., Seppey M., Simao F.A., Zdobnov E.M., 2021. BUSCO Update: Novel and Streamlined Workflows along with Broader and Deeper Phylogenetic Coverage for Scoring of Eukaryotic, Prokaryotic, and Viral Genomes // *Molecular Biology and Evolution*. V. 38. P. 4647–4654. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab199>
- Merlin B.L., Moraes G.J., Cônsoli F.L., 2023. The Microbiota of a Mite Prey-Predator System on Different Host Plants Are Characterized by Dysbiosis and Potential Functional Redundancy // *Microbial Ecology*. V. 85. P. 1590–1607. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-02032-6>
- Ondov B.D., Bergman N.H., Phillippy A.M., 2011. Interactive metagenomic visualization in a Web browser // *BMC Bioinformatics*. V. 12. P. 385. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-385>
- Pekas A., Palevsky E., Sumner J.C. et al., 2017. Comparison of bacterial microbiota of the predatory mite *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) and its factitious prey *Tyrophagus putrescentiae* (Acari: Acaridae) // *Scientific Reports*. V. 7. P. Article № 2. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00046-6>
- Rozas-Serri M., Lobos C., Correa R., et al., 2020. Atlantic Salmon Pre-smolt Survivors of *Renibacterium salmoninarum* Infection Show Inhibited Cell-Mediated Adaptive Immune Response and a Higher Risk of Death During the Late Stage of Infection at Lower Water Temperatures // *Frontiers in Immunology*. V. 11. Article № 13787. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2020.01378>
- Sanchez N.E., Greco N.M., Cedola C.V., 2008. Biological Control by *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae). In: Capinera J.L. (eds) *Encyclopedia of Entomology*. Dordrecht: Springer. P. 493–495. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_319
- Schütte C., Gols R., Kleespies R.G., Poitevin O., Dicke M., 2008. Novel bacterial pathogen *Acaricomes phytoseiuli* causes severe disease symptoms and histopathological changes in the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari, Phytoseiidae) // *Journal of Invertebrate Pathology*. V. 2. P. 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.03.006>
- Sonoda S., Kohara Y., Sizingerile, Toyoshima S., Kishimoto H., Hinomoto N., 2012. Phytoseiid mite species composition in Japanese peach orchards estimated using quantitative sequencing // *Experimental and Applied Acarology*. V. 56. № 1. P. 9–22. <https://doi.org/10.1007/s10493-011-9485-x>
- Stanke M., Keller O., Gunduz I., Hayes A., Waack S., Morgenstern B., 2006. AUGUSTUS: ab initio prediction of alternative transcripts. *Nucleic Acids Research*. V. 34. № 2. P. 435–439. <https://doi.org/10.1093/nar/gkl200>
- Sumner-Kalkun J.C., Baxter I., Perotti M.A., 2023. Bacterial microbiota of three commercially mass-reared predatory mite species (Mesostigmata: Phytoseiidae): pathogenic and beneficial interactions // *Frontiers in Arachnid Science*. V. 2. Article № 1242716. <https://doi.org/10.3389/frchs.2023.1242716>
- Weeks A.R., Velten R., Stouthamer R., 2003. Incidence of a new sex-ratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods // *Proceedings of the Royal Society B.V.* 270. P. 1857–1865. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2425>
- Wu K., Hoy M.A., 2012. *Cardinium* is associated with reproductive incompatibility in the predatory mite *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) // *Journal of Invertebrate Pathology*. V. 110. P. 359–365.
- Yang W., Yi Y., Xia Bo, 2023. Unveiling the duality of *Pantoea dispersa*: A mini review // *Science of The Total Environment*. V. 873. Article № 162320. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162320>

METAGENOMIC ANALYSIS OF THE MICROBIOTA OF A LABORATORY MITE POPULATION OF *NEOSEIULUS CALIFORNICUS* (MESOSTIGMATA, PHYTOSEIIDAE) AND THE OPTIMISATION OF MICROBIOTA COMPOSITION TO IMPROVE MITE BREEDING EFFICIENCY

B.V. Andrianov^{1,*}, L.A. Uroshlev^{1,}, O.V. Vasilenko^{2,***}, Y.I. Meshkov^{3,****}**

¹ Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119333 Russia

² All-Russia Collection of Microorganisms, G.K. Skryabin Institute of the Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Pushchino Scientific Center for Biological Research, Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia

³ All-Russia Scientific Research Institute of Phytopathology, Moscow Oblast, Odintsovsky District, Bolshiye Vyazyomy, 143050 Russia

* e-mail: andrianovb@mail.ru

** e-mail: leoniduroshlev@gmail.com

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

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

Experimental modelling of the microbiota of a biocontrol population of the predatory mite, *Neoseiulus californicus* bred on the spider mite, *Tetranychus urticae* was carried out to both eliminate bacterial pathogens and increase the viability of the mite line. We produced an isofemale line of *N. californicus* BioDefence2 and a derived line with an optimised microbiota BioDefence3. The microbiota was optimised by a sequential treatment of the mite line with tetracycline to eliminate pathogenic bacteria, followed by a treatment with the probiotic bacterium, *Bacillus subtilis* to restore the viability of the mite line. The microbiotas of the BioDefence2 and BioDefence3 mite lines were compared using metagenomic 16S rRNA gene data. The metagenomic data were extracted from the hologenomes of the mite lines obtained through Oxford Nanopore long read sequencing. The bacterial species comprising the microbiotas of the original and optimised mite lines were identified. The saprophytic soil bacteria, *Stenotrophomonas maltophilia*, *Acinetobacter johnsonii* and *Enterobacter hormaechei*, also known as opportunistic human pathogens, form the basis of the *N. californicus* microbiota. The optimization of the microbiota eliminates the intracellular bacterium, *Renibacterium salmoninarum*, a well-known fish pathogen. The effect of mite microbiota optimisation on the viability of the biocontrol population of *N. californicus* is discussed. The results obtained may provide a basis for improving the technology of *N. californicus* rearing.

Keywords: Phytoseiidae, microbiota, probiotic bacteria, 16S rRNA gene, metabarcoding

FIRST RECORD OF ZOANTHARIA IN THE BLACK SEA: *ISOZOANTHUS* CF. *SULCATUS* REARED FROM PLANULAE

© 2024 Ulyana V. Simakova^a, Andrey A. Prudkovsky^b, Tatiana S. Lebedeva^c,
Alexandra E. Smorygo^d, Viktoria N. Moskalenko^a, Tina N. Molodtsova^{a,*}

^a Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, 36 Nakhimovsky prospekt, Moscow, 117218 Russia

^b Invertebrate Zoology Department, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1–12, Moscow, 119234 Russia

^c Embryology Department, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1–12, Moscow, 119234 Russia

^d Université libre de Bruxelles, Avenue Franklin Roosevelt 50, 1050, Bruxelles, Belgium

*e-mail: tina@ocean.ru

Received November 24, 2023

Revised December 01, 2023

Accepted December 11, 2023

The first record of a species from the order Zoantharia in the Black Sea is given. Zoantharians were successfully reared from planktonic larvae collected in a single planktonic net haul conducted in shallow coastal waters of the Golubaya Bay, Gelendzhik area, Caucasus. The larvae were subsequently settled in a small glass container and resulting colonies were maintained in an aquarium with a salinity level of 18 psu for approximately nine months, but in June 2018 all colonies died due to uncontrolled bloom of filamentous algae. The presence of symbiotic algae of the family Symbiodiniaceae in tissues of colonies is shown. Phylogenetic analysis using mitochondrial (COI) markers revealed a high degree of similarity between the Black Sea zoantharian and *Isozoanthus sulcatus* (Gosse 1860) from European seas.

Keywords: Parazoanthidae, shallow waters, Golubaya Bay, Caucasus

DOI: 10.31857/S0044513424030029, **EDN:** VNYUSA

Zoantharia is an order within hexacorallian Anthozoa (Sinniger et al., 2008), comprising primarily colonial species with polyps characterized by two rows of tentacles, a single siphonoglyph, and presence of incrustations in their body walls (Low et al., 2016). The incrustations pose challenges when applying traditional morphological identification methods. Consequently, in recent years, molecular barcoding has emerged as an approach broadly used within Zoantharia for species identification and phylogenetic reconstructions (Sinniger et al., 2008; Fujii, Reimer, 2013; Low et al., 2016).

Despite zoantharians being found in many marine ecosystems from Arctic to Antarctic (Low et al., 2016), they have never been documented in the Black Sea. In September 2017, hundreds of early cnidarian larvae were collected in a planktonic net haul taken from the pier of the Southern Branch of the Shirshov Institute of Oceanology of Russian Academy of Sciences (SO IO RAS), Golubaya (Blue) Bay, NW Black Sea. Initially regarded as juvenile actinarians, settled larvae were left unattended in a glass container in a sea water aquarium. Within a few weeks, settled larvae unexpectedly developed into small colonies exhibiting the characteristic appearance of zoantharians (two rings of tentacles,

colonial growth form). The primary objective of our work was to document the first record of Zoantharia in the Black Sea and to provide preliminary description and identification.

MATERIAL AND METHODS

Zoanthid larvae (several hundred) were collected from a haul of a simple Apstein plankton net (max diameter 50 cm, mesh size 100 µm) taken from the pier of SO IO RAS, 44°34.5'N, 37°58.7'E (15 km northwest of Gelendzhik, NW Black Sea). Twenty larvae were fixed in 2.5% glutaraldehyde/0.1 M cacodylate buffer (pH 7.2). Remaining larvae were transported alive in a Falcon tube filled with filtered seawater to the Invertebrate Zoology Department at Lomonosov Moscow State University. The larvae were kept in a glass container with mesohaline salinity water at ambient temperature (18 psu, 18 °C), where some of planulae have settled. Settled larvae in the same glass container were transferred into a sea water aquarium where they were maintained at the same conditions (18 psu, 18 °C) for several months. In April and June 2018, polyps were sampled from three largest colonies and fixed

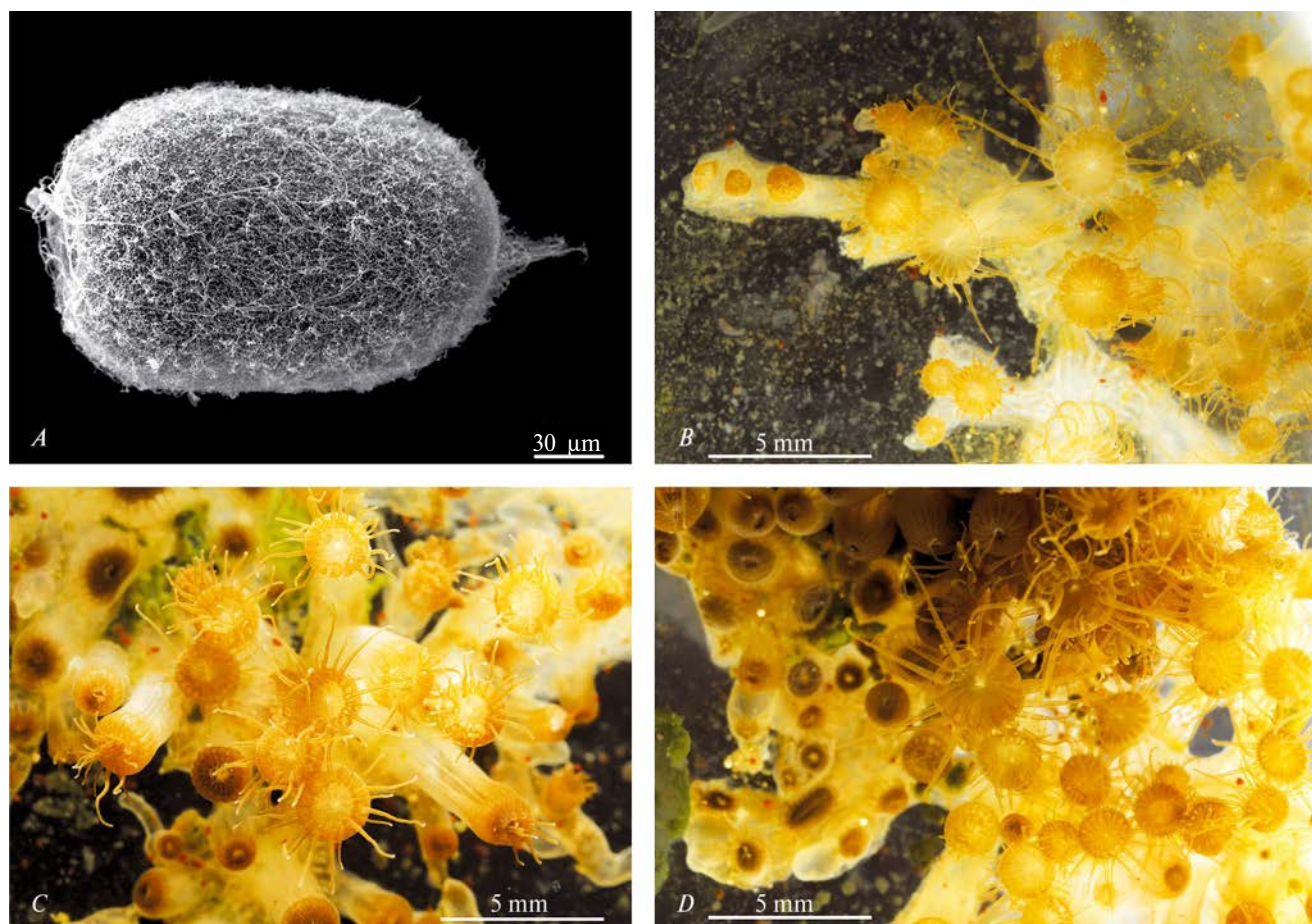


Fig. 1. *Isozoanthus* cf. *sulcatus* from the Black Sea: A – Planula, SEM; B–D – Close-ups of colonies reared in aquarium.

in 96% ethanol for DNA analysis. In addition, we used 96% ethanol fixed fragment of *Isozoanthus sulcatus* (Gosse 1860) from the Plymouth area (UK) ~55 km from the type locality.

For SEM (scanning electron microscopy) observations, the larvae fixed in glutaraldehyde were dehydrated in an increasing ethanol series, critical point dried with CO₂, mounted on aluminum stubs, coated with an Au-Pd mixture and examined using a CAM SCAN S-2 (Cambridge Instruments, Cambridgeshire, UK) of the Shared Facilities center “Electron Microscopy for Life Sciences” at Lomonosov Moscow State University.

Genomic DNA was extracted from 96% ethanol fixed specimens. Fragments were exsiccated at 60 °C before lysis and genomic DNA was extracted using LumiPure kit from AnySample (Lumiprobe) according to the manufacturer’s recommendations. PCR amplification was accomplished for the mitochondrial COI sequenced with universal primers jgHCO2198 and jgLCO1490 (Geller et al., 2013) using HS-ScreenMix kit (Evrogen) according to the manufacturer’s protocol. The resulting PCR product was sequenced with same primers using ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 on Applied Biosystems

(Foster City, CA, USA) DNA Analyzer 3500 ABI. Sequences of *Isozoanthus sulcatus* (OR785060) and *I. cf. sulcatus* (OR785057, OR785058, OR785059) generated in the study were deposited in the NCBI database. Additional sequences of species representing several families of Zoantharia were obtained from NCBI (GenBank) database (Benson et al., 2012). Sequences were aligned using the MAFFT v7.450 (Katoh, Standley, 2013) with the manual check and correction.

For phylogenetic reconstructions we employed the Maximum Likelihood (ML) method implemented in the IQ-TREE 1.6.12 software (Nguyen et al., 2015). To assess branch support we used ultrafast bootstrap (Hoang et al., 2018) approximation (UFboot) and the SH-like approximate likelihood ratio test (SH-aLRT) (Guindon et al., 2010) with 10000 bootstrap replicates. The substitution model was chosen according to the Bayesian information criterion (BIC) with the help of the ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017) implemented in the IQ-TREE software. Obtained phylogenetic trees were visualized with the help of ITOL v.6.7.5 (Letunic, Bork, 2021).

To test the presence of Symbiodiniaceae in specimens of *Isozoanthus sulcatus* from Plymouth (1) and *I. cf. sulcatus* from the Black Sea (3) we used specific primers and protocols developed by Manning and Gates (2008) for Symbiodiniaceae (*Symbiodinium* on original paper). The results of PCR were visualized with 2% agarose gel.

RESULTS AND DISCUSSION

The larvae were elongated ciliary planulae, 0.3 mm in length, with a cluster of longer cilia forming an apical tuft at the aboral pole (Fig. 1A). The vast majority of larvae settled in a small glass container and developed into small anemone-like polyps. The polyps were left unattended, and in few weeks settled polyps developed into small colonies few millimeters across comprised of flat horizontal stolons bearing diminutive cylindrical polyps. Each polyp had a small number (18–21) of alternating longer and shorter tentacles arranged in two rings distinguishable by their size and position. Siphonoglyph was not detected. Measured stolons were 1.2–2.0 mm

in width, with 3–5 polyps per 1 cm. At thinner stolons (up to 1.5 mm) polyps were arranged in one row, and in two rows and more on thicker (1.5–2.0 mm) ones. In the middle of colonies, most of stolons were interconnected and fused, and polyps were denser set. By April–May 2018, larger irregularly shaped colonies reached a size up to 55–60 mm across.

The larger polyps were 3–4 mm high, with an oral disk up to 1.5–2.5 mm in diameter. Tentacles of undisturbed, fully expanded polyps reached up to 2.5–4 mm, with basal diameter 0.2–0.25 mm (Fig. 1B–1D). By May 2018, in the grown colonies brownish-green globular bodies were clearly visible within the polyp walls, oral disks, and tentacles, giving the tissues a brownish color (Fig. 1B–1D). Small growing polyps (<1 mm in diameter) in the distal part of stolons were almost transparent (Fig. 1B). Same structures have been seen observed at early developmental stages (planulae and settled larvae). Based on PCR with Symbiodiniaceae-specific primers (Manning, Gates, 2008), we consider these structures to be symbiotic algae of the family Symbiodiniaceae.

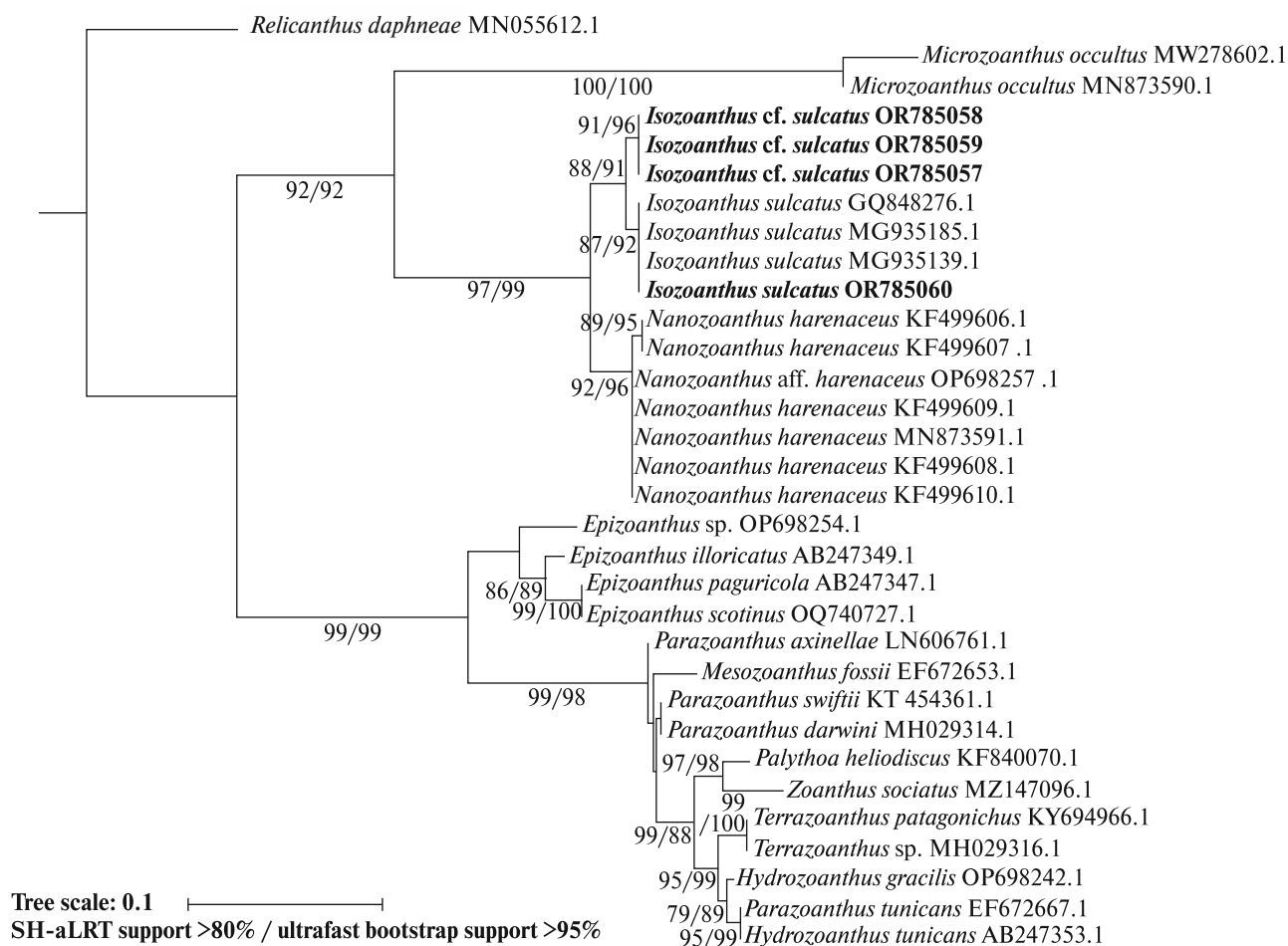


Fig 2. The ML Phylogenetic tree COI gene (658 bp). Only reliable supports values (SH-aLRT/UFboot greater than or equal to 80/95%) are shown. Data generated in our study are marked in bold.

A specific PCR product was obtained for two of three zoantharian specimens from the Black Sea and *Isozoanthus sulcatus* from the Plymouth area. The latter is reported to harbor “zooxanthellae” (Williams, 2000). Genetic identification of symbionts from *Isozoanthus* cf. *sulcatus* from the Black Sea is currently under way.

The colonies survived in the aquarium for approximately nine months, but in June 2018 they all died due to algal bloom.

The resulting ML reconstruction using COI sequences (Fig. 2) supported the monophyly of specimens from the Black Sea with *Isozoanthus sulcatus* (Gosse 1860) from the North Atlantic Ocean (Mediterranean Sea, Sweden and Plymouth area). Three COI sequences of the Black Sea specimens were identical to each other. Sequences of *I. sulcatus* from the Plymouth area were identical to those of GenBank *I. sulcatus* from the Mediterranean Sea and Skagerrak (Sweden). The similarity between the two *Isozoanthus* groups of specimens was 98.8%. Variability of COI in Zoantharia is rather low, thus, specimens from the Black Sea may represent a new species closely related to *I. sulcatus*.

In absence of material for morphological analysis, we were not able to formally describe a new species. In resulting phylogenetic tree, the clade comprised of *I. sulcatus* and *I. cf. sulcatus* was closely related to *Nanozoanthus* Fujii & Reimer 2013 and less to *Microzoanthus* Fujii & Reimer 2013. The lack of COI sequences for type species of the genus, *Isozoanthus giganteus* Carlgren in Chun 1903, does not allow us to discuss further phylogenetic relationships of the genus *Isozoanthus* Carlgren in Chun 1903. More genetic data is required to address this question.

Information on reproductive strategies in Zoantharia is limited (Ryland, 1997; Previati et al., 2010). Nevertheless, the majority of Macrocnemina (Previati et al., 2010) and particularly *I. sulcatus* (Carlgren, 1913; Williams, 2000) are reported to have separate sexes. Thus, the discovery of hundreds of competent planulae suggests the presence of a reproductive population.

The question of whether this species is invasive or native remains unresolved. *Isozoanthus* cf. *sulcatus*, from the Golubaya Bay demonstrates remarkable tolerance for low (17.5–18 psu) salinity. The invasiveness of the new species could explain this, but there is no direct indication of where it might have come from. The genus *Isozoanthus* has never been reported from the Black Sea neither it been listed from the Sea of Marmara (Cinar et al., 2014). However, the small size of polyps (1.0–2.5 mm in diameter in studied colonies), and the lack of focused research may contribute to diminutive zoantharians remaining undetected (e.g. Reimer et al., 2017). Further targeted investigations of cryptic habitats, such as shallow sedimented benches, cracks and crevices, hold the potential to enhance our understanding of the Black Sea biodiversity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Frederic Sinniger (University of the Ryukyus) for his kind advice with DNA sequencing protocols, James Hall-Spencer (University of Plymouth) for DNA graded material of *Isozoanthus sulcatus*, and also Galina Kolyuchkina (IORAS), Vitaliy Semin (SO IORAS) and Glafira Kolbasova (WSBS MSU) for their immense however fruitless effort to find source colonies of *I. cf. sulcatus* in Golubaya Bay. In addition, we express our gratitude to Nadezhda Rimskaya-Korsakova and Stanislav Kremnyov (Lomonosov MSU) for invaluable help in collecting animals, to Maria Rimskaya-Korsakova (IORAS) for support in organizing the expedition, and to the Shared Facilities center “Electron Microscopy for Life Sciences” at Lomonosov Moscow State University for the opportunity to conduct electron microscopic studies and two anonymous reviewers for their constructive and helpful suggestions that resulted in substantial improvements to this study.

FUNDING

This work was supported by the Russian Science Foundation (research grant 22-24-00873 to TM).

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not include any human or animal studies that meet the criteria of Directive 2010/63/EU.

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

REFERENCES

- Benson D.A., Cavanaugh M., Clark K., Karsch-Mizrachi I., Lipman D.J., Ostell J., Sayers E.W., 2012. GenBank // Nucleic acids research. V. 41. № D1. P. D36–D42.
- Carlgren O., 1913. Zoantharia // The Danish Ingolf-Expedition. T. 5. P. 4.
- Cinar M.E., Yokeş M.B., Açıık Ş., Bakir A.K., 2014. Check-list of Cnidaria and Ctenophora from the coasts of Turkey // Turkish Journal of Zoology. V. 38. № 6. P. 677–697.
- Fujii T., Reimer J.D., 2013. A new family of diminutive zooxanthellate zoanthids (Hexacorallia: Zoantharia) // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 169. № 3. P. 509–522.
- Geller J., Meyer C., Parker M., Hawk H., 2013. Redesign of PCR primers for mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys // Molecular Ecology Resources. V. 13. № 5. P. 851–861.
- Guindon S., Dufayard J.-F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O., 2010. New algorithms and

- methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 // *Systematic Biology*. V. 59. № 3. P. 307–321.
- Hoang D.T., Chernomor O., Von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S., 2018. UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation // *Molecular Biology and Evolution*. V. 35. № 2. P. 518–522.
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K., Von Haeseler A., Jermin L.S., 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // *Nature Methods*. V. 14. № 6. P. 587–589.
- Katoh K., Standley D.M., 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // *Molecular Biology and Evolution*. V. 30. № 4. P. 772–780.
- Letunic I., Bork P., 2021. Interactive Tree of Life (iTOL) v5: an online tool for phylogenetic tree display and annotation // *Nucleic Acids Research*. V. 49. № W1. P. W293–W296.
- Low M.E., Sinniger F., Reimer J.D., 2016. The order Zoantharia Rafinesque, 1815 (Cnidaria, Anthozoa: Hexacorallia): supraspecific classification and nomenclature // *ZooKeys*. № 641. P. 1–80.
- Manning M.M., Gates R.D., 2008. Diversity in populations of free-living *Symbiodinium* from a Caribbean and Pacific reef // *Limnology and Oceanography*. V. 53. № 5. P. 1853–1861.
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., Von Haeseler A., Minh B.Q., 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Molecular Biology and Evolution*. V. 32. № 1. P. 268–274.
- Previali M., Palma M., Bavestrello G., Falugi C., Cerrano C., 2010. Reproductive biology of *Parazoanthus axinellae* (Schmidt, 1862) and *Savalia savaglia* (Bertoloni, 1819) (Cnidaria, Zoantharia) from the NW Mediterranean coast // *Marine Ecology*. V. 31. № 4. P. 555–565.
- Reimer J.D., Kise H., Albinsky D., Uyeno D., Matsuoka M., 2017. *Nanozoanthus* (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Zoantharia: Nanozoanthidae) outside of tropical and subtropical waters // *Marine Biodiversity*. V. 47. P. 965–969.
- Ryland J.S., 1997. Reproduction in Zoanthidea (Anthozoa: Hexacorallia) // *Invertebrate Reproduction & Development*. V. 31. № 1–3. P. 177–188.
- Sinniger F., Reimer J.D., Pawlowski J., 2008. Potential of DNA sequences to identify zoanthids (Cnidaria: Zoantharia) // *Zoological Science*. V. 25. № 12. P. 1253–1260.
- Williams R.A., 2000. Redescription of the zoanthid *Isozoanthus sulcatus* (Gosse, 1859), with notes on its nomenclature, systematics, behaviour, habitat and geographical distribution // *Ophelia*. V. 52. № 3. P. 193–206.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЗОАНТАРИИ В ЧЕРНОМ МОРЕ: *ISOZOANTHUS* CF. *SULCATUS*, ВЫРАЩЕННЫЕ ИЗ ПЛАНУЛ

Ульяна В. Симакова¹, Андрей А. Прудковский², Татьяна С. Лебедева³, Александра Е. Сморгы⁴,
Виктория Н. Москаленко¹, Тина Н. Молодцова^{1,*}

¹ Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН,
Нахимовский проспект, 36, Москва, 117218 Россия

² Кафедра зоологии беспозвоночных, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы 1–12, Москва, 119234 Россия

³ Кафедра эмбриологии, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы 1–12, Москва, 119234 Россия

⁴ Université libre de Bruxelles,
Avenue Franklin Roosevelt 50, 1050, Bruxelles, Belgium

*e-mail: tina@ocean.ru

Приведены данные о первой находке представителя отряда Zoantharia в Черном море. Зоантарии были успешно выращены из планктонных личинок, собранных в прибрежном мелководье Голубой бухты (район Геленджика). Личинки были отсажены в небольшой стеклянный контейнер, и образовавшиеся колонии содержались в аквариуме с соленостью 18 рси в течение примерно 9 месяцев, пока не погибли из-за неконтролируемого роста нитчатых водорослей в аквариуме. Показано присутствие в тканях колоний симбиотических водорослей семейства Symbiodiniaceae. Филогенетический анализ с использованием митохондриальных (COI) маркеров выявил высокую степень сходства черноморской зоантарии с *Isozoanthus sulcatus* (Gosse 1860) из морей Европы.

Ключевые слова: Parazoanthidae, мелководье, Голубая бухта, Кавказ

УДК 576.89

СКРЕБНИ МОРСКИХ И ПРОХОДНЫХ РЫБ ЮГО-ВОСТОЧНОГО САХАЛИНА (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ИССЛЕДОВАНИЙ В 2019–2021 гг.)

© 2024 г. Е. В. Фролов^а, С. В. Новокрешенных^{а, *}, Н. К. Заварзина^а, Е. С. Корнеев^а

^аСахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО), Южно-Сахалинск, 693023 Россия

*e-mail: novokreshennihsv@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 10.10.2023 г.

После доработки 10.11.2023 г.

Принята к публикации 14.11.2023 г.

Приведены результаты паразитологических исследований морских и проходных рыб, выловленных на акватории юго-восточного побережья Сахалина в период с 2019 по 2021 г. В результате оригинальных исследований отмечено 10 видов колючеголовых червей от 29 видов рыб.

Ключевые слова: паразитофауна, скребни, Дальний Восток России

DOI: 10.31857/S0044513424030036, **EDN:** VNUVGI

Паразитофауне рыб о-ва Сахалин посвящено значительное количество работ (Fujita, 1924; Мамаев и др., 1959; Богданова, 1963; Тихонова, 1981; Вялова, 2003; Соколов, Фролов, 2012; Соколов и др., 2012; Виноградов, 2011, 2012; Колубака, 2014; Соколов, Фролова, 2015 и мн. др.). При этом сведения о скребнях касаются в основном только пресноводных рыб и частично тихоокеанских лососей. По литературным данным, для ихтиофауны Сахалина, в т.ч. для северной части острова, отмечено 11 видов скребней (Петроченко, 1956; Скрыбина, 1978; Атрашкевич, 2001; Фролов, 2001; Вялова, Виноградов, 2003; Вялова и др., 2004; Вялова, Фролов, 2005; Соколов и др., 2014).

Целью работы является документация фаунистического списка скребней, обнаруженных у морских и проходных рыб юго-восточного Сахалина в период с 2019 по 2021 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы, собранные сотрудниками лаборатории микробиологии паразитологии и генетики, лаборатории гидробиологии, лаборатории морских и пресноводных рыб (сектор прибрежных и пресноводных рыб). В прибрежной акватории юго-восточного Сахалина работы проводились в мае – июле 2019–2021 гг., в районе устьев рек Долинка, Дудинка, Мануй (рис. 1). Обловы рыб осуществляли с использованием моторной лодки “Фаворит 420”, закидного невода (длиной 50 м,

с высотой стенки 3 м, ячеей в крыле 20 x 20 мм, в кутце 10 x 10 мм) и малькового бредня (длиной 12 м, высотой стенки 5 м, ячеей 5 x 5 мм). Дополнительно в октябре 2021 г. в море на расстоянии около 18 км от берега при помощи донной жаберной сети были выловлены карепрокты и шипошеч.

Применялись стандартные методы сбора и обработки паразитологического материала (Быховская-Павловская, 1985). Определение рыб проводили с помощью определителей и атласов (Линдберг, Красюкова, 1975; Линдберг, 1987; Линдберг, Федоров, 1993; Тупоногов, Кодолов, 2014; Amaoka et al., 1995). Видовые названия рыб приведены в соответствии с последними таксономическими ревизиями по электронной базе данных Eschmeyer's catalog of fishes <https://www.calacademy.org/scientists/projects/catalog-of-fishes> (дата обращения: 20.09.2023). Всего паразитологическому анализу было подвергнуто 392 экз. 29 видов рыб (табл. 1). Для видовой идентификации скребней использованы следующие определители: Петроченко, 1956, 1958; Laurs, McCauley, 1964; Golvan, 1969; Amin et al., 2021; Amin, Neckmann, 2022. Изучены характеристики зараженности: экстенсивность инвазии (количество зараженных рыб, %), индекс обилия (среднее количество паразитов в рыбе $\pm$ ошибка среднего значения) и интенсивность инвазии (минимальное и максимальное количество паразитов в одной рыбе). В случае нерепрезентативных выборок вскрытых рыб (менее 15 экз.) характеристики зараженности не приводятся, используется символ (–),

в строке интенсивность инвазии для таких рыб указано абсолютное количество найденных паразитов (экз.). Надстрочные символы над количеством экземпляров обследованных рыб обозначают районы вылова: ¹Долинка, ²Дудинка, ³Мануй, ⁴открытое море (рис. 1).

Названия гельминтов даны в соответствии с представлениями WORMS <https://www.marinespecies.org>.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате оригинальных исследований отмечено 10 видов колючеголовых червей от 29 видов морских и проходных рыб юго-восточного Сахалина (в 2019–2021 гг.). Далее в систематическом порядке приводится перечень видов гельминтов и их хозяев.

Тип Acanthocephala

Класс Palaeacanthocephala Meyer 1931

Отряд Echinorhynchida Southwell et Macfie 1925

Семейство Echinorhynchidae Cobbold 1876

Род *Echinorhynchus* Zoega in Müller 1776

Echinorhynchus gadi Zoega in Müller 1776

Хозяева, экз.: *Hexagrammos octogrammus* (142¹, 10²), *Salvelinus leucomaenis* (9¹), *Platichthys stellatus* (5¹, 3²), *Eleginus gracilis* (5¹, 5², 5³), *Pleuronectes quadrituberculatus* (1²), *Megalocottus taeniopterus* (5², 7³), *Myoxocephalus stelleri* (5¹, 25³), *Myoxocephalus brandtii* (1³), *Enophrys diceraus* (1³), *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (1³), *Myzopsetta punctatissima* (1³), *Careproctus rastrinus* (5⁴).

Экстенсивность инвазии, %: *Hexagrammos octogrammus* (1.3), *Salvelinus leucomaenis* (11.1), *Platichthys stellatus* (25), *Eleginus gracilis* (20), *Pleuronectes quadrituberculatus* (–), *Megalocottus taeniopterus* (25), *Myoxocephalus stelleri* (8), *Myoxocephalus brandtii* (–), *Enophrys diceraus* (–), *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (–), *Myzopsetta punctatissima* (–), *Careproctus rastrinus* (40).

Индекс обилия: *Hexagrammos octogrammus* (0.05 ± 0.04), *Salvelinus leucomaenis* (0.1 ± 0.1), *Platichthys stellatus* (0.62 ± 0.37), *Eleginus gracilis* (0.3 ± 0.3), *Pleuronectes quadrituberculatus* (–), *Megalocottus taeniopterus* (3.5 ± 2.2), *Myoxocephalus stelleri* (1.12 ± 1.10), *Myoxocephalus brandtii* (–), *Enophrys diceraus* (–), *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (–), *Myzopsetta punctatissima* (–), *Careproctus rastrinus* (1.0 ± 0.8).

Интенсивность инвазии, экз.: *Hexagrammos octogrammus* (3–5), *Salvelinus leucomaenis* (1), *Platichthys stellatus* (1–3), *Eleginus gracilis* (5), *Pleuronectes quadrituberculatus* (3), *Megalocottus taeniopterus* (5–24), *Myoxocephalus stelleri* (1–27), *Myoxocephalus brandtii* (19), *Enophrys diceraus* (2), *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (1), *Myzopsetta punctatissima* (2), *Careproctus rastrinus* (1–4).

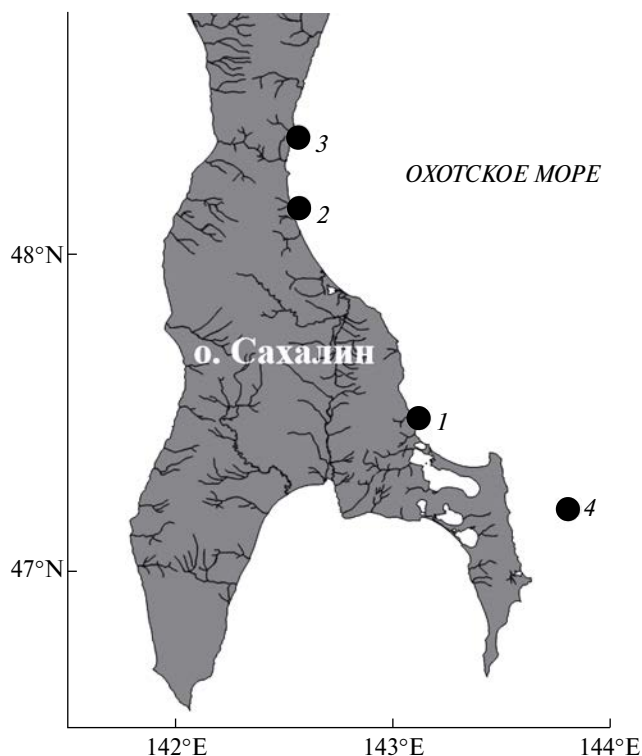


Рисунок 1. Схема района работ: 1 – район устья р. Долинка, 2019 г.; 2 – район устья р. Дудинка, 2020 г.; 3 – район устья р. Мануй, 2021 г.; 4 – открытое море, 46°30'1" N, 143°47'6" E, 2021 г.

Локализация: пилорические придатки, кишечник.

По литературным данным, вид отмечен для *Eleginus gracilis* (Вялова, Виноградов, 2003) и корюшек *Osmerus dentex*, *Hypomesus japonicus* (Вялова, Фролов, 2005).

Echinorhynchus cotti Yamaguti 1935

Хозяева, экз.: *Blepsias cirrhosis* (3¹, 2³), *Hexagrammos stelleri* (5¹, 11³), *Hexagrammos octogrammus* (142¹, 10²), *Megalocottus taeniopterus* (5², 7³), *Myoxocephalus stelleri* (5¹, 25³), *Myoxocephalus brandtii* (1³), *Sebastolobus macrochir* (3⁴), *Careproctus rastrinus* (5⁴).

Экстенсивность инвазии, %: *Blepsias cirrhosis* (20), *Hexagrammos stelleri* (12.5), *Hexagrammos octogrammus* (–), *Megalocottus taeniopterus* (25), *Myoxocephalus stelleri* (48), *Myoxocephalus brandtii* (–), *Sebastolobus macrochir* (–), *Careproctus rastrinus* (20).

Индекс обилия: *Blepsias cirrhosis* (0.02 ± 0.02), *Hexagrammos stelleri* (0.12 ± 0.10), *Hexagrammos octogrammus* (–), *Megalocottus taeniopterus* (0.42 ± 0.25), *Myoxocephalus stelleri* (14.96 ± 7.40), *Myoxocephalus brandtii* (–), *Sebastolobus macrochir* (–), *Careproctus rastrinus* (6.4 ± 6.4).

Таблица 1. Количество (экз.) обследованных рыб юго-восточного Сахалина

Вид рыбы	Вскрыто				Открытое море	Всего
	р-н р. Долинка	р-н р. Дудинка	р-н р. Мануй			
<i>Blepias cirrhosus</i> (Pallas 1814) – трехлопастной бычок	3	–	2		–	5
<i>Brachyopsis segaliensis</i> (Tilesius 1809) – сахалинская лисичка	6	2	5		–	13
<i>Careproctus rastrius</i> Gilbert & Burke 1912 – шершавый карепрокт	–	–	–		5	5
<i>Careproctus roseofuscus</i> Gilbert & Burke 1912 – высокогелый карепрокт	–	–	–		2	2
<i>Clupea pallasii</i> Valenciennes 1847 – тихоокеанская сельдь*	5	–	–		–	5
<i>Eleginus gracilis</i> (Tilesius 1810) – дальневосточная навага	5	5	5		–	15
<i>Enophrys diceraus</i> (Pallas 1787) – двурогий бычок	–	–	1		–	1
<i>Hexagrammos octogrammus</i> (Pallas 1814) – бурый терпуг	142	10	–		–	152
<i>Hexagrammos stelleri</i> Tilesius 1810 – пятнистый терпуг	5	–	11		–	16
<i>Hypomesus japonicus</i> (Brevoort 1856) – морская малоротая корюшка	5	5	5		–	15
<i>Megalocottus taeniopterus</i> (Kner 1868) – южная дальневосточная широколобка	–	5	7		–	12
<i>Myoxocephalus brandtii</i> (Steindachner 1867) – белопятнистый керчак	–	–	1		–	1
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i> (Pallas 1814) – многоиглый керчак	–	–	1		–	1
<i>Myoxocephalus stelleri</i> Tilesius 1811 – мраморный керчак	5	–	25		–	30
<i>Myzopsetta punctatissima</i> (Steindachner 1879) – длиннорылая камбала	–	–	1		–	1
<i>Oncorhynchus masou</i> (Brevoort 1856) – сима*	1	–	–		–	1
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> (Tilesius 1811) – глазчатый опистоцентр*	5	–	–		–	5
<i>Osmerus dentex</i> Steindachner et Kner, 1870 – азиатская зубастая корюшка	5	5	–		–	10
<i>Pholidapus dybowskii</i> (Steindachner 1880) – безногий опистоцентр	23	–	6		–	29
<i>Pholis picta</i> (Kner 1868) – расписной маслок*	4	–	1		–	5
<i>Platichthys stellatus</i> (Pallas 1787) – звездчатая камбала	5	3	–		–	8
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i> Pallas 1814 – четырехбугорчатая камбала	–	1	–		–	1
<i>Pseudaspius hakonensis</i> (Gunther 1877) – крупночешуйная красноперка	15	–	11		–	26
<i>Pseudopleuronectes obscurus</i> (Herzenstein 1890) – темная камбала*	5	–	–		–	5
<i>Salangichthys microdon</i> (Bleeker 1860) – рыба-лапша*	1	–	–		–	1
<i>Salvelinus leucomaenis</i> (Pallas 1814) – кунджа	9	–	–		–	9
<i>Sebastes taczanowskii</i> Steindachner 1880 – восточный окунь	10	–	–		–	10
<i>Sebastolobus macrochir</i> (Günther 1877) – длинноперый шипошек	–	–	–		3	3
<i>Zoarces elongatus</i> Kner 1868 – восточная бельдюга*	5	–	–		–	5
Всего	264	36	82		10	392

* – скребни не обнаружены.

Интенсивность инвазии, экз.: *Blepsias cirrhosis* (1), *Hexagrammos stelleri* (1), *Hexagrammos octogrammus* (1), *Megalocottus taeniopterus* (1–3), *Myoxocephalus stelleri* (1–172), *Myoxocephalus brandtii* (73), *Sebastolobus macrochir* (1), *Careproctus rastrinus* (32).

Локализация: пилорические придатки, кишечник.

Echinorhynchus salmonis Müller 1784

Хозяева: *Brachyopsis segaliensis* (6¹, 2², 5³), *Myoxocephalus stelleri* (5¹, 25³), *Megalocottus taeniopterus* (5², 7³).

Экстенсивность инвазии, %: *Brachyopsis segaliensis* (18.2), *Myoxocephalus stelleri* (24), *Megalocottus taeniopterus* (7.7).

Индекс обилия: *Brachyopsis segaliensis* (0.18 ± 0.12), *Myoxocephalus stelleri* (4.6 ± 2.5), *Megalocottus taeniopterus* (0.53 ± 0.53).

Интенсивность инвазии, экз.: *Brachyopsis segaliensis* (1), *Myoxocephalus stelleri* (1–50), *Megalocottus taeniopterus* (8³).

Локализация: кишечник.

Echinorhynchus truttae Schrank 1788

Хозяева: *Brachyopsis segaliensis* (6¹, 2², 5³), *Megalocottus taeniopterus* (5², 7³).

Экстенсивность инвазии, %: *Brachyopsis segaliensis* (7.7), *Megalocottus taeniopterus* (7.7).

Индекс обилия: *Brachyopsis segaliensis* (0.54 ± 0.54), *Megalocottus taeniopterus* (0.38 ± 0.38).

Интенсивность инвазии, экз.: *Brachyopsis segaliensis* (1), *Megalocottus taeniopterus* (1).

Локализация: кишечник.

Echinorhynchus yamagutii Golvan 1969

Хозяин: *Careproctus roseofuscus* (2⁴).

Экстенсивность инвазии, %: *Careproctus roseofuscus* (—).

Индекс обилия: *Careproctus roseofuscus* (—).

Интенсивность инвазии, экз.: *Careproctus roseofuscus* (2).

Локализация: кишечник.

Семейство Illiosentidae Golvan 1960

Род *Pseudorhadinorhynchus* Achmerov et Dombrovskaja-Achmerova 1941

Pseudorhadinorhynchus leuciscus (Krotov et Petrochenko 1956) Golvan 1969

Хозяин: *Pseudaspius hakonensis* (15¹, 11³).

Экстенсивность инвазии, %: *Pseudaspius hakonensis* (26.9).

Индекс обилия: *Pseudaspius hakonensis* (0.93 ± 0.34).

Интенсивность инвазии, экз.: *Pseudaspius hakonensis* (1–7).

Локализация: желудок, кишечник.

По литературным данным, отмечен у красноперки *Pseudaspius hakonensis* залива Анива (Фролов, 2001, 2007) и р. Лютога (Колубака, 2014).

Отряд Polymorphida Petrochenko 1956

Семейство Polymorphidae Meyer 1931

Род *Andracantha* Schmidt 1975

Andracantha phalacrocoracis (Yamaguti 1939) Schmidt 1975

Хозяин: *Myoxocephalus stelleri* (5¹, 25³).

Экстенсивность инвазии, %: *Myoxocephalus stelleri* (3.3).

Индекс обилия: *Myoxocephalus stelleri* (0.12 ± 0.12).

Амплитуда интенсивности, экз.: *Myoxocephalus stelleri* (3).

Локализация: кишечник.

Род *Corynosoma* Lühe 1904

Corynosoma semerme (Forssell 1904) Lühe 1905 (juvenile).

Хозяева: *Zoarces elongates* (5¹), *Pholidapus dybowskii* (23¹, 6²); *Hypomesus japonicus* (5¹, 5², 5³), *Myoxocephalus stelleri* (5¹, 25³).

Экстенсивность инвазии, %: *Zoarces elongates* (20), *Pholidapus dybowskii* (3.5), *Hypomesus japonicus* (53.3), *Myoxocephalus stelleri* (3.3).

Индекс обилия: *Zoarces elongates* (0.02 ± 0.02), *Pholidapus dybowskii* (0.03 ± 0.03), *Hypomesus japonicus* (1.7 ± 0.7), *Myoxocephalus stelleri* (0.03 ± 0.03).

Интенсивность инвазии, экз.: *Zoarces elongates* (1), *Pholidapus dybowskii* (1), *Hypomesus japonicus* (1–9), *Myoxocephalus stelleri* (1).

Локализация: кишечник.

Corynosoma strumosum (Rudolphi 1802) Lühe 1904 (juvenile).

Хозяева: *Osmerus dentex* (5¹, 5²), *Pholidapus dybowskii* (23¹, 6²), *Sebastes taczanowskii* (10¹), *Hexagrammos octogrammus* (142¹, 10²), *Myoxocephalus stelleri* (5¹, 25³), *Megalocottus taeniopterus* (5², 7³).

Экстенсивность инвазии, %: *Osmerus dentex* (70), *Pholidapus dybowskii* (6.8), *Sebastes taczanowskii* (10), *Hexagrammos octogrammus* (10.5), *Myoxocephalus stelleri* (24), *Megalocottus taeniopterus* (20).

Индекс обилия: *Osmerus dentex* (1.3 ± 0.6), *Pholidapus dybowskii* (0.2 ± 0.1), *Sebastes taczanowskii* (0.1 ± 0.1), *Hexagrammos octogrammus* (0.17 ± 0.05), *Myoxocephalus stelleri* (2.0 ± 1.2), *Megalocottus taeniopterus* (0.30 ± 0.13).

Интенсивность инвазии, экз.: *Osmerus dentex* (1–6), *Pholidapus dybowskii* (3), *Sebastes taczanowskii* (1),

Hexagrammos octogrammus (1–5). *Myoxocephalus stelleri* (2–30), *Megalocottus taeniopterus* (1–3)

Локализация: кишечник.

Corynosoma villosum Van Cleave 1953 (juvenile)

Хозяин: *Myoxocephalus stelleri* (5¹, 25³).

Экстенсивность инвазии, %: (–).

Индекс обилия: (–).

Интенсивность инвазии, экз.: (2).

Локализация: кишечник.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате паразитологических исследований морских и проходных видов рыб в районе юго-восточного Сахалина отмечено 10 видов скребней. Впервые для рыб о-ва Сахалин отмечено 5 видов скребней: *E. salmonis*, *E. truttae*, *E. yamagutii*, *A. phalacrocoracis*, *C. villosum* juvenile. Для трех видов колючеголовых червей отмечены новые хозяева: *E. gadi* (*Hexagrammos octogrammus*, *Salvelinus leucomaenis*, *Platichthys stellatus*, *Megalocottus taeniopterus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Myoxocephalus brandtii*, *Enophrys diceraus*, *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, *Myzopsetta punctatissima*, *Pleuronectes quadrituberculatus*, *Careproctus rastrinus*), *C. semerme* juvenile (*Zoarces elongates*, *Pholidapus dybowskii*, *Myoxocephalus stelleri*), *C. strumosum* juvenile (*Pholidapus dybowskii*, *Sebastes taczanowskii*, *Hexagrammos octogrammus*, *Myoxocephalus stelleri*, *Megalocottus taeniopterus*).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность З.И. Мотора за помощь в определении скребней, а также сотрудникам, принимавшим участие в сборе ихтиологического материала: Д.С. Заварзину, А.В. Соколову, В.А. Сафроненко, А.В. Метленкову, А.А. Ушакову.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Сахалинского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО). Никаких дополнительных грантов на проведение данного конкретного исследования или руководство данным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атрашкевич Г.И., 2001. Роль водяных осликов *Asellus* s. str. (Crustacea: Isopoda: Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Дальнаука. С. 87–95.
- Богданова Е.А., 1963. Паразитофауна лососевых из рек южного Сахалина // Известия ГосНИОРХ. Т. 54. С. 15–47.
- Быховская-Павловская И.Е., 1985. Паразиты рыб: руководство по изучению. Л.: Наука. 123 с.
- Виноградов С.А., 2011. Паразитические копеподы сем. Ergasilidae рыб южного Сахалина // Известия ТИНРО. Т. 166. С. 208–218.
- Виноградов С.А., 2012. Паразитические копеподы сем. Caligidae рыб прибрежных вод о. Сахалин // Известия ТИНРО. Т. 168. С. 243–261.
- Вялова Г.П., 2003. Паразитозы кеты (*O. keta*) и горбуши (*O. gorbuscha*) Сахалина. Ю-Сахалинск: СахНИРО. 192 с.
- Вялова Г.П., Виноградов С.А., 2003. Фауна паразитов и динамика их численности у наваги *Eleginus gracilis* Tilesius (Gadidae) в промысловых районах Сахалина // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях. Труды СахНИРО. Т. 5. С. 243–250.
- Вялова Г.П., Виноградов С.А., Фролов Е.В., 2004. Патогенные для человека паразиты рыб дальневосточных морей // Сб. науч. трудов ВНИИПРХ. Вып. 79. М.: Спутник. С. 37–44.
- Вялова Г.П., Фролов Е.В., 2005. Паразиты и динамика их численности у корюшек *Osmerus mordax dentex* и *Hypomesus nipponensis* Сахалина // Известия ТИНРО. Т. 142. С. 270–281.
- Колубака Т.Н., 2014. Годовая динамика паразитофауны дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (семейство Cyprinidae) в речных системах юга о. Сахалин // Студенческий научный форум: материалы VI Междунар. студ. электрон. науч. конф. (15 февр. – 31 марта 2014 г.). Режим доступа: <http://www.Scienceforum.ru/2014/769>
- Линдберг Г.У., Красюкова З.В., 1975. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 4. М. – Л.: Наука. 463 с.
- Линдберг Г.У., 1987. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Teleostomi, Osteichthyes, Actinopterygii. XXX. Scorpaeniformes (CLXXVI. Сем. Scorpaenidae – CXCV. Сем. Liparidae). Л.: Наука. 526 с.

- Линдберг Г.У., Федоров В.В., 1993. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 6. Teleostomi, Osteichthyes, Actinopterygii. XXXI. Pleuronectiformes (CXCXV. Сем. Psettodidae — CCI. Сем. Synoglossidae). Санкт-Петербург: Наука. 272 с.
- Мамаев Ю.Л., Парухин А.М., Баева О.М., Ошмарин П.Г., 1959. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграций этих рыб. Владивосток: Примор. кн. изд-во. 74 с.
- Петроченко В.И., 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных: в 2 т.: моногр. М.: АН СССР. Т. 1. 435 с.
- Петроченко В.И., 1958. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных: в 2 т.: моногр. М.: АН СССР. Т. 2. 458 с.
- Скрябина Е.С., 1978. Систематический обзор акантоцефалов (Acanthocephala) рыб водоемов СССР. Нематоды и акантоцефалы (морфология, систематика, экология, физиология) // Труды ГЕЛАН СССР. Т. 28. С. 166–190.
- Соколов С.Г., Шедько М.Б., Протасова Е.Н., Фролов Е.В., 2012. Паразиты рыб внутренних водоемов острова Сахалин Растительный и животный мир островов северо-западной части Тихого океана. Дальнаука. С. 179–216.
- Соколов С.Г., Фролов Е.В., 2012. Разнообразие паразитов ротана *Percottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae в границах нативного ареала // Зоологический журнал. Т. 91. № 1. С. 17–29.
- Соколов С.Г., Атрашкевич Г.И., Протасова Е.Н., Фролова С.Е., Шедько М.Б., 2014. Новые данные о паразитах рыб внутренних водоемов о. Сахалин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. Вып. 4. С. 85–94.
- Соколов С.Г., Фролова С.Е., 2015. Материалы по паразитофауне рыб Сахалина // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2, С. 90–97.
- Тихонова Л.В., 1981. Лососевые Сахалина — дополнительные хозяева лентецов // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: Тез. докл. науч.-практ. конф., май 1981. г. Южно-Сахалинск. С. 19–21.
- Тупоногов В.Н., Кодолов Л.С., 2014. Полевой определитель промысловых и массовых видов рыб дальневосточных морей России // Владивосток. Русский остров. 336 с.
- Фролов Е.В., 2001. Зараженность красноперки *Tribolodon hakonensis* скребнями рода *Pseudorhadinorhynchus*. Сахалинская молодежь и наука: Тез. межвузовской научно-практической конф. студентов и молодых ученых. Южно-Сахалинск. С. 237–239.
- Фролов Е.В., 2007. Гельминтофауна рыбы-красноперки *Tribolodon hakonensis* залива Анива (о. Сахалин) // Материалы IV Всерос. школы по теоретической и морской паразитологии. Калининград: АтлантНИРО. С. 202–203.
- Amaoka K., Nakaya K., Yabe M., 1995. The Fishes of Northern Japan. Kitanihon Kaiyo Center, Sapporo. 391 p.
- Amin O.M., Heckmann R.A., Dallarés S., Constenla M., Kuzmina T., 2021. Morphological and molecular description of a distinct population of *Echinorhynchus gadi* Zoega in Müller, 1776 (Paleacanthocephala: Echinorhynchidae) from the pacific halibut *Hippoglossus stenolepis* // Acta Parasitologica. V. 66. P. 881–898.
- Amin O.M., Heckmann R.A., 2022. New features complementing the descriptions of 7 species of acanthocephalans from South America, Vietnam, Iran, and Europe // Parasitology international. V. 23. P. 29–43.
- Fujita T., 1924. Studies on Myxosporidian Infection of the Crucian Carp // Japan. Journal of Zoology. V. 1. № 2. P. 45–60.
- Golvan Y.J., 1969. Systématique des Acanthocéphales (Acanthocephala Rudolphi 1801): L'ordre des Paleacanthocephala Meyer 1931 — La superfamille des Echinorhynchoidea (Cobbold 1876) Golvan et Houin (1963): Mem. Mus. Natl. d'Histoire Natur. Ser. A. Paris. V. 57. 373 p.
- Laurs R.M., McCauley J.E., 1964. A new Acanthocephalan from the Pacific Saury // Journal of Parasitology. V. 50. № 4. P. 569–571.

SCRAPERS OF MARINE AND PASSING FISH OF SOUTHEASTERN SAKHALIN, BASED ON RESEARCH RESULTS IN 2019–2021

E.V. Frolov¹, S.V. Novokreshchennykh^{1,*}, N.K. Zavarzina¹, E.S. Korneev¹

¹Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023 Russia

*e-mail: novokreshchennykhsv@sakhniro.vniro.ru

The results of parasitological studies on marine and freshwater fish captured in the waters of the southeastern coast of Sakhalin Island in 2019 to 2021 are presented. As a result of original research, 10 species of spiny-headed worms from 29 species of fish are recorded.

Keywords: parasitofauna, scrapers, Russian Far East

УДК 594.3; 574.58

ЧУЖЕРОДНЫЕ БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (GASTROPODA) СРЕДИ ЭНДЕМИКОВ В ОТКРЫТЫХ РАЙОНАХ ОЗ. БАЙКАЛ

© 2024 г. Т. Я. Ситникова^а, И. В. Ханаев^а, М. В. Коваленкова^а, Т. Е. Перетолчина^а,
Н. В. Максимова^{а, *}

^аЛимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия

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

Поступила в редакцию 27.11.2023 г.

После доработки 09.02.2024 г.

Принята к публикации 09.02.2024 г.

До середины прошлого столетия палеарктическо-сибирская фауна гастропод населяла бухты крупных заливов и соры оз. Байкал, сходные по условиям среды с сибирскими водоемами. Эндемичные виды занимали открытые участки озера с холодной водой, сильными штормами и другими специфическими условиями среды. На основании анализа морфо-анатомических признаков и генетических дистанций по фрагменту гена COI мтДНК в открытом Байкале констатированы пять чужеродных видов. Кроме найденного ранее *Radix auricularia* (Linnaeus 1758), идентифицированы *Radix* cf. *zazurniensis* (Mozley 1934) (Lymnaeidae), *Cincinna sorensis* (Dybowski 1886) и *C. cf. korotnevi* Lindholm 1909 (Valvatidae), а также *Gyraulus* cf. *acronicus* (Férussac 1807) (Planorbidae). По материалам экспедиций 1993–2023 гг. представлена карта-схема о нахождении чужеродных видов в открытой литорали оз. Байкал, приведены фотографии раковин вселенцев и органов половой системы для некоторых из них, а также информация о сосуществующих эндемичных видах гастропод. Обнаружены альбиносы среди *R. auricularia* и несколько улиток с рудиментарным копулятивным органом среди *R. cf. zazurniensis*. Обсуждаются возможные причины проникновения чужеродных видов в открытый Байкал.

Ключевые слова: вселенцы, альбиносы, афаллия, эндемики, сосуществование, COI мтДНК, распространение

DOI: 10.31857/S0044513424030049, **EDN:** VCIANG

Расселение организмов, в том числе брюхоногих моллюсков, за пределы их естественного обитания и успешная интродукция в новых биотопах влекут за собой изменение нативных таксоценозов (Kolar, Lodge, 2000). Инвазивные виды могут угрожать нормальному функционированию экосистемы (Alonso et al., 2023), а также способны изменять эволюционный путь аборигенных видов путем конкурентного исключения, смещения экологических ниш и гибридизации (Mooney, Cleland, 2001) и в итоге приводить к вытеснению местных видов и их вымиранию (Pyšek et al., 2017).

Из водных брюхоногих моллюсков одним из наиболее успешных вселенцев является новозеландский вид *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843) (Tateidae), который распространился в 39 странах на 5 континентах и которому посвящено свыше 240 публикаций (Geist et al., 2022). Для одной небольшой страны Израиль упоминаются 19 инвазивных видов пресноводных гастропод (Roll et al., 2009), одним из которых является *Planorbella* (= *Helisoma*) *duryi* (Wetherby 1879) (Planorbidae). Сходные с ним

североамериканские представители рода *Planorbella* (= *Helisoma*) расселились по европейскому континенту (Glöer, 2019) и обнаружены в Западной и Восточной Сибири (Sitnikova et al., 2010; Babushkin et al., 2023). Практически по всему миру распространились улитки *Physella acuta* (Draparnaud 1805) (Physidae) североамериканского происхождения (Dillon et al., 2002; Vinarski, Kantor, 2016). В водоемах Северной Америки констатированы европейские по происхождению виды *Radix auricularia* (Linnaeus 1758) (например, Mills et al., 1993) и *Am-pullaceana* (= *Radix*) *balthica* (Linnaeus 1758) (Lymnaeidae) (Vinarski et al., 2022). Выяснено, что распространение видов рода *Radix* ограничено климатом, в частности температурой (Saito et al., 2021). Значительное повышение температуры поверхностных вод повлекло за собой широкий спектр последствий, связанных с эвтрофикацией, и послужило основной причиной внедрения чужеродных видов гастропод в Древние озера мира (Hampton et al., 2018). В настоящее время разные виды “вселенцев” констатированы в озерах Малави,

Танганьика, Охрид, Титикака и Кинерет (Genner et al., 2008; Albrecht et al., 2009, 2014; Heller et al., 2014; Van Bocxlaer et al., 2015), а также в оз. Байкал (Stift et al., 2004; Schniebs et al., 2022). Широкое распространение *R. auricularia* в открытых районах Байкала объяснено эвтрофикацией (Schniebs et al., 2022), связанной с повышением поверхностной температуры воды озера на ~2 °С (Kravtsova et al., 2021) и массовым развитием нитчатой водоросли рода *Spirogyra* (Timoshkin et al., 2016, 2018).

Установлено, что особи *R. auricularia* из различных районов Байкала имеют широкий спектр морфологической изменчивости, между тем все они генетически принадлежат одному виду (Schniebs et al., 2022), но характеризуются высокой степенью полиморфизма двух микросателлитных локусов (De Boer et al., 2004). Выяснено, что вселение *R. auricularia* в открытую литораль Байкала произошло из разных участков прибрежно-соровой зоны озера, которую было предложено назвать “зоной ожидания” (“waiting zone”) для палеарктических и

сибирских видов, способных к заселению открытой литорали (Schniebs et al., 2022).

Прибрежно-соровая зона Байкала включает в себя мелководные бухты и заливы Малого моря, Богучанского, Чивыркуйского и Баргузинского заливов, озера-соры Провал, Посольский и Ангарский, отделенные от открытого Байкала узкими островами или полуостровами, а также прибрежные лагунные и дельтовые озера, сходные по гидро-физико-химическим характеристикам с обычными мелководными водоемами Сибири (Кожов, 1962).

До середины прошлого столетия знания о распределении палеарктическо-сибирских видов в Байкале базировались на сборах экспедиций Коротнева (1901–1902) и Байкальских экспедиций Академии наук СССР (БЭАН, 1916 и 1925), охватывающих по периметру все озеро. Брюхоногие моллюски из экспедиций Коротнева определены Линдгольмом (Lindholm, 1909), БЭАН – Кожовым (1936), дополнившим сведения собственными

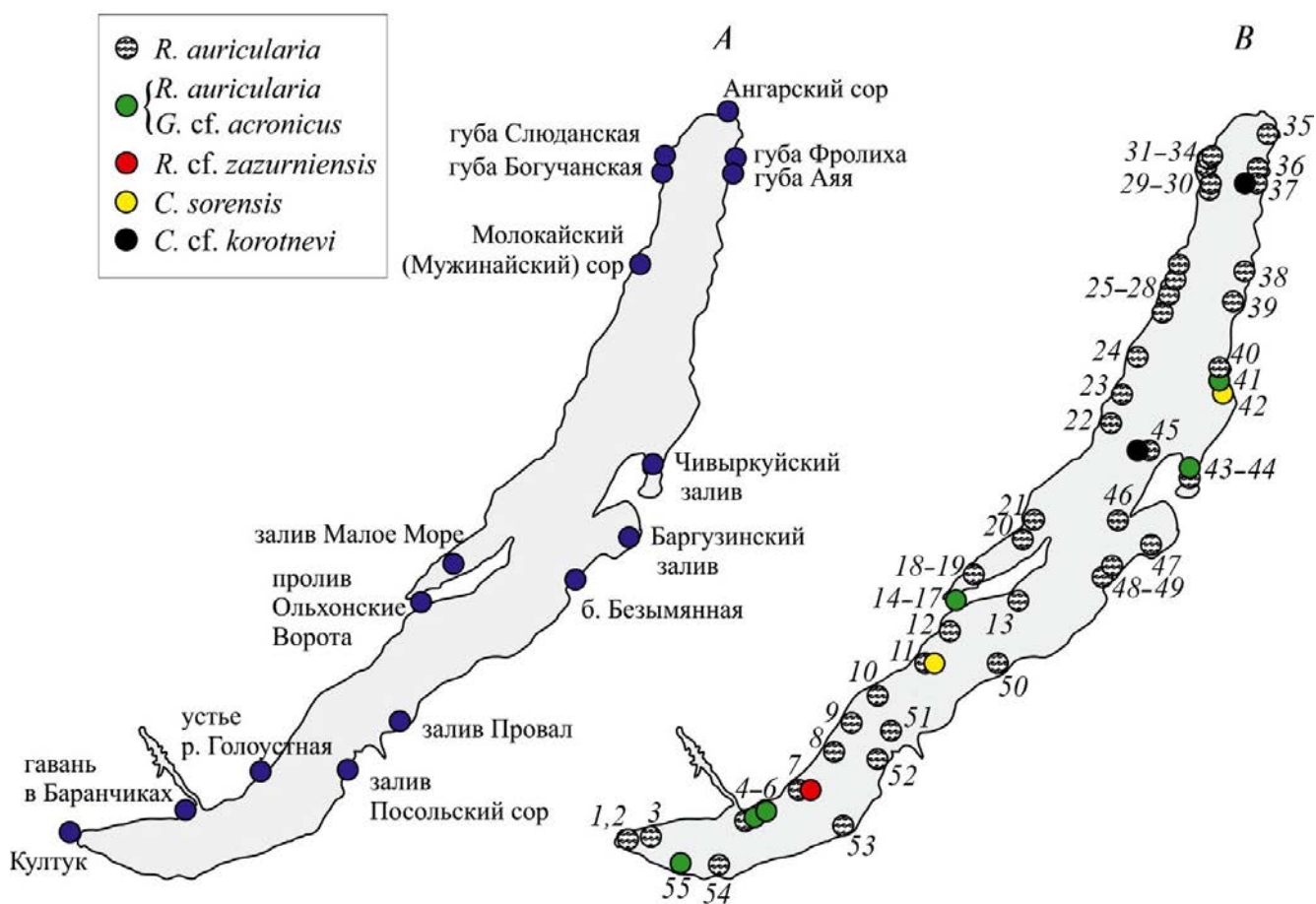


Рис. 1. Карты-схемы находок представителей родов *Radix* (Lymnaeidae), *Gyraulus* (Planorbidae) и *Cincinna* (Valvatidae): А – прибрежно-соровая зона до 1962 г., В – открытая литораль в 1993–2023 гг. (информация о местах сборов приведена в табл. 1).

сборами в последующие годы (Кожов, 1962). Кроме того, существует подробная информация о видовом составе и распределении гастропод, в том числе сибирских и палеарктических видов, для Чивыркуйского залива, литорали Ушканьих о-вов и залива Малое Море (Starostin, 1926), а также Посольского сора (Dybowski, 1912).

Именно эти сведения (рис. 1А) послужили основой для выявления изменений, произошедших в современных таксоценозах байкальских гастропод, приуроченных к открытому Байкалу.

В связи с этим основные задачи данной работы были следующие: 1) представить сведения о находках палеарктическо-сибирских видов в открытых участках озера с составлением карты-схемы, в том числе дополнить информацию (Schniebs et al., 2022) о распространении *R. auricularia*; 2) привести фотографии раковины чужеродных видов, включая представителей рода *Radix* и их половых органов; 3) рассчитать генетические дистанции по фрагменту гена COI мтДНК между родственными видами представителей родов *Radix* (Lymnaeidae) и *Cincinna* (Valvatidae); 4) высказать предположения о причинах вселения в открытый Байкал видов, населяющих его прибрежно-соровую зону.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гастроподы собраны в период с 1993 по 2023 г. авторами статьи, сотрудниками лабораторий биологии водных беспозвоночных, ихтиологии и геносистематики ЛИН СО РАН. Использованы записи полевых дневников и сборы М.Ю. Бекман (1972 и 1975 гг.), хранящиеся в коллекции лаборатории биологии водных беспозвоночных. Названия географических мест, координаты, глубины, тип грунта и годы сборов приведены в табл. 1. Материал с глубин 0.1–0.7 м отобран вручную и гидробиологическими сачками, с зоны глубин 1–40 м – водолазами, с помощью драг, дночерпателя Петерсена и телеуправляемого необитаемого подводного аппарата (ТНПА) “Ровбилдер” РБ-300.

В некоторых районах проведен подсчет доли (%) особей чужеродных и эндемичных видов гастропод в количественных (1–3 пробы на станцию) и качественных сборах. В 2019–2022 гг. особи обработаны кипятком по методу Niku-niku (Fukuda et al., 2008) и зафиксированы формидроном (для анатомирования) и этиловым спиртом (для молекулярно-генетических исследований). Нуклеотидные последовательности фрагмента гена COI мтДНК получены у 6 особей *Cincinna* spp. из Посольского сора, бухт Усть-Анга и Сосновка, р. Голоустная, а также у 5 особей *Radix* spp. из района пос. Голоустное. Для амплификации и секвенирования использованы универсальные праймеры (Folmer et al., 1994). Ближайшие родственные последовательности из GenBank подобраны с использованием BLAST,

стандартные генетические расстояния (*p*-дистанции) между нуклеотидными последовательностями рассчитаны с помощью программы Mega 11 (Tamura et al., 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В открытой литорали оз. Байкал обнаружены представители трех родов: *Radix* (Lymnaeidae), *Gyraulius* (Planorbidae) и *Cincinna* (Valvatidae) (рис. 1В).

Radix (Lymnaeidae)

В настоящее время особи *R. auricularia* обнаружены практически по всей литорали оз. Байкал (рис. 1В), в 11 из 55 исследованных районов радикасы найдены неоднократно в разные годы (табл. 1, станции 4, 6, 7, 10, 12, 26, 34, 35, 37, 39, 40). Обитают они в широком диапазоне глубин от 0.1 до 40 м на каменистых, песчано-илистых и смешанных типах грунтов с водной растительностью и детритом (табл. 1). В урезовой зоне открытого Байкала, в отличие от прибрежно-соровых участков, в летнее время половозрелые радикасы и их яйцевые кладки не обнаружены. Адаптация к условиям открытого Байкала привела к тому, что радикасы не были замечены на поверхностной пленке воды, и у исследованных особей пневмостом был сомкнут, и он не открылся после обработки кипятком (рис. 2В). Произошло ли срастание краев пневмостома, еще предстоит выяснить на гистологических срезах.

В прибрежно-соровой зоне Байкала зарегистрирована следующая численность *R. auricularia*: в Посольском соре на песчаных и песчано-илистых грунтах в июле–августе 1938 г. – 2 экз. м⁻²

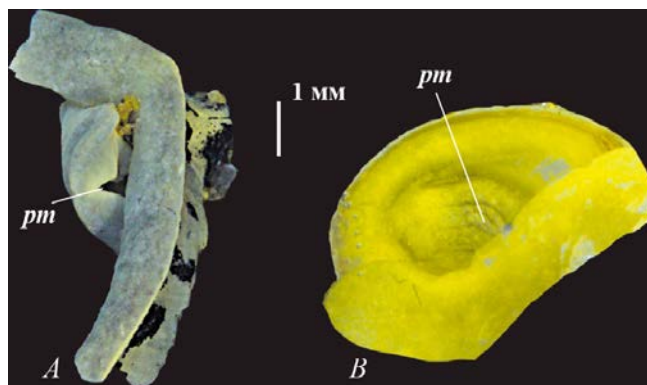


Рис. 2. Пневмостом *R. auricularia* из оз. Байкал: А – мантийный край особи с открытым пневмостомом с уреза залива Загли в Малом Море, В – мантийный край особи с сомкнутыми краями пневмостома из литорали у пос. Листвянка (глубина ~10 м, рис. 1В, станция 4); *pt* – пневмостом.

Таблица 1. Районы находок вселенцев в открытой литорали Байкала в 1972, 1975 (коллекция М.Ю. Бекман) и 1993–2023 гг. (номера станций соответствуют рис. 1В)

№ станции	Район	Координаты	Год отбора	Глубина, грунт
Южный Байкал, западное побережье				
1	мыс Шаманский	51°41'31" с.ш., 103°42'07" в.д.	2013	3–9 м, песок
2	пос. Култук	51°43'37" с.ш., 103°43'19" в.д.	2000	10–15 м, песок
3	мыс Хабартуй	51°43'56" с.ш., 103°52'56" в.д.	2016	3–10 м, камни, песок, макрофиты
4	Лиственничный залив	51°51'50" с.ш., 104°50'41" в.д.	2011, 2014, 2016, 2019	1–17 м, камни, песок, ил, <i>Spirogyra</i> sp.
5	мыс Березовый	51°50'48" с.ш., 104°54'23" в.д.	2003, 2020	3.3 м, 21 м, валуны, галька
6	бухта Большие Коты	51°53'57" с.ш., 105°03'51" в.д. 51°54'08" с.ш., 105°04'10" в.д. 51°54'08" с.ш., 105°04'20" в.д. 51°53'48" с.ш., 105°07'48" в.д.	2017, 2019, 2021	2.5–25 м, камни, песок, макрофиты, детрит
7	залив Голоустный	52°01'35" с.ш., 105°24'18" в.д.	2020, 2022	2.5–3.9 м, камни, песок
8	бухта Песчаная	52°15'42" с.ш., 105°42'26" в.д.	2020	5.5–6.5 м, песок
9	бухта Бабушка	52°15'55" с.ш., 105°42'47" в.д.	2017	5 м, гравий
Средний Байкал, западное побережье				
10	севернее пос. Бугульдейка	52°32'30" с.ш., 106°05'55" в.д.	1996, 2019	2–3 м, песок
11	бухта Усть-Анга	52°46'32" с.ш., 106°35'23" в.д.	2000	1.5 м, камни, ил, макрофиты
12	бухта Ая	52°47'10" с.ш., 106°36'28" в.д.	1993, 2020	0.1–1 м, камни; 21–22 м, песок, ил
13	мыс Ухан	55°05'07" с.ш., 107°25'15" в.д.	2019	10–12 м, песок
залив Малое Море				
14	мыс Крест	52°59'28" с.ш., 106°55'25" в.д.	2000	5 м, камни
15	мыс Кобылья голова	53°04'04" с.ш., 106°54'34" в.д.	1995	8 м, песок
16	мыс Улан	53°03'23" с.ш., 106°51'37" в.д.	2002	1–3 м, камни
17	о-в Хубын	53°05'40" с.ш., 106°56'26" в.д.	2000	3.5 м, камни
18	о-в Огой (Угунгой)	53°07'34" с.ш., 106°59'45" в.д.	2000	10 м, песок
19	бухта Шибетейская	53°08'26" с.ш., 107°06'49" в.д.	2016	24–25 м, песок, ил, макрофиты
Северный Байкал, западное побережье				
20	мыс Арал (Арул)	53°28'11" с.ш., 107°32'59" в.д.	2016	15–20 м, песок, <i>Spirogyra</i> sp.
21	мыс Онгурен	53°37'35" с.ш., 107°37'15" в.д.	2019	1.5 м, камни, Chlorophyta
22	мыс Саган-Морян	54°04'51" с.ш., 108°17'25" в.д.	2022	8–11 м, камни, <i>Spirogyra</i> sp.
23	бухта Солонцовая	54°07'20" с.ш., 108°17'23" в.д.	1999	14 м, песок
24	мыс Елохин	54°33'06" с.ш., 108°39'55" в.д.	2019, 2020	3–10 м, камни, песок
25	бухта Большая Коса	54°46'05" с.ш., 108°50'55" в.д.	2016	30 м, камни, галька, песок
26	мыс Мужинай	54°50'58" с.ш., 108°54'11" в.д.	2003, 2006, 2023	8–16.4 м, камни, песок
27	мыс Коврижка	54°53'26" с.ш., 108°53'30" в.д.	2007	9–13 м, песок, ил
28	мыс Болсодей	54°55'06" с.ш., 108°56'56" в.д.	2003	2–4 м, песок

29	у устья р. Гуилга	55°12'20" с.ш., 109°10'07" в.д.	2023	8–24 м, камни, ил
30	бухта Богучанская	55°25'58" с.ш., 109°12'18" в.д.	2016	11–12.5 м, песок, губки, детрит
31	бухта Слюдянская	55°28'36" с.ш., 109°10'04" в.д.	2019	2.8–3.2 м, камни, песок
32	бухта Онокочанская	55°32'27" с.ш., 109°11'30" в.д.	2013	10–15 м, песок, ил, детрит
33	бухта Сеногда	55°34'08" с.ш., 109°12'26" в.д.	2019	1.5 м, камни
34	пос. Заречное	55°35'14" с.ш., 109°16'49" в.д.	2014, 2019, 2023	0.5–6 м, камни, песок, Chlorophyta

Северный Байкал, восточное побережье

35	бухта Дагарская	55°40'42" с.ш., 109°56'26" в.д.	1997, 2022	4–10 м, песок, ил, Chlorophyta
36	бухта Фролиха	55°31'10" с.ш., 109°52'09" в.д.	2019	7–12 м, песок
37	бухта Ая	55°28'12" с.ш., 109°50'35" в.д.	2003, 2016, 2019, 2021, 2023	0.5–27 м, камни, песок, ил, макрофиты, детрит
38	бухта Амундакан	55°01'41" с.ш., 109°45'51" в.д.	2023	8–10 м, камни, песок
39	мыс Биракан	54°43'43" с.ш., 109°37'44" в.д.	2003, 2023	9–15 м, камни, песок
40	бухта Давша (Давше)	54°20'33" с.ш., 109°29'48" в.д.	2017, 2023	6–8.5 м, камни, песок
41	мыс Валукан	54°18'07" с.ш., 109°27'03" в.д.	2016	0.1–0.15 м, камни, <i>Ulothrix sp.</i>
42	рядом с устьем р. Со- сновка	54°10'49" с.ш., 109°31'15" в.д.	2021	10–15 м, камни, песок, ил
43	Чивыркуйский залив, у о-ва Большой Кыл- тыгей	53°48'53" с.ш., 109°05'12" в.д.	1997, 2000	1–2 м, камни
44	Чивыркуйский залив, у о-ва Малый Кыл- тыгей	53°46'53" с.ш., 109°05'29" в.д.	2000	1–2 м, камни
45	у о-ва Большой Уш- каний, бухта Пещерка	53°50'47" с.ш., 108°39'30" в.д.	1972, 2020	3 м, камни, песок

Средний Байкал, восточное побережье

46	п-в Святой Нос, мыс Нижнее Изголовье	53°29'59" с.ш., 108°31'17" в.д.	2001	2.5–2.6 м, камни
47	Баргузинский залив, бухта Максимиha	53°16'55" с.ш., 108°43'46" в.д.	2002	8.5–10 м, песок
48	бухта Безымянная	53°02'44" с.ш., 108°19'07" в.д.	1999	2.6–4 м, камни, песок
49	банка Туркинская	52°55'43" с.ш., 108°11'26" в.д.	2015	3–8 м, выходы материнских по- род
50	мыс Бакланий	52°42'44" с.ш., 107°32'40" в.д.	2001	1–2.2 м, камни, песок, макрофи- ты

Селенгинское мелководье

51	район выхода газа “Исток”	52°10'58" с.ш., 106°07'04" в.д.	2022	40 м, коряги, песок, ил
----	------------------------------	---------------------------------	------	-------------------------

Южный Байкал, восточное побережье

52	пос. Посольское	52°01'04" с.ш., 106°10'26" в.д.	1996	2–5 м, песок, ил, макрофиты
53	пос. Мишиха	51°39'00" с.ш., 105°33'25" в.д.	2001	4.2 м, песок, ил
54	мыс Тонкий	51°39'00" с.ш., 105°33'25" в.д.	2011	3.5 м, камни, песок
55	г. Байкальск	51°30'04" с.ш., 104°14'31" в.д.	1975, 1995	0.2–0.5 м, 25–30 м, камни, песок

Таблица 2. Таксономический состав и доля (%) особей чужеродных и эндемичных видов на станциях в открытой литорали оз. Байкал

Вид	№ станции					
	4a	4б	5	6	37	51
Чужеродные виды						
<i>Radix auricularia</i>	1.9	29.7	—	49.5	25.6	4.0
<i>Gyraulus</i> cf. <i>acronicus</i>	—	—	0.3	1.2	—	—
<i>C.</i> cf. <i>korotnevi</i>	—	—	—	—	45.3	—
Эндемики						
<i>Benedictia baicalensis</i> (Gerstfeldt 1859)	—	—	—	8.6	—	—
<i>B. michnoi</i> (Lindholm 1929)	—	—	—	—	—	4.0
<i>Maackia herderiana</i> (Lindholm 1909)	12.4	—	28.4	1.2	—	—
<i>M. herderiana parvula</i> (Kozhov 1936)	—	—	—	—	—	22.7
<i>M. bythiniopsis</i> (Lindholm 1909)	0.9	—	1.0	—	—	—
<i>Teratobaikalia ciliata</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	1.2	—	45.3
<i>Godlewskia godlewskii</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	—	2.2	—
<i>Korotnewia semenkewitschi</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	3.7	—	—
<i>Baicalia carinata</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	—	0.7	2.7
<i>Parabaikalia milashevitschi</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	—	13.8	—
<i>P. elata</i> (W. Dybowski 1875)	—	—	—	—	3.2	—
<i>P. dubiosa</i> (Kozhov 1936)	—	—	—	—	1.4	—
<i>Pseudobaikalia pulla tenuicosta</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	—	5.4	—
<i>Ps. zachvatkini</i> (Kozhov 1936)	—	—	—	—	1.1	—
<i>Megalovalvata baicalensis</i> (Gerstfeldt 1859)	—	—	1.0	—	—	—
<i>M. demersa</i> (Lindholm 1909)	—	—	0.3	1.2	0.4	—
<i>M. piligera</i> (Lindholm 1909)	—	—	—	—	—	—
<i>Choanomphalus</i> sp. (не определены)	84.8	70.3	—	—	—	21.3
<i>Choanomphalus maacki</i> Gerstfeldt 1859	—	—	66.5	—	—	—
<i>Ch. amauronius</i> Bourguignat 1862	—	—	1.9	33.4	—	—
<i>Ch. gerstfeldtianus</i> Lindholm 1909	—	—	0.3	—	—	—
<i>Ch. microtrochus</i> Lindholm 1909	—	—	—	—	2.2	—
<i>Ch.</i> cf. <i>westerlundianus</i> Lindholm 1909	—	—	—	—	0.7	—
<i>Gerstfeldtiancylus benedictiae</i> Starobogatov 1989	—	—	0.3	—	—	—
Всего экземпляров в пробе	768	209	376	81	276	75

Примечания. Номера станций указаны в соответствии с рис. 1B и табл. 1: 4a – Лиственничный залив, 2–5 м, 2014; 4б – Лиственничный залив, 2–5 м, 2016; 5 – мыс Березовый, 3.3 м, 2003; 6 – бухта Большие Коты, 11 м, 2017; 37 – бухта Аяя, 22–27 м, 2021; 51 – район выхода газа “Исток”, 40 м, 2022. Прочерк – представитель данного таксона не встречен.

(Кожов, 1962), в губе Култушная Посольского сора на растительности приуездной зоны в июле 2021 г. она незначительно превышала 25 экз. м⁻² (собственные данные). Кожов (1936) показал варьирование численности этих улиток в разных районах Чивыркуйского залива: 20 экз. м⁻² (8.3% от общей численности пяти видов гастропод) на коричневых илах в зоне глубин 1.5–3 м в бухтах Крохалиная и Крутогубская; 140 экз. м⁻² (14% от общей численности 16 видов) на мелкозернистых заиленных песках в зоне глубин от 1 до 14 м у о-ва Бакланый. Доля радиксов в сообществах гастропод в заливе Мухор (Малое Море) составила 59.4% (Кожов, 1936) и около 20% в 2001 г. (собственные данные).

В открытом Байкале численность и доля *R. auricularia* в сообществах гастропод варьировала в более широком диапазоне. Например, в южной котловине озера в бухте Большие Коты (рис. 1В, станция 6) в 2003 г. улитки этого вида не были найдены (Ситникова и др., 2010), а в 2017 г. их количество в этом районе на глубине 11 м составило 40 экз. м⁻² (~1/2 от общей численности 8 видов гастропод) (табл. 2). В заливе Лиственничный (рис. 1В, станция 4) в июне 2016 г. на глубинах 2–5 м зарегистрирована максимальная численность радиксов (более 1100 экз. м⁻²) на камнях с преобладанием нитчатых водорослей рода *Spirogyra*, их доля в пробах гастропод увеличилась в 15 раз по сравнению с 2014 г. (табл. 2), в то время как в 2003 г. они здесь отсутствовали. В Северном Байкале в бухтах Давша (2017 г., рис. 1В, станция 40), Амнундакан (2023 г., рис. 1В, станция 38), возле пос. Заречное (2023 г., рис. 1В, станция 34) и у устья р. Гуилга (2023 г., рис. 1В, станция 29) на глубинах 4–24 м радиксы почти сплошным “ковром” покрывали песчаное дно с одиночными камнями, достигая плотности поселения ~850 экз. м⁻² (рис. 3).

На мягких грунтах в бухте Ая (2021 г., рис. 1В, станция 37) доля *R. auricularia* на глубинах 22–27 м превышала 25 % (табл. 2). Обнаружены они и на глубине 40 м рядом с эпицентром струйного излияния газа “Исток” (рис. 1В, станция 51; табл. 2).

В дражной пробе, собранной в июне 2022 г. с песчаного грунта на глубине 4 м в бухте Дагарская (рис. 1В, станция 35), из более чем нескольких сотен экземпляров *R. auricularia* обнаружены четыре альбиноса (рис. 4), культивирование которых в аквариумах с байкальской водой успеха не имело. Отметим, что один радикс-альбинос найден нами (июнь 2022 г.) в ручье термального источника Хакусы (северо-восточное побережье Байкала). В мелких ручьях источника обитают маленькие особи радиксов (пигмеи), описанные в качестве двух самостоятельных видов *R. hakusyensis* (Kruglov et Starobogatov 1989) и *R. thermobaicalica* (Kruglov et

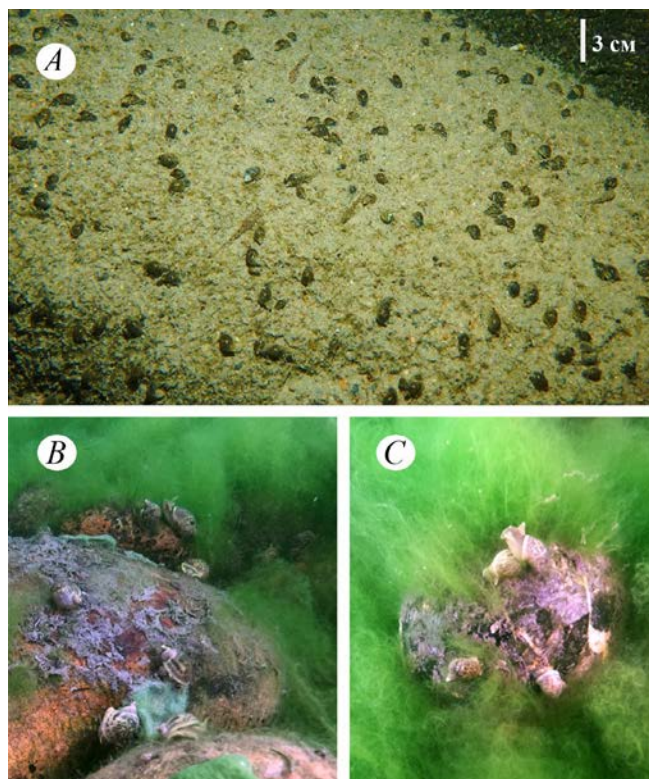


Рис. 3. Поселения *R. auricularia* на песчаном дне и одиночных камнях в открытой литорали на глубинах 4–6 м: А – бухта Давша (октябрь 2017 г., рис. 1В, станция 40, фото И.В. Ханаева), В–С – у пос. Заречное (сентябрь 2023 г., рис. 1В, станция 34, фото А.П. Федотова).



Рис. 4. Представители *R. auricularia* из бухты Дагарская (рис. 1В, станция 35): А – типичный экземпляр, В – альбинос.

Starobogatov 1989). Позднее эти два вида сведены в синоним *R. auricularia* на основании идентичности нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI мтДНК (Aksenova et al., 2017).

Причины появления альбиносов среди моллюсков неизвестны, хотя их находки зарегистрированы как среди наземных, так и водных гастропод. Доля альбиносов в популяциях различна.

Например, частота встречаемости альбиносов среди наземных улиток *Helicopsis striata* (O.F. Müller 1774), населяющих юг Среднерусской возвышенности, варьировала в 2011–2012 гг. от 0 до 0.78 (78% из 54 особей) (Сычев, 2017). Наибольшее количество альбиносов среди *H. striata* обнаружено на участках с обнажениями мела (Сычев, Снегин, 2016). Изучение же распределения альбиносов пресноводных гастропод *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss 1848) из 14 станций района Дофар (юго-западный Оман) не выявило их приуроченности к специфическим условиям среды (Mouahid et al., 2010). Эти авторы показали, что альбиносы обитали на двух станциях, расположенных на значительном расстоянии один от другого, причем частота их встречаемости на одном из участков возрастала от 0.079 до 0.494 в период с 2000 до 2007 г. и была неодинаковой весной и осенью. Наоборот, частота встречаемости альбиносов *Pomacea canaliculata* (Lamarck 1819) была постоянной (0.014) на протяжении 6 лет наблюдений водоемов с лотосами и прилегающих каналов в префектуре Кумамото (Япония) (Yusa, 2004). Альбиносы среди “диких” популяций пресноводных гастропод — достаточно частое явление, но точные сведения о частоте их встречаемости крайне редки (Mouahid et al., 2010). Так, два альбиноса *Physa heterostroph*a (Say 1817) обнаружены среди “тысяч особей”, собранных в Южной Каролине (США) (Dillon, Wethington, 1992). Альбиносы способны к размножению. Выявлено, что в экспериментальных условиях альбиносы *Planorbella trivolvis* (Say 1817) предпочитали пигментированных партнеров в качестве доноров спермы, при этом среди потомства альбиносы отсутствовали (Norton et al., 2018; Norton, Wright, 2019).

Альбиносы встречаются и среди морских двустворок, например, только один “полный” альбинос зарегистрирован среди 10 млн особей *Callista chione* (Linnaeus 1758) у берегов Италии Средиземного моря (Kellner, 2006).

Среди литоральных байкальских эндемичных гастропод “полные” альбиносы не отмечены.

Я.И. Старобогатов и И.В. Шибанова (Ситникова и др., 2004) в заливах Малого моря идентифицировали несколько видов лимнеид, в том числе *Lymnaea (Peregrina) ovata* Draparnaud 1805, *L. (P.) balthica* (Linnaeus 1758), *L. (P.) ampullacea* (Rossmässler 1835) и *L. (P.) fontinalis* Studer 1820. Особи, сходные с этими видами по форме устья раковины, высоте завитка и форме оборотов, не были нами обнаружены ни в Малом море, ни в большинстве районов Байкала. Лишь у пос. Голоустное (рис. 1В, станция 7) найдены радикалы двух видов как в искусственном заливе (ковше для стоянки судов) (сборы 2022 г.), соединенном с открытой литоралью озера, так и в открытой литорали (табл. 1). Особи одного вида по морфологии раковины и половых органов (рис. 5А, 5В), а также нуклеотидным

последовательностям фрагмента гена COI мтДНК соответствовали *R. auricularia*.

Нуклеотидные последовательности трех особей второго вида оказались на 100% гомологичны последовательности одного экземпляра (GenBank JN794510) из оз. Телецкое на Алтае, идентифицированного как *R. zazurniensis* (Mozley 1934) (Oheimb et al., 2011, Tab. S1) или как *R. lagotis* (Schrank 1803) (Aksenova et al., 2016). Строение половых органов пяти особей из искусственного залива и двух особей из открытой литорали Байкала у пос. Голоустное вполне соответствовали *R. zazurniensis sensu* Kruglov 2005 (рис. 5Db–5Dd, 5Ea, 5Eb).

Топотипы *R. zazurniensis* из типового местонахождения оз. Снежное (= Тыклинское?), находящегося рядом с пос. Выдрино (юго-восток), не исследованы. Поэтому данные об идентичности (родстве) особей из различных районов Сибири и Дальнего Востока, идентифицированных как *R. zazurniensis* или *Lymnaea (Peregrina) zazurniensis* (Круглов, 2005), а также о неоднозначности определения особи из оз. Телецкое не позволяют утверждать, что улитки, найденные у пос. Голоустное, принадлежат *R. zazurniensis*, поэтому при обсуждении мы используем название *R. cf. zazurniensis*.

Отметим факт обнаружения в открытой литорали Байкала у пос. Голоустное в 2022 г. особей, которые по раковине не отличались от *R. cf. zazurniensis* из искусственного залива, но имели рудиментарный копулятивный аппарат при полном развитии других половых органов (рис. 5F–5H). Проток бурсы у этих особей был удлиннен и сходен с таковым у *R. auricularia* (рис. 5Ha, 5Hb). У двух улиток копулятивный орган вовсе не был обнаружен.

Наличие рудиментарного копулятивного органа отмечено у *Aplexa* (или *Amuraplexa*) *aphallica* (Starobogatov et Zatravkin 1989) (Physidae), описанного сначала в качестве подвида *A. moskvichevae*, а затем сведенного в синоним *A. amurensis* Starobogatov et Prozorova 1989 (Taylor, 2003). При описании этого таксона авторы упоминают о наличии 500 экз. из Приморского края, принадлежащих двум популяциям, однако не указывают долю особей с рудиментарным копулятивным органом (Старобогатов и др., 1989). О повторных находках особей с афаллическим копулятивным органом ничего не известно.

Недоразвитие половых органов (афаллия, импресекс и синдром Дамптона) описано у морских гастропод (например, El Ayari et al., 2017). Импресекс (imposex, развитие мужских половых органов у самок) — наиболее частое явление среди морских гастропод — вызвано воздействием оловосодержащих органических соединений, использовавшихся (ныне запрещенных) для покрытия днища судов от обрастаний (например, Garaventa et al., 2006). В Байкальском регионе оловосодержащие

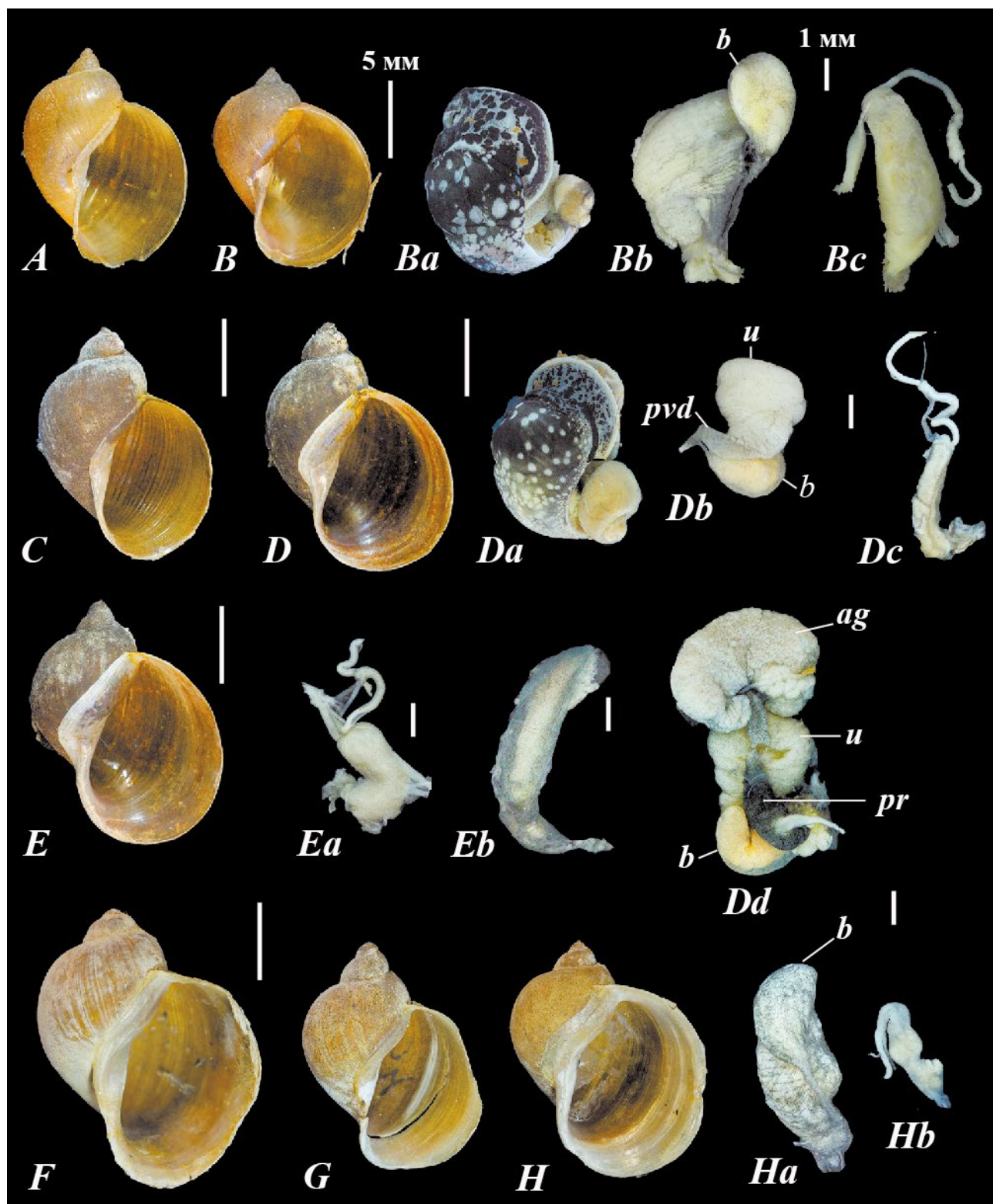


Рис. 5. Раковина, окраска тела и половые органы двух видов *Radix* у пос. Голоустное. *A, B* – *R. auricularia* в заливе; *C–E* – *R. cf. zazurniensis* в заливе; *F–H* – *R. cf. zazurniensis* из открытой литорали. *Ba, Da* – окраска тела и мантии; *Bb, Db, Ha* – паллиальные половые органы дорсально; *Bc, Dc, Ea, Hb* – копулятивные органы; *Dd* – ренальный и паллиальный отделы половой системы с вентральной стороны; *Eb* – бурса, *ag* – белковая железа, *b* – бурса, *pr* – простата, *pvd* – провагина, *u* – матка. Длинные линии для раковин и тела соответствуют 5 мм, короткие линии для половых органов – 1 мм.

органические соединения не были в использовании, так же как и другие вещества, которые могли бы вызывать недоразвитие половых органов у гастропод.

Попытки получения нуклеотидных последовательностей двух генетических маркеров от аномальных особей *R. cf. zazurniensis* оказались безуспешными. Тем не менее мы предполагаем, что появление особей, у которых раковина сходна с раковиной *R. cf. zazurniensis*, женские половые органы по морфологии соответствуют таковым *R. auricularia*, а копулятивный аппарат — рудиментарный или вовсе отсутствует, связано со случайной гибридизацией особей этих двух видов. Возможно, гибридизация произошла благодаря мутациям в родительских геномах, вызванных протонным туннелированием в результате выбросов газов во время землетрясений. Акватория у пос. Голоустное характеризуется высокой сейсмичностью, здесь соединяются два крупных тектонических разлома Обручевский и Байкало-Бугульдейский, и простирается близко к берегу короткий разлом (Лунина и др., 2010). Например, в декабре 2021 г. в акватории Голоустного зарегистрированы три землетрясения, а в течение 2022 г. — более десяти (БФ ФИЦ ЕГС РАН, 2024). Выяснено, что землетрясения вызывают повышение электрического напряжения и выброс водородсодержащих газов в озере (Bezrukov et al., 2019). Эти газы могли вызвать протонное туннелирование в ДНК, приводящее к ее нестабильности (Fisher, Stix, 2022) и спонтанным мутациям (Slocombe et al., 2022).

Если предположить, что мутации привели к сбою в распознавании партнера у особей обоих видов в период размножения, то при отсутствии различий в копулятивных органах (рис. 5Bc, 5Ea) это могло способствовать межвидовому скрещиванию. В ряде работ (Круглов, 2005; Vinarski, 2011; Aksenova et al., 2018; Vinarski et al., 2020) показано значительное перекрытие индекса копулятивных аппаратов (соотношения длин пениса и мешка препуциума) у различных представителей *Radix*, *Peregiana*, *Kamtschaticana* и *Ampullaceana*.

Отдаленная гибридизация между представителями различных таксонов (отрядов, семейств и родов) — нередкое явление среди животных (например, обзор Zhang et al., 2014). Показано (Adavoudi, Pilot, 2022), что межвидовая гибридизация одним видам угрожает вымиранием из-за генетического “затопления” (или “заболачивания”) и аутбридинговой депрессии, а у других видов возникают новые адаптивные вариации и повышается приспособленность.

В литорали у пос. Голоустное улитки *R. auricularia* доминировали, их доля в дражной пробе (июнь 2020 г.) составила около 80% от общего количества (36) взрослых особей. Сосуществуя на одном биотопе, *R. auricularia* и *R. cf. zazurniensis* имели

сходную пигментацию тела (рис. 5Ba, 5Da). Пять из семи вскрытых особей *R. cf. zazurniensis* были аномальными. Так как известно, что недоразвитие половых органов приводит к репродуктивной недостаточности и сокращению численности популяции (Axiak et al., 2003), мы предполагаем, что по истечении времени *R. cf. zazurniensis* исчезнет из открытой литорали у пос. Голоустное.

В настоящее время, из-за отсутствия специальных исследований, трудно сказать, произошло ли замещение *R. auricularia* других представителей *Radix* (*Peregiana*) и/или *Ampullaceana* sensu Vinarski et al. 2020, попытавшихся адаптироваться к условиям открытого Байкала. Между тем приведем пример смены морфологии раковины в Молокайском (= Мужинайском) соре (рис. 1A), образованном озерами на мысе Мужинья и соединенном протокой с Байкалом. Линдгольм (1909) описал из этого сора *Limnaea ovata petricola* (= *R. balthica* (Linnaeus 1758) sensu Vinarski et Kantor 2016), фотография типового экземпляра опубликована ранее (Sitnikova, 2019). Раковина, собранная в соре в 2019 г., имела отдаленное сходство с раковиной *L. ovata petricola* (рис. 6C), особи 2021 г. сбора соответствовали по раковине *R. balthica* (рис. 6D), а их половая система была сходна с одной из вариаций *R. auricularia* (рис. 6Da–6Dc). Раковина и половая система особей из открытой литорали Байкала не отличались от *R. auricularia* (рис. 6A, 6B, 6Ba).

В 2018 г. началось поднятие уровня воды Байкала (Гармаев, Цыдыпов, 2019; Синюкович, 2022), в результате которого сор превратился в залив озера. При отсутствии в нашем распоряжении особей, обитавших в Молокайском соре до поднятия уровня воды, трудно делать предположения о том, какие изменения морфо-анатомических признаков могли произойти у улиток.

Planorbidae

Все исследованные особи рода *Gyraulus* (рис. 7A) с выпуклыми оборотами с умбиликарной стороны и гладкой раковиной, т.е. без периферического кила и сетчатой микроскульптуры, мы отнесли к группе *G. acronicus* (и обозначаем как *G. cf. acronicus*). Причина неточной идентификации кроется в присутствии в пробах главным образом молодых раковин (менее 4.0 оборотов).

Особь *G. cf. acronicus* (1–3 экз. в пробе) обнаружены на каменистых грунтах в открытой литорали озера у мыса Березовый (рис. 1B, станция 5), в бухте Большие Коты (рис. 1B, станция 6), у г. Байкальск (рис. 1B, станция 55), у мыса Улан (рис. 1B, станция 16), у о-ва Большой Кытыгей (рис. 1B, станция 43) и у мыса Валукал (рис. 1B, станция 41). Почти во всех районах *G. cf. acronicus* встречен совместно с *R. auricularia* (рис. 1B) и совместно с тремя — восемью видами байкальских

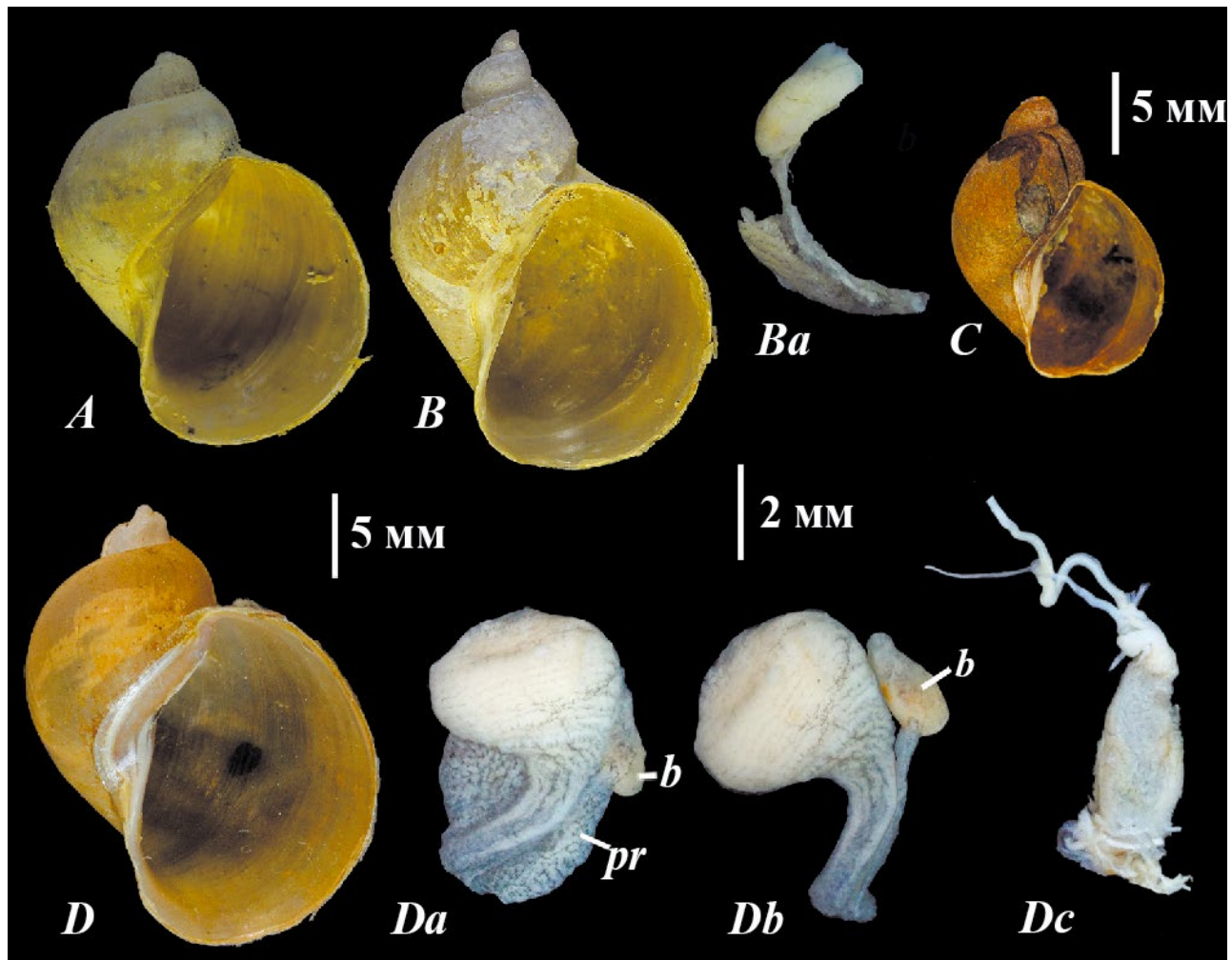


Рис. 6. Раковины и половые органы *Radix* spp. из литорали открытого Байкала у Молокайского (Мужинайского) сора (A, B) и непосредственно из сора (C, D). A – *R. auricularia* (июль 2006 г.), B – *R. auricularia* (июль 2003 г.), C – *R. ovata petricola*? (= *R. balthica*?) (июль 2019 г.), D – *R. cf. auricularia* (июнь 2021 г.). Ba – бурса, Da – паллиальные половые органы дорсально, Db – то же самое без простаты, Dc – копулятивный орган; b – бурса, pr – простата.

эндемиков, доля этого вида в пробах составляла не более 1.2% (табл. 2). В различных бухтах Чивыркуйского залива доля вида *Planorbis* (*Gyraulus*) *gredleri borealis* (Lovén 1875) = *G. cf. acronicus* в численности гастропод варьировала от 2 до 16% (Кожов, 1936). Линдгольм (Lindholm, 1909) по сборам экспедиции Коротнева (1901–1902) указывал нахождение *G. borealis* (= *G. cf. acronicus*), кроме бухт Чивыркуйского залива и Малого моря, на прибрежных камнях бухт Аяя и Безымянная (рис. 14). Но в наших сборах в этих районах особи этого вида отсутствовали. *G. cf. acronicus* широко распространен в прибрежно-соровой зоне озера и водоемах Прибайкалья. По определениям Я.И. Старобогатова (Коряков и др., 1977), *G. acronicus* встречен во всех 16 исследованных прибрежных водоемах Байкала.

Единожды (июль 2006 г.) в открытой литорали Чивыркуйского залива у р. Большой Чивыркуй на

крупном песке собраны пустые раковины молодых особей рода *Helicorbis* sp. Они присутствовали в пробе вместе с шестью эндемичными видами. Вероятно, раковины *Helicorbis* sp. были снесены речным стоком из заболоченных стариц реки, малакофауна которых не исследована. Представители этого рода, а также рода *Polypylis* обнаружены в заболоченных участках у устья р. Анга, южной оконечности Байкала (район г. Слюдянка), у Посольского сора, а также у Гусиного озера, являющимся типовым местонахождением *Helicorbis kozhovi* Starobogatov et Streletzkaja 1967. Особи *Polypylis* найдены в заливе Загли (Малое море) в зоне глубин 2–4 м (июнь 2020 г.) на элодее совместно с *R. auricularia*, *G. cf. acronicus* и байкальским эндемиком *M. variesculpta*.

Потенциальным претендентом на вселение в открытый Байкал из планорбид является

G. cf. stroemi Westerlund 1881. Особи этого вида встречаются в бухтах Чивыркуйского залива и Малого моря (Кожов, 1936), в Молокайском (Lindholm, 1909) и Посольском (Dybowski, 1912) сорах, в приустьевых участках р. Селенга (например, Винарский и др., 2015), а также рек Голоустная и Анга (собственные данные). Из Молокайского сора Линдгольм (Lindholm, 1909) описал в качестве самостоятельного вида *Planorbis rugulosus* (фото типового экземпляра см. Sitnikova, 2019, Fig. 5K), здесь мы приводим фотографию топотипа (рис. 7B), свидетельствующую о морфологическом сходстве с *G. stroemi*, в синоним которого и был сведен *Planorbis rugulosus* (Vinarski, Kantor, 2016). В Байкальском регионе *G. cf. stroemi* характеризуется высокой степенью изменчивости раковины (Винарский и др., 2015) и генетической неоднородностью (Матафонов и др., 2019); по плодовитости и длительности эмбриогенеза *G. cf. stroemi* сходен с *G. acronicus* (Шишмарева, Матафонов, 2012). Особи *G. cf. stroemi* населяют различные биотопы каменистых и смешанных типов грунтов, без существенного обрастания или с зарослями водной растительности, в том числе элодеи, а также биотопы прибрежных камней с микробальными матами в зоне влияния теплого источника в бухте Змеиная в Чивыркуйском заливе (Шишмарева, Матафонов, 2012, собственные данные). Отсутствие строгой приуроченности к специфическим условиям среды вполне может способствовать

проникновению *G. cf. stroemi* в открытую литораль Байкала при повышении температуры воды.

С меньшей вероятностью, по нашему мнению, может произойти вселение в открытый Байкал *G. albus* (Mueller 1774) и/или близкого к нему по морфологии вида *G. stelmachotius* (Bourguignat 1860). Особи обоих видов обнаружены в единичных количествах на водной растительности в некоторых бухтах Чивыркуйского залива и Малого моря. Линдгольм (Lindholm, 1909) отмечал нахождение *G. stelmachotius* var. *notatus* (Westerlund 1885) в Ангарском соре (северная оконечность Байкала).

К списку претендентов на внедрение в открытую литораль Байкала добавим еще два вида. Это *Bathymophalus* sp., особи которого обнаружены в Чивыркуйском заливе (Кожов, 1936), оз. Большое Курминское (Старобогатов цит. по: Коряков и др., 1977), в озерах у пос. Зама и Онгурены на западном побережье севернее Малого моря и в заливе-старице р. Баргузин (собственные сборы). А также — *Armiger crista* (Linnaeus 1758), собранный в Таготских озерах у залива Мухор в Малом море (Старобогатов цит. по: Коряков и др., 1977) и приустьевых участках р. Похабиха в г. Слюдянка, южная оконечность Байкала (собственные данные).

Valvatidae

В водоемах Прибайкалья, в том числе озерах на побережье Байкала, Кожов (1936), Прозорова и др. (2009), Ситникова и др. (Sitnikova et al., 2015) упоминают о нахождении четырех видов вальват *Cincinna* (*Sibirovalvata*) *aliena* (Westerlund 1877), *C. confusa* (Westerlund 1897), *C. korotnevi* (Lindholm 1909) и *C. sorensis* (Westerlund 1912) с овально-округлой раковиной, а также одного вида *C. sibirica* (Middendorff 1851) (или *Tropidina sibirica* sensu Clewing et al., 2014) с дисковидной раковиной. Отметим, что высокая степень изменчивости раковины номинальных видов *C. korotnevi*, *C. aliena* и *C. sorensis*, а также отсутствие четких видовых признаков часто приводят к ошибочной идентификации (Sitnikova et al., 2015).

Проведенный нами анализ генетических дистанций фрагмента гена COI мтДНК свидетельствует, что в Байкале присутствуют по меньшей мере два вида сибирских вальват. Особи из открытой литорали у р. Сосновка (рис. 8A; 1B, станция 42) и у приустьевых участков р. Анга в бухте Усть-Анга (рис. 8B; 1B, станция 11) имеют идентичные гаплотипы. Эти особи генетически близки (p -дистанция = 0.32 %) экземпляру, собранному в Посольском соре (рис. 8C; 1A). Точно такое же генетическое расстояние отделяет группу Сосновка/Анга от монгольских (оз. Хубсугул) представителей *C. 'confusa'* (GenBank LC377795 и LC377796 (Saito et al., 2018)). Гаплотип последних мало отличается от гаплотипа особей из Посольского сора (p -дистанция = 0.38%). Таким образом,

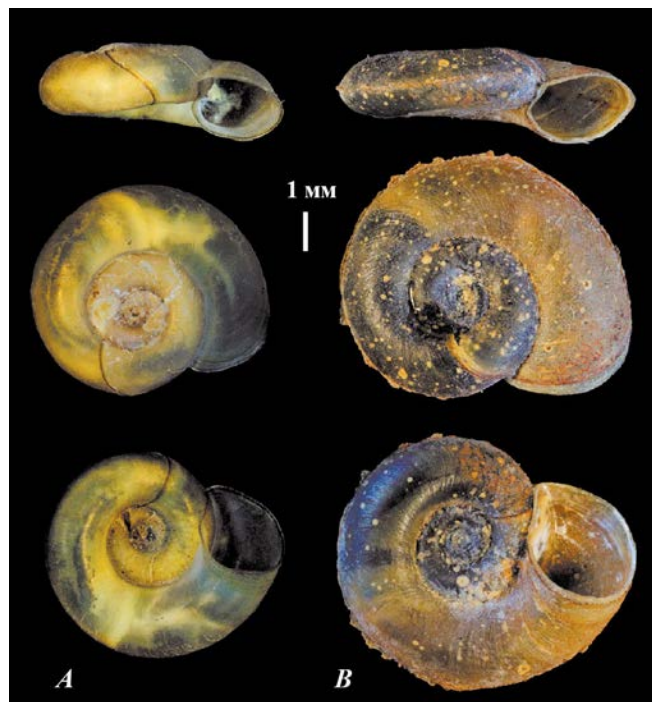


Рис. 7. Представители рода *Gyraulus*: A — *G. cf. acronicus* с каменистого грунта на урзе у мыса Валу-кан (рис. 1B, станция 41), B — *G. cf. stroemi* из Молокайского (Мужинайского) сора.

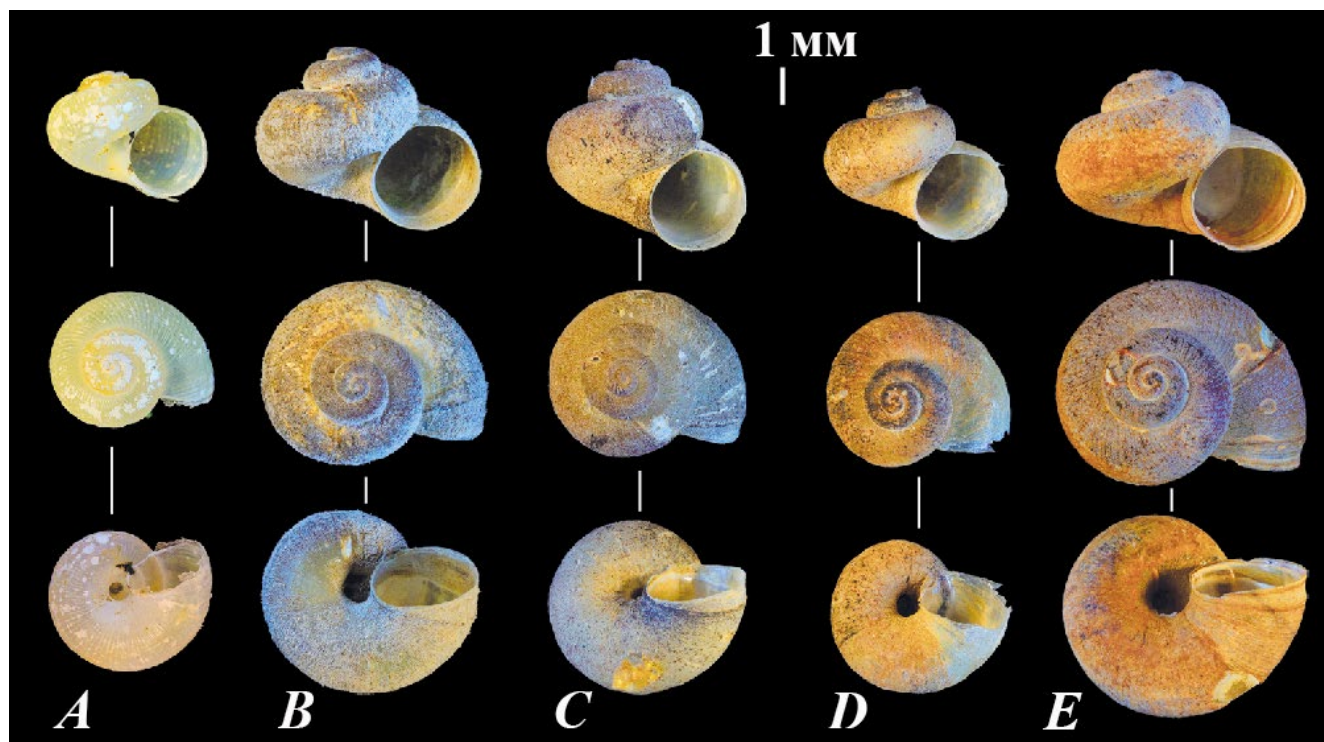


Рис. 8. Раковины вальват из различных районов Байкала: *A* — *C. sorensis* из бухты Сосновка (рис. 1*B*, станция 42), *B* — *C. sorensis* из приустьевое участка р. Анга (рис. 1*B*, станция 11); *C* — *C. sorensis* из Посольского сора (рис. 1*A*); *D* — *Cincinna* sp. из приустьевое участка р. Голоустная (рис. 1*B*, станция 7); *E* — *C. cf. korotnevi* из б. Аяя (рис. 1*B*, станция 37).

экземпляры, собранные из Посольского сора, в литорали у рек Анга и Сосновка, а также из оз. Хубсугул, следует признать за один вид *C. sorensis* (W. Dübowski 1912), поскольку Посольский сор является его типовым местонахождением.

Отметим, в литорали бухты Сосновка *C. sorensis* обнаружен только в июле 2021 г. на смешанном грунте (крупный песок, камни, ил) в зоне глубин 10–15 м. В июльских пробах 2002 г. в зоне глубин от 5–6 м найдены только эндемичные виды гастропод. Кожов (1936) отмечал, что этот вид в заливе Мухор (Малое Море) с долей около 22% от обилия в дражной пробе шести видов гастропод и в Чирыйкуйском заливе с долей 14% от численности 391 экз. м⁻² 16 видов брюхоногих моллюсков.

Подчеркнем, что гаплотипы особей, идентифицированные как *Valvata* (= *Cincinna*) *confusa* из Юганского заповедника (Clewning et al., 2014), генетически далеки от гаплотипов *C. cf. confusa* из оз. Хубсугул (p -дистанция = до 9%), поэтому они вряд ли могут принадлежать одному виду. Гаплотип особи из приустьевое участка р. Голоустная (рис. 8*D*; 1*B*, станция 7) существенно отличается (p -дистанция от 4.3 до 4.9%) от гаплотипов, упомянутых выше байкальских и монгольских вальват (Анга/Посольский сор/Сосновка/Хубсугул).

Значительные генетические различия выявлены между гаплотипами “Голоустное” и *C. japonica* Martens 1877, а также *C. cf. confusa* из Юганского заповедника (p -дистанции = 4.5 и 9.0% соответственно). На данном этапе мы можем только констатировать, что в приустьевом участке р. Голоустная обитает другой вид вальват, отличный от *C. sorensis* и *C. cf. confusa* из Монголии и Юганского заповедника.

Нуклеотидные последовательности особей, собранных в открытой части бухты Аяя (рис. 8*E*; 1*B*, станция 37), еще предстоит проанализировать. Мы приводим фотографию раковины наиболее крупного экземпляра и предположительно относим его к *C. cf. korotnevi* на основании сходства с лектотипом этого вида, описанного из Ангарского сора северной оконечности Байкала (см. фото типов Sitnikova et al., 2015).

Особи *C. cf. korotnevi* впервые обнаружены в бухте Аяя в сентябре 2021 г. (рис. 1*B*, станция 37), их доля в обилии гастропод (12 видов в пробе) составила более 45% (табл. 2). До этого времени они не были найдены здесь ни Линдгольмом (Lindholm, 1909), ни Кожовым (1936), ни нами в 1993, 1997, 2003 и 2006 гг., где среди 12 видов эндемиков присутствовали главным образом затворки *Megalovalvata*

demersa (Lindholm 1909). В 2021 г. этот вид был представлен всего одним экземпляром.

Появление *C. cf. korotnevi* в бухте Ая, возможно, связано с их миграцией из Ангарского сора или из оз. Фролиха. Это озеро находится в 8–10 км к востоку от кутовых бухт Фролиха и Ая, имеющих сток в Байкал. В оз. Фролиха обнаружены 2 вида вальват, идентифицированных по раковине как *C. sibirica* и *C. aliena* (Матвеев и др., 2019).

В бухтах Чивыркуйского залива (например, Фертик и Змеиная), а также в литорали у р. Черемшана (севернее от Чивыркуйского залива) на песке в зоне глубин 7–11 м (сентябрь 1985 и 1986 гг.) были найдены особи, отнесенные к *C. cf. korotnevi* (Sitnikova et al., 2015). В сборах М.Ю. Бекман (1972 г.) из литорали бухты Пещерка у Большого Ушканьего о-ва (рис. 1В, станция 45) присутствовали раковины *C. cf. korotnevi*, но в наших сборах из этого района (например, октябрь 1993 г. и сентябрь 2002 г.) этот вид обнаружен не был. Отметим, в последние годы подробные исследования гастропод в литорали Ушканьих о-в проведены не были.

Другие потенциальные вселенцы в открытую литораль Байкала

Видовой состав малакофауны прибрежно-соровой зоны оз. Байкал за последние 50 лет подробно не был изучен, между тем следует упомянуть два вида-лимнофила *Bithynia contortrix* Lindholm 1909 (Bithyniidae) и *Physa* sp. из группы *fontinalis* (Linnaeus 1758) (Physidae), обитающие в заливах Малого Моря, бухтах Чивыркуйского залива и некоторых прибрежных водоемах. Виды, населяющие заболоченные участки и предпочитающие находиться на урзе воды мелких водоемов, мы не рассматриваем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в открытой литорали оз. Байкал зарегистрированы пять видов-вселенцев из прибрежно-соровой зоны озера: соскребатели *R. auricularia*, *R. cf. zazurniensis* (Lymnaeidae), пасущиеся на смешанных мягких и твердых грунтах, и соскребатели *G. cf. acronicus* (Planorbidae), обитающие главным образом на каменистых грунтах, а также фильтраторы (собственные данные) *C. sorensis* и *C. cf. korotnevi* (Valvatitae), населяющие песчаные и песчано-илистые грунты. Только один из них — *R. auricularia* — обитает вдоль всей литорали озера, и его присутствие подтверждено многократными сборами на протяжении последних лет.

Мы предполагаем, что попытки вселения в открытую литораль озера лимнофильными видами происходили за последние сто лет неоднократно.

Один из этапов вселения, вероятно, произошел в конце 60-х–70-е гг. прошлого столетия после

поднятия уровня воды в озере на 0.8–2 м выше осеннего максимума, вследствие зарегулирования Иркутской ГЭС (Коряков и др., 1977) и расселения водорослей *Elodea canadensis* Michx 1803 (Hydrocharitaceae) (Кравцова и др., 2010). Элодея является излюбленным местом обитания многих палеарктических и сибирских видов гастропод, в том числе *R. auricularia*, особи которых питаются на этом водном растении и откладывают на него яйцевые массы.

Следующий (современный) этап вызван, возможно, тремя факторами: эвтрофикацией за счет массового развития нитчатых водорослей рода *Spirogyra* (Kravtsova et al., 2014; Timoshkin et al., 2018), повышением температуры поверхностного слоя воды (Шимараев, Троицкая, 2018; Троицкая и др., 2019; Kravtsova et al., 2021) и поднятием уровня воды озера после маловодных лет (Гармаев, Цыдыпов, 2019; Синюкович, 2022). Эти факторы могли приводить к “размытию границ” в летнее время между прибрежно-соровой зоной и открытой литоралью озера, расширению промежуточной (смешанной) зоны и появлению зоны “ожидания”.

Проникновение гастропод в открытый Байкал, вероятно, происходило и происходит также за счет пассивного переноса паводковыми водами и селевыми сбросами рек из стариц и заводей, а также размытия и подтопления галечно-песчаных кос между прибрежными озерами и Байкалом. В этом случае вселенцам необходимо адаптироваться к условиям открытого Байкала и найти свободную экологическую нишу. Поэтому не все вселения были успешными.

Необходимы дальнейшие комплексные мониторинговые исследования (включая молекулярно-филогенетические) по отслеживанию таксономического состава и количественных показателей чужеродных видов в открытых участках оз. Байкал, изучению их питания, размножения и биологии развития.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.Н. Александрову, В.В. Вотякову, Н.С. Жуйковой, Е.П. Зайцевой, А.Б. Купчинскому, К.М. Кучеру, А.Г. Лухневу, А.В. Натягановой, А.В. Непокрытых, И.Ю. Парфеевцу, А.Е. Побережной, П. Репсторфу, С.И. Селяндину, В.М. Скуденко, З.В. Слугиной, О.А. Тимошкину, Т.И. Трибой, А.П. Федотову, Н.Г. Шевелевой, а также экипажам НИС “Папанин” и НИС “Титов” за помощь в сборе материала. Авторы благодарны рецензентам за ценные замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках тем государственного задания ЛИН СО РАН №№ 0279-2021-0007 (121032300180-7), 0279-2021-0005 (121032300224-8), 0279-2021-0010 (121032300196-8). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Соблюдение этических стандартов было оценено Комиссией по биоэтике ЛИН СО РАН (Протокол № 1 от 04.04.2024): исследование выполнено на брюхоногих моллюсках (Gastropoda), на которых не распространяются требования Директивы Европейского парламента и Совета Европейского Союза 2010/63/ЕС от 22.09.2010 о защите животных, используемых для научных целей.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- БФ ФИЦ ЕГС РАН, 2024. Каталог землетрясений [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://seis-bykl.ru/> (дата обновления: 31.01.2024).
- Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И., Казанцев И.Е., Каримов А.В., Лазуткина Е.А., 2015. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 2–19.
- Гармаев Е.Ж., Цыдыпов Б.З., 2019. Уровенный режим оз. Байкал: состояние и перспективы в новых условиях регламентации // Вестник Бурятского государственного университета. Биология. География. № 1. С. 37–43.
- Кожов М.М., 1936. Моллюски озера Байкал // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. Т. 8. 320 с.
- Кожов М.М., 1962. Биология озера Байкал. М.: АН СССР. 315 с.
- Коряков Е.А., Глазунов И.В., Вилисова И.К., 1977. Прибрежные озера Байкала до его зарегулирования // Лимнология прибрежно-соровой зоны Байкала. Новосибирск: Наука. С. 4–44.
- Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Механикова И.В., Помазкина Г.В., Белых О.И., 2010. Натурализация *Elodea canadensis* Mich. в озере Байкал // Российский журнал биологических инвазий. № 2. С. 2–17.
- Круглов Н.Д., 2005. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ. 507 с.
- Лунина О.В., Гладков А.С., Шерстянkin П.П., 2010. Новая электронная карта активных разломов юга Восточной Сибири // Доклады Академии наук (Науки о Земле). Т. 433. № 5. С. 662–667.
- Матафонов Д.В., Винарский М.В., Катохин А.В., Малаых И.М., 2019. Новые сведения о морфологическом и генетическом разнообразии моллюсков рода *Gyraulus* в озере Байкал // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием “Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун”. Ярославль: Филигрань. С. 53.
- Матвеев А.Н., Самусенко В.П., Юрьев А.Л., Вокин А.И., Бондаренко Н.А. и др., 2019. Биоразнообразие и структура биоты озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) // Известия Иркутского Государственного Университета. Серия “Биология. Экология”. Т. 30. С. 58–92.
- Прозорова Л.А., Ситникова Т.Я., Засыпкина М.О., Матафонов П.В., Дулмаа А., 2009. Пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) бассейна оз. Байкал и прилегающих территорий // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 2. Кн. 2. С. 170–188.
- Синюкович В.Н., 2022. Сезонные характеристики уровня озера Байкал в естественных и зарегулированных условиях // География и природные ресурсы. Т. 43. № 5. С. 45–53.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., Широкая А.А., Шибанова И.В., Коробкова Н.В., Адов Ф.В., 2004. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука. Т. 1. Кн. 2. С. 937–1002.
- Ситникова Т.Я., Широкая А.А., Максимова Н.В., Ханаев И.В., Слугина З.В., Тимошкин О.А., 2010. Распределение брюхоногих моллюсков в каменистой литорали озера Байкал // Гидробиологический журнал. Т. 46. № 1. С. 3–20.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Затравкин М.Н., 1989. Состав семейства Physidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) Сибири и Дальнего Востока СССР (с замечаниями о европейских физидах) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. Т. 94. № 1. С. 62–76.
- Сычев А.А., 2017. Наземные моллюски кальцефильных сообществ юга Среднерусской возвышенности (биология, экология и генетика популяций). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. 27 с.
- Сычев А.А., Снегин Э.А., 2016. Микропространственная изменчивость демографических и конхологических параметров в популяциях *Helicopsis striata* (Mollusca; Pulmonata; Hygromiidae) в условиях

- юга Среднерусской возвышенности // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 4 (36). С. 127–146.
- Троицкая Е.С., Медвежонкова О.В., Шимараев М.Н., Тимошкин О.А., 2019. Сезонная и межгодовая динамика температуры воды в литорали Южного Байкала (пос. Листвянка — м. Берёзовый — губа Большие Коты) в 2000–2018 гг. // Материалы II Всероссийской научно-практической конференции “Современные тенденции и перспективы развития гидрометеорологии в России”. С. 63–70.
- Шимараев М.Н., Троицкая Е.С., 2018. Тенденции изменения температуры верхнего слоя воды на прибрежных участках Байкала в современный период // География и природные ресурсы. № 4. С. 95–104.
- Шишмарева И.И., Матафонов Д.В., 2012. Плодовитость и эмбриональное развитие *Anisus* (*Gyraulus*) *stroemi* (Westerlund, 1881) (Gastropoda, Planorbidae) // Известия Иркутского государственного университета. Серия “Биология. Экология”. Т. 5. № 1. С. 111–115.
- Adavoudi R., Pilot M., 2022. Consequences of hybridization in Mammals: a systematic review // Genes (Basel). V. 13. № 1. P. 50.
- Aksenova O., Vinarski M., Bolotov I., Kondakov A., Beshpalaya Yu. et al., 2017. Two *Radix* spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) endemic to thermal springs around Lake Baikal represent ecotypes of the widespread *Radix auricularia* // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 55. № 4. P. 298–309.
- Aksenova O.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Vinarski M.V. et al., 2018. Species richness, molecular taxonomy and biogeography of the Radicine Pond Snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World // Scientific Reports. V. 8. № 11199. P. 1–17.
- Aksenova O.V., Vinarski M.V., Bolotov I.N., Beshpalaya Yu.V., Kondakov A.V., Paltser I.S. 2016. An overview of *Radix* species of the Kamchatka Peninsula (Gastropoda: Lymnaeidae) // The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society. V. 20. № 2. P. 5–27.
- Albrecht C., Föller K., Clewing C., Hauffe T., Wilke T., 2014. Invaders versus endemics: alien gastropod species in ancient Lake Ohrid // Hydrobiologia. № 739. P. 163–174.
- Albrecht C., Kroll O., Terrazas E.M., Wilke T., 2009. Invasion of ancient Lake Titicaca by the globally invasive *Physa acuta* (Gastropoda: Pulmonata: Hygrophila) // Biological Invasions. № 11. P. 1821–1826.
- Alonso Á., Collado G.A., Gérard C., Levri E.P., Salvador R.B., Castro-Díez P., 2023. Effects of the invasive aquatic snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1853) on ecosystem properties and services // Hydrobiologia. Invasive Freshwater Molluscs. P. 1–9.
- Axiak V., Micallef D., Muscat J., Vella A., Mintoff B., 2003. Impossex as a biomonitoring tool for marine pollution by tributyltin: some further observations // Environment International. V. 28. № 8. P. 743–749.
- Babushkin E.S., Nekhaev I.O., Vinarski M.V., Yanygina L.V., 2023. Aliens and Returnees: review of Neobiotic species of Freshwater Mollusks in Siberia from the Kazakhstan Steppe to the Arctic Tundra // Diversity. V. 15. № 3. P. 465.
- Bezrukov L.B., Zavarzina V.P., Karpikov I.S., Kurlovich A.C., Lubsandorjiev B.K. et al., 2019. Interpretation of measurement results of the potential difference in Lake Baikal // Geomagnetism and Aeronomy. V. 59. № 5. P. 623–627.
- Clewing C., von Oheimb P.V., Vinarski M., Wilke T., Albrecht C., 2014. Freshwater mollusc diversity at the roof of the world: phylogenetic and biogeographical affinities of Tibetan Plateau *Valvata* // Journal of Molluscan Studies. V. 80. № 4. P. 452–455.
- De Boer M.G., Stift M., Michel E., 2004. Two new highly polymorphic microsatellite loci and inadvertent mini-satellite loci for *Lymnaea auricularia* // Journal of Molluscan Studies. № 70. P. 115–116.
- Dillon Jr. R.T., Wethington A.R., Rhett J.M., Smith T.P., 2002. Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostrophia* or *Physa integra* // Invertebrate Biology. V. 121. № 3. P. 226–234.
- Dillon R.T.Jr., Wethington A.R., 1992. The inheritance of albinism in a freshwater snail, *Physa heterostrophia* // Journal of Heredity. V. 83. № 3. P. 208–209.
- Dybowski W., 1912. Mollusken aus der Uferregion des Baikalsees // Ежегодник Зоологического Музея Импер. АН. Т. 17. № 2. С. 123–143.
- El Ayari T., Mleiki A., El Menif N.T., 2017. Genitalia Malformations in *Stramonita haemastoma* (Gastropoda: Muricidae) from Atlantic and Mediterranean Coast // Journal of Aquaculture Research & Development. V. 8. № 6. P. 1000493.
- Fisher L., Stix G., 2022. Quantum mutants // Scientific American. V. 327. № 3. P. 14–15.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R. Vrijenhoek A.R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. V. 3. № 5. P. 294–299.
- Fukuda H., Haga T., Tatara Y., 2008. Niku-nuki: a useful method for anatomical and DNA studies on shell-bearing molluscs // Zoosymposia. V. 1. № 1. P. 15–38.
- Garaventa F., Faimali M., Terlizzi A., 2006. Impossex in pre-pollution times. Is TBT to blame? // Marine pollution bulletin. V. 52. P. 701–702.
- Geist J.A., Mancuso J.L., Morin M.M., Bommarito K.P., Bovee E.N. et al., 2022. The New Zealand mud snail (*Potamopyrgus antipodarum*): autecology and management of a global invader // Biological Invasions. V. 24. P. 905–938.

- Genner M.J., Michel E., Todd J.A., 2008. Resistance of an invasive gastropod to an indigenous trematode parasite in Lake Malawi // *Biological Invasions*. V. 10. P. 41–49.
- Glöer P., 2019. The Freshwater Gastropods of the West Palaearctic // Fresh- and brackish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution. Holstein, Germany: S. Muchow, Neustadt. V. 1. 399 p.
- Hampton S.E., McGowan S., Ozerky T., Viridis S.G.P., Vu T.Th. et al., 2018. Recent ecological change in Ancient lakes // *Limnology and Oceanography*. № 63. P. 2277–2304.
- Heller J., Dovel A., Zohary T., Gal G., 2014. Invasion dynamics of the snail *Pseudoplotia scabra* in Lake Kinneret // *Biological Invasions*. № 16. P. 7–12.
- Kellner L., 2006. Albinism in *Callista chione* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Veneridae) from Grado, Italy, Mediterranean Sea // *Notiziario S.I.M.* V. 24. № 9–16. P. 17–19.
- Kolar C.S., Lodge D.M., 2000. Freshwater nonindigenous species: interactions with other global changes // *Invasive Species in a Changing World*. Washington DC: Island Press. P. 3–30.
- Kravtsova L., Vorobyeva S., Naumova E., Izhboldina L., Mincheva E. et al., 2021. Response of aquatic organisms communities to global climate changes and anthropogenic impact: evidence from Listvennichny Bay of Lake Baikal // *Biology*. V. 10. № 9. P. 904.
- Kravtsova L.S., Izhboldina L.A., Khanaev I.V., Pomazkina G.V., Rodionova E.V. et al., 2014. Nearshore benthic blooms of filamentous green algae in Lake Baikal // *Great Lakes Research*. V. 40. P. 441–448.
- Lindholm W.A., 1909. Die Mollusken des Baikal-Sees (Gastropoda et Pelecopoda), systematisch und zoogeographisch bearbeitet. Wissenschaftliche Ergebnisse einer Zoologischen Expedition nach dem Baikal-See unter Leitung des Professors A. Korotneff in dem Jahren 1900–1902 // *Зоологические исследования оз. Байкал*. № 4. P. 1–106.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L., 1993. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // *Journal of Great Lakes Research*. V. 19. № 1. P. 1–54.
- Mooney H.A., Cleland E.E., 2001. The evolutionary impact of invasive species // *PNAS*. V. 98. № 10. P. 5446–5451.
- Mouahid G., Nguema R.M., Idris M.A., Shaban M.A., Yafee S.A., Langand J., Verdoit-Jarraya M., Richard Galinier R., Moné H., 2010. High phenotypic frequencies of complete albinism in wild populations of *Biomphalaria pfeifferi* (Gastropoda: Pulmonata) // *Malacologia*. V. 53. № 1. P. 161–166.
- Norton C.G., Johnson A.F., Nelson B.M., 2018. The genetic basis of albinism in the hermaphroditic freshwater snail *Planorbella trivolvis* // *American Malacological Bulletin*. V. 36. № 1. P. 153–157.
- Norton C.G., Wright M.K., 2019. Strong first sperm precedence in the freshwater hermaphroditic snail *Planorbella trivolvis* // *Invertebrate Reproduction & Development*. V. 63. № 4. P. 248–254.
- Oheimb P.V., Albrecht C., Riedel F., Du L., Yang J. et al., 2011. Freshwater biogeography and limnological evolution of the Tibetan Plateau-insights from a plateau-wide distributed gastropod taxon (*Radix* spp.) // *PLoS One*. V. 6. № 10. P. e26307.
- Pyšek P., Blackburn T.M., García-Berthou E., Perglová I., Rabitsch W., 2017. Displacement and local extinction of native and endemic species // *Impact of biological invasions on ecosystem services*. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology. Vilà M., Hulme P. (Eds). Springer, Berlin. V. 12. P. 157–176.
- Roll U., Dayan T., Simberloff D., Miens H.K., 2009. Non-indigenous land and freshwater gastropods in Israel // *Biological Invasions*. V. 11. P. 1963–1972.
- Saito T., Hirano T., Prozorova L., Do T.V., Sulikowska-Drozd A. et al., 2018. Phylogeography of freshwater planorbid snails reveals diversification patterns in Eurasian continental islands // *BMC evolutionary biology*. № 18. P. 1–13.
- Saito T., Hirano T.Ye.B., Prozorova L., Shovon M.S., Do T.V., Kimura K. et al., 2021. A comprehensive phylogeography of the widespread pond snail genus *Radix* revealed restricted colonization due to niche conservatism // *Ecology and Evolution*. № 11. P. 18446–18459.
- Schniebs K., Sitnikova T.Y., Vinarski M.V., Müller A., Khanaev, I.V., Hundsdoerfer A.K., 2022. Morphological and genetic variability in *Radix auricularia* (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) of Lake Baikal, Siberia: The story of an unfinished invasion into the ancient deepest lake // *Diversity*. V. 14. № 7. P. 527.
- Sitnikova T., Soldatenko E., Kamaltynov R., Riedel F., 2010. The finding of North American freshwater gastropods of the genus *Planorbella* Haldeman, 1842 (Pulmonata: Planorbidae) in East Siberia // *Aquatic Invasions*. V. 5. № 2. P. 201–205.
- Sitnikova T.Y., 2019. Baikal gastropods described by W.A. Lindholm // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. V. 323. № 3. P. 214–252.
- Sitnikova T.Y., Prozorova L.A., Sharyi-ool M., Kyashko P., Kupchinsky A., 2015. The *Cincinna aliena* (Westerlund 1877) species group in Russian water bodies // *Archiv für Molluskenkunde*. V. 144. № 1. P. 1–22.
- Slocombe L., Sacchi M., Al-Khalili J., 2022. An open quantum systems approach to proton tunnelling in DNA // *Communications Physics*. V. 5. Art. № 109.
- Starostin A., 1926. Zur Kenntnis der Molluskenfauna des Baikalsees // *Archiv für Naturgeschichte*. V. 92. № 6. P. 1–95.
- Stift M., Michel E., Sitnikova T.Ya., Mamonova E.Yu., Sherbakov D.Yu., 2004. Palaearctic gastropod gains a foothold in the dominion of endemics: range expansion and morphological change of *Lymnaea* (*Radix*)

- auricularia* in Lake Baikal // *Hydrobiologia*. № 513. P. 101–108.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S., 2021. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11 // *Molecular biology and evolution*. V. 38. № 7. P. 3022–3027.
- Taylor D.W., 2003. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila); biogeography, classification, morphology // *Revista de Biología Tropical*. V. 51 (Suppl. 1). P. 1–287.
- Timoshkin O.A., Moore M.V., Kulikova N.N., Tomberg I.V., Malnik V.V. et al., 2018. Groundwater contamination by sewage causes benthic algal outbreaks in the littoral zone of Lake Baikal (East Siberia) // *Journal of Great Lakes Research*. V. 44. № 2. P. 230–244.
- Timoshkin O.A., Samsonov D.P., Yamamuro M., Moore M.V., Belykh O.I. et al., 2016. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // *Journal of Great Lakes Research*. V. 42. № 3. P. 487–497.
- Van Bocxlaer B., Clewing C., Mongindo Etimosundja J.P., Kankonda A., Wembo Ndeo O., Albrecht C., 2015. Recurrent camouflaged invasions and dispersal of an Asian freshwater gastropod in tropical Africa // *BMC Evolutionary Biology*. V. 15. № 1. P. 1–18.
- Vinarski M.V., 2011. The “index of the copulatory apparatus” and its application to the systematics of freshwater pulmonates (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) // *Zoosystematica Rossica*. № 20. P. 11–27.
- Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bolotov I.N., 2020. Taxonomic assessment of genetically-delineated species of radicine snails (Mollusca, Gastropoda, Lymnaeidae) // *Zoosystematics and Evolution*. № 96. P. 577–608.
- Vinarski M.V., Aksenova O.V., Bolotov I.N., Kondakov A.V., Khrebtova I.S. et al., 2022. A new alien snail *Ampullaceana baltica* for the Canadian fauna, with an overview of Transatlantic malacofaunal exchange in the Anthropocene // *Aquatic Invasions*. V. 17. № 1. P. 21–35.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I., 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: AN Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Science. 544 p.
- Yusa Y., 2004. Inheritance of colour polymorphism and the pattern of sperm competition in the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: ampullariidae) // *Journal of Molluscan Studies*. V. 70. № 1. P. 43–48.
- Zhang Z., Chen J., Li L., Tao M., Zhang C. et al., 2014. Research advances in animal distant hybridization // *Science China Life Sciences*. V. 57. P. 889–902.

ALIEN GASTROPODS AMONG ENDEMICS IN THE OPEN WATERS OF LAKE BAIKAL

T. Y. Sitnikova¹, I. V. Khanaev¹, M. V. Kovalenkova¹, T. E. Peretolchina¹, N. V. Maximova^{1, *}

¹*Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia*

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

Until the middle of the last century, the Palearctic-Siberian gastropod fauna that inhabited the ‘sors’ and small coves of the larger bays of Lake Baikal was similar in environmental factors to Siberian water-bodies. Endemic species occupied open areas of the lake, with cold water, strong storms, and other specific environmental conditions. Based on morpho-anatomical characters and genetic distances of the COI mtDNA gene fragment between related species, five alien species were identified from open Baikal waters. In addition to the previously found *Radix auricularia* (Linnaeus, 1758), there were *Radix* cf. *zazurniensis* (Mozley 1934) (Lymnaeidae), *Cincinna sorensis* (Dybowski 1886) and *C. cf. korotnevi* Lindholm 1909 (Valvatidae), as well as *Gyraulus* cf. *acronicus* (Férussac 1807) (Planorbidae). A schematic map of the records of the alien species in the open littoral of the lake is presented, based on material taken by expeditions carried out in 1993–2023, as well as photographs of the shells and reproductive organs for some of the alien species, and information on coexisting endemic species of gastropods are given. We found albino individuals among *R. auricularia* and a few snails of *R. cf. zazurniensis* with a fallic copulatory organs. Possible reasons for the invasion of the alien species and possible invaders into the open waters of Baikal are discussed.

Keywords: invaders, albinos, aphallia, endemics, coexistence, COI mtDNA, distribution

DESCRIPTION OF A WELL-KNOWN WESTERN PALEARCTIC SPECIES OF THE GENUS *REPTALUS* EMELJANOV 1971 (HOMOPTERA, AUCHENORRHYNCHA, FULGOROIDEA, CIXIIDAE) THAT HAS NO VALID NAME

© 2024 D. Yu. Tishechkin^{a, *}, A. F. Emeljanov^{b, **}

^aFaculty of Biology, M. V. Lomonosov Moscow State University, Vorobyevy Gory, Moscow, 119234 Russia

^bZoological Institute, Russian Academy of Sciences, 1 Universitetskaya Emb., Saint Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: macropsis@yandex.ru

**e-mail: alexandr.emeljanov@zin.ru

Received November 15, 2023

Revised November 25, 2023

Accepted November 27, 2023

Reptalus salicinus sp. n., previously misinterpreted as *R. quinquecostatus*, is described and illustrated. Oscillograms of male calling signals with data on host plants and distribution of the new species that is closely related to *R. artemisiae* (Becker 1865) are provided. A neotype of *R. artemisiae* is designated. *R. salicinus* sp. n. and *R. artemisiae* are similar both in external morphology and male genitalic structure, but differ distinctly by male calling signal patterns and host plants, thus being two different biological species. The distribution of *R. salicinus* sp. n. covers southern European Russia, Kazakhstan and, apparently, the southern part of Western Europe. *R. artemisiae* is known so far only from the Lower Volga region and western Kazakhstan.

Keywords: planthoppers, male calling signals, cryptic species, new species, vibrational signals, host plant, neotype designation

DOI: 10.31857/S0044513424030057, **EDN:** VCHWYK

The genus *Reptalus* with the type species *Reptalus quinquecostatus* (Dufour 1833) was erected by Emeljanov (1971) in the planthopper family Cixiidae to accommodate species of the tribe Pentastirini (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea, Cixiidae) having styles with inner recurrent process.

For a long time many authors under the name *R. quinquecostatus* meant a widespread planthopper species which is in fact still undescribed. The drawings of the genitalia of this taxon were published by Logvinenko (1975), Holzinger et al. (2003), Emeljanov (2015), etc. However, recent examination of putative type specimens from Dufour's collection by Webb et al. (2013) showed that this species was misinterpreted at least since Fieber's work on European Auchenorrhyncha (Fieber, 1872) and it is a senior synonym of *R. melanochaetus* (Fieber 1872) sensu Logvinenko (1975) and subsequent authors. As a result, *R. quinquecostatus* auct. nec Dufour (1833) became nameless. Emeljanov (2020), after studying Fieber's drawings published by Webb et al. (2013), came to the conclusion that Fieber meant *R. artemisiae* (Becker 1865) under the name *R. quinquecostatus*. The first species was very briefly described from the Lower Volga region of Russia (Becker,

1865). However, since the original description with some data on its morphology, *R. artemisiae* becomes the valid name for *R. quinquecostatus* auct. nec Dufour (1833) and the type species of the genus *Reptalus*.

According to the original description by Becker (1865), *R. artemisiae* was collected from *Artemisia fragrans* Willd. (presently, *A. lerceana* Weber ex Stechm.) and *A. nutans* Willd. (Asteraceae) from the subgenus *Seriphidium*. Our study of male vibrational signals of Cixiidae in the Crimea, in the southern European Russia, Kazakhstan, and Kyrgyzstan revealed that *R. artemisiae* lives only on *Artemisia* from the subgenus *Seriphidium* and occurs only in the Lower Volga and Trans-Volga regions. This species was not found in southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan despite the fact that *Artemisia* subg. *Seriphidium* is abundant in the plains and low mountains in these parts.

In the course of these studies, we also found a cryptic species similar to *R. artemisiae* in external morphology and genitalia structure, but producing signals with a different temporal pattern and feeding on willows (*Salix* spp.). Apparently, the records of *R. quinquecostatus* auct. nec Dufour (1833) from many localities outside the Lower Volga region, especially from the

territories where *Artemisia* subg. *Seriphidium* does not occur (e.g., Nast, 1987), actually refer to this species. Since presently the name *R. quinquecostatus* is applied to another taxon, this widespread and well-known species does not have a valid name. For this reason, here we provide its description with data on its biology and distribution.

MATERIAL AND METHODS

Small Auchenorrhyncha used for intraspecific communication not air-borne sounds, but vibrational signals transmitted via a solid substrate, i. e. plant stems or leaves on which the insects occur. As shown by ethological experiments, it is the differences in the structure of the calling signals emitted by males to attract conspecific females that constitute the principal precopulatory reproductive barrier in many taxa. Therefore, when differentiating close forms by their signals, one can actually discriminate between biological species based on the very criterion of their reproductive isolation. Thus, acoustic analysis in taxonomy is a useful tool for elucidating the taxonomic status of morphologically similar forms, since the distinct differences in the signal patterns clearly indicate that the taxa under consideration are good species (see the review by Tishechkin (2013)).

Planthopper vibrational signals were recorded by means of portable recording equipment consisting of a piezocrystal gramophone cartridge GZP-311 connected to the microphone input of a cassette recorder Elektronika-302 (before 2005), minidisk recorder Sony Walkman MZ-NH900 (2005–2016), or Roland R-05 wave/mp3 recorder (since 2017) via a custom-made matching amplifier. For recording, a stem of the host plant about 10–15 cm in length was attached to the cartridge by a rubber ring with the cartridge needle slightly touching the stem. Then a nylon cage containing a male leafhopper was put on the twig. After some time, the male usually sat on the twig and started singing.

Oscillograms of signals were produced with Cool Edit Pro 2.1 software.

For elements of signal temporal pattern, the following terms are used. **Pulse** is a brief fragment of signal (or succession of sine waves) with rapid increase and subsequent decrease of amplitude, i.e. separated from similar fragments by amplitude minimums. Fragments with more or less constant temporal pattern consisting of pulses are referred to as **syllables**. Signal consisting of several syllables is referred to as a **phrase**.

Digital photographs of male genitalia were obtained with a Micromed 3 LED M microscope equipped with a Mlchrome 5 Pro camera (Tucsen). The drawings of male genitalia were made by tracing the outlines of photographs on a glass table lighted from underneath. The map of signal recording localities was produced using free software from www.simplemapp.net.

Morphological terminology follows Emeljanov (2015).

Materials studied are deposited in the collections of the Zoological Museum of M.V. Lomonosov Moscow State University (ZMMU) and the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg (ZIN).

Reptalus salicinus Tishechkin et Emeljanov sp. n. (Figs 1; 3; 4, 1–9)

Type material. Holotype, ♂: Crimea, environs of Perevalnoe Village, halfway from Simferopol to Alushta, from *Salix* sp., 16.VI.1997, D. Tishechkin, male calling signals recorded at 28–30°C (ZIN). Paratypes: 1 ♂, same data, male calling signals recorded at 28–30°C (ZMMU); 1 ♂, southern European Russia, Volgograd Oblast, the Ilovlya River about 5 km from the mouth, from *Salix* sp., 8.VI.1996, D. Tishechkin, male calling signals recorded at 25°C (ZIN); 1 ♂, southeastern Kazakhstan, Urzharsky Region, 27 km south of Taskesken, from *Salix* sp., 23.VI.2022, D. Tishechkin, male calling signals recorded at 37°C (ZMMU).

Description. Coloration. Body black, carinae on head and pronotum yellowish, mesonotum entirely black. Forewings transparent with dark veins (fig. 1, 1–2).

Male genitalia. Left paramere of phallosome rather short, with three processes of different shape (fig. 1, 3–6). Right paramere straight, more or less uniformly tapering distally, with apex usually somewhat bifurcated. Anal tube with truncated posterior process bent to right (fig. 1, 7–8). Ventro-median process of pygofer elongated, incisions on back margin of pygofer on each side of it of approximately same width as process (fig. 1, 9). Styles of almost same shape, apical lobe of right style somewhat shorter and wider than of left one (fig. 1, 10–11).

Comparison. In the shape of the genitalia the new species does not differ from *R. artemisiae* (fig. 2, 1–10). Since the shape of parameres and of the aedeagal processes is quite variable, small differences between individual specimens are the result of intraspecific variability and cannot be used to distinguish between *R. salicinus* sp. n. and *R. artemisiae*.

Male calling signals. Male calling signals of *R. salicinus* sp. n. from all three localities where the type material was collected were investigated (fig. 3). Calling signal consists of syllables lasting from about 0.7 up to 1.0 s (fig. 4, 1–9). Male produces single syllables following each other with irregular intervals or short sequences of syllables separated by gaps lasting for ca 0.7–1.5 s. Pulse repetition rate in syllable increases with temperature and averages 70 pulses per second at 25°C, 85–90 pulses per second at 28–30°C, and 100 pulses per second at 37°C in our recordings.

Male calling signals of *R. artemisiae* from the following localities were investigated:

1. Russia, the Lower Volga region, Saratov Oblast, Dyakovka Village ca 35 km SSW of Krasny Kut Town,

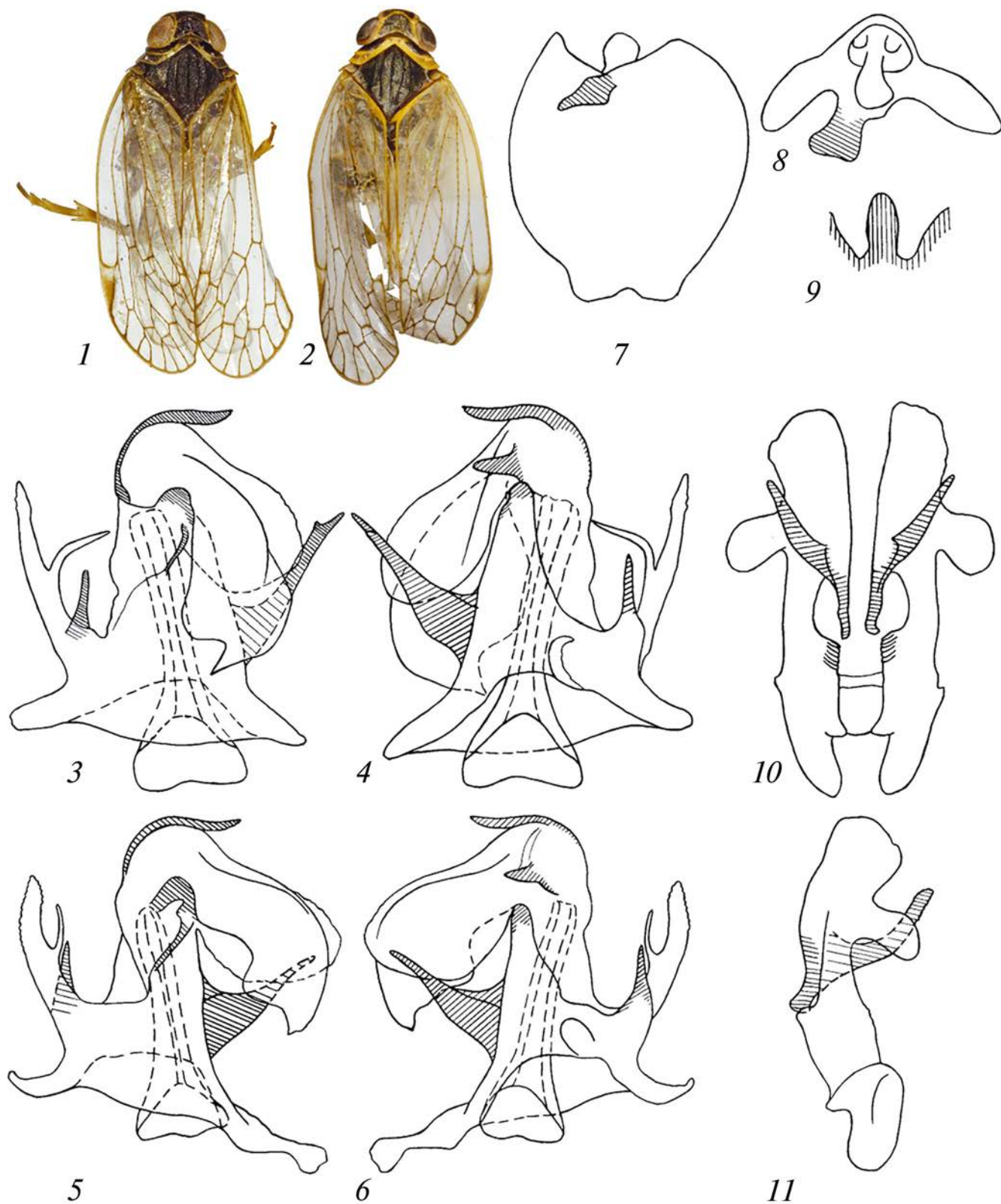


Fig. 1. *Reptalus salicinus* sp. n.: 1–2 – habitus dorsally, 3–6 – aedeagus (3, 5 – dorsal view; 4, 6 – ventral view), 7 – anal tube, ventral view; 8 – same, caudal view; 9 – ventro-median process of male genital segment, ventral view; 10 – styles, dorsal view; 11 – right style, ventral and lateral view. 1, 3–4, 10–11 – male from Crimea; 2, 5–8 – male from southeastern Kazakhstan; 9 – male from Volgograd Oblast.

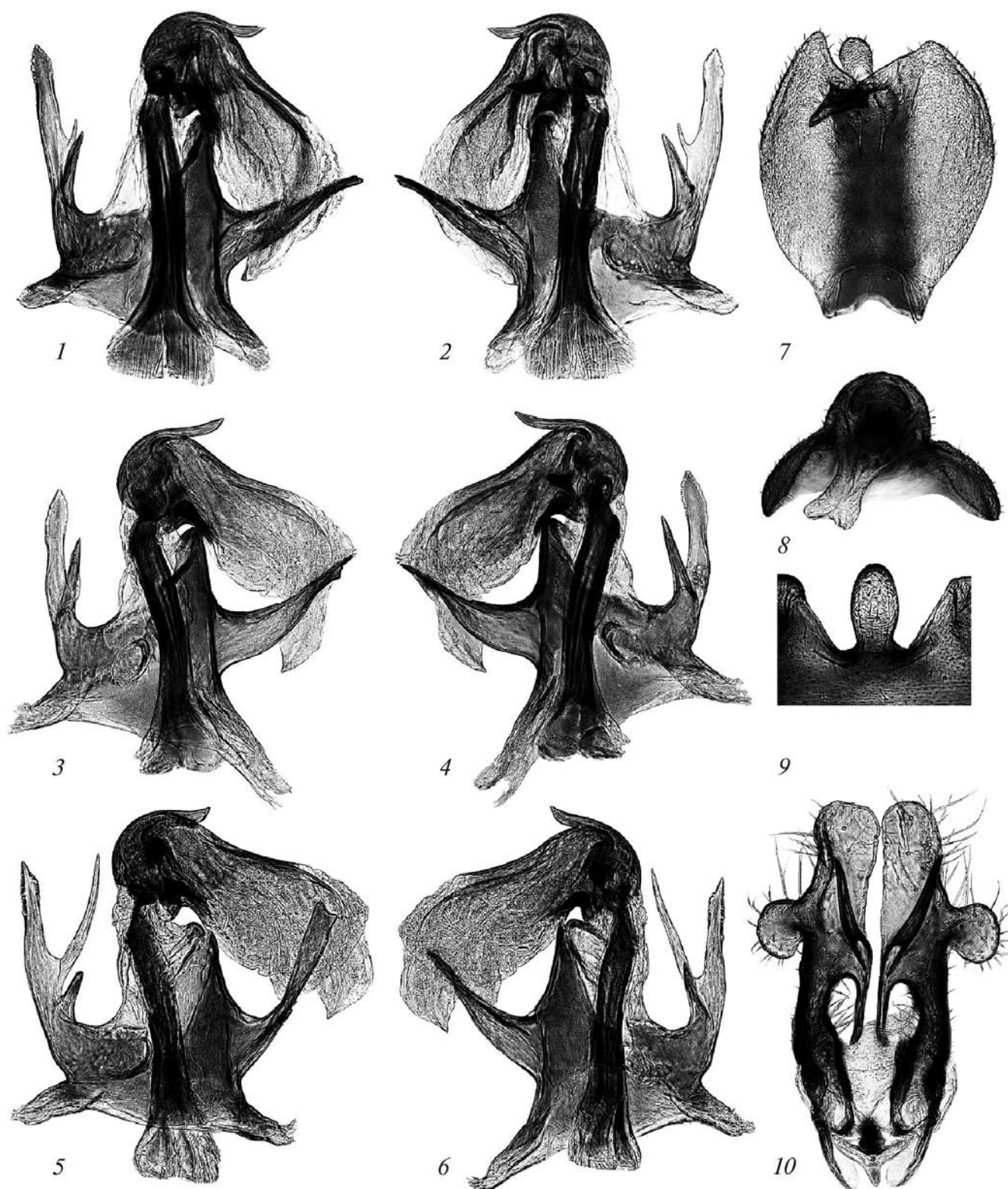


Fig. 2. *Reptalus artemisiae*: 1–6 – aedeagus (1, 3, 5 – dorsal view; 2, 4, 6 – ventral view); 7 – anal tube, ventral view; 8 – same, caudal view; 9 – ventro-median process of male genital segment, ventral view; 10 – styles, dorsal view. 1–4, 8, 10 – male from Saratov Oblast; 5–7, 9 – male from Astrakhan Oblast.

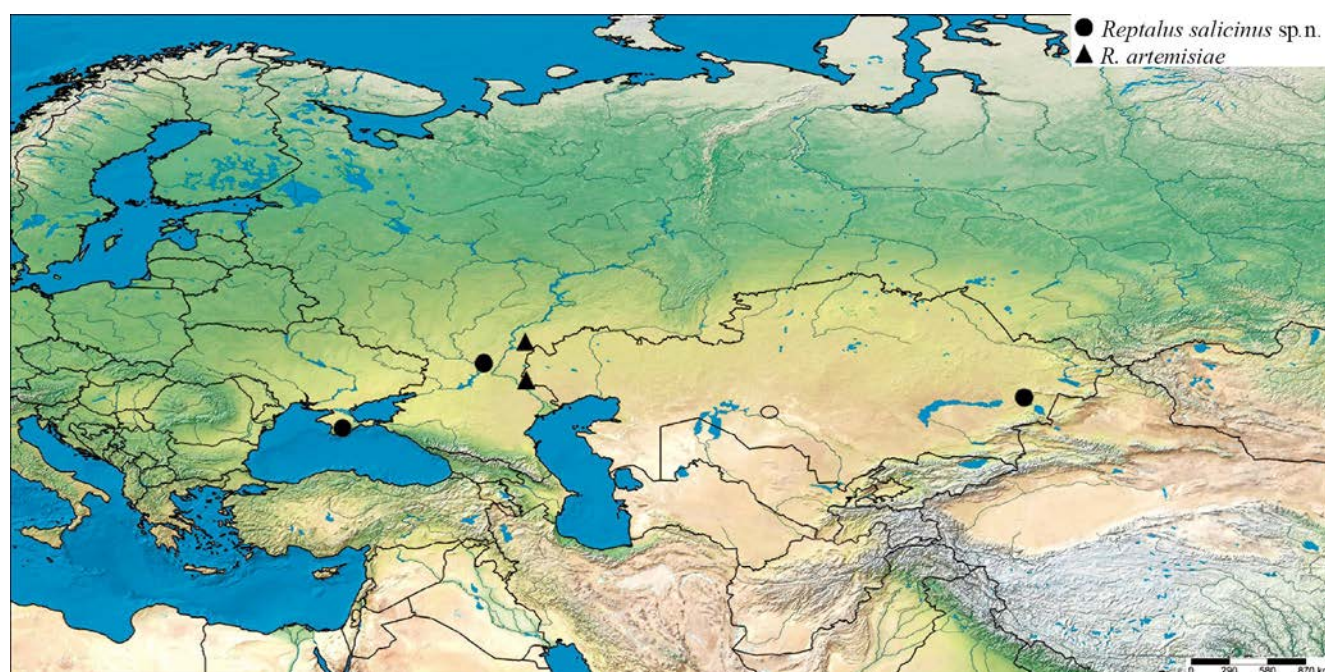


Fig. 3. Map of planthopper signal recording localities.

from *Artemisia* subg. *Seriphidium* on saline soil in the steppe, 9.VII.2004, signals of four males recorded at 22°C.

2. Russia, the Lower Volga region, Astrakhan Oblast, western shore of the Baskunchak Lake, near Bolshoy Bogdo Mtn., from *Artemisia* subg. *Seriphidium* in the semi-desert, 30.VI.2005, signals of one male recorded at 30–31°C.

In *R. artemisiae*, male calling signal is a phrase lasting for about 12–20 s and normally consisting of two shorter syllables followed by one longer syllable (fig. 4, 10–15). The duration of shorter syllables averages 1–2 s, the duration of the longer syllable is 9–12 s. Pulse repetition rate in syllables is almost the same as in *R. salicinus* sp. n. and averages 60–70 pulses per second at 22°C and 70–90 pulses per second at 30–31°C. Occasionally, the male produces single shorter syllables lasting for 2–5 s.

Thus, the male calling signals of *R. salicinus* sp. n. and *R. artemisiae* are distinctly different, which proves that they are different biological species.

Biology. All studied specimens of *R. salicinus* sp. n. were collected from willows (*Salix* spp.), whereas *R. artemisiae* was found only on *Artemisia* subg. *Seriphidium*.

Willows, with rare exceptions, grow in humid habitats, while *Artemisia* subg. *Seriphidium* occur in the steppe and desert zones and often grow on saline soils. Therefore, it can be safely assumed that *R. salicinus* sp. n. and *R. artemisiae* are almost always spatially and, as a consequence, reproductively isolated not only due

to differences in the signal patterns, but also due to different host specializations.

Distribution. Judging by the findings, confirmed by the calling signal analysis, the range of *R. salicinus* sp. n. includes southern European Russia and Kazakhstan (fig. 3). The record of *R. quinquecostatus* from willows in Germany by Biedermann and Niedringhaus (2009) also, apparently, belongs to *R. salicinus* sp. n. The records of *R. quinquecostatus* from other plants (e. g., Logvinenko (1975)) may refer to another species. In particular, Holzinger et al. (2003) previously suggested that *R. quinquecostatus* auct. nec Dufour (1833) may actually include several closely related species.

Reptalus artemisiae is known only from the steppes and semi-deserts of the Lower Volga and Trans-Volga regions; evidently, records of *R. quinquecostatus* from the saline lands of western Kazakhstan by Mityaev (2002) also refer to this species. It should be noted, that so far *R. artemisiae* was not found on *Artemisia* subg. *Seriphidium* in similar biotopes in southern and south-eastern Kazakhstan and Kyrgyzstan.

Etymology. The name of the species derives from the name of its host plant, *Salix*.

Remarks. We failed to find morphological traits for distinguishing between *R. salicinus* sp. n. and *R. artemisiae*. However, since these species are associated with different plants that differ distinctly in biotopic preferences, it is sufficient to have data on the biotope and sometimes only on the locality, to identify a species.

Due to the fact that the specimens, based on which Becker (1865) described the species *Flata artemisiae*

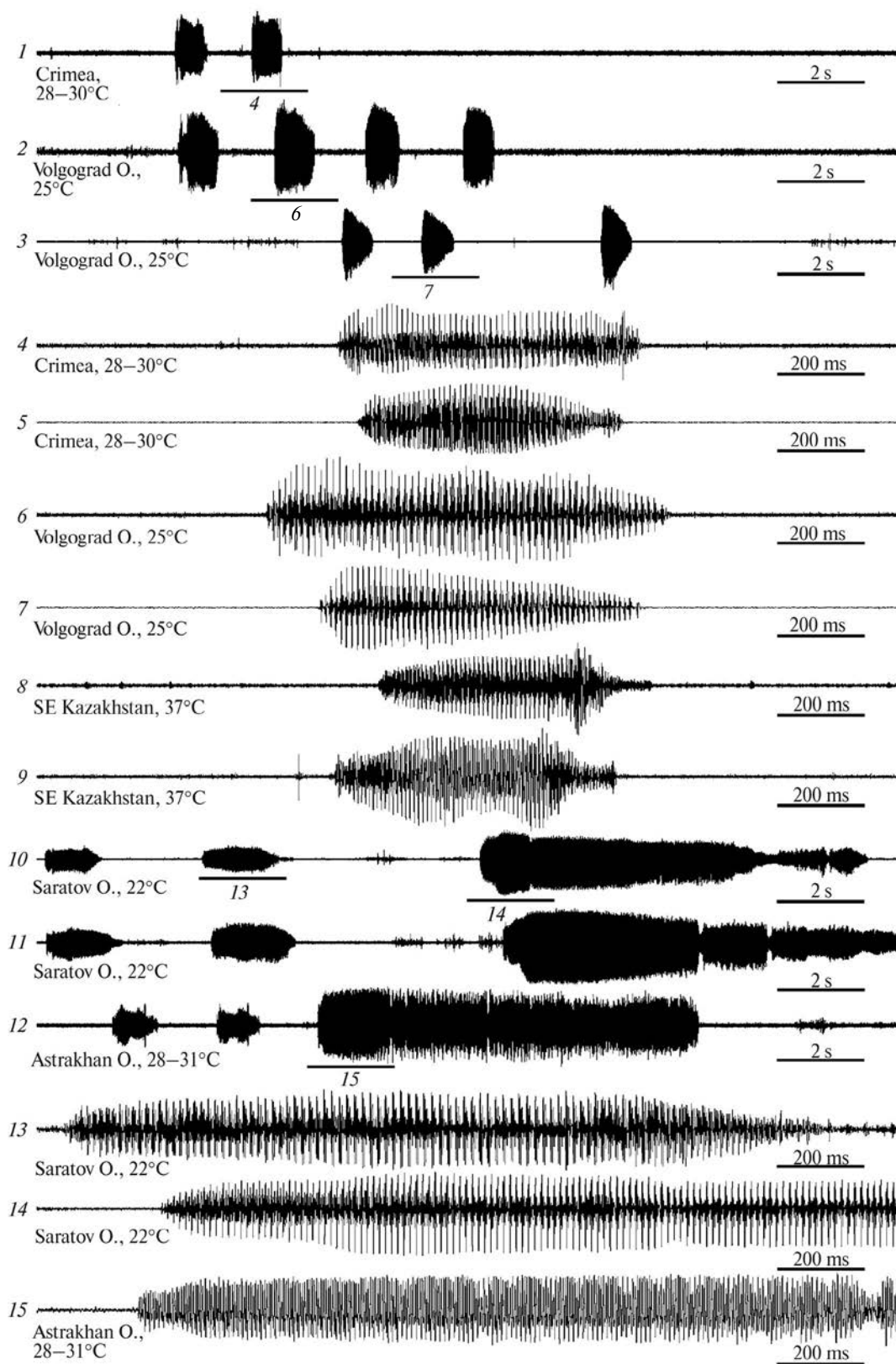


Fig. 4. *Reptalus* spp., male calling signal oscillograms: 1–9 – *R. salicinus* sp. n.; 10–15 – *R. artemisiae*. Faster oscillograms of the parts of signals indicated as “4”, “6–7”, and “13–15” are given under the same numbers, signal recording localities and temperature during recording are given under the oscillograms.

Becker 1865 = *R. artemisiae* (Becker 1865), were not found, and this name was applied to the cryptic species indistinguishable in morphological traits, we consider it necessary, in accordance with Article 75 of ICZN, to designate the male which calling signals were recorded and which was collected from the same host plant in the locality nearest to the original collection site (Sarepta = Krasnoarmeysk, now part of the city of Volgograd) as the neotype of *F. artemisiae* Becker 1865.

Neotype: ♂, Russia, Astrakhan Oblast, western shore of the Baskunchak Lake, near Bolshoy Bogdo Mtn., from *Artemisia* subg. *Seriphidium* in the semi-desert, 30.VI.2005, deposited in ZIN (fig. 2, 5–7, 9; 4, 12, 15).

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our sincere thanks to Dr. Vladimir Gnezdilov (ZIN) for reading the manuscript and providing critical comments and suggestions. The first author is most grateful to Asek Abdykulov (Kara-Balty, Kyrgyzstan) and to his daughter Asel Lee (Kara-Oy, Kazakhstan) for invaluable help and hospitality during the visit to Central Asia in 2022.

FUNDING

Investigations of D. Yu. Tishechkin were carried out as a part of the Scientific Project of the State Order of the Government of Russian Federation to Lomonosov Moscow State University No. 121032300063-3, the study of A.F. Emeljanov is performed in the framework of the Russian State Research project № 122031100272-3.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

REFERENCES

- Becker A., 1865. Naturhistorische Mitteilungen // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. V. 37. № 2. P. 477–493.
- Biedermann R., Niedringhaus R., 2009. The Plant- and Leafhoppers of Germany. Identification key to all species. Bremen: Wilhelm Brüggenmann GmbH. 409 p.
- Dufour L., 1833. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères, accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle et à la classification de ces insectes // Mémoires des Savants étrangers de l'Académie Royale des Sciences de l'Institut de France. V. 4. P. 129–462, pl. 1–19.
- Emeljanov A.F., 1971. Новые роды цикадовых фауны СССР из семейств Cixiidae и Issidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) // Энтомологическое обозрение. Т. 50. № 3. С. 619–627. [In Russian with English summary]. [English translation: New genera of leafhoppers of the families Cixiidae and Issidae (Homoptera, Auchenorrhyncha) in the USSR // Entomological Review. 1971. V. 50. № 3. P. 350–354].
- Emeljanov A.F., 2015. Planthoppers of the family Cixiidae of Russia and adjacent territories. St. Petersburg–Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 253 p. [in Russian].
- Emeljanov A.F., 2020. Nomenclatorial changes in the family Cixiidae (Homoptera, Auchenorrhyncha, Fulgoroidea), with fixation of type species of the genus *Reptalus* Emeljanov, 1971 and description of a new subgenus // Zootaxa. V. 4780. № 1. P. 197–200.
- Fieber F.X., 1872. Katalog der europäischen Cicadinen, nach Originalien mit Benützung der neuesten Literatur. Wien: Carl Gerold's Sohn, iv + 19 p.
- Holzinger W.E., Kammerlander I., Nickel H., 2003. Fulgoromorpha, Cicadomorpha excl. Cicadellidae: The Auchenorrhyncha of Central Europe / Die Zikaden Mitteleuropas. Leiden: E.J. Brill. 673 p.
- ICZN, 1999. International Code of Zoological Nomenclature, 4th edition. London: The International Trust for Zoological Nomenclature. xxix, 306 p.
- Logvinenko V.N., 1975. Fulgoroidny cikadovy Fulgoroidea [Planthoppers Fulgoroidea] // Fauna Ukrainy. V. 20. № 2. P. 1–287. [In Ukrainian]
- Mityaev I.D., 2002. Fauna, ecology, and zoogeography of leafhoppers (Homoptera, Cicadinea) of Kazakhstan // Tethys Entomological Research. V. 5. P. 1–170. [In Russ.]
- Nast J., 1987. The Auchenorrhyncha (Homoptera) of Europe // Annales Zoologici. V. 40. № 15. P. 535–561.
- Tishechkin D.Y., 2013. Использование биоакустических признаков для различения криптических видов насекомых: возможности, ограничения, перспективы // Зоологический журнал. Т. 92. № 12. С. 1417–1436 [in Russian with English summary]. [English translation: The use of bioacoustic characters for distinguishing between cryptic species in insects: potentials, restrictions, and prospects // Entomological Review. 2014. V. 94. № 3. P. 289–309].
- Webb M.D., Ramsay A.J., Lemaître V.A., 2013. Revealing the identity of some early described European Cixiidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha) – a case of 'forensic' taxonomy; two new combinations and a name change for *Reptalus panzeri* in Britain // Acta Musei Moraviae, Scientie biologicae (Brno). V. 98. № 2. P. 57–95.

**ОПИСАНИЕ ШИРОКО ИЗВЕСТНОГО ЗАПАДНОПАЛЕАРКТИЧЕСКОГО
ВИДА РОДА *REPTALUS* EMELJANOV 1971
(НОМОПТЕРА, AUCHENORRHYNCHA, FULGOROIDEA,
CIXIIDAE), НЕ ИМЕЮЩЕГО ВАЛИДНОГО НАЗВАНИЯ**

Д. Ю. Тишечкин^{1, *}, А. Ф. Емельянов^{2, **}

¹ Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119234 Россия

² Зоологический институт РАН, Университетская набережная, 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: macropsis@yandex.ru

**e-mail: alexandr.emeljanov@zin.ru

Приведено иллюстрированное описание *Reptalus salicinus* sp. n., ранее ошибочно интерпретированного как *R. quinqucostatus*. Приведены осциллограммы призывных сигналов самцов, а также данные о кормовых растениях и распространении нового вида и близкородственного *R. artemisiae*. Обозначен неотип *R. artemisiae*. *R. salicinus* sp. n. и *R. artemisiae* схожи по внешней морфологии и строению гениталий самца, но отчетливо различаются по временной структуре призывных сигналов и кормовой специализации и, таким образом, представляют собой разные биологические виды. Ареал *R. salicinus* sp. n. охватывает юг европейской части России, Казахстан и, по-видимому, южную часть Западной Европы. *R. artemisiae* до сих пор был найден только в Нижнем Поволжье и Западном Казахстане.

Ключевые слова: цикадовые, призывные сигналы самцов, криптические виды, новый вид, вибрационные сигналы, кормовые растения, обозначение неотипа

УДК 595.789:574.23

ПЕРЕХОДИТ ЛИ БАБОЧКА-КРАПИВНИЦА (*AGLAIS URTICAE*, LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) К СИНАНТРОПИИ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

© 2024 г. Д. И. Берман*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: dberman@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2024 г.

После доработки 02.02.2024 г.

Принята к публикации 06.02.2024 г.

Проверено предположение о переходе бабочки-крапивницы (*Aglais urticae*) к синантропии в экстремально холодных (с минимальными температурами, близкими к -60°C) регионах. У крапивницы зимует имаго; холодостойкость бабочек принципиально недостаточна для переживания холодов на большей части ареала в природных убежищах, расположенных выше уровня снега, и в легких строениях. Средние температуры переохлаждения вида от Англии к северо-востоку России увеличиваются от -22 до -29°C , тогда как средние минимальные температуры воздуха в январе падают с 3.3 до -55.7°C . Выяснялось, обеспечивают ли на северо-востоке Азии (пос. Сеймчан) добротные зимние, но неотапливаемые дома температуру в помещениях выше -30°C , пороговую для крапивницы. В двух разных по устройству домах зимой логгерами измерялись температуры и сравнивались с данными метеостанции. В жестокие холода в домах было на 11 – 19°C теплее, чем вне их, однако минимумы температур ниже -30°C регистрировались в течение половины зимы, а ниже -35°C – в течение почти ее трети. Таким образом, неотапливаемые зимние дома и природные убежища (типа щелей под корой, дупел и других полостей), находящихся выше уровня снежного покрова, не обеспечивают необходимых температур. Дома, подобные изученным, гарантируют крапивнице успешную гибернацию в климатически более мягких условиях Западной Сибири и северо-востока европейской части России. Зимовка же выше уровня снега в примитивных убежищах возможна только в пределах и западнее области температур -31 ... -20°C . Проведенная работа делает еще менее обоснованным представление о синантропии крапивницы и возвращает нас к предположению о пребывании ее под снежным покровом в убежищах типа полостей в опаде, под упавшими деревьями и т.д. Подобный тип зимовки гарантирует успех, не будучи зависим от климатов Северной Евразии.

Ключевые слова: *Aglais urticae*, бабочка-крапивница, зимовка, убежища, синантропия, низкие температуры, холодостойкость, зимовка под снегом, северо-восток Азии

DOI: 10.31857/S0044513424030062, **EDN:** VCEZFG

Один из больших и плохо разработанных разделов экологии – географическая изменчивость холодостойкости широко распространенных видов, обитающих в разных климатах (Ring, Tesar, 1981; Bird, Hodkinson, 1999; Kalushkov, Nedvěd, 2000; Rasmussen, Holmstrup, 2002; Bale, Hayward, 2010; Meshcheryakova, Bulakhova, 2014; Meshcheryakova, Berman, 2014). Возможный путь сохранения уровня холодостойкости при расширении ареала – переход к синантропности. В числе широко известных явлений этого рода – вселение осенью грызунов в подпольное пространство жилья, летучих мышей на чердаки, жаб в погреба и т.д.; так же ведут себя многие беспозвоночные животные. Однако изучение большинства подобных случаев ограничено натуралистическими наблюдениями.

В поисках зимних природных убежищ (щели, дупла и т.д.) или при расселении беспозвоночные нередко попадают в разного рода строения, обладающие собственным температурным режимом. Яркий пример – бабочка-крапивница (*Aglais urticae* (Linnaeus 1758)), зимующая на стадии имаго и развивающаяся на крапивах, хмеле и конопле. Она занимает палеарктический ареал, будучи обычным обитателем разнообразных ландшафтов в Европе и Азии вплоть до побережья Тихого океана. Описания естественных мест зимовки скудны, ограничиваются единичными упоминаниями находок в пещерах и дуплах деревьев Европейской части ареала (Strouhal, Vornatscher, 1975; Dvorac et al., 2009; Паньков, Старова, 2013; Lewington, 2016). Напротив, зимующих крапивниц часто находят в

различных строениях: сараях, холодных складах, бомбоубежищах, туннелях, подвалах, в демисезонных домах (предназначенных для использования в теплое время года), в заброшенном зимнем жилье и т.п. (Poulton, 1936; Wiklund et al., 2008; Dvorac et al., 2009; Lewington, 2016). Весной они рано начинают летать и поэтому заметны. В Якутии и Магаданской обл. привязанность бабочки к крапивам, а некоторых видов крапив (как нитрофилов) — к населенным пунктам, даже сезонным (охотничьи заимки, сенокосные станы и т.п.), способствует повышенной численности бабочек в их окрестностях. За пределами поселений они редки, а их происхождение — местные или занесенные ветром — установить трудно.

Недавно мы показали, что крапивница обладает принципиально недостаточной холодостойкостью для зимовки в названных выше убежищах на большей части ее ареала. Средние минимальные температуры воздуха в январе падают от южной Англии к северо-востоку Палеарктики на 59°C (с 3.3 до -55.7°C), тогда как резистентность бабочек меняется лишь на 7°C (с -22 до -29°C). Температуры в природных убежищах и демисезонных строениях,

а также вне их, как выяснилось, весьма близки и летальны для крапивницы; несколько различается лишь их динамика, имеющая более сглаженный (плавный) ход (Meshcheryakova et al., 2023).

Возможно, бабочки используют другие места зимовки. Один из вероятных вариантов — зимние дома, пустующие по каким-либо причинам в холодное время, или дома, используемые теперь только летом.

Предлагаемая заметка представляет собой попытку проверить обоснованность предположения о переходе крапивницы к облигатной синантропии на примере одного из самых суровых по климатическим условиям зимы регионов России — бассейна верховий Колымы (рис. 1).

Конкретной задачей работы было получение ответа на вопрос: обеспечивают ли добротные зимние, но неотапливаемые дома в экстремально холодных регионах температуры в помещениях выше -30°C (т.е. выше пороговой для крапивницы летальной температуры).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проведены в пос. Сеймчан Магаданской обл. ($62^{\circ}52'51''$ с.ш., $152^{\circ}23'06''$ в.д.), находящемся в самой холодной из местностей, где была ранее измерена холодостойкость крапивницы (Meshcheryakova et al., 2023). Для измерения зимних температур внутри помещений было выбрано два зимних дома, построенных примерно в 1960–1965 гг. (т.е. 60–65 лет назад). Один из них двухквартирный (входы с торцов), второй — на одну семью. Срубы обоих домов сделаны из лиственницы и покрыты изнутри и снаружи штукатуркой; входные двери с тамбурами. В целом конструкция и материалы домов традиционны для Сибири и рассчитаны на поддержание комфортных условий при предельно низких температурах (близких к -60°C). Выбранные дома в хорошем состоянии, пригодном для использования зимой. На приусадебных участках здесь нередко заросли крапивы, на которой ежегодно в изобилии развиваются гусеницы.

В качестве термометров были использованы логгеры (iButton DS1922L, фирма ЭлИн, Москва, Россия, <https://elin.ru>), регистрирующие температуры до -40°C с точностью $+0.3^{\circ}\text{C}$ (индивидуальная калибровка в 0°C). Их укладывали на столах, стоящих на расстоянии 2 м от стены. Логгеры работали с конца ноября 2022 г. по начало марта 2023 г.; периодичность измерений — 8 раз в сутки. Для характеристики естественного температурного фона воздуха (далее — «температура воздуха») использованы данные метеостанции Сеймчан.

Климатические характеристики района пос. Сеймчан приведены ранее (Meshcheryakova et al., 2023). Для корректности последующего анализа

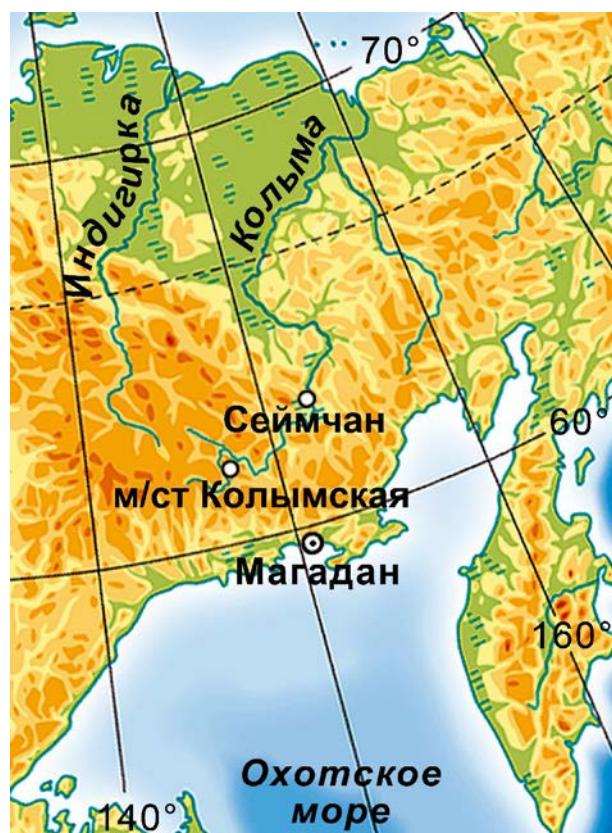


Рис. 1. Расположение метеостанции Колымская и поселка Сеймчан, в которых регистрировались температурные режимы в строениях.

Таблица 1. Основные климатические характеристики зимы 2022–2023 гг. в сравнении с климатической нормой для метеостанции Сеймчан

Показатель	Декабрь		Январь		Февраль	
	Норма	2022	Норма	2023	Норма	2023
Температура воздуха, °С						
средняя месячная	–37.4	–44.2	–39.1	–38.6	–35.2	–34.2
средняя из абсолютных минимумов	–52	–53.5	–55	–53.4	–53	–51.4
Сумма осадков, мм	28	31	25	28	18	12

Примечания. Норма – климатическая норма по: Справочник ..., 1966, 1968.. 2022, 2023 – данные метеостанции Сеймчан 2022–2023 гг. по: RP5 <http://rp5/> (электронный ресурс).

мы сравнили зиму 2022–2023 гг. с климатической нормой (табл. 1). К сожалению, по метеостанции Сеймчан из-за относительного короткого ряда наблюдений в справочной литературе нет статистических оценок средних многолетних показателей. Они приводятся для метеостанции Среднекан, расположенной в 50 км от пос. Сеймчан. На этой станции стандартные отклонения среднемесячных температур варьируют в пределах 3–5°С, а месячных сумм осадков – 10–20 мм (Научно-прикладной справочник..., 1990). Исходя из сказанного и данных таблицы, можно считать зиму 2022–2023 гг. близкой к климатической норме.

В работе использованы стандартные статистические показатели: коэффициент линейной корреляции и линейная регрессия. Расчеты проведены в пакете анализа данных Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выбранные в качестве модельных для температурных измерений дома несколько различаются по времени постройки и конструкции. Однако их температурные режимы на протяжении трех зимних месяцев, судя по динамике “коридора”, очерчиваемого минимальными и максимальными за каждые сутки температурами, весьма близки между собой (рис. 2).

Их наибольшие различия в области выше температурного порога крапивницы (–30°С) свидетельствуют об удачности выбора домов-моделей и позволяют использовать для дальнейших сравнений данные по одному дому – с более длинным рядом наблюдений (рис. 3).

Анализ данных приводит к следующим заключениям. Разница между суточными минимумами и максимумами температур воздуха, регистрируемая на метеоплощадке радикально шире таковой в доме. Вне помещения суточный ход температур достигает 24°С; этот показатель особенно велик во время резких изменений погоды: при оттепелях или, наоборот, скачкообразных похолоданиях. Устойчивая холодная погода (–53...–45°С),

напротив, порождает небольшие суточные колебания – в пределах всего 3–8°С. В домах же изменчивость температур при любой погоде не превышает 7.3°С, но значения могут быть и меньше 1°С. Таким образом, зимний дом обладает высокой степенью температурной инерционности.

Разница суточных минимумов температур воздуха в домах и вне их в декабре–феврале варьирует

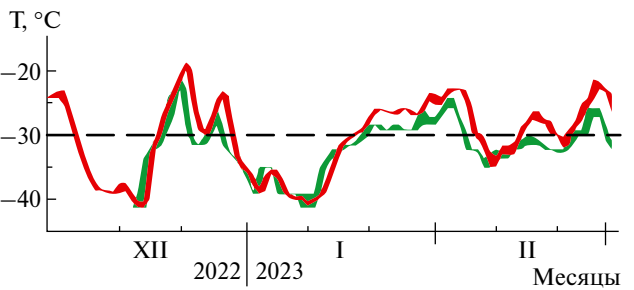


Рис. 2. Температурные “коридоры”, описываемые суточными минимумами и максимумами в двух домах.

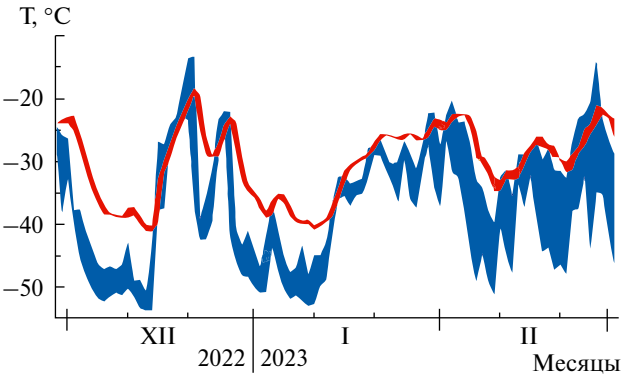


Рис. 3. Температурные “коридоры”, описываемые суточными минимумами и максимумами температур воздуха на метеостанции (синяя заливка) и в доме (красная заливка).

в диапазоне от +3 до –20.1°C. При устойчивых холодах (–53...–45°C) в домах регистрируется на 11–19°C более высокая температура; при потеплении до –37...–27°C средняя разница уменьшается (5–6°C). В демисезонных строениях максимальное различие между температурой воздуха на метеоплощадке и в помещениях метеостанции Колымская в холодную погоду не превышает 6°C (Meshcheryakova et al., 2023).

В периоды смены погоды разница суточных минимумов зависит не только от актуальных температур наружного воздуха, но и от их динамики в предыдущие дни. Сочетание названных факторов создает причудливый ход температур в модельных домах; при резких потеплениях значения температуры оказываются на 1–3°C ниже, чем вне их, демонстрируя своего рода “инверсию”.

Отмеченные особенности колебания температур – следствие запаздывания изменения температуры внутри дома относительно ее колебаний снаружи. Такое запаздывание возникает из-за инерционности хода температур, связанной с теплоемкостью строений. Запаздывание отражается на величине коэффициента корреляции суточных минимумов в домах и вне их, составляющей 0.71 (рис. 4а) при значительной стандартной ошибке регрессии ($SE = 4.1^{\circ}C$). Сдвиг температурного ряда “в доме” на сутки вперед по отношению к ряду температур “вне дома” обуславливает увеличение коэффициента корреляции рядов до 0.88 (рис. 4б), на двое суток вперед – некоторое уменьшение коэффициента (0.86), на трое суток вперед – резкое снижение коэффициента до 0.77.

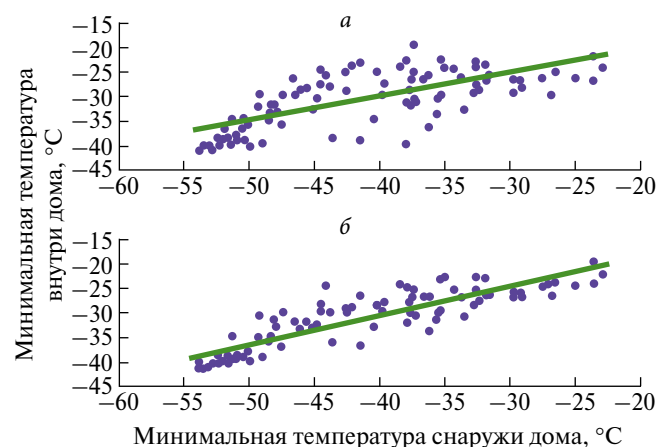


Рис 4. Соотношение минимальных температур воздуха внутри дома и снаружи: синхронное (а) и со сдвигом температур воздуха внутри на сутки назад (б). Сплошные линии – уравнение регрессии вида: а – $T \min \text{ в доме} = 0.48 T \min \text{ снаружи} - 11.27$ ($R^2 = 0.51$, $SE = 4.1^{\circ}C$, $N = 93$); б – $T \min \text{ в доме} = 0.59 T \min \text{ снаружи} - 7.02$ ($R^2 = 0.77$, $SE = 2.8^{\circ}C$, $N = 93$).

Как видно из приводимых материалов, температура в исследуемых нами неотапливаемых домах, кроме случаев “инверсии”, выше, чем вне их. В обсуждаемом регионе единственным источником тепла (“обогревателем”) за пределами пойм рек может быть вечная мерзлота, расположенная в период максимального оттаивания сезонно-талого слоя (начало сентября) в разных биотопах на глубине примерно 0.5–1.8 м от поверхности. На этой глубине в самый холодный месяц зимы средние многолетние температуры на ближайшей метеостанции Эльген (80 км от пос. Сеймчан), где используют глубинные термометры, не опускаются ниже –9°C, а в первых 20 см от поверхности почвы – ниже –18°C (Справочник..., 1966). Названные –18°C – результат взаимодействия умеренных температур грунтов и экстремально низких температур воздуха, сглаженный теплоизолирующим действием естественного снежного покрова (на метеостанциях он сохраняется нетронутым) или самого дома (в нашем случае). На бесснежных участках поверхностные горизонты почвы сильно охлаждаются. В регионах без мерзлоты грунты в еще большей степени “утепляют” строения, свидетельствуя чему – погреба для хранения овощей и прочих продуктов, портящихся при замерзании.

Убедительной иллюстрацией значительно-го смягчения температурного режима в зимних неотапливаемых домах относительно динамики минимальных температур воздуха рассматриваемого района верховий Колымы служит табл. 2. Лишь 13% времени зимы пришлось на температуры выше –30°C, тогда как в домах они отмечались

Таблица 2. Доля числа суток с минимальными температурами в различных диапазонах за период с 29 ноября 2022 по 2 марта 2023 г. (94 сут) на метеоплощадке (м/пл) и в доме

Температура, °C	Сутки, %	
	М/пл	Дом
Выше –30	12.8	51.1
в т.ч. –25...–30	9.6	35.1
–20...–25	0.03	16
Ниже –30	87.2	48.9
в т.ч. –35...–30	11.7	20.2
–40...–35	22.3	20.2
–45...–40	12.8	8.5
–50...–45	17	–
Ниже –50	23.4	–
Всего суток, %	100	100

более чем в 50% случаев. Минимальные температуры ниже -45°C отмечались в атмосфере более чем в 40% случаев, тогда как в домах такие значения вообще не зарегистрированы.

Анализ полученных характеристик температурных условий в неотапливаемых зимних домах применительно к холодовой резистентности крапивницы позволяет отметить следующие основные моменты. В условиях крайне жесткого зимнего климата минимальные температуры в домах остаются значительно ниже пороговых (-30°C) для выживания крапивницы в течение 1.5 зимних месяцев, а ниже -35°C — месяц. Таким образом, оба обследованных зимних дома в пос. Сеймчан не пригодны для зимовки крапивницы.

Столь же утепленные зимние дома в Западной Сибири и на северо-востоке европейской части России (регионы с более мягким климатом) обеспечивают успешную зимовку крапивницы при средних значениях абсолютного минимума температуры воздуха в интервале $-39...-32^{\circ}\text{C}$ (рис. 5).

Однако зимовка в примитивных убежищах, расположенных выше уровня снежного покрова, а также в легких строениях, возможна только в пределах и западнее области температуры $-31...-20^{\circ}\text{C}$ (Meshcheryakova et al., 2023). Именно здесь, в относительно теплых регионах, пробудившихся крапивниц часто встречают весной в неутепленных

строениях, прогреваемых ранее схода снега. Неосторожная экстраполяция этих наблюдений на климатически суровые территории и породила представления об устойчивости крапивниц к низким температурам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Температуры в неиспользуемых в холодное время года добротных зимних домах в ультраконтинентальном климате северо-востока России оказались неприемлемо низки для зимовки крапивницы. Таким образом, ни изученные в температурном отношении зимние и демисезонные дома, ни природные убежища типа щелей под корой, дупла и другие полости, расположенные выше уровня снежного покрова, не обеспечивают переживание бабочкой холодного сезона.

Конечно, нельзя исключить возможную зимовку крапивниц на чердаках отапливаемых зимой домов, в хлевах, на обогреваемых стоянках автотранспорта и т.п. сооружениях или в характерных для северных поселков утепленных “коробах” с трубами теплоцентралей и водоснабжения (прокладываемыми над землей) и в других относительно теплых местах.

Проведенная работа позволяет сузить круг наиболее вероятных мест зимовки в поселениях,

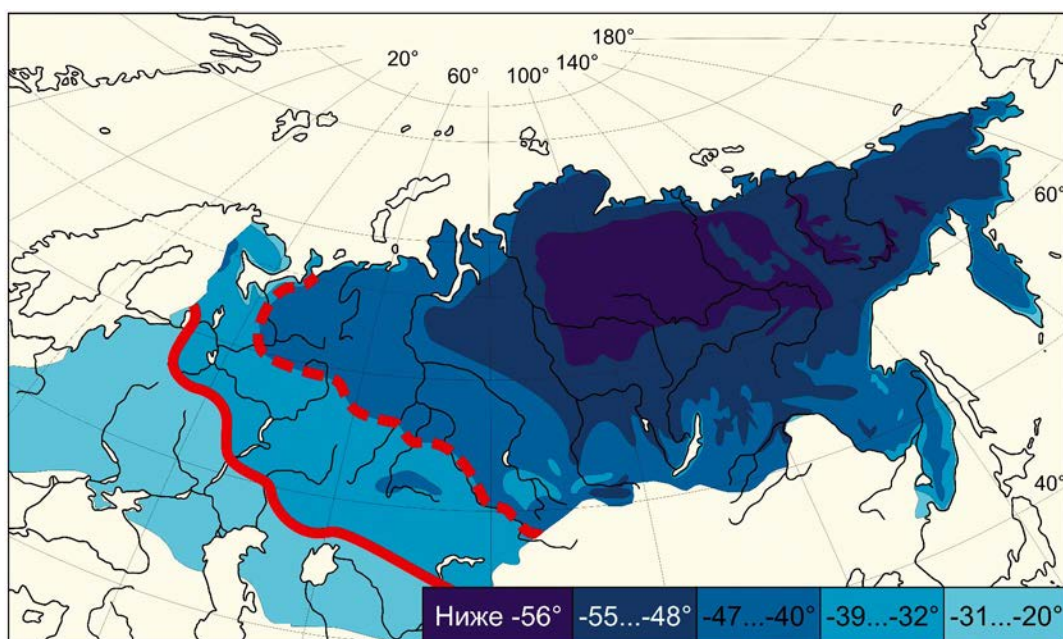


Рис. 5. Средние из абсолютных минимумов температуры воздуха (по: Агроклиматический атлас..., 1972) и предполагаемые температурные пределы (красные линии), в которых места успешной зимовки крапивницы различны. Зимовка к востоку от пунктирной линии — только под снегом; к западу от нее до сплошной красной линии — под снегом или в зимних необогреваемых домах; к западу от сплошной красной линии — оба предыдущих варианта и над снежным покровом.

делает еще менее обоснованными представления о синантропной очаговости распространения крапивницы и возвращает нас к идее о ее зимовке под снежным покровом. Утепление снегом наземных примитивных убежищ (типа полостей в опаде, между крупными корнями или под упавшими деревьями и т.п.) гарантирует успешную зимовку крапивницы в любой части ее громадного ареала, независимо от климатических особенностей регионов Северной Евразии.

Автор будет считать свою миссию выполненной, если статья подвигнет исследователей к экспериментальной проверке (например, в вольерах) предложенной гипотезы о зимовке под снегом, а материалы статьи будут использованы для оценки условий гибернации представителей других таксонов в неотапливаемых строениях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит преподавателя биологии средней школы пос. Сеймчан С.А. Ярышеву за установку логгеров в домах, что потребовало организационных усилий. Также благодарю владельцев домов О.А. Авилову и И.А. Перепелицу за предоставленную возможность провести термометрические наблюдения. Выражаю глубокую признательность сотрудникам лаборатории Биоценологии ИБПС ДВО РАН А.В. Алфимову и Е.Н. Мещеряковой за помощь при подготовке статьи и ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета института (учреждения, организации). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Как автор данной работы, я заявляю, что у меня нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматический атлас мира, 1972. Ред. И.А. Гольцберг. М.: ГУГК; Л.: Гидрометеиздат. 146 с.
Научно-прикладной справочник по климату СССР, 1990. Л.: Гидрометеиздат. Сер. 3. Вып. 33. Ч. 1–6. 566 с.

Паньков Н.Н., Старова О.С., 2013. Беспозвоночные пещер Пермского края // Пещеры: сб. науч. трудов. Естественнонауч. ин-т Перм. гос. нац. иссл. ун-та. Пермь. Вып. 36. С. 103–111.
Справочник по климату СССР, 1966. Вып. 33. Ч. II. Л.: Гидрометеиздат. 288 с.
Справочник по климату СССР, 1968. Вып. 33. Ч. IV. Л.: Гидрометеиздат. 258 с.
Bale J.S., Hayward S.A.L., 2010. Insect overwintering in a changing climate // Journal of Experimental Biology. V. 213. № 6. P. 980–994.
Bird J.M., Hodkinson I.D., 1999. Species at the edge of their range: The significance of the thermal environment for the distribution of congeneric *Craspedolepta* species (Sternorrhyncha: Psylloidea) living on *Chamerion angustifolium* (Onagraceae) // European Journal of Entomology. V. 96. P. 103–109.
Dvorak L., Belicek J., Fric Z., 2009. Observations of overwintering nymphalid butterflies in underground shelters in SW and W Bohemia (Czech Republic) (Lepidoptera: Nymphalidae: Nymphalini) // Journal of Research on the Lepidoptera. V. 41. P. 45–52.
Kalushkov P., Nedved O., 2000. Cold hardiness of *Pyrrhocris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) from central and southern Europe // European Journal of Entomology. V. 97. P. 149–153.
Lewington R., 2016. Pocket Guide to the Butterflies of Great Britain and Ireland; Bloomsbury Publishing: Oxford, UK. 144 p.
Meshcheryakova E.N., Berman D.I., 2014. Cold hardiness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Entomological Review. V. 94. P. 486–497.
Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A., 2014. Cold resistance of three species of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in Western Siberia // International Journal of Environmental Studies. V. 71. № 5. P. 749–754.
Meshcheryakova E.N., Bulakhova N.A., Zhigulskaya Z.A., Shekhovtsov S.V., Berman D.I., 2023. Wintering and Cold Hardiness of the Small Tortoiseshell *Aglais urticae* (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae, Lepidoptera) in the West and East of the Northern Palearctic // Diversity. V. 15. № 1. P. 1–14.
Poulton E., 1936. *Aglais urticae* L. with symmetrical injuries possibly inflicted before hibernation, flying in house, 30 march, 1936, St. Helens, Isle of Wight // In Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology; Blackwell Publishing Ltd.: Oxford, UK. V. 11. P. 98.
Rasmussen L.M., Holmstrup M., 2002. Geographic variation of freeze-tolerance in the earthworm *Dendrobaena octaedra* // Journal of Comparative Physiology B. V. 172. P. 691–698.
Ring R.A., Tesar D., 1981. Adaptations to cold in Canadian arctic insects // Cryobiology. V. 18. № 1. P. 199–211.

- Strouhal H., Vornatscher J., 1975. Katalog der rezenten Höhlentiere Österreichs // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. V. 79. P. 401–542.
- Wiklund C., Vallin A., Friberg M., Jakobsson S., 2008. Rodent predation on hibernating peacock and small tortoiseshell butterflies // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 62. P. 379–389.

DOES THE TORTOISESHELL BUTTERFLY, *AGLAIS URTICAE* (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) SHIFT TO SYNANTHROPY IN NORTHEAST ASIA?

D. I. Berman*

Institute for Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia

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

An assumed shift of the tortoiseshell butterfly, *Aglais urticae* to synanthropy in extremely cold regions (with temperatures close to -60°C) is tested. The tortoiseshell butterfly overwinters at the stage of imago; their cold resistance being fundamentally insufficient for surviving the cold across most of their distribution range in natural shelters located above the snow level and in unheated buildings. The species' resistance to cold from England to northeast Russia is increased from -22 to -29°C , while the average minimum air temperature in January drops from 3.3 to -55.7°C . The objective of the present work was to find out whether well-built, but unheated houses (the village of Seimchan) provide winter indoor temperatures above -30°C , a threshold for the tortoiseshell butterfly. Winter temperatures were measured with loggers in two different houses and compared with the outside temperature obtained from weather station data. During a severe cold weather, it was 11 – 19°C warmer inside the houses than outside, but the minimum temperatures below -30°C were recorded over half of the winter, and below -35°C over almost its third. Thus, winter (unheated) houses, as well as demi-seasonal ones, and natural shelters such as cracks under the bark, hollows and other cavities located above the snow cover fail to provide the required temperatures. Unheated well-built houses guarantee successful hibernation for the tortoiseshell butterfly only in the milder climatic conditions of western Siberia and in the northeast of the European part of Russia. Wintering above the snow level in primitive shelters can only be possible within the temperature range of -31 ... -20°C and west of it. The results of the work prove the idea of tortoiseshell butterfly synanthropy to be unsubstantiated and return to the idea of its wintering under the snow cover in shelters such as cavities in litter, under fallen trees, etc. This type of wintering guarantees success, being independent from the climate of northern Eurasia.

Keywords: *Aglais urticae*, tortoiseshell butterfly, wintering, shelters, low temperatures, cold resistance, wintering under snow, northeastern Asia

УДК 598.2:591.9:001:(470.67)

КОТЛОВИННАЯ АВИФАУНА СЕВЕРНОГО КАВКАЗА И ОСОБЕННОСТИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ НА ПРИМЕРЕ БОТЛИХСКОЙ КОТЛОВИНЫ, ВНУТРЕННИЙ ДАГЕСТАН

© 2024 г. В. П. Белик^{а,*}, Н. И. Насрулаев^{б,**}

^а Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, 344065 Россия

^б Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН, Махачкала, 367000 Россия

* e-mail: vpbelik@mail.ru

** e-mail: nasrulaev@mail.ru

Поступила в редакцию 04.11.2023 г.

После доработки 05.12.2023 г.

Принята к публикации 13.12.2023 г.

Анализ авифауны аридной Ботлихской котловины в горах Дагестана, где зарегистрировано 112 гнездящихся видов птиц, показал заметные трансформации в ее составе в течение XIX–XXI веков. В аридной котловине наблюдаются увеличение численности и расселение неморальных, лесостепных и субсредиземноморских дендрофилов, а также появление на гнездовании сибирских горно-таежных видов. Одновременно происходят сокращение численности и исчезновение ксерофильных склерофилов, которые входят в состав пустынно-горного фаунистического комплекса Номадийского типа фауны. Это может быть обусловлено как изменениями климата, который влияет на птиц опосредованно (в результате изменения видового состава и структуры растительности, а также сокращения специфичной кормовой базы птиц), так и последствиями антропогенного воздействия на природную среду (восстановление лесов, деградация земледелия и скотоводства), а также, возможно, конкурентными отношениями между отдельными видами животных. Аналогичные перемены отмечены не только в Дагестане, но и на Западном Кавказе, а также в степной зоне на юге России, что свидетельствует о крупномасштабном уровне протекающих здесь зоогеографических процессов. Выявленные трансформации региональных фаун требуют дальнейшей активизации фаунистического мониторинга, который позволит уточнить скорость идущих процессов и сделать зоогеографические прогнозы на ближайшее будущее.

Ключевые слова: авифауна, аридная котловина, экологическая структура, фауногенетическая структура, Кавказ, Россия

DOI: 10.31857/S0044513424030071, **EDN:** VNRMRB

Аридные котловины Кавказа населены своеобразной “котловинной” авифауной, которая была впервые выделена и описана еще Россиковым (1888). В ее состав входят наиболее характерные склерофильные виды, связанные с сухими, скалистыми горами: кеклик (*Alectoris chukar*), клушица (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), каменный воробей (*Petronia petronia*), каменные дрозды (*Monticola saxatilis*, *M. solitarius*), каменки (*Oenanthe pleschanka*, *Oe. melanoleuca*, *Oe. finschii*) и др. Ядро этой фауны приурочено к Сумерийской (Иранской) провинции Сахаро-Гобийской подобласти Палеарктики, а на Северном Кавказе она наиболее полно представлена в аридной Северо-Юрской депрессии, протянувшейся между Скалистым и Боковым хребтами почти на 400 км (Белик, 2006, 2013; Белик, Насрулаев, 2023; и др.).

Аридные котловины Северо-Юрской депрессии являются очень важными убежищами, древними фаунистическими рефугиями для многих ксерофильных, термофильных и склерофильных растений и животных. Они служат также каналами расселения, путями проникновения подобных видов с юго-востока в более влажные и холодные районы Северо-Западного Кавказа (Белик, Насрулаев, 2019, 2023).

Ряд особенностей “котловинной” фауны позволил выделить аридные горы Восточного и Северного Кавказа в качестве отдельного Восточно-Кавказского округа Сумерийской провинции, который на Северном Кавказе делится на три зоогеографических района: Дагестанский, Балкарский и Черкесский. Они различаются между собой, прежде всего, разнообразием пустынно-горного

фаунистического комплекса, постепенно беднеющего при продвижении на запад в связи с удалением от центра его формирования в Иране и в результате изменения природных условий в более влажных районах (Волчанецкий, 1973; Белик, 2013).

Длительное время после публикации Россикова (1888) котловинная авифауна на Северном Кавказе оставалась практически без внимания. Лишь в начале XX в. Гептнер (1926) и Бёме с соавторами (1930) коротко обсуждали причины появления специфичной смешанной фауны, состоящей из равнинных и горных видов, в горностепных ландшафтах среди обширных аридных котловин на Баксане и Тереке. В последние годы появились также отдельные работы, конкретно касающиеся современного состава авифауны некоторых обособленных аридных котловин Дагестана и Северной Осетии (Белик, Насрулаев, 2019, 2021, 2023, 2023а, 2023б; Шевцов, 2019).

Учитывая быстро протекающие негативные и позитивные изменения в фауне аридных котловин, которые наблюдаются в настоящее время (Белик, Насрулаев, 2019, 2019а, 2021, 2023, 2023а, 2023б; и др.), очень важно выяснить причины и факторы этих трансформаций, а также изучить закономерности формирования котловинной фауны, перспективы ее дальнейшего развития и возможности охраны на Северном Кавказе. В этом плане особое значение приобретают специальные исследования авифауны Ботлихской котловины во Внутреннем Дагестане. Благодаря большим размерам, ярко выраженной специфике горного рельефа, аридного климата и растительности, а также длительной истории исследований, Ботлихская котловина и ее авифауна могут стать своеобразным эталоном, изучение которого даст ключ к детальной характеристике и пониманию особенностей формирования фауны аридных котловин в горах Северного Кавказа на юге России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Ботлихская котловина издавна привлекала внимание многих исследователей, которые с 1878 г., начиная с Докучаева, регулярно приезжали сюда, чтобы познакомиться со своеобразной природой, с почвами, растительностью и фауной этого уникального района Восточного Кавказа (Тумаджанов, 1966; Львов, 1976; Атаев и др., 2008; и др.). Из зоологов первым в Ботлихской котловине в сентябре 1882 г. побывал Россиков (1884, 1893), приезжавший на р. Андийское Койсу также в мае — июне 1883 г. и еще несколько раз в последующие годы (Россиков, 1884а, 1885, 1888, 1893).

Затем в конце июля 1904 г. в Ботлих из Ставрополя специально приезжал Динник (1905). Чуть

позже, в июне — июле 1906 г., полтора летних месяца провел здесь молодой немецкий орнитолог Розенберг (Rosenberg, 1907, 2019). Наконец, в середине июня 1927 г. через Ботлих прошел маршрут зоологической экспедиции Бёме (1933), а в июне 1963 и 1965 гг. в Ботлихской котловине работали также украинские орнитологи во главе с Волчанецким (1973), целенаправленно изучавшим фауну птиц Дагестана. К сожалению, его исследования в Дагестанских горах завершились лишь краткой, тезисной публикацией. Однако позже были обнародованы сведения обо всех орнитологических сборах, произведенных им на Кавказе (Девятко, Джамирзоев, 2012), что позволяет сейчас уточнить в Дагестане местонахождения многих видов птиц.

Наши наблюдения в Ботлихской котловине были проведены в ходе кратковременных рекогносцировочных поездок 17–18.08.2018 и 19–20.07.2019, а также при специальных экспедиционных исследованиях 28.06. — 02.07.2021 и 21–26.05.2023. Маршрут последней экспедиции показан на рис. 1.

Поиски и учеты птиц проводились в основном по утрам и вечерам в периоды наибольшей активности большинства видов. Они велись на пешеходных экскурсиях с использованием биноклей × 10–12 и цифровых фотоаппаратов. Для определения расстояний и высот в горах обычно использовались ресурсы Google-Earth и GPS-навигатор Garmin 76CSx. Общая протяженность наших учетных маршрутов в аридной котловине составила более 100 км. В дневную жару, особенно в июле — августе, в период линьки птиц, активность большинства видов резко снижалась, и их поиски становились малоэффективными, что ставит под обоснованное сомнение результаты позднелетних дневных учетов птиц в горах Дагестана, полученные по методике Вилкова (2018, 2018а и мн. др.).

При определении характера пребывания птиц гнездование считалось доказанным в случае его подтверждения фактическими материалами (находками гнезд, яиц, выводков, наблюдением птиц с кормом для птенцов), вероятным — при достаточно высокой численности птиц, демонстрировавших элементы гнездового поведения (токование, спаривание, беспокойство на гнездовых участках), возможным — при летнем пребывании птиц на постоянных участках в подходящих для гнездования условиях (Белик, 2000).

Фауногенетические связи отдельных видов, их ординация по типам фаун и фаунистическим комплексам, рассматриваются в соответствии с идеями Штегмана (1938 и др.), Никольского (1947), Кучерука (1959), Кишинского (1974, 1988), Брунова (1978, 1980), которые отражены в наших специальных зоогеографических работах (Белик, 1992а, 1992б, 2000, 2006, 2013 и др.). Экологическая

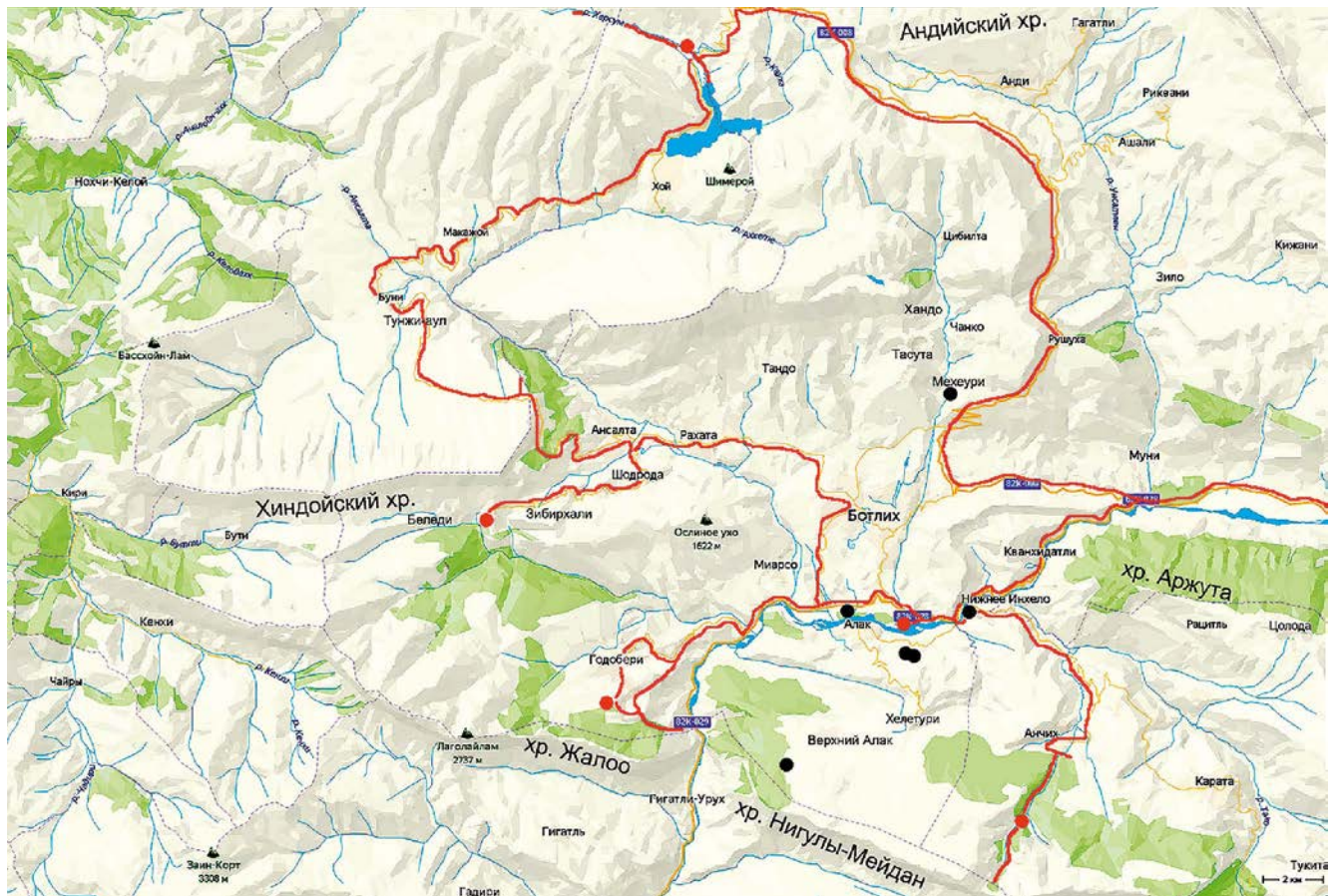


Рис. 1. Районы исследований в Ботлихской котловине в 2018–2023 гг. Красным цветом показан маршрут экспедиции и места стоянок в 2023 г.; черные пуансоны — места стоянок в 2018–2021 гг.

структура авифауны анализируется на основе оригинальной классификации, разработанной и апробированной нами ранее (Белик, 1992, 2000 и др.). Систематика и таксономия птиц, используемая в настоящей работе, за некоторыми исключениями основана на представлениях Степаняна (2003).

Оригинальные материалы, собранные в 2018–2023 гг., а также анализ литературных данных за XIX–XX вв. позволили выявить в Ботлихской котловине и на окружающих ее хребтах 139 видов птиц, в т.ч. 112 видов, достоверно или предположительно гнездящихся. Нами в котловине впервые найдены на гнездовании до 18 видов (*Accipiter gentilis*, *Buteo buteo*, *Aquila chrysaetos*, *Aegypius monachus*, *Falco peregrinus*, *Charadrius dubius*, *Scolopax rusticola*, *Streptopelia decaocto*, *Aegolius funereus*, *Caprimulgus europaeus*, *Merops apiaster*, *Dendrocopos major*, *Lullula arborea*, *Cettia cetti*, *Sylvia nisoria*, *Luscinia megarhynchos*, *Emberiza calandra*, *Emberiza melanocephala*), что свидетельствует, очевидно, об их недавней экспансии в горах Кавказа или, по крайней мере, о заметном росте их численности (Белик, Насрулаев, 2021, 2023а, 2023б).

Аннотированные списки птиц, отмеченных в аридной Ботлихской котловине, приведены в ряде наших предыдущих публикаций (Белик, Насрулаев, 2021, 2023, 2023а, 2023б). Основной же целью данного исследования является всесторонний анализ гнездовой фауны этого региона и выяснение ее особенностей и закономерностей формирования.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

Ботлихская котловина — одна из крупнейших аридных котловин Дагестана, достигающая 10–15 км в диаметре. Она расположена в среднем течении р. Андийское Койсу, начинается в каньоне между хребтами Жалоо и Нигулы-Мейдан и продолжается вниз по реке до отрогов хребта Аржута, или Талаколо (рис. 1, 2). Днище котловины снижается по ходу течения реки с 810 до 710 м над ур. м., а окружающие хребты на севере и юге поднимаются вверх до 2500–2600 м над ур. м. Среди платообразных вершин Андийского хребта к северу от пос. Ботлих в завальной котловине на высоте 1854 м над ур. м. в окружении субальпийских лугов

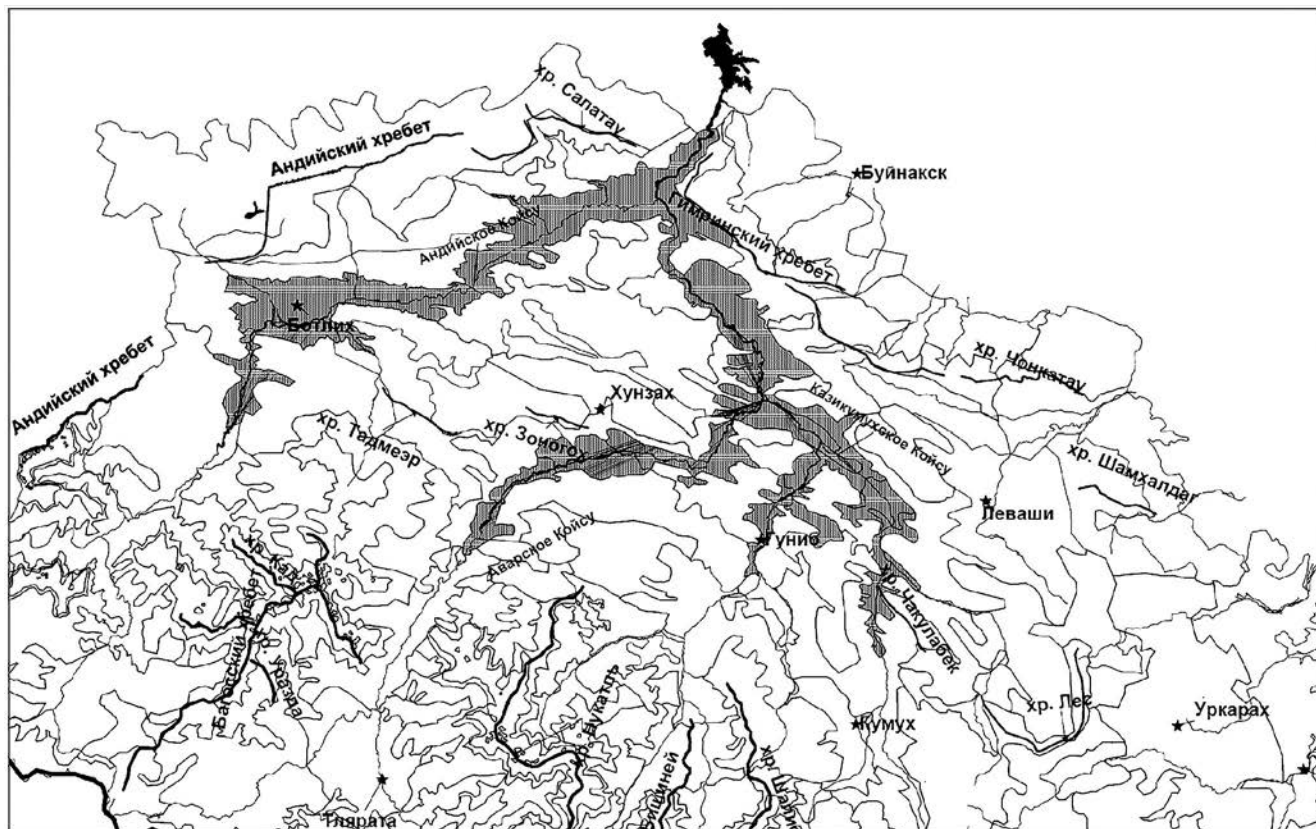


Рис. 2. Расположение котловинных ландшафтов в пределах внутригорного Дагестана (по: Атаев и др., 2008).

и небольших сосновых и березовых рощ расположено обширное запрудное оз. Кезеной-ам (Эзен-Ам, или Ретло, или Большое Форельное озеро).

Ландшафты Ботлихской котловины формировались, вероятно, после грандиозного горного оползня, который произошел, по-видимому, около тысячи лет назад одновременно с оползнем, в результате которого возникла котловина оз. Кезеной-ам (Идрисов, 2014). Следы этого оползня сейчас хорошо видны на космоснимках Google-Earth в виде мощного клина обрушения шириной до 4 км у с. Кванхидатли на левом борту ущелья р. Андийское Койсу ниже устья р. Ахвах. Тогда на Койсу должна была образоваться запруда, выше которой в ущелье возникло большое озеро, а со временем на его берегах развились болота и трясины, и в XIX в. здесь распространилась малярия. Лишь позднее запруда на Койсу была прорвана, болото обсохло, его заполнили галечники, нанесенные реками с гор, и болезни прекратились (Россигов, 1884; Динник, 1905). Сейчас среди галечников на реке выше скального порога, расположенного у Преображенской крепости, появились многочисленные острова, мелкие протоки и затоны, и только местами по их берегам остались осоковые и камышовые заросли, а также влажные луга, пойменные леса,

кустарники и сады (рис. 3). На соседних же глинистых озерных террасах начало развиваться земледелие (Белик, Насрулаев, 2021, 2023).

Подобные запрудные палеозера довольно широко распространены в горах Дагестана, но из-за их быстрого заиливания или прорыва оползневых дамб они существуют лишь десятки-сотни, редко — тысячи лет (Идрисов, Исаков, 2010). Однако предполагаемое палеозеро в Ботлихской котловине на р. Андийское Койсу географами до сих пор не исследовано, хотя в прошлом оно могло быть одним из самых крупных горных озер на Большом Кавказе.

Летние температуры воздуха в пос. Ботлих, на высоте около 1000 м над ур. м., поднимаются в среднем до $+20-21^{\circ}\text{C}$; зимой же температура, в среднем за январь, не опускается ниже минус 2°C , а изредка повышается до $+18-22^{\circ}\text{C}$. Засухи в котловине бывают до 67 дней в году, а иногда продолжаются до 106 дней. Сумма же атмосферных осадков составляет лишь 389 мм в год, соответствуя условиям полупустынь (Акаев и др., 1996; Атаев и др., 2008). Аридный климат, а также засоленные гипсоносные почвы способствуют развитию в котловине своеобразных пустынных типов растительности, в т.ч. появлению многочисленных эндемиков (Тумаджанов, 1966; Львов, 1976).



Рис. 3. Река Андийское Койсу в Ботлихской котловине выше Преображенской крепости. Фото 18.08.2018.

Природные условия Ботлихской котловины более подробно описаны в наших предыдущих работах (Белик, Насрулаев, 2021, 2023, 2023а, 2023б). Здесь хотелось бы только еще раз отметить наблюдающееся сейчас практически полное исчезновение террасного земледелия, очень характерного для горного Дагестана в прошлом (Амирханов, 1983; Агларов, 2008, 2016; и др.), и хорошо выраженные процессы зарастания лесом как субальпийских пастбищ на верхней границе сосняков, так и давно заброшенных земледельческих террас близ селений на нижней границе сосновых лесов. Облесение горных склонов обусловлено сокращением вырубki лесов на топливо вследствие массовой газификации большинства дагестанских селений, а также снижением антропогенного пресса на пастбищах из-за сокращения поголовья домашнего скота в конце XX века.

Горные сосняки с сосной Коха (*Pinus kochiana* = *P. sosnowskyi* = *P. hamata* = *P. sylvestris hamata*), расположенные на хребтах и плато Дагестана, представлены в основном значительными по площади массивами, занимающими обычно высоты от 1100

до 2200 м над ур. м. — между горностепными пастбищами и субальпийскими лугами (Абдурахманова и др., 2018). Однако в ущелье р. Андийское Койсу возле с. Нижнее Инхело в конце XIX в., по свидетельству Россикова (1884а, с. 281), склоны хребтов были безжизненными. Лишь изредка здесь встречалась поросль березы (*Betula* sp.) и осины (*Populus tremula*), местами росли можжевельники (*Juniperus* sp.) и “приземистые тощие сосенки”, что было связано с интенсивной рубкой лесов для кустарного солеварения в с. Кванхидатли. В самом начале XX в., по словам Динника (1905, с. 71), площадь отдельных сосновых лесков здесь не превышала 0.5 км², и они в значительной степени вырубались. Позже, в 1927 г., северные склоны хребта Аржута (Талаколо) оказались почти доверху покрыты сосняками (Бёме, 1933, с. 139), а сейчас только на Алакском плато к югу от пос. Ботлих площадь сосняков составляет около 20 км². Значительные массивы старых сосновых лесов расположены также в окрестностях сёл Ансалта, Годобери, Карата и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в Ботлихской котловине за последние 140 лет зоологами было отмечено 139 видов птиц, в т.ч. 112 видов, достоверно или предположительно гнездящихся (табл. 1). К сожалению, орнитологические исследования в Дагестане в конце XIX — начале XX веков имели преимущественно попутный характер, и полнота выявления авифауны отдельными зоологами варьировала от 25 до 61 предположительно гнездящихся видов за экспедицию, что не дает возможности корректно сравнивать их данные между собой, а также с материалами, собранными в последние годы по специальной программе. К тому же не всегда можно однозначно трактовать характер пребывания отдельных видов, отмечавшихся в сентябре 1882 г., когда в горах уже наблюдался пролет северных птиц (Росси́ков, 1884). Тем не менее обобщенные данные за значительные отрезки времени (XIX, XX, XXI века) позволяют выявить определенную динамику фауны в Ботлихской котловине.

При наших рекогносцировочных исследованиях в июле — августе 2018 и 2019 гг. в аридной котловине были отмечены 23 и 41 вид, а в результате специальных работ в мае — июне 2021 и 2023 гг. здесь найдены уже 77 и 81 вид (табл. 1). При этом 15 видов, отмечавшихся в прошлом, мы не смогли обнаружить, возможно, в результате случайных пропусков или недостаточно полного обследования некоторых стаций, в частности альпийских высокогорий и небольших горных рек. Но ряд видов птиц сейчас, по-видимому, действительно исчез из гнездовой фауны аридной котловины.

В то же время нами в Ботлихской котловине обнаружено 16–18 гнездящихся видов, которые раньше здесь отсутствовали, поскольку вряд ли могли быть пропущены всеми предыдущими зоологами. Это свидетельствует, вероятно, о росте численности и расселении этих птиц в Дагестане в последние десятилетия. Еще 5–10 видов сейчас заметно увеличили свою численность и стали регулярно встречаться в Ботлихской котловине и на окружающих ее хребтах.

Среди ныне исчезнувших видов — стервятник (*Neophron percnopterus*), вяхирь (*Columba palumbus*), обыкновенная горлица (*Streptopelia turtur*), желна (*Dryocopus martius*), береговая ласточка (*Riparia riparia*), болотная камышевка (*Acrocephalus palustris*), пестрый каменный дрозд (*Monticola saxatilis*), снежный выюрок (*Montifringilla nivalis*), возможно — перепелятник (*Accipiter nisus*), испанская каменка (*Oenanthe melanoleuca*), чиж (*Spinus spinus*) и др. Этих птиц мы специально, но безуспешно искали в разных районах Ботлихской котловины, обследуя специфичные ландшафты, и их пропуск маловероятен. Заметное снижение численности

отмечено также у кеклика (*Alectoris chukar*), сизого голубя (*Columba livia*), касатки (*Hirundo rustica*), воронка (*Delichon urbicum*), сороки (*Pica pica*), клушицы (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), каменки-плешанки (*Oenanthe pleschanka*), домового воробья (*Passer domesticus*), каменного воробья (*Petronia petronia*).

Многие из этих видов демонстрируют ярко выраженные негативные тренды по всему Дагестану или Кавказу в целом (Белик и др., 2003; Белик, 2008а, 2015б, 2017, 2018а, 2023; Мищенко, Белик, 2021; и др.). Причины депрессии их кавказских популяций неоднократно обсуждались в печати, однако для однозначного выяснения роли разных негативных факторов в динамике их численности необходимы специальные дополнительные исследования.

Одновременно с исчезновением некоторых уязвимых птиц наблюдается постепенное вселение в Ботлихскую котловину целого ряда прогрессирующих видов. Среди них — кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*), мохноногий сыч (*Aegolius funereus*), золотистая щурка (*Merops apiaster*), пестрый дятел (*Dendrocopos major*), лесной жаворонок (*Lullula arborea*), широкохвостка (*Cettia cetti*), южный соловей (*Luscinia megarhynchos*), просянка (*Emberiza calandra*), черноголовая овсянка (*Emberiza melanocephala*). Часть из этих видов поднялась по ущелью Андийского Койсу на предельные для Северного Кавказа высоты и достигла 700–800 м над ур. м. по днищу котловины и 1600–1800 м над ур. м. на склонах, причем в аридной котловине они нередко имеют довольно высокую численность (Белик, Насрулаев, 2019а, 2021, 2023, 2023а, 2023б).

К этим же расселяющимся видам относятся, возможно, канюк (*Buteo buteo*), беркут (*Aquila chrysaetos*) и сапсан (*Falco peregrinus*), но их недавние регистрации в Ботлихской котловине могут быть связаны и с заметным ростом их численности. Значительный рост популяций прослежен еще у ряда хищных птиц: тетеревиатника (*Accipiter gentilis*), черного грифа (*Aegypius monachus*), белоголового сипа (*Gyps fulvus*), бородача (*Gypaetus barbatus*), а также у иволги (*Oriolus oriolus*) и некоторых других воробьиных птиц.

Как и в случае с депрессивными видами, этим расселяющимся птицам тоже посвящено немало публикаций, в которых делаются попытки объяснения причин их экспансии (Благосклонов, 1978; Nowak, 1989; Белик, 2003, 2008, 2012, 2012а, 2014, 2015в, 2021, 2023; Тильба, Мнацеканов, 2011, 2020; Белик, Аккиев, 2018; и др.). Помимо климатических факторов и антропогенной трансформации ландшафтов, важное значение в расселении птиц сейчас придается также внутривидовым механизмам, обуславливающим, по Мальчевскому (1968), переход отдельных видов и популяций

Таблица 1. Состав и структура гнездовой фауны Ботлихской котловины в разные периоды исследований

Виды птиц	Характер пребывания	Экологическая группа	Тип фауны	Фаунистический комплекс	Литературные данные						Данные за 2018–2023 гг.				Динамика фауны в XXI в.			
					Росиков, 1884	Росиков, 1884а	Динник, 1905	Rosenberg, 1907	Бёме, 1933	Волчанецкий, 1963–1965	17–18.08.2018	19–20.07.2019	28.06–02.07.2021	21–26.05.2023	Вселились ++	Увеличили численность +	Исчезли --	Снизили численность –
<i>Anas platyrhynchos</i>	N?	Л	?	АФ	+						+			+	?	+		
<i>A. querquedula</i> *	N	Л	Е	ДН	+			+	+					+				
<i>Accipiter gentilis</i>	N	Д	ЕК	ДН	+									+				
<i>A. nisus</i>	N??	Д	ЕК	ДЛ	+	+								+				
<i>Buteo buteo</i>	N	Д	ЕК	ДЛ	+							+	+	+				
<i>Aquila chrysaetos</i>	N?	С	ЕК	ДЛ			?				+	+	+	+				
<i>Aegypius monachus</i>	N	Д	Е	ЛС							+	+	+	0	?	+		
<i>Gyps fulvus</i>	N	С	Н	ПГ	+		+	+	+		+	+	+	0		+		
<i>Gypaetus barbatus</i>	N?	С	Н	ПГ	+			+	+		+	+	+	+		+		
<i>Neophron percnopterus</i>	N??	С	ТРП		+	+								+				
<i>Falco peregrinus</i>	N	С	?					+	+		+	+	?	0	+			
<i>F. subbuteo</i>	N?	Д	ЕК	ДЛ	+	+		+	+		+			+				
<i>F. tinnunculus</i>	N?	С	ТРП		+	+								+				
<i>Lyrurus mikosiewiczii</i> **	N	Д	Е	ЛС	+						+							
<i>Tetraogallus caucasicus</i>	N	С	Г	АЛ	+			+	+					+				
<i>Alectoris chukar</i>	N	С	Н	ПГ	+		+	+	+			+	0					
<i>Perdix perdix</i>	N??	Д	Е	ЛС	+							+						
<i>Coturnix coturnix</i>	N?	К	ТРП		+				+			+	+	–				
<i>Crex crex</i>	N??	К	Е	АФ	+													
<i>Charadrius dubius</i>	N?	Л	ТРП															
<i>Actitis hypoleucos</i>	N	Л	Е	АФ				+				+	+	0	+			
<i>Scolopax rusticola</i>	N?	Д	ЕК	ДН	+		+	+	+			+	+	+	+			
<i>Columba palumbus</i>	N?	Д	Е	ЛС	+			+	+			+	+	+				
<i>C. livia</i>	N	С	Н	ПГ	+	+	+		+			+	+	+	+			
<i>Sreptopelia decaocto</i>	N?	Д	ТРП															
<i>S. turtur</i>	N?	Д	Е	ЛС	+			+	+				+	+				
<i>Cuculus canorus</i>	N?	Д	ЕК	ДН		+		+	+				+	+				
<i>Bubo bubo</i>	N??	С	Н	ПГ	+													
<i>Otus scops</i>	N?	Д	Е	НМ														
<i>Aegolius funereus</i>	N?	Д	С	ГТ				+					+	+	+			
<i>Athene noctua</i>	N?	С	Н	ПГ					+					+	+			

Таблица 1. Продолжение

Виды птиц	Характер пребывания	Экологическая группа	Тип фауны	Фаунистический комплекс	Литературные данные						Данные за 2018–2023 гг.				Динамика фауны в XXI в.			
					Росиков, 1884	Росиков, 1884а	Динник, 1905	Rosenberg, 1907	Бёме, 1933	Вотчанецкий, 1963–1965	17–18.08.2018	19–20.07.2019	28.06.–02.07.2021	21–26.05.2023	Вселились ++	Увеличились +	Исчезли --	Снизилась численность –
<i>Caprimulgus europaeus</i>	N?	Д	Е	ЛС	+						+	+	+	+	++			
<i>Apus apus</i>	N?	С	Н	ПГ			+	+										
<i>A. melba</i>	N	С	ТРП				+		+									
<i>Merops apiaster</i>	N	С	Н	ПГ						×	+	+	+	+	++			
<i>Upupa epops</i>	N	С	ТРП				+				+	+	+	+				
<i>Jynx torquilla</i>	N??	Д	ЕК	ДН								+	+	+				
<i>Picus viridis</i>	N	Д	Е	НМ				+		×	+							
<i>Dryocopus martius</i>	N?	Д	С	ГТ														
<i>Dendrocopos major</i>	N	Д	ЕК	ДН							+	+	+	+	++			
<i>Riparia riparia</i>	N??	С	Н	ПГ					+	×								
<i>Pyronotrogne rupestris</i>	N	С	Н	ПГ						×	+							
<i>Hirundo rustica</i>	N	С	Н	ПГ						×	+	+	+	+				
<i>Delichon urbicum</i>	N	С	Н	ПГ							+	+	+	+				
<i>Galerida cristata</i>	N?	К	Н	ПС														
<i>Eremophila alpestris</i>	N?	К	А	АА			+											
<i>Lullula arborea</i>	N	Д	Е	ЛС									+	+	++			
<i>Alauda arvensis</i>	N?	К	Н	ПС			?						+	+				
<i>Anthus campestris</i>	N?	К	Н	ПП														
<i>A. trivialis</i>	N?	Д	Е	ЛС						×		+						
<i>A. spinoletta</i>	N?	К	Г	АЛ						×								
<i>Motacilla cinerea</i>	N?	Л	К	РФ						×								
<i>M. alba</i>	N	Л	?							×	+							
<i>Lanius collurio</i>	N	Д	Е	ЛС						×	+	+						
<i>Oriolus oriolus</i>	N	Д	Е	НМ												+		
<i>Garrulus glandarius</i>	N	Д	ЕК	ДН				+		×	+							
<i>Pica pica</i>	N	Д	ЕК	ДЛ				+		×	+							
<i>Pyrrhocorax graculus</i>	N?	С	Г	АЛ						×	+							
<i>P. pyrrhocorax</i>	N	С	Н	ПГ														
<i>Corvus cornix</i>	N	Д	Е	ЛС							+							
<i>C. corax</i>	N	С	ЕК	ДЛ														

Таблица 1. Продолжение

Виды птиц	Характер пребывания	Экологическая группа	Тип фауны	Фаунистический комплекс	Литературные данные						Данные за 2018–2023 гг.				Динамика фауны в XXI в.			
					Росиков, 1884	Росиков, 1884а	Динник, 1905	Rosenberg, 1907	Bёме, 1933	Волчанецкий, 1963–1965	17–18.08.2018	19–20.07.2019	28.06.–02.07.2021	21–26.05.2023	Вселились ++	Увеличились +	Исчезли --	Снизилась численность –
<i>Cinclus cinclus</i>	N?	Л	К	РФ	+				+				+	+				
<i>Troglodytes troglodytes</i>	N?	Д	ЕК	ДН					+				+	+				
<i>Prunella collaris</i>	N?	С	Г	АЛ	+		?			×								
<i>P. modularis</i>	N?	Д	Е	НМ									+	?	++			
<i>Cettia cetti</i>	N?	Л	Н	ЛМ					+				+	+				
<i>Locustella naevia</i>	N?	Л	Е	АФ					+					+				
<i>Acrocephalus palustris</i>	N??	Л	Е	АФ					+					+	++			
<i>Sylvia nisoria</i>	N?	Д	Е	СР		+		+						+				
<i>S. atricapilla</i>	N?	Д	Е	НМ	+			+		×		+	+	+				
<i>S. communis</i>	N?	Д	Е	СР	+	+				×			+	+				
<i>S. curruca</i>	N?	Д	Е	СР	+					×			+	+				
<i>Phylloscopus lorenzii</i>	N?	Д	Г	СА						×			+	+				
<i>Ph. nitidus</i>	N	Д	К	ТР						×			+	+				
<i>Regulus regulus</i>	N?	Д	С	ГТ						×			+	+				
<i>Saxicola rubetra</i>	N?	К	Е	АФ					+	×		+	+	+				
<i>S. rubicola</i>	N?	К	?							×		+	+	+				
<i>Oenanthe oenanthe</i>	N	С	Н	ПГ		+	+		+	×	+	+	+	+				
<i>Oe. pleschanka</i>	N?	С	Н	ПГ	+	+	+		+	×	+	+	+	+				
<i>Oe. melanoleuca</i>	N??	С	Н	ПГ	?		?			×								
<i>Monticola saxatilis</i>	N?	С	Н	ПГ		+			+	×		+	+	+				
<i>M. solitarius</i>	N	С	Н	ПГ	+				+	×		+	+	+				
<i>Phoenicurus ochrurus</i>	N	С	Н	ПГ	?		?		+	×	+	+	+	+				
<i>Ph. phoenicurus</i>	N?	Д	Е	НМ					+	×								
<i>Luscinia megarhynchos</i>	N?	Д	Е	СР		+	+		+	×		+	+	+				
<i>Turdus torquatus</i>	N?	Д	Е	ЛС		+	+	+	+	×	+	+	+	+				
<i>T. merula</i>	N	Д	Е	НМ	+		+	+	+	×	+	+	+	+	++			
<i>T. philomelos</i>	N?	Д	Е	НМ	+				+	×	+	+	+	+				
<i>T. viscivorus</i>	N	Д	Е	НМ	+				+	×	?	+	+	+				
<i>Aegithalos caudatus</i>	N	Д	ЕК	ДН						×				+				
<i>Parus ater</i>	N?	Д	С	ГТ						×				+		+		

Таблица 1. Окончание

Виды птиц	Характер пребывания	Экологическая группа	Тип фауны	Фаунистический комплекс	Литературные данные						Данные за 2018–2023 гг.				Динамика фауны в XXI в.			
					Росиков, 1884	Росиков, 1884а	Динник, 1905	Rosenberg, 1907	Bёме, 1933	Волчанецкий, 1963–1965	17–18.08.2018	19–20.07.2019	28.06.–02.07.2021	21–26.05.2023	Вселились ++	Увеличилась ++	Исчезли --	Снизилась --
<i>P. caeruleus</i>	N	Д	Е	НМ	+	+		+	+			+	+	+				
<i>P. major</i>	N	Д	Е	НМ				+	+			+	+	+				
<i>Tichodroma muraria</i>	N?	С	Н	ПГ					+	×								
<i>Certhia familiaris</i>	N?	Д	ЕК	ДН			+											
<i>Passer domesticus</i>	N	С	Н	ПГ	+	+	+	+										
<i>P. montanus</i>	N	С	Н	ПГ	+	+	+	+	+	×	+							
<i>Petronia petronia</i>	N	С	Н	ПГ	+	+			+									
<i>Montifringilla nivalis</i>	N?	С	Н	ПГ	+	+	+		+									
<i>Fringilla coelebs</i>	N	Д	Е	НМ			+		+	×								
<i>Serinus pusillus</i>	N	Д	Е	ЛС	+	+	+		+									
<i>Spinus spinus</i>	N??	Д	С	ГТ	+	+	+		+	×								
<i>Carduelis carduelis</i>	N	Д	Е	ЛС			+		+		+							
<i>Acanthis cannabina</i>	N?	Д	Е	ЛС		+	+		+	×	+	+						
<i>A. flavirostris</i>	N?	Д	Е	ЛС	+				+									
<i>Carpodacus erythrinus</i>	N?	Д	Г	СА					+	×								
<i>Loxia curvirostra</i>	N	Д	С	ГТ					+	×								
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	N?	Д	С	ГТ					+	×								
<i>Emberiza calandra</i>	N	К	Н	ПС											++			
<i>E. cia</i>	N?	С	Н	ПГ	+		+		+	×		+		+				
<i>E. hortulana</i>	N?	Д	Е	ЛС				+	+						++			
<i>E. melanocephala</i>	N?	Д	Н	ПГ														
Всего:	112				60	34	25	25	61	35	23	41	77	81	16++	7+	15--	11--

Примечания.

N – вид гнездится, N? – вид вероятно гнездится, N?? – вид возможно гнездится, + – вид встречен, прочерк – вид не найден, × – добыт экспедицией Волчанецкого (Девятко, Джамирозев, 2012), o – подтверждено гнездование, ? – не подтвержденная регистрация.

Тип фауны: Е – Европейский, ЕК – Евро-Китайский, К – Китайский, Н – Номадийский, Г – Гималайский, С – Сибирский, А – Арктический, ТРП – тропические виды, ? – фауногенетические связи неясны.

Фаунистический комплекс: НМ – неморальный, ЛС – лесостепной, СР – субсредиземноморский, АФ – аллювиофильный, ДН – древне-неморальный, ДЛ – древне-лесостепной, ПГ – пустынно-горный, ПС – пустынно-степной, ПП – песчано-пустынный, ЛМ – лиманный, АЛ – альпийский, СА – субальпийский, РФ – реофильный, ТР – субтропический, ГТ – горно-таежный, АА – арктоальпийский.

* Гнездование чирка-трескунка (*Anas querquedula*) на р. Андийское Койсу установлено в 1980-е годы (Пишванов и др., 1988).

** Гнездование кавказского тетерева (*Lyrurus tokosiewiczzi*) подтверждено в 1990 г. на Андийском хребте близ оз. Кезеной-Ам (Джамирзоев и др., 2006).

Таблица 2. Экологическая структура (число видов) авифауны Ботлихской котловины в разные периоды

Экологическая группировка	XIX век	XX век	XXI век	Всего	Доля, %	Виды, вселившиеся (++) и исчезнувшие (—) в последние десятилетия
Дендрофилы	31	45	49	57	50.9	10++ канюк, вальдшнеп, кольчатая горлица, мохноногий сыч, козодой, пестрый дятел, лесной жаворонок, ястребиная славка, южный соловей, черноголовая овсянка; 5— перепелятник, вяхирь, обыкновенная горлица, желна, чиж
Склерофилы	29	29	28	35	31.3	3++ беркут, сапсан, золотистая щурка; 7— стервятник, филин, береговая ласточка, альпийская завирушка, испанская каменка, пестрый каменный дрозд, снежный выюрок
Лимнофилы	4	7	6	10	8.9	2++ малый зуек, широкохвостка; 2— оляпка, болотная камышевка
Кампофилы	4	8	9	10	8.9	1++ просянка; 1— коростель
Всего	68	89	92	112	100	

от консервативного к дисперсному типу эволюции и начало их спонтанной экспансии в разных направлениях (Белик, 2000, 20036).

К сожалению, всестороннее изучение динамики ареалов птиц Северного Кавказа в целом пока не проводилось. К тому же феноменологический подход в таких исследованиях, т.е. анализ только уникальных, индивидуальных историй отдельных видов, вряд ли может приблизить нас к понимаю общих механизмов и направлений фауногенеза. Более эффективным представляется изучение динамики относительно гомогенных экологических и фауногенетических группировок, тесно связанных с природными условиями и с историей регионов. В этом плане мы и попытались проанализировать авифауну Ботлихской котловины, т.е. выявить статистические закономерности в динамике численности разных групп, сравнить, как ведут себя представленные в фауне Ботлиха экологические и фауногенетические фракции.

Рассматривая экологические группировки (табл. 2, рис. 4), мы видим, что в Ботлихской котловине в течение XIX–XXI вв. происходил значительный рост числа дендрофилов – с 31 до 49 видов. Причем 10 дендрофильных видов появились здесь только в последние десятилетия (*Buteo buteo*, *Scolopax rusticola*, *Streptopelia decaocto*, *Aegolius funereus*, *Caprimulgus europaeus*, *Dendrocopos major*, *Lullula arborea*, *Sylvia nisoria*, *Luscinia megarhynchos*, *Emberiza melanocephala*). Исчезли же за это время всего 5 видов, да и то в отношении перепелятника и чижа нами мог быть допущен случайный пропуск. Отмеченное массовое расселение дендрофилов связано, несомненно, с быстрым облесением склонов гор, особенно выраженным в конце XX – начале XXI века, о чем сказано выше.

Склерофилы занимают второе место по числу видов в фауне Ботлихской котловины, причем их разнообразие в разные исторические периоды оставалось здесь относительно постоянным – 28–29 видов, а всего в котловине зарегистрировали

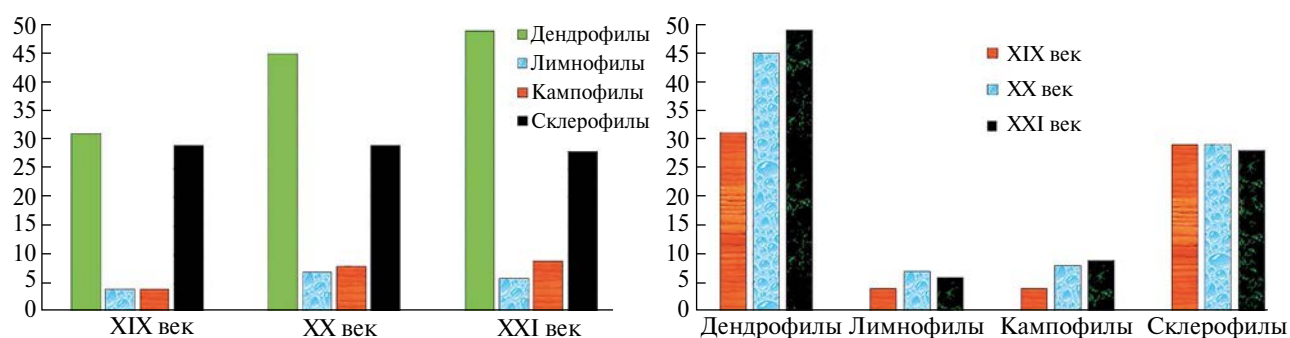


Рис. 4. Экологическая структура авифауны Ботлихской котловины в разные века (слева) и динамика состава экологических группировок в течение периода исследований (справа) (число видов отдельных экологических группировок).

Таблица 3. Трансформация авифауны Ботлихской котловины (экологический аспект)

Популяционные тренды (виды)	Экологические группировки								Всего видов
	Дендрофилы		Склерофилы		Лимнофилы		Кампофилы		
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	
Расселяющиеся	10	17.5	3	8.6	2	20.0	1	10.0	16
Увеличивающие численность	5	8.8	2	5.7	—	—	—	—	7
Сокращающие численность	1	1.8	10	28.6	—	—	—	—	11
Исчезнувшие	5	8.8	7	20.0	2	20.0	1	10.0	15
Всего видов в котловине	57	100	35	100	10	100	10	100	112

35 склерофильных видов (31.3% гнездовой фауны). Роль склерофилов в фауне Ботлиха примерно соответствует их доле в национальном парке “Алания” в Северной Осетии (30.1%) и в Кабардино-Балкарском заповеднике (31.7%), на территории которых в Северо-Юрской депрессии представлены сходные аридные ландшафты (Белик, 2016, 2018). Доля же склерофилов в авифауне Пицунды на лесистом Западном Кавказе не превышает 10.2–15.2% (Белик, 2015).

Однако в последнее время склерофильная группировка пополнилась в Ботлихе лишь за счет золотистой щурки, а также беркута и сапсана, не отмечавшихся в прошлом, возможно, из-за своей редкости или скрытности. Одновременно склерофилы лишились 5–7 видов (*Neophron percnopterus*, *Riparia riparia*, *Oenanthe melanoleuca*, *Monticola saxatilis*, *Montifringilla nivalis* и др.), которые исчезли здесь по разным, не совсем понятным причинам. Кроме того, в Ботлихской котловине еще не менее 10 склерофилов сейчас сокращают свою численность, т.е. депрессию популяций в целом испытывают почти 50% склерофильных видов (табл. 3).

Группировки лимнофилов и кампофилов, как обычно в горах, где слабо представлены соответствующие местообитания, в Ботлихе немногочисленны и насчитывают лишь по 10 видов. При этом лимнофильная группировка достаточно лабильна; она потеряла и приобрела в последние десятилетия по 2 вида, хотя в случаях с малым зуйком (*Charadrius dubius*) и оляпкой (*Cinclus cinclus*) можно допускать их случайные пропуски.

Появление широкохвостки в горах связано, несомненно, с ее недавней быстрой экспансией, вызванной положительными изменениями температурных параметров на всем Северном Кавказе в зимние периоды (см.: Атаев, Братков, 2014), что способствовало повышению выживаемости зимующих птиц. В горах же они нашли подходящие местообитания среди заболоченных кустарников, которые развиваются сейчас в аридных котловинах по берегам крупных рек (Белик, 2012а, 2023; Белик, Насрулаев, 2019). Фактически исчезла в горах Дагестана болотная камышевка,

которая была обычна здесь вплоть до середины XX в. (Бёме, 1933; Волчанецкий, 1973; Девятко, Джамирзов, 2012), но сейчас летом нигде не встречается. Можно предполагать, что это обусловлено исчезновением орошаемого террасного земледелия, связанного с арыками мезофильного разнотравья, а также кустарников на сухих склонах гор.

Кампофилы в течение XIX–XXI веков постепенно увеличивали свое разнообразие (рис. 4), пополнившись хохлатым жаворонком (*Galerida cristata*), полевым коньком (*Anthus campestris*), луговым и западным черноголовым чеканами (*Saxicola rubetra* и *S. rubicola*). В последнее время в котловине найдена также просянка, что могло быть связано с исчезновением земледелия в горах и появлением на месте бывших орошаемых полей более сухих разнотравных лугов и залежей. Отсутствие же коростеля (*Crex crex*) в XX и XXI вв. объясняется, возможно, случайными пропусками, но не исключено, что в сентябре 1882 г. Росиков (1884) отмечал в Ботлихской котловине уже пролетных птиц (Белик, Насрулаев, 2023а).

Переходя к фауногенетическому анализу (табл. 4), отметим весьма полное представительство в Ботлихской котловине фаунистических комплексов Европейского, Евро-Китайского и Номадийского типов фаун. Однако Гималайский тип фауны на Кавказе, в т.ч. и в Дагестане, вдали от центра своего развития, вообще представлен очень бедно, насчитывая всего 4 вида альпийского и 2 вида субальпийского комплексов (Белик, 2013), а из многочисленных и разнообразных Сибирского, Китайского и Арктического типов в Дагестан проникают лишь немногие виды отдельных фаунистических комплексов. Тем не менее сибирский горно-таежный комплекс насчитывает в Ботлихской котловине 7 видов — практически всех своих представителей, обитающих на Кавказе. Здесь гнездится также 7 видов, имеющих, вероятно, тропическое происхождение эфиопского или индо-малайского генезиса (*Neophron percnopterus*, *Falco tinnunculus*, *Coturnix coturnix*, *Charadrius dubius*, *Streptopelia decaocto*, *Apus melba*, *Upupa epops*).

Максимальные изменения в аридной котловине в течение XIX–XXI веков претерпел европейский

Таблица 4. Фауногенетическая структура (число видов) авифауны Ботлихской котловины

Тип фауны, число видов	Фаунистический комплекс, число видов	Дендрофилы	Склерофилы	Лимнофилы	Кампофилы	XIX век	XX век	XXI век
Европейский, 38	НМ, 12	12	—	—	—	7	12	12
	ЛС, 16	16	—	—	—	11	13	12
	СР, 4	4	—	—	—	2	2	4
	АФ, 6	—	—	4	2	1	5	2
Евро-Китайский, 15	ДН, 10	10	—	—	—	6	8	8
	ДЛ, 5	3	2	—	—	4	3	5
Номадийский, 31	ПГ, 26	1	25	—	—	21	22	21
	ПС, 3	—	—	—	3	1	2	3
	ПП, 1	—	—	—	1	—	1	1
	ЛМ, 1	—	—	1	—	—	—	1
Гималайский, 6	АЛ, 4	—	3	—	1	3	3	2
	СА, 2	2	—	—	—	—	2	2
Китайский, 3	РФ, 2	—	—	2	—	2	2	1
	ТР, 1	1	—	—	—	—	1	1
Сибирский, 7	ГТ, 7	7	—	—	—	2	5	5
Арктический, 1	АА, 1	—	—	—	1	1	1	1
Тропические виды, 7		1	4	1	1	5	5	7
Виды неясного генезиса, 4		—	1	2	1	2	2	4
Всего		112	57	35	10	68	89	92

Примечания. Фаунистический комплекс: НМ — неморальный, ЛС — лесостепной, СР — субсредиземноморский, АФ — аллювиофильный, ДН — древне-неморальный, ДЛ — древне-лесостепной, ПГ — пустынно-горный, ПС — пустынно-степной, ПП — песчано-пустынный, ЛМ — лиманный, АЛ — альпийский, СА — субальпийский, РФ — реофильный, ТР — субтропический, ГТ — горно-таежный, АА — арктоальпийский.

неморальный комплекс, увеличившийся с 7 до 12 видов, а также сибирский горно-таежный комплекс, пополнившийся 3 видами, что объясняется, очевидно, восстановлением и разрастанием горных сосняков и лиственных лесов в пойме Койсу. В то же время древне-неморальный, а также европейский и евро-китайский лесостепные комплексы, представители которых отличаются повышенной вагильностью и экологической пластичностью (см.: Белик, 2000), в большинстве, по-видимому, уже давно освоили Ботлихскую котловину и сейчас не демонстрируют столь выраженных положительных трендов. А мезофильный аллювиофильный комплекс Европейского типа фауны в последние десятилетия заметно — с 5 до 2 видов — сократился (табл. 4), что может быть связано с упадком орошаемого земледелия в горах и, возможно, с определенными изменениями климата аридных котловин (Атаев, Братков, 2011, 2014; Виноградова и др., 2015).

Номадийский же тип фауны в целом незначительно пополнился лишь за счет пустынно-степных, песчано-пустынных и лиманных видов, тогда как

разнообразие его центрального, пустынно-горного фаунистического комплекса в аридной котловине в общем снизилось, хотя в течение отдельных исторических периодов оно было относительно постоянным и составляло по 21–22 вида (табл. 4, рис. 5).

Таким образом, наиболее выраженную позитивную трансформацию в аридной котловине претерпели связанные с древесно-кустарниковой растительностью неморальные и лесостепные комплексы Европейского и Евро-Китайского типов фаун (табл. 5). В последние десятилетия они пополнились шестью видами (*Buteo buteo*, *Aquila chrysaetos*, *Scolopax rusticola*, *Dendrocopos major*, *Caprimulgus europaeus*, *Lullula arborea*), и еще 5 видов увеличили здесь свою численность (*Accipiter gentilis*, *Aegypius monachus*, *Lyrurus mlokosiewiczii*, *Oriolus oriolus*, *Aegithalos caudatus*). Заметно, на 50%, увеличился также субсредиземноморский комплекс, пополнившийся сейчас двумя кустарниковыми видами (*Sylvia nisoria*, *Luscinia megarhynchos*).

В то же время в пустынно-горном комплексе Номадийского типа фауны в последние десятилетия, как отмечено выше, наблюдаются заметные

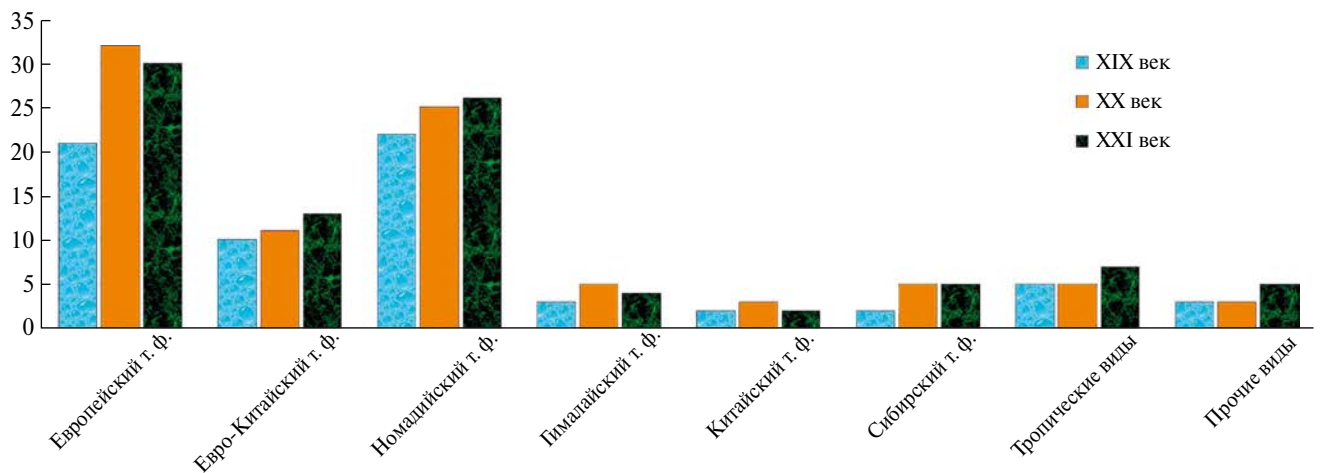


Рис. 5. Динамика фауногенетической структуры авифауны Ботлихской котловины (число видов отдельных типов фауны и фаунистических групп; т.ф. – тип фауны).

Таблица 5. Трансформация авифауны (число видов) Ботлихской котловины (фауногенетический аспект)

Характер трансформации (виды)	Фауногенетические группы												Всего видов
	Неморальные	Лесостепные	Субсредиземно-морская	Аллобио-фильная	Пустынно-горная	Пустынно-степная	Лиманная	Альпийская	Субальпийская	Горно-таежная	Тропические виды	Прочие виды	
Расселяющиеся	2	4	2	—	2	1	1	—	—	1	2	1	16
Увеличивающие численность	3	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	7
Сокращающие численность	—	1	—	—	9	—	—	—	—	—	1	—	11
Исчезнувшие	1	2	—	2	5	—	—	1	—	2	1	1	15
Всего видов в котловине:	12+10	16+5	4	6	26	3	1	4	2	7	7	9	112

негативные тенденции: 5 видов исчезли (*Bubo bubo*, *Riparia riparia*, *Oenanthe melanoleuca*, *Monticola saxatilis*, *Montifringilla nivalis*) и еще 9 видов сократили свою численность (*Alectoris chukar*, *Columba livia*, *Hirundo rustica*, *Delichon urbicum*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Oenanthe pleschanka*, *Passer domesticus*, *Petronia petronia*, *Emberiza cia*). Причинами такой динамики могут быть разные факторы, в частности изменения климата и сокращение поголовья домашнего скота, что вызвало зарастание пастбищ, а также деградация земледелия, повлиявшая на кормовую базу зерноядных видов птиц, наконец, хищнический пресс расселившихся в Ботлихской котловине тетеревиатника и других хищников (Белик, 2003, 2003а; Яровенко, 2022; Белик, Насрулаев, 2023а, 2023б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ авифауны Ботлихской котловины демонстрирует заметные рецессивные трансформации в ее составе, связанные, прежде всего, с увеличением численности и расселением неморальных, лесостепных и субсредиземноморских дендрофилов, а также с появлением сибирских горно-таежных видов (*Aegolius funereus*, *Regulus regulus*, *Parus ater*, *Loxia curvirostra*, *Pyrrhula pyrrhula*). Это может быть обусловлено как климатическими изменениями последнего времени (Атаев, Братков, 2011, 2014; Виноградова и др., 2015), так и последствиями антропогенного воздействия на природную среду, прежде всего прекращением массовой вырубке лесов и их естественным восстановлением.

Одновременно наблюдается выраженная тенденция к сокращению численности и исчезновению ксерофильных склерофилов, входящих в пустынно-горный фаунистический комплекс Номадийского типа фауны, что тоже объясняется как трансформациями климата, влияющего на птиц, по-видимому, опосредованно (через изменения видового состава и структуры растительности и через сокращение кормовой базы отдельных видов птиц), так и антропогенными факторами, в частности деградацией орошаемого земледелия и скотоводства, а также, возможно, конкурентными отношениями между отдельными видами животных.

Аналогичные перемены в авифауне происходят не только в Дагестане, но и на Западном Кавказе (Белик, 2013а, 2015), а также на юге России, где дендрофилы в последние десятилетия интенсивно расселяются на юг и восток в степную зону, а ареалы многих пустынно-степных ксерофилов (*Circus macrourus*, *Aquila nipalensis*, *Anthropoides virgo*, *Tetrax tetrax*, *Burhinus oedicnemus*, *Charadrius asiaticus*, *Chettusia gregaria*, *Calandrella cinerea*, *C. rufescens*, *Melanocorypha calandra*, *M. leucoptera*, *M. yeltoniensis*, *Oenanthe isabellina* и др.) быстро отступают на восток в более континентальные районы Казахстана (Белик, 2000, 2003б, 2009, 2015а, 2023а; и др.).

Отмеченные черты сходства в изменениях фауны разных регионов свидетельствуют о крупномасштабном уровне протекающих здесь зоогеографических процессов, что в ближайшем будущем, при сохранении нынешних климатических и социально-экономических трендов может привести к кардинальным перестройкам в системе ландшафтного и фаунистического районирования, к пересмотру принятых схем, по крайней мере — на юго-западе Палеарктики. Кроме того, выявленные трансформации региональных фаун выдвигают насущные задачи дальнейшей активизации мониторинговых фаунистических исследований, решение которых позволит уточнить здесь скорость идущих сейчас процессов фауногенеза и дадут зоогеографические прогнозы на ближайшее будущее.

В свете происходящих изменений в авифауне Ботлихской котловины актуальное значение приобретают также вопросы охраны уязвимых видов птиц. В этой котловине зарегистрировано 9 видов, включенных в Красную книгу Российской Федерации (2021) и Красную книгу Республики Дагестан (2020), причем 5 видов (беркут, черный гриф, белоголовый сип, бородач, сапсан) имеют здесь сравнительно высокую гнездовую численность (Белик, Насрулаев, 2023а, 2023б). Для охраны этих уязвимых птиц и всех уникальных природных ландшафтов Ботлиха было бы важно и целесообразно организовать в аридной котловине национальный или природный парк с соответствующей системой охраны. На необходимости

создания в Ботлихской котловине особо охраняемой природной территории (ООПТ) самого высокого ранга настаивали и ботаники, обнаружившие здесь более 40 эндемичных видов растений, среди которых около половины составляют виды дагестанского происхождения, в т.ч. ряд редких, реликтовых палеоэндемов (Львов, 1979).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа частично финансировалась за счет средств бюджета Прикаспийского института биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманова З.И., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю., 2018. Сосновые леса (*Pineta kochiana*) в Республике Дагестан // Растительность России. № 34. С. 3–46.
- Агларов М.А., 2008. Террасное земледелие в нагорном Дагестане // Природа. № 12. С. 30–35.
- Агларов М.А., 2016. Еще раз о сельскохозяйственных террасах Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. № 62. С. 30–53.
- Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С. и др., 1996. Физическая география Дагестана: Учебное пособие. М. 380 с.
- Амирханов Х.А., 1983. Начало земледелия в Дагестане // Природа. № 2. С. 52–57.
- Атаев З.В., Абдулаев К.А., Магомедова А.З., 2008. Географические особенности котловинных ландшафтов Внутригорного Дагестана // Юг России: экология, развитие. № 2. С. 122–126.
- Атаев З.В., Братков В.В., 2011. Горно-котловинные ландшафты Северо-Восточного Кавказа: современные климатические изменения и сезонная динамика. Махачкала: Изд-во ДГПУ. 128 с.
- Атаев З.В., Братков В.В., 2014. Реакция ландшафтов Северного Кавказа на современные климатические изменения // Юг России: экология, развитие. № 1. С. 141–157.
- Белик В.П., 1992. Биотопическое распределение и экологическая классификация животных // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского. Смоленск. С. 13–16.
- Белик В.П., 1992а. Подходы и принципы регионального фауногенетического анализа // Кавказский

- орнитологический вестник. Вып. 3. Ставрополь. С. 9–18.
- Белик В.П., 1992б. Фауногенетическая структура и связи западнопалеарктической орнитофауны // Кавказский орнитологический вестник. Вып. 3. Ставрополь. С. 19–52.
- Белик В.П., 2000. Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов н/Д.: Изд-во РГПУ. 376 с.
- Белик В.П., 2003. Многолетняя динамика кавказской популяции тетереvyтника // Ястреб-тетереvyтник: Место в экосистемах России: Материалы к 4 конф. по хищным птицам Сев. Евразии. Пенза–Ростов. С. 142–145.
- Белик В.П., 2003а. Хищничество тетереvyтника и его роль в биоценозах // Ястреб-тетереvyтник: Место в экосистемах России: Материалы к 4 конф. по хищным птицам Сев. Евразии. Пенза–Ростов. С. 146–168.
- Белик В.П., 2003б. Масштабные трансформации восточноевропейской авифауны в XX веке и их вероятные причины // Орнитология. Вып. 30. С. 25–31.
- Белик В.П., 2006. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 85. № 3. С. 298–316.
- Белик В.П., 2008. Бородач на Северном Кавказе: распространение и численность // Стрепет. Т. 6. Вып. 2. С. 63–85.
- Белик В.П., 2008а. Распространение и экология альпийской галки и клушицы на Северном Кавказе // Стрепет. Т. 6. Вып. 1. С. 55–85.
- Белик В.П., 2009. Птицы искусственных лесов степного Предкавказья: Состав и формирование орнитофауны в засушливых условиях. Кривой Рог. 216 с.
- Белик В.П., 2012. Распространение и численность черного грифа (*Aegypius monachus*, Falconiformes) на Северном Кавказе // Зоологический журнал. Т. 91. № 3. С. 347–354.
- Белик В.П., 2012а. К изучению динамики ареала соловьиной широкохвостки в Восточной Европе // Стрепет. Т. 10. Вып. 1. С. 78–92.
- Белик В.П., 2013. Орнитогеографические связи и районирование Большого Кавказа (новые подходы в анализе фауны) // Стрепет. Т. 11. Вып. 1. С. 5–88.
- Белик В.П., 2013а. Современные изменения орнитофауны Северо-Западного Кавказа и их причины // Труды Мензбирова орнитологического общества. Т. 2: Памяти Е.Н. Курочкина. Махачкала. С. 208–230.
- Белик В.П., 2014. Беркут на Северном Кавказе: распространение, численность, экология, охрана // Стрепет. Т. 12. Вып. 1–2. С. 58–89.
- Белик В.П., 2015. Процессы трансформации фауны Абхазского побережья Кавказа, их возможные причины и механизмы // Зоологический журнал. Т. 94. № 6. С. 681–700.
- Белик В.П., 2015а. Степные птицы в XXI веке: проблемы и перспективы // Степные птицы Сев. Кавказа и сопредельных регионов: Изучение, использование, охрана: Материалы Международной конф. Ростов н/Д.: Академцентр. С. 11–37.
- Белик В.П., 2015б. Кеклик на Северном Кавказе // Степные птицы Сев. Кавказа и сопредельных регионов: Изучение, использование, охрана: Материалы Международной конф. Ростов н/Д.: Академцентр. С. 160–185.
- Белик В.П., 2015в. Распространение и характер пребывания соловьев (*L. luscinia* и *L. megarinchos*) на Северном Кавказе и юге России // Стрепет. Т. 13. Вып. 2. С. 51–85.
- Белик В.П., 2016. К орнитофауне Национального парка “Алания”, Северная Осетия, Дигория // Стрепет. Т. 14. Вып. 1–2. С. 39–64.
- Белик В.П., 2017. Депрессия численности обыкновенной горлицы в России в конце XX века // Стрепет. Т. 15. Вып. 1. С. 91–97.
- Белик В.П., 2018. Орнитофауна Кабардино-Балкарского заповедника на Центральном Кавказе: состав, структура, распространение, динамика численности // Орнитология. Вып. 42. С. 104–121.
- Белик В.П., 2018а. Каменный и снежный ворообы в фауне Северного Кавказа // Стрепет. Т. 16. Вып. 1–2. С. 5–36.
- Белик В.П., 2021. Птицы Южной России, т. 1: Неворобьиные – Non-Passerines: Материалы к кадастру. Ростов н/Д. – Таганрог: Изд-во ЮФУ. 812 с.
- Белик В.П., 2023. Птицы Южной России, т. 2: Воробьиные – Passeriformes: Материалы к кадастру. Ростов н/Д. – Таганрог: Изд-во ЮФУ. 618 с.
- Белик В.П., 2023а. Зональные зоогеографические особенности в распространении птиц Волго-Уральского междуречья // Наземные позвоночные аридных и субаридных экосистем Арало-Каспийского региона: Материалы III Международной конф., посвященной памяти Н.А. Зарудного. Оренбург. С. 15–23.
- Белик В.П., Аккиев М.И., 2018. Мохноногий сыч (*Aegolius funereus*) (Strigidae, Aves) на Северном Кавказе // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 147–162.
- Белик В.П., Насрулаев Н.И., 2019. К орнитофауне аридных котловин внутреннего Дагестана: котловина Орта на реке Аварское Койсу // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий, т. 6: Сб. статей 6 Всерос. науч.-практ. конф. Сочи. С. 63–81.
- Белик В.П., Насрулаев Н.И., 2019а. Проникновение золотистой шурки в горы Дагестана // Стрепет. Т. 17. Вып. 2. С. 82–86.
- Белик В.П., Насрулаев Н.И., 2021. Новые виды в орнитофауне Ботлихской котловины (Внутренний Дагестан) // Русский орнитологический журнал. Т. 30. № 2096. С. 3527–3555.
- Белик В.П., Насрулаев Н.И., 2023. Скалистый хребет – уникальная орнитологическая территория на Северном Кавказе // Актуальные проблемы охраны птиц

- России: Материалы Всероссийской науч.-практ. конф., посвященной 30-летию СОПР. Москва—Махачкала. С. 53—57.
- Белик В.П., Насрулаев Н.И., 2023а. К орнитофауне аридных котловин Внутреннего Дагестана: Ботлихская котловина на реке Андийское Койсу // Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Т. 10: Сб. статей X Юбилейной науч.-практ. конф. Сочи. С. 26—60.
- Белик В.П., Насрулаев Н.И., 2023б. Новые данные по орнитофауне Ботлихской котловины (Внутренний Дагестан) // Русский орнитологический журнал. Т. 32. № 2353. С. 4561—4587.
- Белик В.П., Поливанов В.М., Тильба П.А., Джамирзоев Г.С., Музаев В.М., Букреева О.М., Русанов Г.М., Реуцкий Н.Д., Мосейкин В.Н., Чернобай В.Ф., Хохлов А.Н., Ильях М.П., Мнацеканов Р.А., Комаров Ю.Е., 2003. Современные популяционные тренды гнездящихся птиц Южной России // Стрепет: Фауна, экология и охрана птиц Южной Палеарктики. Вып. 1. С. 10—30.
- Бёме Л.Б., 1933. По Аварскому и Андийскому округам Дагестанской Республики в целях зоологических наблюдений // Известия 2-го Северо-Кавказского пед. ин-та. Т. 10. С. 127—146.
- Бёме Л.Б., Красовский Д.Б., Чернов С.А., 1930. Материалы к познанию фауны позвоночных животных Ингушской автономной области // Известия Ингушского науч.-исслед. ин-та краеведения. Вып. 2/3. Владикавказ. С. 47—111.
- Благосклонов К.Н., 1978. Кольчатая горлица в Европейской части России // География и экология наземных позвоночных. Вып. 3. Владимир. С. 3—7.
- Брунов В.В., 1978. Опыт анализа фаунистических групп птиц тайги Палеарктики // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 83. № 5. С. 5—15.
- Брунов В.В., 1980. О некоторых фаунистических группах птиц тайги Евразии // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука. С. 217—254.
- Вилков Е.В., 2018. Состав населения и распределение птиц во Внутригорном Дагестане // Сибирский экологический журнал. № 6. С. 750—765.
- Вилков Е.В., 2018а. Структурная организация и специфика территориальных связей птиц внутригорного и высокогорного Дагестана // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 163—182.
- Виноградова В.В., Титкова Т.Б., Белоновская Е.А., Грачева Р.Г., 2015. Воздействие изменения климата на горные ландшафты Северного Кавказа // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 12. № 6. С. 35—47.
- Волчанецкий И.Б., 1973. Материалы к изучению зоогеографии Дагестана // Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. № 7. С. 30—36.
- Гентнер В.Г., 1926. Материалы по птицам Горной Балкарии (Некоторые соображения по фауне горной степи массива Эльбрус) // Ученые записки Северо-Кавказского института краеведения. Т. 1. С. 91—118.
- Девятко Т.Н., Джамирзоев Г.С., 2012. Каталог орнитологической коллекции Музея природы Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина (Кавказ, южные регионы России и Украины, Средняя Азия, Казахстан). Харьков. 398 с.
- Джамирзоев Г.С., Теймуров А.А., Гизатулин И.И., 2006. Озеро Казеной-Ам // Водно-болотные угодья России. Т. 6: Водно-болотные угодья Северного Кавказа. М.: Wetland Intern. С. 160—164.
- Динник Н.Я., 1905. По в Чечне и Дагестану // Зап. Кавказского отдела Русского географического общества. Кн. 25. Вып. 4. С. 1—78.
- Идрисов И.А., 2014. Запрудные (оползневые) озера восточного Кавказа // Известия Дагестанского педагогического ун-та. Естественные и точные науки. № 2. С. 96—101.
- Идрисов И.А., Исаков С.И., 2010. Распространение запрудных озер на территории Дагестана // Труды Института геологии Дагестанского научного центра РАН. Т. 56. С. 136—138.
- Кищинский А.А., 1974. Арктоальпийская фауна и ее происхождение // Зоологический журнал. Т. 53. № 7. С. 1036—1051.
- Кищинский А.А., 1988. Орнитофауна северо-востока Азии: История и современное состояние. М.: Наука. 288 с.
- Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2020. 800 с.
- Красная книга Российской Федерации: Животные. 2-е изд. М.: ВНИИ Экология, 2021. 1128 с.
- Кучерук В.В., 1959. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР. С. 45—87.
- Львов П.Л., 1976. Флора Ботлихской аридной котловины // Известия Северо-Кавказского научного центра высшей школы. Естественные науки. № 3. С. 96—99.
- Львов П.Л., 1979. Об охране дагестанских эндемиков // Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 114. С. 20—24.
- Мальчевский А.С., 1968. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц // Зоологический журнал. Т. 47. № 6. С. 833—842.
- Мищенко А.Л., Белик В.П., 2021. Обыкновенная горлица // Красная книга Российской Федерации: Животные. 2-е изд. М.: ВНИИ Экология. С. 789—781.
- Никольский Г.В., 1947. О биологической специфике фаунистических комплексов и значения ее анализа для зоогеографии // Зоологический журнал. Т. 26. № 3. С. 221—232.
- Пишванов Ю.В., Хонякина З.П., Прилуцкая Л.И., 1988. Материалы по биологии чирков в Дагестане // Сезонные перемещения и структура популяций

- наземных позвоночных животных: Межвуз. сборник науч. трудов. М. С. 101–109.
- Росси́ков К.Н., 1884. Поездка в Чечню и нагорный Дагестан (с орнитологической целью) // Зап. Кавказского отдела Русского географического общества. Кн. 13. Вып. 1. С. 213–277.
- Росси́ков К.Н., 1884а. Конхидатль и Нижнее Энхели (из поездки в Нагорный Дагестан) // Зап. Кавказского отдела Русского географического общества. Кн. 13. Вып. 1. С. 278–306.
- Росси́ков К.Н., 1885. Поездка в юго-западную часть горной Чечни и в западный Дагестан // Известия Кавказского отдела Русского географического общества. Т. 9. № 1. С. 99–103.
- Росси́ков К.Н., 1888. Результаты наблюдений над птицами западной части северо-восточного Кавказа // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Отдел зоол. и физиологии. Т. 19. С. 36–57.
- Росси́ков К.Н., 1893. Усыхание озер на северном склоне Кавказского хребта // Зап. Кавказского отдела Русского географического общества. Кн. 15. С. 189–225.
- Степани́н Л.С., 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига. 808 с.
- Тильба П.А., Мнацеканов Р.А., 2011. Сапсан на Северном Кавказе // Труды Мензбирова орнитологического общества. Т. 1: Материалы XIII Международной орнитологической конф. Сев. Евразии. Махачкала. С. 297–311.
- Тильба П.А., Мнацеканов Р.А., 2020. Многолетний мониторинг популяции сапсана на Черноморском побережье Кавказа // Соколы Палеарктики: Распространение, состояние популяций, экология и охрана: Материалы VIII Международной конф. Рабочей группы по хищным птицам. Воронеж. С. 116–127.
- Тумаджанов И.И., 1966. Древняя пустыня в Нагорном Дагестане // Ботанический журнал. Т. 51. № 6. С. 784–791.
- Шевцов Д.С., 2019. К фауне птиц Донифарс-Задалесско-Мацутинской межгорной котловины в Северной Осетии // Русский орнитологический журнал. Т. 28. № 1861. С. 5805–5814.
- Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР: Птицы. Т. 1. Ч. 2. М. — Л.: Изд-во АН СССР. С. 1–157.
- Яровенко А.Ю., 2022. Волк (*Canis lupus* L. 1758) и шакал (*Canis aureus* L. 1758) в Дагестане (особенности экологии и управление популяциями): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала. 22 с.
- Nowak E., 1989. Ausbreitung der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*) in der UdSSR: Umfrage 1988 // J. für Ornithologie. Bd. 130. H. 4. S. 513–527.
- Rosenberg F., 1907. Sechs Wochen in Daghestan // Ornithologische Monatsschrift. Bd. 32. S. 51–56.
- Rosenberg F., 2019. Sechs Wochen in Daghestan (русский перевод) // Стрепет. Т. 17. Вып. 2. С. 5–10.

TROUGH BIRD FAUNA OF THE NORTH CAUCASUS AND FEATURES OF ITS FORMATION, THE BOTLIKH TROUGH-LIKE DEPRESSION OF INNER DAGESTAN TAKEN AS AN EXAMPLE

V.P. Belik¹*, N.I. Nasrulaev²,**

¹ Southern Federal University, Rostov-on-Don, 344065 Russia

² Dagestan Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 367000 Russia

* e-mail: vpbelik@mail.ru

** e-mail: nasrulaev@mail.ru

An analysis of the avifauna of the arid Botlikh depression in the mountains of Dagestan, where 112 breeding bird species have been recorded, shows noticeable transformations in its composition noted during the 19th to 21st centuries. Within the arid depression, an increase in the number and expansion of nemoral, forest-steppe and sub-Mediterranean dendrophiles is observed, as well as the appearance of Siberian mountain-taiga species at nesting sites. At the same time, there is a decrease in the number and the disappearance of xerophilic sclerophylls, which are part of the desert-mountain faunal complex of the Nomadian type of fauna. This may be due to both climate change, which affects birds indirectly through vegetation and a reduction in the specific food supply, and the consequences of anthropogenic impacts on the natural environment (forest restoration, degradation of agriculture and livestock breeding), possibly also through competitive relationships between some animal species. Similar changes are noted not only in the avifauna of Dagestan, but also in the Western Caucasus, as well as in the steppe zone in southern Russia, this indicating large-scale zoogeographic processes occurring there. The identified transformations of regional faunas require further, intensified faunal monitoring, which will make it possible to clarify the speed of ongoing processes and provide zoogeographic forecasts for the near future.

Keywords: avifauna, arid trough, ecological structure, faunogenetic structure, Caucasus, Russia

УДК 599.363.2.:591

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА И ВОПРОСЫ ТАКСОНОМИИ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS*) ТИБЕТСКОГО НАГОРЬЯ

© 2024 г. В. Н. Орлов^а, Г. Ф. Барышников^б, Д. М. Кривоногов^{в,*}, А. В. Щегольков^в

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

^бЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^вНижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского (Арзамасский филиал),
Арзамас, 607220 Россия

*e-mail: deniskrivanogov@mail.ru

Поступила в редакцию 24.11.2023 г.

После доработки 06.02.2024 г.

Принята к публикации 19.02.2024 г.

Морфометрический анализ черепов бурого медведя (*Ursus arctos* L.) показал существование в XIX веке двух популяций этого вида в Тибете. Ареал северной популяции-I охватывал хребты Наньшаня и Кунылуна, окаймляющие с севера Тибетское плато, и заходил в северную часть плато (северо-запад провинции Цинхай, КНР). Ареал южной популяции-II включал верховья рек Хуанхэ, Янцзы и Меконг (юго-восток провинции Цинхай), а также, вероятнее всего, и весь Южный Тибет и Гималаи Непала. Диагностическими признаками двух популяций служат параметры хоан, ширина хоан у самцов и глубина — у самок. Отмеченные особенности хоан могут быть обусловлены анатомическим строением носоглотки — органа дыхательной системы, который обеспечивает прогрев воздуха до оптимальной температуры, прежде чем воздух попадет к бронхолегочным тканям. Дивергенция популяций бурого медведя Тибета, вероятно, связана с заселением высокогорного плато как из южных, так и северных рефугиумов ледниковых. Предлагается оставить за южной популяцией-II принятое в настоящее время подвидовое название *U. a. pruinosus* Blyth 1854 и восстановить его младший синоним, *U. lagomyiarius* Przewalski 1883, для обозначения северной популяции-I. Уточнение таксономического статуса популяций медведей в провинции Цинхай (КНР) — наиболее освоенной человеком части Тибета — способно повлиять на оценку их охранного статуса, который в настоящее время определен МСОП относительно всех медведей Тибета как LC (“вызывающий наименьшие опасения”).

Ключевые слова: бурый медведь, *Ursus arctos*, Тибет, географическая изменчивость, череп, таксономия

DOI: 10.31857/S0044513424030095, **EDN:** VBXKZW

На самом обширном в мире Тибетском плато, со средней высотой 4877 м над ур. м., сохранилась особая фауна позвоночных с высоким уровнем эндемизма. Эта фауна формировалась с раннего плиоцена в процессах вселения видов из соседних областей, их последующих изменений под влиянием географической изоляции, горных поднятий и климатических изменений в плейстоценовых ледниковых циклах (Zhang, Zheng, 1981; Yang et al., 2009).

Исследование фауны Тибета научными экспедициями началось в XIX веке, и одними из первых были экспедиции Императорского Русского Географического Общества (ИРГО) (Пржевальский, 1875, 1883, 1888; Роборовский, Козлов, 1896; Роборовский, 1900–1901; Козлов, 1906; Грум-Гржимайло, 1907). Участники ИРГО доставили в музеи С.-Петербурга богатейшие коллекционные

материалы, а в отчетах руководителей экспедиций сохранились уникальные сведения по географии, флоре и фауне, геологии, климатологии и этнографии Тибета. Среди зоологических коллекций, привезенных участниками ИРГО, выделяется коллекция черепов разного возраста (49 экз.) и шкур (31 экз.) бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в Зоологическом институте РАН (ЗИН РАН). Эта коллекция служила важным материалом для описания изменчивости и систематики рода *Ursus* (Огнев, 1931; Флеров, 1935; Chestin, 1996; Барышников, 2007), так же как и отдельные черепа и шкуры медведей из Тибета, которые поступили в различные музеи мира.

На Тибетском плато и хребтах, расположенных севернее (Кунылунь, Алтынтаг и Наньшань), обитает только бурый медведь (McLellan et al., 2017) (рис. 1).

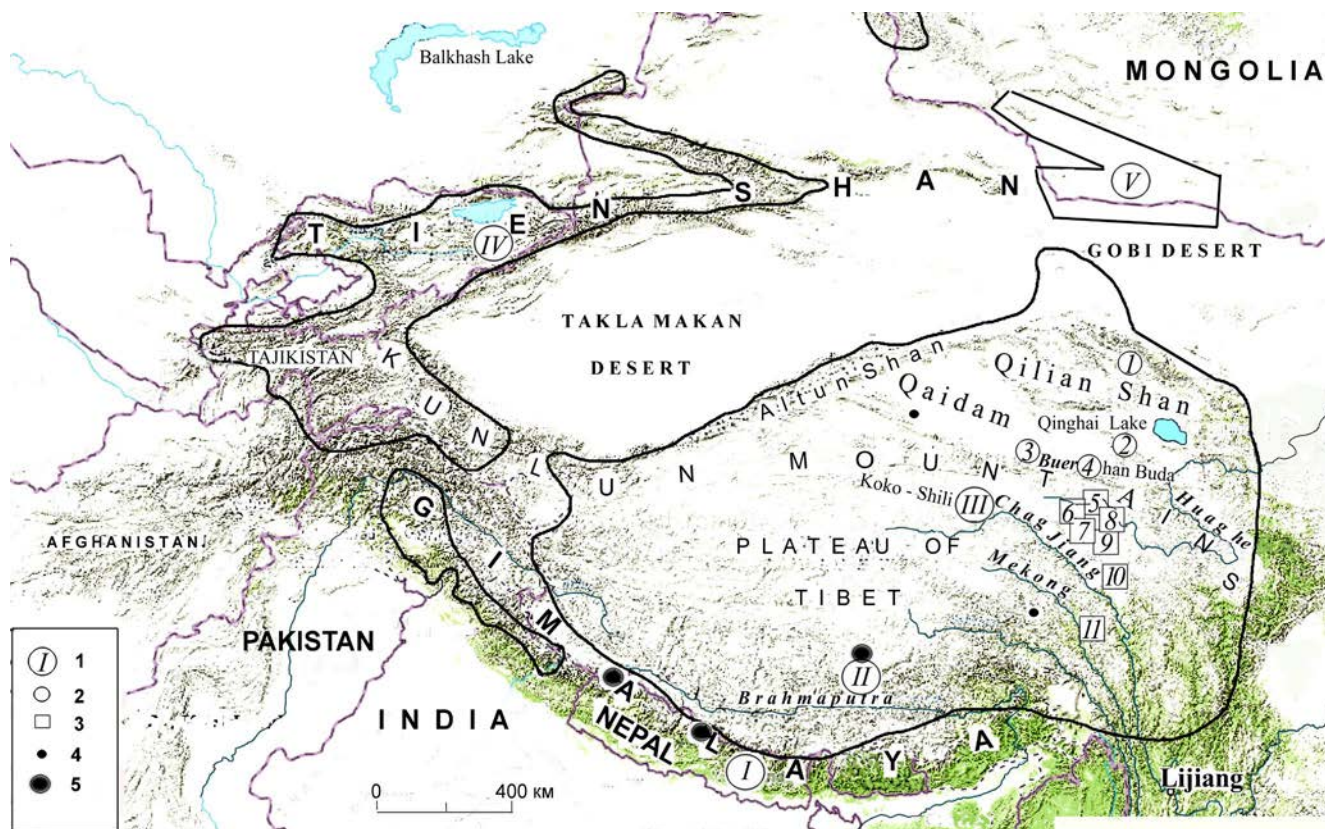


Рис. 1. Исторический ареал бурого медведя (*Ursus arctos* L.) в Центральной Азии (McLellan et al., 2017). 1 – Местонахождения типовых экземпляров подвидов (I – *U. a. isabellinus* Horsfield 1826, II – *U. a. pruinus* Blyth 1854, III – *U. a. lagomyiarius* Przewalski 1883, IV – *U. a. leuconyx* Severtzov 1873, V – *U. a. gobiensis* Sokolov et Orlov 1992); 2 – местонахождения коллекционных экземпляров популяции-I; 3 – местонахождения коллекционных экземпляров популяции-II; 4 – крайние западные и южные места встреч бурых медведей, отмеченные в работах русских исследователей Тибета (Пржевальский, 1883, 1888; Козлов, 1906); 5 – места сбора исследованных молекулярных образцов бурых медведей (Lan et al., 2017).

Из Тибетского автономного округа КНР бурые медведи заходят в высокогорную часть Гималаев в двух районах Непала (Верхний Мустанг и Манасалу) и до 1950 г. заходили в Бутан (Aryal et al., 2010). Ареал гималайского, или белогрудого, медведя (*U. thibetanus* G. Cuv.) огибает Тибетское плато по западным и южным макросклонам Гималаев на высотах от 1200 до 3300 м (Abbas et al., 2015) и горным хребтам, расположенным восточнее плато.

Уточнение таксономического статуса различных популяций медведей Тибета представляет интерес не только как исследование биоразнообразия этого региона, но способно повлиять и на оценку охранного статуса популяций. Изменчивости черепов бурого медведя Тибета, кроме возрастной и половой, в работах с использованием коллекции ЗИН РАН исследователи не отмечали (Флеров, 1935; Chestin, 1996). Целью данного исследования стал анализ популяционной и таксономической

дифференциации бурого медведя Тибета с использованием морфометрических данных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В анализе использованы 11 черепов взрослых самцов и 9 взрослых самок из коллекции Зоологического института РАН (ЗИН). Возраст зверей оценивали по зарастанию базиокипитально-алисфеноидного шва (отмечающего окончание активного роста черепа). Для оценки межпопуляционных различий на карту Тибета были нанесены места происхождения коллекционных экземпляров. Топонимия географических названий в Тибете XIX века и современная топонимия значительно различаются, и нанести на карту точки добычи медведей согласно музейной этикетке стало возможным только после анализа маршрутов русских путешественников (Пржевальский, 1875, 1883,

1888; Роборовский, Козлов, 1896; Роборовский, 1900–1901; Козлов, 1906; Грум-Гржимайло, 1907).

Схема измерений черепа показана на рис. 2.

В работе использованы 21 промер и один индекс: 1) Cbl — кондильо-базиллярная длина, от заднего края средних резцов у альвеол (точка Henselion) до заднего края затылочных мыщелков (condylion), 2) Lpal — длина костного нёба, от заднего края средних резцов до заднего выступа костного нёба, 3) Lfac — длина лицевого отдела черепа, от переднего края альвеол средних резцов до переднего края глазницы, 4) Lncra — длина мозгового отдела черепа (neurocranium), от переднего края глазницы до заднего края сагиттального гребня (crista sagittalis), 5) Hncra — высота мозгового отдела черепа (neurocranium) измерена от высшей точки

сагиттального гребня до пароксипитального отростка (proc. paroccipitalis), 6) Bros — ширина черепа в клыках, 7) Bior — межглазничная ширина черепа, 8) Bfac — ширина черепа на уровне переднего края верхнего моляра M2, 9) Zyg — скуловая ширина черепа, 10) Bcra — мастоидная ширина черепа, 11) Hhoany — глубина хоан (foramen nasale posterior) взята в самой широкой части хоан до верхней поверхности птеригоидных отростков, 12) Bhoany — ширина хоан, максимальное расстояние между птеригоидными отростками (proc. pterygoideum), ограничивающими хоаны (рис. 4), 13) Lman — длина нижнечелюстной кости, от альвеол резцов до конца сочлененного отростка, 14) Hman — высота нижнечелюстной кости в венечном отростке, 15) LC-M2 — длина верхнего зубного ряда, от переднего края клыков до заднего края M2 (у альвеол), 16) LP4-M2 — длина верхнего ряда щечных зубов от премоляра P4 до моляра M2, 17) Lm1-m3 — длина нижних моляров, 18) LM2 — длина второго верхнего моляра, 19) BM2 — ширина второго верхнего моляра, 20) Lm2 — длина второго нижнего моляра, 21) Bm2 — ширина второго нижнего моляра, 22) Hhoany x Bhoany — индекс площади поперечного сечения хоан (мм²).

Таксономический анализ, во многих случаях необходимый для оценки как биоразнообразия, так и связанных с ней задач охраны зверей разных внутривидовых таксонов, во многом отличается по своим целям и методам от общепринятой одномерной и многомерной статистической обработки морфометрических данных.

При выделении внутривидовых таксонов на сплошном ареале вида ставится конкретная задача — оценить, по какой доле особей различаются две контактирующие популяции. Например, для выделения подвида Эрнст Майр предложил “правило 75%” (75% одной популяции отличается от 100% другой), при этом точка пересечения двух кривых распределения диагностических признаков отделяет не менее 90% особей одной популяции от 90% особей другой. Для расчетов доли различающихся особей контактирующих популяций разработаны методы статистического анализа (Maug, 1969). Но для малых выборок (например, в работах с редкими видами) использование таких методов невозможно и достоверность выделения таксонов повышают привлечением других данных: этологических, экологических или молекулярных особенностей.

В работе использован дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных. Для таксономического анализа внутривидовой изменчивости дискриминантный анализ оказывается удобным инструментом, позволяющим выяснять, в первом приближении, подразделенность исследуемой выборки. Кроме того, выделение переменных, вносящих наибольший вклад в изменчивость

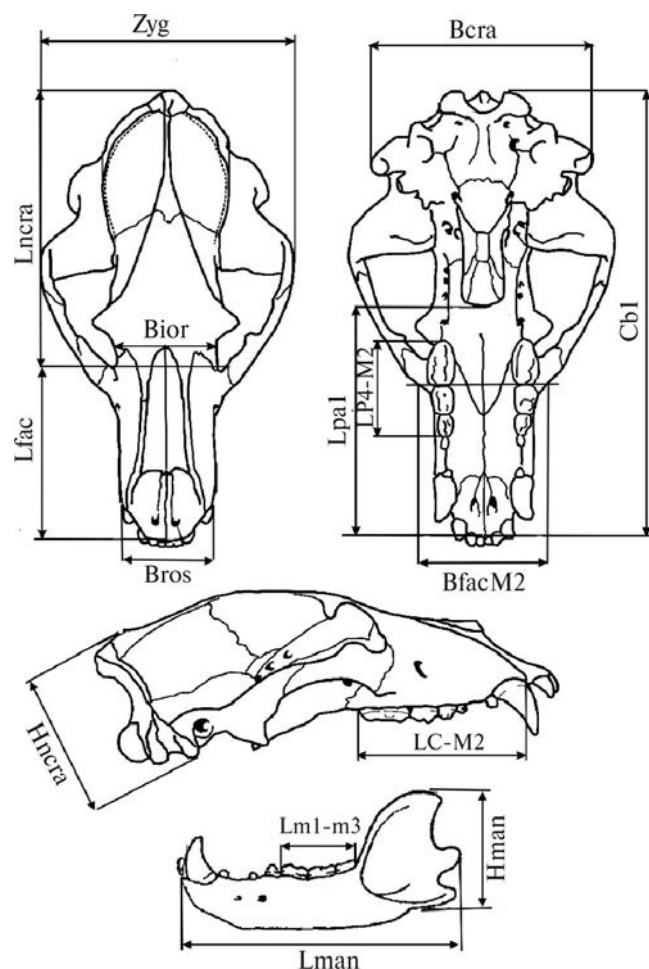


Рис. 2. Схема промеров черепа бурого медведя. Описания промеров даны в тексте. Отсутствующие на рисунке промеры длины и ширины зубов 18–21 взяты с буккальной стороны (длина) и в самой широкой части зуба (ширина). Схема промеров щечных зубов медведей приведена в монографии Барышникова (2007, рис. 3).

подразделенной выборки, облегчает поиск диагностических признаков выделенных групп. Но в целом выделение географических популяций бурого медведя в этом исследовании не основано на методах статистического анализа.

Статистическую обработку данных по краниометрической изменчивости черепа проводили с использованием программных пакетов Statistica 13.0 и электронных таблиц Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных позволил сократить число использованных переменных. Корреляции между переменными и полученными факторами приведены в табл. 1.

Из нее видно, что фактор 1 имеет высокие факторные нагрузки по переменным: Lncra, Bior, Bhoany, Lm1-m3, Lm2; фактор 2 – по переменным: Cbl, LC-M2, Bros и фактор 3 – по переменным Lpal, Hncra, Hhoany. Столь высокие факторные нагрузки по многим переменным объясняются значительными различиями между самцами и самками. Полученные стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций были использованы, прежде всего, для выбора диагностических признаков популяционных и половых различий.

В результате дискриминации общая выборка черепов взрослых бурых медведей Тибета разделилась на четыре группы, две группы самцов и две группы самок (рис. 3).

Вдоль первой канонической оси (LD1) обособилась группа самцов, которую мы обозначили как I-♂. Вдоль второй канонической оси (LD2) обособились три группы: группа самцов (II-♂) и две группы самок (I-♀ и II-♀), при этом эффективность дискриминации составила 100%.

Ниже приведены места добычи коллекционных экземпляров медведей. Номера местонахождений соответствуют номерам на рис. 1.

Северная популяция-I

III. Хр. Думбуре (примыкающий к хр. Куку-Шили (Koko-Shili), череп ЗИН 1458, ad ♂, лектотип *U. lagomyiarius* Przewalski; хр. Куку-Шили, 1538 ♀, колл. Н.М. Пржевальский, X–XI, 1879.

1. Наньшань (Qilian Shan), истоки р. Сулейхе, 6210 ♂, 6214 ♂, 6212 ♀, 6213 ♀, колл. В.И. Роборовский, 1894; верховья р. Хый-хо (Эцзин-гол) 6225 ♂, колл. Г.Е. Грум-Гржимайло, VIII.1890.

2. Хр. Южно-Кукунорский в системе Куньлуня, 7812 ♂, колл. П.К. Козлов, IV.1900.

3. Котловина Цайдам, 3211 ♂, 3212 ♂, 3213 ♂, 3214 ♂, 6211 ♀, колл. Н.М. Пржевальский, V.1884.

Таблица 1. Корреляции метрических признаков и полученных факторов (стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций)

Переменная	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Cbl	−0.399	−0.598	0.003
Lpal	−0.055	0.383	−0.562
LC-M2	0.058	0.524	−0.418
Lfac	0.340	−0.249	−0.411
Lncra	0.625	0.088	−0.287
Hncra	0.047	0.402	0.550
Bros	−0.235	−0.505	0.261
Bior	−0.520	−0.088	−0.391
BrosM ²	−0.444	−0.240	−0.316
Zyg	0.318	0.325	0.358
Hhoany	−0.059	0.157	0.783
Bhoany	−0.491	0.175	0.335
Lp4-m2	0.454	−0.445	0.101
Lm1-m3	0.541	−0.027	−0.432
Lm2	−0.583	−0.039	−0.377

Примечание. Жирным шрифтом выделены дискриминантные функции, имеющие наиболее высокие факторные нагрузки по переменным.

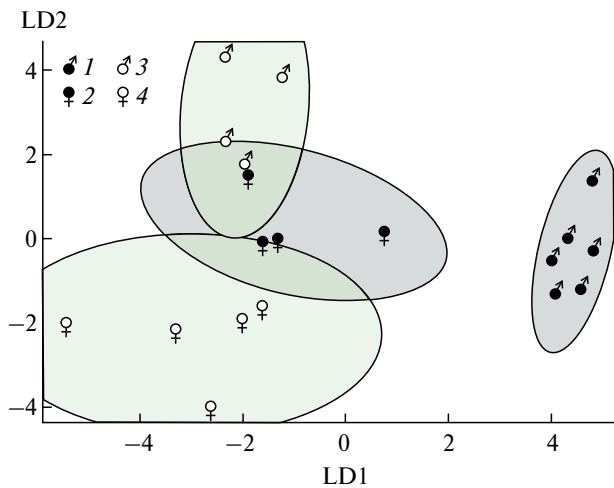


Рис. 3. Распределение черепов бурых медведей Тибета в пространстве первой и второй канонической осей: 1, 2 – самцы группы I-♂ и самки группы I-♀; 3, 4 – самцы группы II-♂ и самки группы II-♀.

4. Хр. Бурхан-Будда (Buerhan Buda) в системе Куньлуня, 7804 ♂, колл. П.К. Козлов, IV.1900.

Южная популяция-II

5. Верховья р. Хуанхэ, оз. Джарин-нур, 7816 ♂, колл. П.К. Козлов, VI.1900.

6. Верховья р. Хуанхэ, оз. Орин-нур, 7684 ♀, 7801 ♀, колл. П.К. Козлов, VI.1900.

7. Верховья р. Хуанхэ, р. Джагын-гол, 7808 ♂, колл. П.К. Козлов, VII.1900.

8. Верховья р. Хуанхэ, р. Сэрг-чю, 7830 ♂, 7832 ♀, колл. П.К. Козлов, V.1901.

9. Верховья р. Хуанхэ, р. Толи-чю, 7818 ♂♂, колл. П.К. Козлов, V.1901.

10. Верховья р. Янцзы (Chag Jiang), пер. Лам-лунг-ла, 7814 ♀, колл. П.К. Козлов, V.1901.

11. Верховья р. Меконг, р. Дза-чю, 7813 ♀, колл. П.К. Козлов, IX.1900.

Самцы группы I-♂ ($n = 7$) добыты севернее Тибетского плато, в горах Наньшаня (Qilian Shan) и в системе Куньлуня (Kunlun Mountains), включая хребты Южно-Кукунорский и Бурхан-Будда (Buerhan Buda), за которым начинается подъем на плато Тибета (рис. 1, местонахождения I–4), и на самом плато – хребты Куку-Шили (Koko-Shili) и Думбуре (рис. 1, местонахождение III). В трех из этих местонахождений (I, 3, III) отмечены самки группы I-♀ ($n = 4$).

Самцы группы II-♂ ($n = 4$) происходят из четырех близко расположенных местонахождений (5, 7–9) в верховьях р. Хуанхэ. В этой же группе местонахождений (6 и 8) отмечены три самки группы II-♀ и две самки из этой группы добыты южнее, в местонахождениях 10 и 11 (рис. 1).

Совпадение распространения самцов группы I-♂ и самок группы I-♀ с высокой вероятностью указывают на их принадлежность к одной географической популяции, которую мы обозначили как “северная популяция-I”. Также с высокой вероятностью можно предположить, что самцы группы II-♂ и самки группы II-♀ образуют вторую популяцию, которую мы назвали “южной популяцией-II”. Результаты промеров черепов бурых медведей этих двух популяций приведены в табл. 2.

Основным диагностическим признаком двух групп самцов выбрана ширина хоан (промер Bhoanu), узкая в популяции-I (рис. 4Б) и более широкая в популяции-II (рис. 4В), причем крайние значения ширины хоан не перекрываются на небольшом исследованном материале (табл. 2, рис. 5).

Глубина хоан самцов в среднем больше в популяции-I по сравнению с аналогичным показателем в популяции-II, но индексы площади поперечного сечения хоан (произведение промеров Bhoanu x Hhoanu) у самцов обеих популяций не различаются по крайним значениям, а по средним значениям больше в популяции-II.

Основным диагностическим признаком двух выделенных дискриминантным анализом групп самок была выбрана глубина хоан (Hhoanu). В популяции-I хоаны самок мелкие, причем крайние значения глубины хоан не перекрываются при

одинаковой ширине хоан (табл. 2, рис. 6). Индекс площади поперечного сечения хоан больше в популяции-II по крайним и средним значениям.

Следовательно, на нашем материале диагностическими признаками северной популяции-I можно считать узкие хоаны самцов (27.0–32.5 мм, $M = 30.2$ мм), мелкие хоаны самок (11.5–14.0 мм, $M = 13.1$ мм) и низкий индекс площади поперечного сечения хоан (345–422 мм², $M = 387$ мм²). В качестве диагностических признаков южной популяции-II можно рассматривать широкие хоаны самцов (35.0–40.8 мм, $M = 36.5$ мм), глубокие хоаны самок (14.5–17.0 мм, $M = 15.8$ мм) и больший индекс площади поперечного сечения хоан (434–484 мм², $M = 462$ мм²) (табл. 2). Диагностические признаки популяций не перекрываются.

С формой задних хоан у самцов коррелирует ширина нёба на уровне переднего края задних хоан. У самцов популяции-I нёбо более узкое (43.5–53.7 мм, $M = 47.9$ мм, $n = 7$) и у самцов популяции-II шире (51.9–55.6 мм, $M = 53.6$ мм, $n = 4$). Выборка самцов популяции-II из верховий Хуанхэ отличается большими размерами черепа, в частности, по средним значениям кондилобазиллярной длины черепа (Cbl), длины нижней челюсти (Lman) и длины верхнего зубного ряда (LC–M2), но из-за малых выборок невозможно оценить достоверность различия средних значений (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Местонахождения типовых экземпляров пяти описанных подвидов в Центральной Азии показаны на рис. 1. Для бурого медведя Тибета в настоящее время применяют название *U. a. pruinosus* Blyth 1854, тип из Лхасы, КНР (включая *U. a. lagomyia-ris* Przewalski 1883, тип из хр. Думбуре, северный Тибет), а для популяций бурого медведя Гималаев и Тянь-Шаня используют старший синоним *U. a. isabellinus* Horsf. 1827, тип из Непала, но последние молекулярные исследования показали идентичность бурых медведей Непала и юга Тибетского плато. Поэтому для названия подвида из Гималаев и Тянь-Шаня должен быть выбран другой старший синоним (см. ниже). Выделяют также подвид из пустыни Гоби, *U. a. gobiensis* Sok. et Orl. 1992, тип из Заалтайской Гоби, Монголия, и подвид *U. a. collaris* Geof. et F. Cuv. 1824 из Южной Сибири, тип из Восточных Саян.

Кратко охарактеризуем диагностические признаки бурых медведей Тибета по данным, приведенным в монографии Барышникова (2007). Черепа бурого медведя Тибета (*U. a. pruinosus*) по средним значениям основной длины (промер 3) (318 мм, $n = 21$) не отличаются от черепов медведей из Южной Сибири (*U. a. collaris*) (316 мм, $n = 41$). В обеих выборках черепа (по основной длине) крупнее, чем выборки из Гималаев и Тянь-Шаня (*U. a. isabellinus*)

Таблица 2. Изменчивость промеров черепа (lim , $M \pm m$, мм) бурых медведей Тибета

№	Признак	Северная популяция-I		Южная популяция-II	
		Самцы ($n = 7$)	Самки ($n = 4$)	Самцы ($n = 4$)	Самки ($n = 5$)
1	Cbl	337–356 342.1 $\pm$ 2.6	290–310 298.3 $\pm$ 4.3	351–356 353.3 $\pm$ 1.3	302–317 307.4 $\pm$ 2.8
2	Lpal	170–189 178.3 $\pm$ 2.3	149–167 156.5 $\pm$ 3.9	179–189 182.8 $\pm$ 2.3	159–167 162.8 $\pm$ 1.4
3	Lfac	134–144 139.4 $\pm$ 1.4	120–130 124.5 $\pm$ 2.2	139–152 144.5 $\pm$ 2.8	127–130 128.4 $\pm$ 0.7
4	Lncra	227–244 237.1 $\pm$ 2.3	199–211 203.3 $\pm$ 2.8	228–239 234.3 $\pm$ 2.3	201–212 206.6 $\pm$ 1.7
5	Hncra	122–141 129.3 $\pm$ 2.5	102–114 109.3 $\pm$ 2.6	120–130 126.3 $\pm$ 2.3	107–112 109.0 $\pm$ 0.8
6	Bros	73–85 79.5 $\pm$ 1.8	68–72 69.3 $\pm$ 0.9	79–85 81.5 $\pm$ 1.3	68–72 70.4 $\pm$ 0.8
7	Bior	77–85 81.3 $\pm$ 1.5	64–73 68.5 $\pm$ 1.9	75–86 80.3 $\pm$ 2.3	70–74 72.2 $\pm$ 0.8
8	Bfac	90–106 97.9 $\pm$ 2.1	85–89 87.5 $\pm$ 1.0	95–101 98.9 $\pm$ 1.3	82–92 87.8 $\pm$ 1.7
9	Zyg	203–236 218.7 $\pm$ 3.9	167–186 178.3 $\pm$ 4.2	203–230 218.0 $\pm$ 6.8	174–195 186.0 $\pm$ 3.5
10	Bcra	159–179 168.9 $\pm$ 2.6	134–144 138.8 $\pm$ 2.1	159–178 168.5 $\pm$ 4.1	135–145 141.2 $\pm$ 1.7
11	Hhoany	17.0–24.9 20.5 $\pm$ 1.0	11.5–14.0 13.1 $\pm$ 0.6	14.8–18.8 16.7 $\pm$ 0.8	14.5–17.0 15.8 $\pm$ 0.5
12	Bhoany	27.0–32.5 30.2 $\pm$ 0.9	28.0–32.0 29.6 $\pm$ 0.9	35.0–40.8 36.5 $\pm$ 0.4	28.1–31.6 29.5 $\pm$ 0.7
13	Lman	244–260 249.0 $\pm$ 2.4	217–227 221.2 $\pm$ 2.9	251–269 258.0 $\pm$ 2.5	219–227 222.4 $\pm$ 1.9
14	Hman	96–107 100.6 $\pm$ 2.1	82–91 86.0 $\pm$ 1.0	96–100 98.7 $\pm$ 1.3	83–88 85.8 $\pm$ 1.7
15	LC–M2	149–158 154.0 $\pm$ 1.3	137–147 140.5 $\pm$ 2.3	154–163 160.3 $\pm$ 2.1	137–149 142.6 $\pm$ 1.9
16	LP4–M2	78.5–84.0 81.2 $\pm$ 0.8	72.0–75.5 74.0 $\pm$ 0.7	76.5–83.0 80.1 $\pm$ 1.5	70.3–79.5 75.6 $\pm$ 1.6
17	Lm1–m3	72.0–79.0 76.4 $\pm$ 0.9	57.0–70.5 67.1 $\pm$ 3.4	74.5–78.5 76.1 $\pm$ 0.9	66.0–72.0 69.4 $\pm$ 1.2
18	LM2	38.5–42.0 40.0 $\pm$ 0.5	35.6–37.0 36.5 $\pm$ 0.3	39.0–45.0 40.9 $\pm$ 1.4	33.8–39.2 37.2 $\pm$ 1.0
19	BM2	27.0–29.0 27.6 $\pm$ 0.3	24.5–26.0 25.4 $\pm$ 0.3	26.5–28.0 27.4 $\pm$ 0.3	23.8–26.1 25.0 $\pm$ 0.4
20	Lm2	19.3–24.0 21.8 $\pm$ 0.6	19.1–21.3 20.1 $\pm$ 0.5	20.0–22.0 20.9 $\pm$ 0.4	18.3–21.0 19.8 $\pm$ 0.5
21	Bm2	16.0–18.6 17.7 $\pm$ 0.4	14.1–15.9 15.2 $\pm$ 0.4	16.0–17.5 16.8 $\pm$ 0.3	15.1–17.0 16.4 $\pm$ 0.3
22	Индекс (мм ²) Hhoany x Bhoany	501–699 516	345–422 387	518–677 612	434–484 462

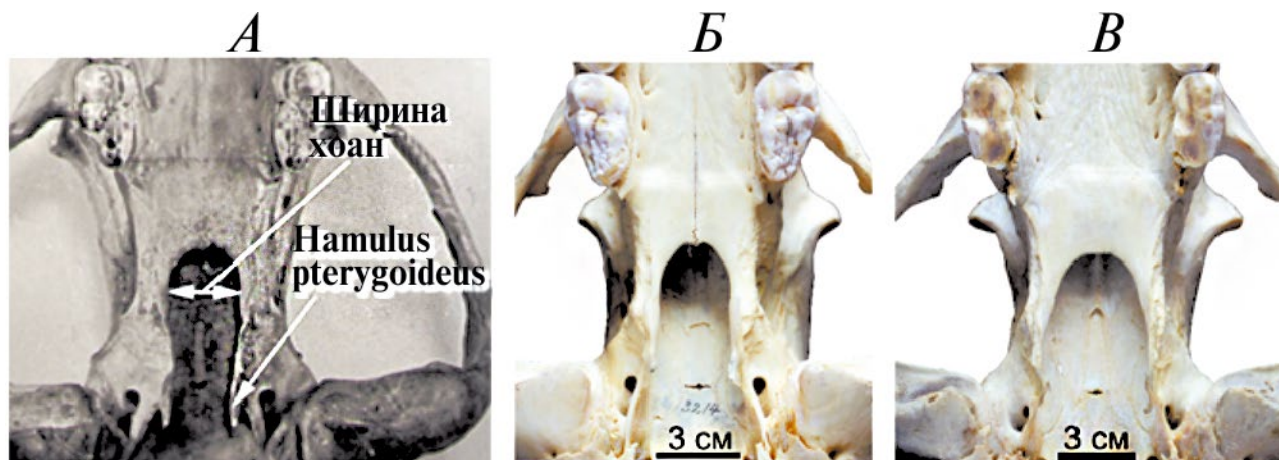


Рис. 4. Форма задних хоан у бурых медведей (*Ursus arctos* L.). А – Тянь-Шань, ЗИН 1235 ♂, колл. Н.М. Пржевальский; В – Северный Тибет, Цайдам (рис. 1, 3), ЗИН 3214 ♂, колл. Н.М. Пржевальский (популяция-I); В – верховья р. Хуанхэ, р. Толи-чю (рис. 1, 9), ЗИН 7818 ♂, колл. П.К. Козлов (популяция-II).

(287 мм, $n = 9$). От *U. a. collaris* тибетские медведи отличаются по ширине нёба на уровне М2 (промер 16), высоте черепа в области затылка (промер 20) и высоте нижней челюсти на уровне диастемы (промер 27), а от *U. a. isabellinus*, кроме того, длиной ряда верхних зубов Р4-М2 (промер 9), длиной ряда нижних зубов I-m3 (промер 23) и р4-m3 (промер 24) [значения промеров и их обозначения даны по: Барышников (2007), табл. 98, 100, промеры рис. 2, 3, 4].

Особенно интересны крупные размеры щечных зубов медведей Тибета. У бурого медведя размеры зубов географически варьируют в соответствии с характером поедаемого корма. Наиболее мелкозубые звери (относительно общих размеров) встречаются в Евразии на Дальнем Востоке России – Камчатке, Сахалине (Барышников, 2007, с. 370), где они осенью кормятся лососем, идущим в реки на нерест. Медведи Тибета, питающиеся жесткими растительными кормами и выкапывающие из подземных убежищ пищух и сурков, напротив,

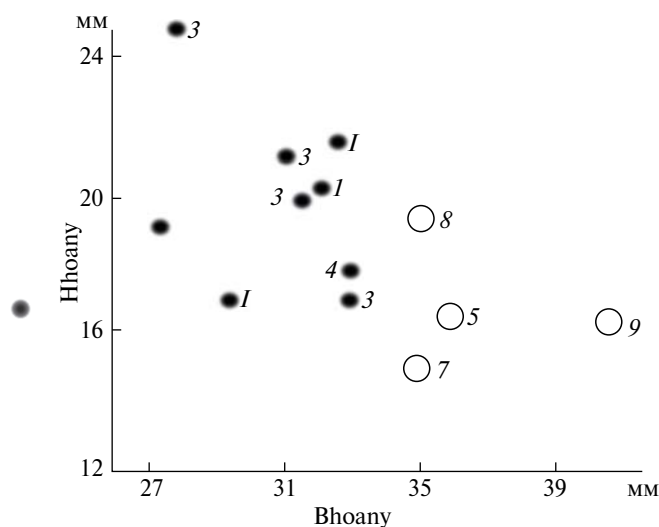


Рис. 5. Различия самцов бурого медведя Тибета по ширине (Bhoany) и глубине (Hhoany) хоан: черные кружки – популяция-I, белые кружки – популяция-II. Цифрами обозначены местонахождения коллекционных экземпляров (соответствуют рис. 1).

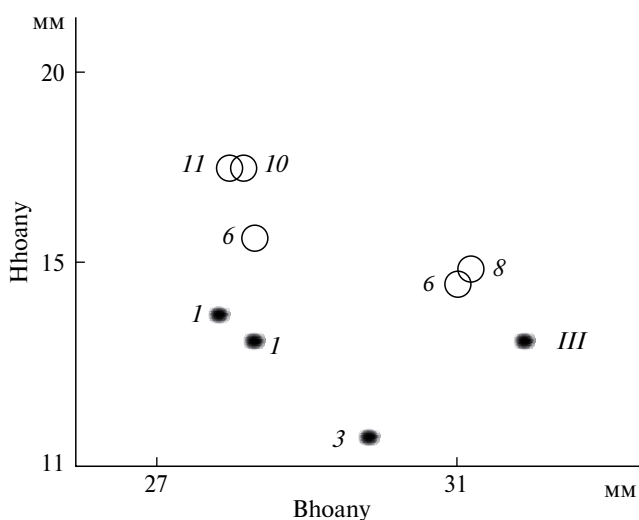


Рис. 6. Различия самок бурого медведя Тибета по ширине (Bhoany) и глубине (Hhoany) хоан: черные кружки – популяция-I, белые кружки – популяция-II. Цифрами обозначены местонахождения коллекционных экземпляров (соответствуют рис. 1).

относительно крупнозубые (Барышников, 2007, с. 372). Свидетельством потребления ими пищи с высоким абразивным эффектом служит повышенная стертость жевательной поверхности, поэтому почти вся изученная тибетская выборка взрослых животных имеет сильно стертые коренные зубы.

В названии *pruinus* бурого медведя Тибета отражен блеск меха с сединой (Blyth, 1854), известный, но редкий тип окраски бурых медведей. Из-за крайне выраженного полиморфизма окраски медведей Тибета невозможно заметить каких-либо межпопуляционных различий. В коллекции медведей из Тибета (ЗИН РАН) окраска шкур варьирует от золотисто-беловатой до черно-бурой (Флеров, 1935). “Цвет шерсти весьма изменчив. Преобладает темно-бурый у самца и более светлый белесый у самки. Видел совсем черного самца и сивую самку” (Пржевальский, 1883, с. 168). В качестве бросающейся в глаза характерной особенности отмечается неравномерность осветления волосяного покрова, при которой более темными остаются конечности и задняя часть туловища (Пржевальский, 1883; Lydekker, 1897; Флеров, 1935). Такая неравномерность осветления создает пестроту окраски, заметную даже у медвежат (“пестрые медведи” по: Козлов, 1906). Возможно, столь значительный полиморфизм окраски бурых медведей Тибета указывает на инбридинг в малых популяциях этого вида, проходивших “бутылочное горлышко”.

К.К. Флеров (1935) отметил диагностическую особенность черепов тибетских медведей — расходящиеся концы птеригоидных отростков, ограничивающих хоаны (рис. 4). По этому признаку тибетские медведи сходны только с гобийским медведем из Монголии (*U. a. gobiensis* Sok. et Orl.) (Соколов, Орлов, 1996, рис. 69).

Морфометрический анализ черепов бурого медведя показал существование в XIX веке двух популяций этого вида в Тибете. Ареал северной популяции-I охватывал хребты Наньшаня и Куньлуня, окаймляющие с севера высокогорное плато Тибета, и, насколько известно, заходил в северную часть плато до хр. Куку-Шили включительно (северо-запад провинции Цинхай, КНР). Известный ареал южной популяции-II ограничен в провинции Цинхай верховьями главных рек Тибета — Хуанхэ, Янцзы (Chag Jiang) и Меконга (юго-восток провинции) (рис. 1). В литературе мы не нашли изображений черепов (вид снизу) бурых медведей из южной части Тибетского плато, но в Непале, судя по фотографии черепа самца (Aryal et al., 2010), встречается фенотип популяции-II с широкими хоанами. Поэтому можно предположить, что ареал популяции-II охватывает весь Южный Тибет, включая Гималаи Непала.

В северной популяции-I, при одинаковой ширине хоан (Bhoany) у самцов и самок, самцы отличаются большей глубиной хоан (Hhoany) и большим

индексом площади поперечного сечения хоан. В популяции-II при одинаковой глубине хоан самцы отличаются большей шириной хоан и также большим индексом хоан, причем различия самцов обеих популяций по ширине хоан и самок по глубине хоан не перекрываются (табл. 2). Отмеченные особенности бурых медведей Тибета могут быть связаны с анатомическим строением носоглотки, органа дыхательной системы, который обеспечивает прогрев воздуха до оптимальной температуры, прежде чем воздух попадет к бронхолегочным тканям.

В эволюции бурого медведя Тибета исходным мог быть тип хоан северной популяции-I, в то время как популяция-II эволюционировала в условиях крайне холодного и разреженного воздуха высокогорного плато. Климат и разреженность воздуха резко отличаются в местобитаниях медведей популяции-I в горах севернее плато и на самом плато. Лишь отдельные вершины хр. Наньшань и восточной части системы Куньлунь достигают высоты 5000–6000 м, а перевалы находятся на высотах 3000 м и ниже. Напротив, средняя высота плато Тибета близка к 5000 м. Русские путешественники XIX века сравнительно легко и без акклиматизации работали в хребтах севернее плато и испытывали огромные трудности при работе на плато. Вагоны современной Цинхай-Тибетской железной дороги (открыта в 2006 г.) оборудованы подкачкой кислорода и кислородными масками.

Индекс хоан приблизительно одинаков у самцов в обеих популяциях, судя по изменчивости крайних значений (табл. 2). Но у самцов популяции-II более широкие и уплощенные хоаны могут коррелировать с широкой и уплощенной носоглоткой, которая, при сохранении объема, обеспечивает лучший прогрев воздуха за счет соотношения объема и площади слизистой поверхности. У самок популяции-II индекс площади поперечного сечения хоан увеличен по крайним значениям, поскольку увеличена глубина хоан (табл. 2). Следовательно, адаптация к условиям плато Тибета у самцов и самок шла разными путями.

Две выделенные популяции бурых медведей Тибета могут рассматриваться как подвиды, географически обособленные, адаптированные к разным условиям местобитаний и контактирующие в районе верховий Хуанхэ и Янцзы. За южной популяцией-II может быть оставлено принятое в настоящее время название подвида тибетского медведя, *U. a. pruinus* Blyth 1854 или *U. a. isabellinus* Horsf. 1827. Тогда северная популяция-I получает название *U. a. lagomyiarius* Przewalski 1883, предложенное Пржевальским (1883) как видовое для медведя “любителя пикух” из Северного Тибета. В последующих работах это название рассматривалось в качестве младшего синонима *pruinus* (Lydekker, 1897; Орлов, 1931; Ellerman, MorrisonScott, 1951).

Возникновение различающихся географических рас одного вида на обширном Тибетском нагорье вполне вероятно. Примером могут служить два экологических типа дикого яка (*Bos mutus* Prz.), которые обитают на хребтах Куньлунь и Наньшань. Эти дикие яки различаются телосложением, размерами и поведением (Leslie, Schaller, 2009; Васильев, 2021).

Ursus arctos L. 1758

Ursus arctos lagomyiarius Przewalski 1883

Диагноз. Бурый медведь с крупными (по сравнению с размерами черепа) щечными зубами; от *U. a. pruinosus* отличается узкими хоанами самцов (промер Bhoany), 27.0–32.5 мм, и глубокими хоанами самок (промер Bhoany), 11.5–14.0 (рис. 4B, табл. 2).

Лектотип (Абрамов, Барышников, 1990, с. 9): ЗИН О.1458, череп, ЗИН С.1655, шкура, ♂ ad., Сев. Тибет, сев. склон хр. Думбуре, примыкающего с востока к хребту Куку-Шили [пров. Цинхай, КНР], добыт X–XI, 1879 г., Н.М. Пржевальский.

Распространение. Центральная Азия, хребты Наньшаня и системы Куньлуня, окаймляющие с севера плато Тибета, а также север Тибетского плато до верховий рек Хуанхэ и Янцзы (северо-запад провинции Цинхай, КНР).

В качестве местонахождения типа *U. a. lagomyiarius* Przewalski указывали горы Куку-Шили (35° с.ш., 96° в.д.), поскольку описание нового вида Н.М. Пржевальский поместил в раздел с описанием этого горного хребта (Гептнер и др., 1961). Но в работе Н.М. Пржевальского более точно указано место добычи самца и самки медведя: “На северном склоне Думбуре... великолепный самец был убит казаком Калмыниным. Вновь добытый экземпляр медведя красуется ныне в музее С.-Петербургской Академии Наук, вместе с самкою, убитою ранее того в горах Куку-Шили препаратором Колемейцовым” (Пржевальский, 1883, с. 223).

Безусловно, не следует ожидать морфологического hiatus между двумя подвидами. У подвидов, не изолированными географически, всегда обнаруживается переходная зона, большей или меньшей ширины. Часто ее рассматривают как следствие вторичного контакта ранее изолированных популяций (Maug, 1969). Отсутствие такой зоны вторичной интерградации между двумя популяциями бурого медведя Северного Тибета может быть следствием малых выборок, а также относительно небольшого перекрытия ареалов в прошлом.

Численность бурых медведей Тибета оценивается в 6300 особей на площади 2 400 000 км², т.е. на всей территории Тибета, поэтому охранный статус зверей определен МСОП как LC (“вызывающий наименьшие опасения”) (McLellan et al., 2017).

Но очевидно, что численность медведей в разных регионах Тибета различается. Северо-восточная часть Тибета, провинция Цинхай, КНР, была раньше освоена человеком, и популяция медведей в ней пострадала сильнее, по сравнению с южным Тибетом (Тибетским автономным округом, КНР), или, возможно, даже вымерла. Уже во второй половине XIX века, когда у местных жителей еще не было нарезного оружия, медведи в этой части Тибета были редки. За все время своей первой трехлетней экспедиции в провинции Цинхай Н.М. Пржевальский лишь один раз видел медведя (Пржевальский, 1875). И только целенаправленные поиски последующих экспедиций в трудно доступных участках гор позволили собрать коллекционные материалы по этому виду. Уточнение таксономического статуса популяций бурого медведя в северной части провинции Цинхай может повлиять и на оценку их охранный статуса в соответствии с современной численностью. Описание популяции-I Северного Тибета как самостоятельного подвида стимулирует принятие более жестких мер по ее охране, а в худшем случае эта популяция останется в памяти как вымерший подвид.

Очевидно, что таксономические исследования медведей Тибета в настоящее время не завершены и нуждаются в продолжении с использованием молекулярных методов. В филогеографических исследованиях медведей Тибета были использованы образцы из Южного Тибета (200 км севернее Лхасы) и двух районов Непала (Lan et al., 2017) (рис. 1). Гаплотипы медведей из Тибета и Гималаев Непала группируются в кладу 5, сестринскую по отношению кладам 6 медведей Западных Гималаев (Индия, Пакистан) и гобийского медведя Монголии (Lan et al., 2017; нумерация клад по: Hirata et al., 2013). Бурых медведей клады 5 можно рассматривать как реликтовую группу, рано отделившуюся от других популяций евразийского бурого медведя (Galbreath et al., 2007; Lan et al., 2017; Segawa et al., 2021; Tumentemberel et al., 2023).

Четвертый исследованный генетический образец медведей Тибета получен из костного материала медведя, завезенного в зоопарк Нью-Йорка с неизвестным местом отлова в Тибете. По молекулярным данным (Lan et al., 2017) этот образец вместе с образцами из Сирии и Турции оказался относящимся к другой кладе. Вероятно, этот медведь был отловлен в наиболее доступных горах провинции Цинхай, в области распространения подвида *U. a. lagomyiarius*, потому что перевозка живого медведя с высокогорного плато Тибета крайне сложна.

Уже полученные последние молекулярные данные по медведям Тибета и Гималаев в будущем неизбежно приведут к изменению подвидовой таксономии медведей Центральной Азии. Места обитания бурых медведей клады 6 в Гималаях Индии и

клады 5 в Непале и Тибете географически близки, но изолированы высокими пиками Гималайских гор и сохранились как генетически различные линии (Lan et al., 2017). Поэтому в будущем название *U. a. isabellinus* Horsfield 1826 станет старшим синонимом *U. a. pruinosus* Blyth 1854, а за медведями Западных Гималаев, Памиро-Алая и Тянь-Шаня может быть закреплено название *U. a. leuconyx* Severtzov 1873, тип из Тянь-Шаня.

Разнообразие генетической структуры популяций бурых медведей Центральной Азии формировалось под влиянием изменения экосистем и динамики ареалов в плейстоцене. Среднее время изоляции бурых медведей южного Тибета митохондриальной клады 5 было оценено в 340 тыс. л. н. (Hirata et al., 2013; Lan et al., 2017). Причины накопления внутривидовых различий часто связаны с фрагментацией ареалов в ледниковые эпохи плейстоцена, показанной, например, для видов умеренных областей Европы (Hewitt, 1999). В Центральной Азии известно четыре ледниковых цикла плейстоцена, сопровождавшихся значительными изменениями климата и экосистем (Zheng et al., 2002). По молекулярным датам времени изоляции медведей Тибета можно предположить, что изоляция этой группы медведей началась в рефугиумах длительного ледникового Гусянг (Guxiang) в среднем плейстоцене, 300–130 тыс. л. н. После относительно короткого межледникового фрагментация ареала медведей Тибета продолжалась в ледниковые Байю (Baifu) в позднем плейстоцене, 70–10 тыс. л. н.

Последнее ледниковье Байю стало периодом обводнения пустынь Центральной Азии. На месте современных пустынь в то время существовали разнообразные эфедровые степи с обилием озер и рек, берущих начало в ледниках Наньшаня и Монгольского Алтая (Мурзаев, 1966). Фауна “озерной стадии” плейстоценовых степей современной пустыни Гоби могла быть разнообразной и богатой, включающей копытных и крупных хищных млекопитающих, таких как тигр (*Panthera tigris* L.). Практически полное сходство митохондриальных последовательностей двух географически удаленных подвидов тигра, вымершего туранского (*P. t. virgata* Illiger) и современного амурского (*P. t. altaica* Temm.) (Driscoll et al., 2009), можно объяснить только существованием единого ареала вида от Каспия до бассейна Амура в верхнем плейстоцене, включавшего территории современной пустыни Гоби. Изоляция этих подвидов 10 тыс. л. н. по митохондриальным данным (Driscoll et al., 2009) совпадает с опустыниванием экосистем Центральной Азии при переходе от плейстоцена к голоцену. Реликтом “озерной стадии” плейстоцена указывают и современного гобийского медведя (Соколов, Орлов, 1996), выжившего в низкогорьях крайне аридной, но с оазисами и родниками, Заалтайской Гоби в Монголии (рис. 1, I), и генетически сходного с

бурым медведем Гималаев (Tumendemberel et al., 2023).

Восстановленный ареал бурого медведя Тибета севернее Наньшаня включает значительную область стока рек на север (McLellan et al., 2017) и почти доходит до исторического ареала гобийского медведя (рис. 1). Медведей Северного Тибета и гобийского медведя Монголии сближают некоторые общие особенности пищевого поведения, которые впервые отметил Банников (1954). Гобийские медведи в осенние месяцы кормятся преимущественно ягодами селитрянки, так же как и медведи Кунылуна, которые специально спускаются осенью с гор в пустынную котловину Цайдам (Пржевальский, 1883).

Современная структура популяций бурого медведя Тибета могла формироваться в процессе заселения высокогорного плато в голоцене, как из южных, так и северных рефугиумов. Южными убежищами для фауны Тибетского плато в ледниковые периоды считают горы Хэндуаньшань юго-восточнее плато и южные склоны Гималаев юго-западнее (Zhang, Zheng, 1981). Популяции, расселявшиеся из южных горных рефугиумов, длительное время эволюционировали в условиях высокогорного плато Тибета, и в таких популяциях отбор мог сформировать отличающийся тип хоан южной популяции-II, описанный для медведей из верховий главных рек Тибета. Северным рефугиумом медведей Тибета в последнее ледниковье стали межгорные котловины хребтов, окаймляющих с севера высокогорное плато Тибета и плейстоценовые эфедровые степи севернее Наньшаня, в области рек, бравших начало в ледниках (современная пустыня Гоби).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке по теме государственного задания ЗИН РАН “Филогения, морфология, экология и систематика наземных позвоночных”, номер темы 122031100282-2 (ГФБ).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов А.В., Барышников Г.Ф., 1990. Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического

- института СССР. Млекопитающие. Вып. 2. Хищные (Carnivora), хоботные (Proboscidea), десмостилии (Desmostylia). Л.: ЗИН РАН. 23 с.
- Банников А.Г., 1954. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Наука. 669 с.
- Барышников Г.Ф., 2007. Медвежьи (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука. 541 с. (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 5).
- Васильев С.К., 2021. Остатки байкальского яка (*Poehragus mutus baikalensis* N. Verestchagin, 1954) из позднелайстоценовых местонахождений Южной Сибири. Труды Зоологического института РАН. Т. 325. № 4. С. 384–408.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банныков А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. Т. 1. 776 с.
- Грум-Гржимайло Г.Е., 1907. Описание путешествия в Западный Китай. Т. 3. СПб.: Изд. Импер. Русск. Геогр. Об-ва. 531 с.
- Козлов П.К., 1906. Монголия и Кам. Труды экс. Импер. Русск. Геогр. Об-ва, совершенной в 1899–1901 гг. Т. 1, ч. 2. СПб.: С. 257–734.
- Мурзаев Э.М., 1966. Природа Синьцзяна и формирование пустынь Центральной Азии. М.: ГИГЛ. 382 с.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. 2. Хищные млекопитающие. М.–Л.: Госиздат. 776 с.
- Пржевальский Н.М., 1875. Монголия и страна тангутов. Трехлетнее путешествие в восточной нагорной Азии. Второе путешествие по Центральной Азии. Т. 1. СПб.: Изд. Импер. Русск. Геогр. Об-ва. 330 с.
- Пржевальский Н.М., 1883. Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки. Третье путешествие по Центральной Азии. СПб.: Изд. Импер. Русск. Геогр. Об-ва. 473 с.
- Пржевальский Н.М., 1888. От Кяхты на истоки Желтой реки, исследование северной окраины Тибета и путь через Лоб-Нор по бассейну Тарима. Четвертое путешествие в Центральной Азии. СПб.: Изд. Импер. Русск. Геогр. Об-ва. 536 с.
- Роборовский В.И., 1900–1901. Труды экспедиции Императорского Русского Географического Общества по Центральной Азии, совершенной в 1893–1895 гг. под начальством В.И. Роборовского. СПб.: Изд. Импер. Русск. Геогр. Об-ва. Части 1–3.
- Роборовский В.И., Козлов П.К., 1896. Экскурсии в сторону от путей Тибетской экспедиции. СПб.: Изд. Импер. Русск. Геогр. Об-ва. 128 с.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н., 1996. Гобийский медведь, мазаалай — *Ursus gobiensis* Sokolov et Orlov, 1992 // Редкие животные Монголии (позвоночные) / под ред. акад. В.Е. Соколова. М.: ИПЭЭ РАН. С. 136–141.
- Флеров К.К., 1935. Хищные звери (Fissipedia) Таджикистана // Виноградов Б.С. и др., Звери Таджикистана, их жизнь и значение для человека. С. 131–171.
- Abbas F., Bhatti Z.I., Haider J., Mian A., 2015. Bears in Pakistan: distribution, population biology and human conflicts // J. Biores. Manage. V. 2. P. 1–13.
- Aryal A., Sathyakumar S., Schwartz C.C., 2010. Current status of the brown bear in Manasalu Conservation Area Nepal // Ursus. V. 21. P. 109–114.
- Blyth J., 1854. Report of zoological curator for September meeting // Proceedings of the Asiatic Society Bengal. V. 22. P. 589.
- Chestin I.E., 1996. Variability in skulls of Central Asian brown bears // Journal of Wildlife Research (Poland). V. 1. P. 70–75.
- Driscoll C.A., Yamaguchi N., Bar-Gal G.K. et al., 2009. Mitochondrial phylogeography illuminates the origin of the extinct Caspian tiger and its relationship to the Amur tiger // PLoS ONE 4(1): e4125.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S., 1951. Check-list of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. London. 850 p.
- Galbreath G.J., Groves C.P., Waits L.P., 2007. Genetic resolution of composition and phylogenetic placement of the isabelline bear // Ursus. V. 18. P. 129–131.
- Hewitt G.M., 1999. Post-glacial recolonization of European biota // Biological Journal of the Linnean Society. V. 68. P. 87–112.
- Hirata D., Mano T., Abramov A.V. et al., 2013. Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences // Mol. Biol. Evol. 30, P. 1644–1652.
- Lan T., Gill S., Bellemain E. et al., 2017. Evolutionary history of enigmatic bears in the Tibetan Plateau–Himalaya region and the identity of the yeti // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 284. № 1868. P. 20171804.
- Leslie D.M., Schaller G.B., 2009. *Bos grunniens* and *Bos mutus* (Artiodactyla: Bovidae) // Mammalian species, V. 836. P. 1–17.
- Lydekker R., 1897. The blue bear of Tibet, with notes on the members of the *Ursus arctos* group // Proceeding Zool. Soc. London. P. 412–426.
- Mayr E., 1969. Principles of systematic zoology. N.Y.: McGraw Hill Bok Co. 428 p.
- McLellan B.N., Proctor M.F., Huber D., Michel S., 2017. *Ursus arctos* (amended version of 2017 assessment) // The IUCN Red List of Threatened Species. e. T41688A121229971.
- Segawa T., Yonezawa T., Mori H. et al., 2021. Ancient DNA reveals multiple origins and migration waves of extinct Japanese brown bear lineages // Royal Society Open Science. V. 8. № 8. P. 210518.

- Tumendemberel O., Hendricks S.A., Hohenlohe P.A. et al., 2023. Range-wide evolutionary relationships and historical demography of brown bears (*Ursus arctos*) revealed by whole-genome sequencing of isolated central Asian populations // *Molecular Ecology*. DOI: 10.1111/mec.17091
- Yang S., Dong H., Lei F., 2009. Phylogeography of regional fauna on the Tibetan Plateau: a review // *Progress Nat. Sci.* V. 19. P. 789–799.
- Zhang R., Zheng C., 1981. The geographical distribution of mammals and the evolution of mammalian fauna in Qinghai–Xizang Plateau // *Geological and ecological studies of Qinghai–Xizang Plateau*. Beijing: Science Press. P. 1005–12.
- Zheng B., Xu Q., Shen Y., 2002. The relationship between climate change and Quaternary glacial cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau: review and speculation // *Quaternary Int.* V. 97. P. 93–101.

SKULL VARIABILITY AND TAXONOMIC ISSUES OF THE BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS*) IN THE QINGHAI-TIBETAN PLATEAU

V. N. Orlov¹, G. F. Baryshnikov², D. M. Krivonogov³, *, A. V. Shchegol'kov³

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

³Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Arzamas Branch, Arzamas, 607220 Russia

*e-mail: deniskrivonogov@mail.ru

Morphometric analysis of skulls of the brown bear (*Ursus arctos* L.) showed the existence of two populations of this species in Tibet in the 19th century. The distribution of the northern population-I included the Qilian Shan and Kunlun mountain ranges bordering the Tibetan plateau from the north and penetrated into the northern part of the plateau, northwestern Qinghai Province, PRC. The distribution of the southern population-II included the upstream reaches of the main rivers of Tibet, viz, Huang He, Yangtze and Mekong on the plateau, southeastern Qinghai Province and, most likely, the whole of southern Tibet, including the Himalayas of Nepal. The diagnostic features of the two populations are choanae parameters, choanae width in males and choanae depth in females. The noted peculiarities of Tibetan brown bears may be related to the anatomical structure of the nasopharynx, an organ of the respiratory system that ensures the air to be warmed to an optimal temperature before it reaches the bronchopulmonary tissues. The divergence of Tibetan brown bear populations may be related to the settlement of the high plateau from both southern and northern refugia of the last glaciation. The currently accepted name of the subspecies of the Tibetan bear, *U. a. pruinosus* Blyth 1854, is suggested to be retained for the southern population-II, and that its junior synonym, *U. lagomyiarius* Przewalski 1883, be restored to designate the northern population-I. Clarification of the taxonomic status of the different bear populations in Qinghai Province, PRC, the most human-exploited part of Tibet, could affect the assessment of their conservation status, which is currently defined by IUCN for all bears in Tibet as LC ("Least Concern").

Keywords: brown bear, *Ursus arctos*, Tibet, geographical variations, skull, taxonomy

УДК: 599.745.31

ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БЕСПИЛОТНЫХ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ ДЛЯ МОНИТОРИНГА СОСТОЯНИЯ И УЧЕТА ЧИСЛЕННОСТИ БАЙКАЛЬСКОЙ НЕРПЫ (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PHOCIDAE)

© 2024 г. П. О. Ильина^а, П. Ю. Шибанова^а, М. А. Соловьева^{а, *}, Д. М. Глазов^а,
А. Е. Разуваев^б, В. В. Рожнов^а

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

^бФГБУ “Заповедное Подлеморье”, Усть-Баргузин, 671623 Россия

*e-mail: solovjova.m@gmail.com

Поступила в редакцию 07.12.2023 г.

После доработки 06.02.2024 г.

Принята к публикации 12.03.2024 г.

Для отработки метода мониторинга состояния байкальских нерп (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) и учета их численности на летних лежбищах с использованием беспилотного летательного аппарата (БПЛА) в июле–августе 2020 и 2021 гг. на островах Тонкий, Круглый и Долгий (архипелаг Ушканьи острова) проведены визуальные учеты и учеты с помощью БПЛА. Максимальное одновременно наблюдаемое количество нерп в 2020 г. составило 3467 особей, в 2021 г. оно было меньше – 1295, общее их количество в 2021 г. также было меньше, чем в 2020 г. В оба года в ходе наблюдений количество нерп на лежбище постепенно снижалось, что может быть связано с уровнем волнения озера. Вопреки распространенному мнению о том, что самая многочисленная залежка нерп находится на о-ве Тонкий, преобладающее число тюленей зарегистрировано на островах Долгий и Круглый. Даны рекомендации по применению БПЛА, которые могут быть использованы при разработке правил посещения национального парка туристами.

Ключевые слова: байкальская нерпа, *Pusa sibirica*, озеро Байкал, Ушканьи острова, береговые летние лежбища, динамика численности на лежбище, визуальные учеты, учеты с помощью БПЛА

DOI: 10.31857/S0044513424030096, **EDN:** VBWMZH

В жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788), эндемика оз. Байкал, большое значение имеют береговые лежбища, которые она использует в безледный период года (Петров и др., 2021а, 2021б). Такие лежбища расположены на архипелаге Ушканьи острова, включающем острова Большой Ушканый, Тонкий, Круглый и Долгий, и численность нерпы на них в последние десятилетия XX в. в разные годы колебалась от 300 до 3000 особей (Пастухов, 1993; Петров, 1997). Считается, что самая большая залежка нерп находится на о-ве Тонкий (названия островов приведены в соответствии с Реестром Государственного каталога географических названий по Республике Бурятия и Топонимическим словарем “Географические названия озера Байкал и Околобайкалья” (Березовский, 2018)). Для дистанционного мониторинга лежбища в северной части этого острова была установлена видеокамера, что впервые позволило оценить численность нерп и ее изменения на этом лежбище на протяжении нескольких сезонов (Пастухов, Фиалков, 2011; Петров и др., 2021б, 2021в;

Фиалков и др., 2014). По данным видеосъемки 2012, 2014, 2018 и 2019 гг., численность нерп в центральной части лежбища на о-ве Тонкий приближалась к 300 особям (Петров и др., 2021в). Однако камеры, установленные на о-ве Тонкий, охватывают лишь небольшую часть лежбища, и современные данные по численности нерпы на всей территории этого острова, а также на других островах архипелага отсутствуют.

Количество нерп на лежбищах может меняться в широком диапазоне, а факторы, определяющие этот диапазон, не изучены. Кроме того, в последние годы на Ушканьих о-вах растет антропогенная нагрузка: лежбище нерпы посещает всё больше и больше туристических групп. Поэтому изучение динамики численности и состояния залежек на островах представляется актуальным.

С недавних пор для мониторинга состояния и оценки численности популяций различных видов животных, в том числе морских млекопитающих, стали активно использоваться беспилотные

летательные аппараты (БПЛА, коптеры) (Hodgson et al., 2013; Sweeney et al., 2016). В 2022 г. БПЛА были впервые применены для оценки численности нерп на залежках на Ушканьих о-вах в весенний период (Иванов и др., 2022).

Цель нашей работы состояла в отработке метода использования БПЛА для учета байкальской нерпы на летнем лежбище на Ушканьих о-вах, для сравнения результатов, полученных при подсчете животных разными методами, для оценки состояния нерп и изменений их количества на лежбище в период наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в периоды с 21 июля по 16 августа в 2020 г. и с 28 июля по 15 августа в 2021 г. на трех из четырех островов архипелага Ушканьи о-ва – Тонкий, Круглый и Долгий (на о-ве Большой Ушканый работу не проводили).

Визуальный учет был проведен только на о-ве Тонкий. На его северном берегу (на других берегах встречи нерп были крайне редки) был проложен маршрут с востока на запад, на котором были определены 11 точек наблюдения, максимально охватывающих область учета, без перекрытия участков, наблюдаемых с соседних точек (рис. 1).

Учетчики двигались по берегу на удалении 5–50 м от уреза воды, под прикрытием кустов и деревьев, чтобы не спугнуть животных с камней и с берега. Нерп, находящихся в воде и лежащих на камнях и берегу, учитывали отдельно. Учеты проводили ежедневно три раза в день, время между началом одного маршрутного учета и началом следующего составляло 5 ч. Продолжительность каждого маршрута составляла от 30 мин до 1 ч в зависимости от количества животных. Чтобы избежать возможного влияния суточной активности нерп на точность учета их числа на лежбище, в 2020 г. было использовано четыре режима маршрутов: 6:00–11:00–16:00 (5 дней), 7:00–12:00–17:00 (6 дней), 8:00–13:00–18:00 (5 дней) и 9:00–14:00–19:00 (5 дней). Поскольку суточной динамики присутствия нерп на лежбище в 2020 г. выявлено не было (коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.16$, $p > 0.05$), в 2021 г. большая часть маршрутов была проведена по графику 8:00–13:00–18:00. Всего с визуальными учетами за оба сезона было пройдено 105 маршрутов (63 в 2020 г. и 42 в 2021 г.). Во время учета проводилось фотографирование животных.

При статистической обработке данных визуальных учетов в качестве единицы анализа использовали среднее значение, полученное в течение дня

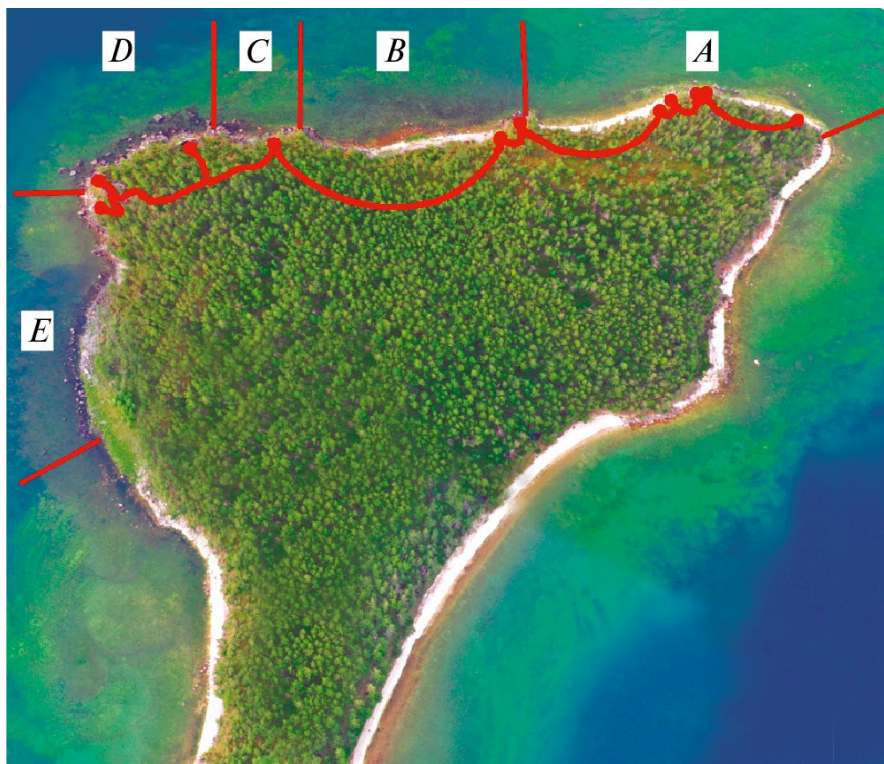


Рис. 1. Маршрут пеших учетов, проложенный по северному побережью о-ве Тонкий. А–Е – сектора, в которых животных подсчитывали преимущественно с одной точки наблюдения. Животных в каждом секторе учитывали отдельно.

за три маршрутных учета. Это же значение было использовано в качестве единицы анализа для оценки влияния абиотических факторов на число нерп на лежбище.

Во время учета, а также по фотографиям, сделанным во время учетов, кроме общего числа нерп, регистрировали количество недолинявших нерп (их отличало наличие рыжих участков шерсти на теле), а также количество больных (с явными признаками болезней глаз или кожи) и раненых (с заметными ранами и шрамами) животных. Во время каждого маршрута учетчики отмечали погодные условия — направление ветра по визуальным наблюдениям и уровень волнения озера визуально по шкале Бофорта.

Учеты с помощью БПЛА были проведены на островах Тонкий, Круглый и Долгий. В 2020 г. был использован квадрокоптер DJI Mavic PRO (масса 743 г.), в 2021 г. — менее шумный DJI Mavic Air 2 (масса 570 г). Измерение уровня шума приборов в полевых условиях не проводилось. Управление БПЛА и проведение с него непрерывной видеосъемки (4k Ultra HD: 3840×2160) и фотографирования (48 Мп, 8000×6000) нерп осуществлял один и тот же оператор. На островах Долгий и Круглый проводили полный их облет, на

о-ве Тонкий — облет только северной его части, где расположено лежбище нерпы. Во время полета БПЛА находился на высоте 77–100 м над водной поверхностью Байкала (в зависимости от погоды и степени пугливости и настороженности животных), камера охватывала береговую линию и около 30 м открытой воды. При обнаружении многочисленного скопления нерп скорость полета БПЛА снижали до полной его остановки над скоплением, чтобы при обработке полученных видео облегчить подсчет животных. Продолжительность облета каждого из островов составляла 5–10 мин, с учетом подлета и возврата квадрокоптера на базу — до 30 мин. При сильном ветре или дожде БПЛА не использовали. Всего с помощью БПЛА проведено 53 видеозаписи (27 с 22.07 по 18.08.2020 г. и 26 с 29.07 по 15.08.2021 г.): на о-ве Тонком — 20, на о-ве Долгом — 17, на о-ве Круглом — 16; общая продолжительность видеозаписей составила 161 минуту 20 секунд.

Подсчет нерп по полученным видеозаписям проводили независимо три учетчика, каждый из них трижды подсчитывал число нерп на каждой видеозаписи, и в дальнейшем для анализа использовали среднее значение. Животных в воде и на суше учитывали отдельно (рис. 2); в редких случаях, если животные пугались БПЛА и сходили с камней

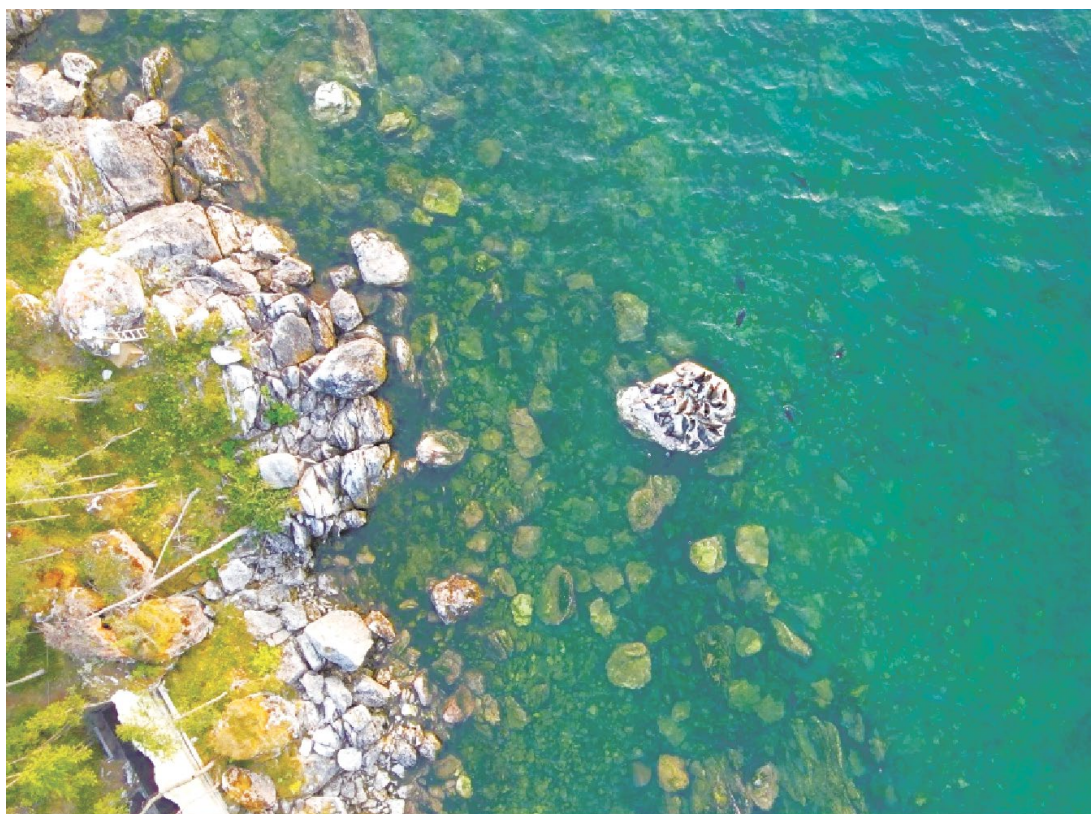


Рис. 2. Фрагмент видеозаписи с БПЛА. Тюлени видны как в воде, так и на суше. Высота съемки — около 50 м.

в воду, если момент схода можно было отследить, то сошедших в воду нерп учитывали до схода, отмечая их как животных на суше. Если момент схода отследить было невозможно, то для данного учета в дальнейшем использовали только суммарное количество животных в воде и на суше. Сравнение результатов учета нерп с помощью БПЛА в 2020 и 2021 гг. проводили суммарно для всех трех обследованных островов, единицей сравнения служило среднее число учтенных нерп за один день.

Для сравнения результатов визуального учета и учета с помощью БПЛА использовали только учеты на о-ве Тонкий, время между проведением которых было менее 2 часов.

Данные по температуре и силе ветра с метеостанции на о-ве Большой Ушканий были взяты с сайта gr5.ru. Для анализа влияния этих факторов на количество нерп были использованы показатели, наиболее близкие по времени к режиму проведения учетов.

Статистический анализ полученных данных и графики выполнены в программе STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc. 1984-2007) и в пакете программ Microsoft office.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Визуальный учет. В 2020 г. среднее количество нерп, учтенных на о-ве Тонкий, составило 268 особей ($SD = 251$, $n = 63$), максимальное их количество (1209 особей) зарегистрировано 29.07.2020 г. В 2021 г. среднее количество нерп составило 124 особи ($SD = 78$, $n = 42$), максимальное количество (303) зарегистрировано 2.08.2021 г. Количество учтенных нерп в 2020 г. достоверно превышало таковое в 2021 г. (критерий Манна – Уитни $U = 970$, $p < 0.05$).

В течение обоих сезонов в спокойные дни (волнение озера по шкале Бофорта менее 3 баллов) на о-ве Тонкий выявлено небольшое снижение количества находящихся на берегу нерп к середине августа (в 2020 г. коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.46$, $p < 0.05$, в 2021 г. $R = -0.35$, $p < 0.05$).

Учет с использованием БПЛА. При учете нерп с помощью БПЛА на о-ве Тонкий в 2020 г. среднее количество нерп составило 294 особи ($SD = 297$, $n = 8$), максимальное их количество (886) зарегистрировано 28.08.2020 г. В 2021 г. среднее количество нерп составило 107 особей ($SD = 73$, $n = 12$), максимальное (195) зарегистрировано 14.08.2021 г. Случаи спугивания тюленей во время учетов были редки. В 2020 г. всего было 11 учетов, во время которых тюлени сошли в воду, в 2021 г., когда был использован менее шумный БПЛА, — 7 учетов.

Сравнение полученных данных о численности нерп на одном и том же острове (о-ве Тонкий)

методом визуального учета и учета с помощью БПЛА выявило статистически значимые различия между их количеством на суше (визуальный учет выявляет большее количество животных) (критерий Вилкоксона $T = 6$, $p < 0.05$), а также между суммарным количеством нерп на суше и в воде (критерий Вилкоксона $T = 22$, $p < 0.05$). При этом статистически значимые различия между количеством нерп в воде, полученные этими методами, отсутствуют (критерий Вилкоксона $T = 42$, $p > 0.05$). Однако между данными, полученными при использовании разных методов учета, выявлена статистически значимая корреляция (коэффициент корреляции Спирмена для всех нерп $R = 0.96$, $p < 0.05$; для нерп в воде $R = 0.72$, $p < 0.05$; для нерп на суше $R = 0.94$, $p < 0.05$).

Что касается количества нерп, учтенных суммарно на всех трех островах (такой учет проводился только с помощью БПЛА), в 2020 г. (среднее значение 1516, $SD = 858$) оно значительно превышало такое в 2021 г. (среднее значение 492, $SD = 396$) (критерий Манна – Уитни $U = 11$, $p < 0.05$). Если рассматривать острова отдельно, для о-ва Круглый закономерность сохраняется, для островов Долгий и Тонкий статистически значимых различий не обнаружено (критерий Манна – Уитни для о-ва Долгий $U = 23$, $p > 0.05$; для о-ва Тонкий — $U = 30$, $p > 0.05$).

Максимальное количество нерп при учете на всех трех островах в 2020 г. составило 3467 особей, минимальное — 308 особей. В 2021 г. максимум было насчитано 1295 особей, минимально — 260 (табл. 1).

Минимальные и максимальные количества нерп на разных островах не всегда приходятся на одни и те же даты. Попарный поиск корреляции между числом нерп на разных островах показал ее наличие только между суммарным их числом на о-ве Тонкий и на о-ве Долгий (для 2020 г. корреляция Пирсона, $r = 0.77$, $p < 0.05$; для 2021 г. $r = 0.79$, $p < 0.05$).

Распределение нерп между тремя островами неравномерно: большая их часть находилась на островах Долгий и Круглый (в 2020 г. — в среднем 39 и 45% соответственно, в 2021 г. — в среднем 56 и 33% соответственно) (табл. 1, рис. 3).

Влияние абиотических факторов на количество залегающих нерп. Между уровнем волнения озера и силой ветра существует статистически значимая зависимость (коэффициент корреляции Спирмена $R = 0.52$, $p < 0.05$). Однако во время учетов было 16 дней с сильным ветром и слабым (меньше 3 баллов) уровнем волнения озера и 4 дня — наоборот, со слабым ветром и сильными волнами. Поэтому анализ влияния силы ветра и уровня волнения озера на количество нерп на лежбище проводился отдельно для каждого фактора.

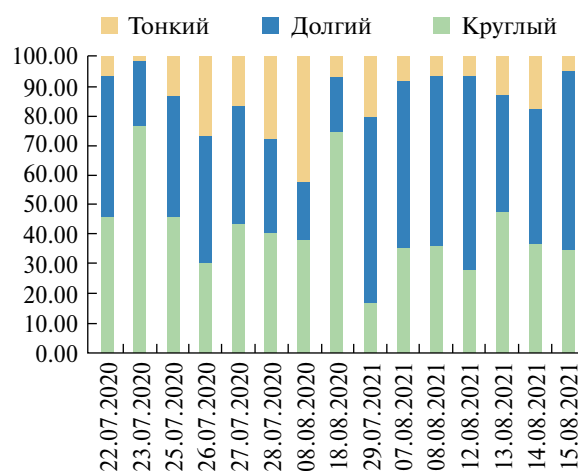
Таблица 1. Количество нерп, учтенных с использованием БПЛА на островах Тонкий, Долгий и Круглый

Дата	О-в Тонкий		О-в Долгий		О-в Круглый		Колич. на всех трех островах
	Время учета	Колич.	Время учета	Колич.	Время учета	Колич.	
22.07.2020	13:56	102	12:03	764	11:25	719	1 585
23.07.2020	11:41	10	12:10	171	15:33	587	768
24.07.2020	*	*	14:07	718	14:00	150	868
25.07.2020	8:15	255	19:25	754	17:28	830	1 839
26.07.2020	8:25	577	12:28	924	12:22	631	2 132
27.07.2020	10:37	305	9:33	701	9:27	769	1 775
28.07.2020	12:21	886	12:00	1 017	11:51	1 283	3 186
08.08.2020	12:22	131	11:05	61	11:00	116	308
18.08.2020	10:34	87	10:11	218	10:06	876	1 181
29.07.2021	19:48	138	16:00	427	16:09	108	673
31.07.2021	9:07	5	*	*	*	*	5
01.08.2021	19:26	108	18:00	131	*	*	239
02.08.2021	19:10	182	*	*	*	*	182
07.08.2021	19:42	107	16:02	733	16:33	455	1 295
08.08.2021	19:29	43	16:24	400	16:39	245	688
10.08.2021	19:37	186	*	*	*	*	186
11.08.2021	19:35	194	*	*	*	*	194
12.08.2021	19:09	16	16:15	172	16:23	72	260
13.08.2021	19:30	86	16:36	259	16:50	311	656
14.08.2021	19:57	195	17:35	492	17:43	395	1 082
15.08.2021	19:02	24	17:13	269	17:35	153	446

* Учет не проводился.

С увеличением уровня волнения озера количество нерп как на суше, так и в воде уменьшалось (рис. 4): в 2020 г. коэффициент корреляции Спирмена для всех нерп $R = -0.59$, $p < 0.05$, для нерп на суше $R = -0.59$, $p < 0.05$, для нерп в воде $R = -0.56$, $p < 0.05$; в 2021 г. коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.68$, $p < 0.05$ для всех нерп, для нерп на суше $R = -0.55$, $p < 0.05$, для нерп в воде $R = -0.71$, $p < 0.05$.

В 2021 г. с увеличением силы ветра суммарное количество нерп, а также количество нерп в воде снижалось (коэффициент корреляции Спирмена для всех нерп $R = -0.39$, $p < 0.05$, для нерп в воде $R = -0.35$, $p < 0.05$) (рис. 5). На количество нерп на суше сила ветра не оказывала влияния (коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.14$, $p > 0.05$) (рис. 5). В 2020 г. зависимость количества нерп от силы ветра не была обнаружена (коэффициент корреляции Спирмена для всех нерп $R = -0.22$, $p > 0.05$, для нерп на суше $R = -0.24$, $p > 0.05$, для нерп в воде $R = -0.33$, $p > 0.05$).

**Рис. 3.** Общее количество (%) байкальских нерп на островах Тонкий, Долгий и Круглый по данным учета с помощью БПЛА в 2020 и 2021 гг.

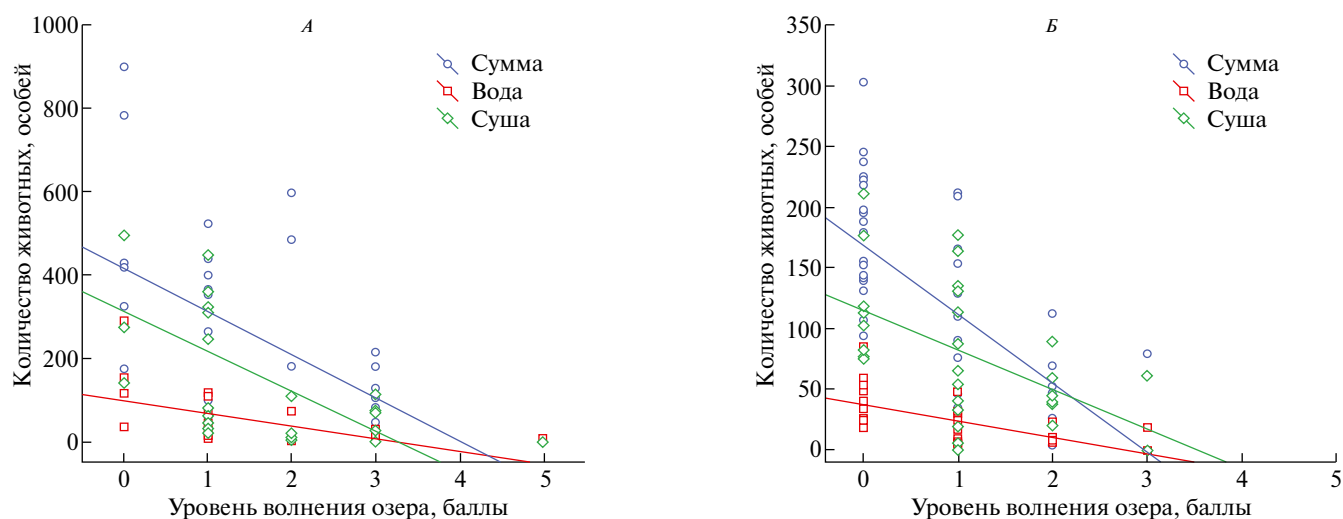


Рис. 4. Количество нерп на о-ве Тонкий на суше и в воде в зависимости от уровня волнения озера по данным визуальных учетов. Цветными линиями отмечены линии тренда. А – 2020 г., Б – 2021 г.

Зависимости количества нерп от температуры воздуха и от направления ветра нами не выявлено: для температуры коэффициент корреляции Спирмена $R = 0.1$, $p > 0.05$ в 2020 г. и $R = -0.17$, $p > 0.05$ в 2021 г.; для направления ветра коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.087$, $p > 0.05$ в 2020 г. и $R = -0.13$, $p > 0.05$ в 2021 г.

Состояние животных. На о-ве Тонкий доля нерп, не полностью перелинявших, от количества учтенных нерп в среднем составила 6% ($SD = 11.4\%$) в 2020 г. и 1% ($SD = 0.97\%$) в 2021 г. В 2020 г.

количество неперелинявших животных на этом острове к концу наблюдений уменьшилось (коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.48$, $p < 0.05$), в 2021 г. таких изменений обнаружено не было ($R = -0.13$, $p > 0.05$).

Что касается визуально наблюдаемых у животных повреждений, мы встречали на о-ве Тонкий нерп с ранами или шрамами на спине и на шее, с повреждениями лап (например, с отсутствием нескольких когтей), а также нерп с болезнями глаз. Доля нерп с видимыми ранами, кожными патологиями и другими заболеваниями от количества учтенных нерп в среднем составила 4% ($SD = 2.9\%$) в 2020 г. и 6% ($SD = 4.7\%$) в 2021 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные нами исследования с использованием учетов как визуальных, так и с помощью БПЛА показали, что залежки нерп на архипелаге Ушканьи о-ва очень динамичны, а количество животных на них варьировало в широком диапазоне. Данные по численности нерп, полученные на одном и том же острове (о-ве Тонкий) двумя разными методами учета (визуального и с помощью БПЛА), имеют статистически значимые различия: на суше визуальный учет выявляет большее количество животных. Это может быть связано с техническими особенностями просмотра видеозаписей, на которых нерпы на суше зачастую сливаются с камнями. При этом статистически значимые различия между количеством нерп в воде, полученные разными методами, отсутствуют. В условиях прозрачной воды оз. Байкал учет с использованием БПЛА должен давать большее количество животных при

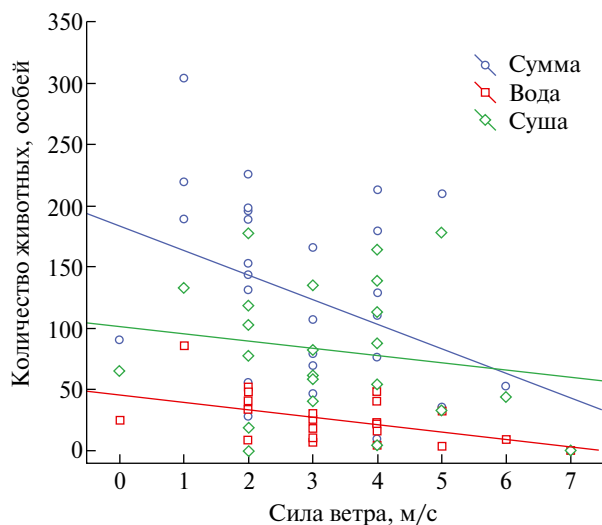


Рис. 5. Количество нерп на суше и в воде в зависимости от силы ветра по данным визуальных учетов на о-ве Тонкий в 2021 г. Цветными линиями отмечены линии тренда.

учете в воде, чем визуальный учет с берега. Однако байкальские нерпы являются достаточно пугливыми животными, и съемка происходит на большой высоте, что вносит погрешность в учет с помощью БПЛА (см. рис. 2).

Учеты с использованием БПЛА по многим параметрам должны давать лучшие результаты по сравнению с визуальными береговыми учетами: этот метод позволяет учесть больше животных в воде, возможен одномоментный учет на разных островах. Однако проведенные нами исследования показывают, что учеты с использованием БПЛА (с достаточно высоким уровнем шума), не позволяют получить статистически отличающиеся результаты. В свою очередь, визуальные учеты позволяют определять состояние животных, выявлять линяющих особей, отмечать иные особенности. В связи с этим мы считаем нецелесообразным в настоящий момент полностью отказываться от визуальных учетов и в дальнейшем рекомендуем сочетать оба метода и совершенствовать методику облета островов.

На островах Тонкий, Долгий и Круглый в периоды учетов суммарное количество нерп варьировало от 260 до 3467 особей. Полученные нами данные о максимальном количестве одновременно учтенных на этих островах нерп в 2020 г. (3467) не противоречат данным других авторов, согласно которым в последние десятилетия численность нерпы на Ушканьих о-вах в разные годы колебалась от 300 до 3000 особей и более (Пастухов, 1993; Петров, 1997; Пастухов, Фиалков, 2011).

Сведения о динамике присутствия нерп на летних лежбищах противоречивы. По одним данным (Пастухов, 1993), частота выхода нерп на лежбища и количество животных на них от июля к сентябрю возрастают, по другим (Петров, 1997) — количество нерп от июня к июлю растет, а к сентябрю снижается. Наши данные подтверждают снижение количества нерп на о-ве Тонкий к середине августа. Они согласуются и с изменениями активности перемещений и распределения животных в летний период (Соловьёва и др., 2020): активность нерп в течение этого периода увеличивается, в середине августа они начинают покидать акваторию Ушканьих о-вов и к концу лета уходят в другие районы Байкала.

Распределение нерп по островам архипелага Ушканьих о-ва оказалось неравномерным. Ранее самой многочисленной считалась залежка на о-ве Тонкий (Пастухов, Фиалков, 2011), поэтому именно здесь была установлена видеокамера для мониторинга состояния популяции байкальской нерпы. Однако наши учеты с использованием БПЛА показали, что преобладающее число нерп находилось на островах Долгий и Круглый. Полученные данные согласуются с результатами учетов, проведенных

в августе 2022 г. (Петров и др., 2023). Суммарная численность нерп на трех исследованных островах Тонкий, Долгий и Круглый по результатам учетов с БПЛА была непостоянна, а изменения их количества на отдельных островах не взаимосвязаны. Так, между количеством нерп на островах Тонкий и Долгий наблюдалась положительная корреляция, что исключает перемещения и перераспределение нерп в летний период только между исследованными островами. По-видимому, нерпы посещают и о-в Большой Ушкань, кроме того, возможен приход на Ушкань о-ва новых животных из других районов озера.

Полученные нами результаты позволяют обсудить те факторы, которые влияют на присутствие нерп на летних залежках. Среди абиотических факторов на количество нерп на лежбище большое влияние оказывает степень волнения оз. Байкал: при сильных волнах, которые окатывают камни, нерпам, по-видимому, сложно удерживаться на камнях и на поверхности воды около берега. Отсутствие животных на лежбищах при высоком уровне волнения озера известно не только для байкальской нерпы (Иванов, 1938; Пастухов, 1993), но и для других видов тюленей — кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) (Агафонова и др., 2007), обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) (Reder et al., 2003). Что касается других абиотических факторов, в частности температуры воды и воздуха, для байкальской нерпы, как и для кольчатой (Агафонова и др., 2007), нами не обнаружено зависимости числа животных от этих факторов, тогда как у обыкновенного тюленя одни авторы (Reder et al., 2003) такую зависимость выявляют, другие (Schneider, Payne, 1983) — нет. Слабое влияние силы ветра на количество нерп может быть связано с тем, что данные по силе ветра были взяты с метеостанции, расположенной на о-ве Большой Ушкань, и могли слегка отличаться от реальных показателей на месте проведения учетов — о-ве Тонкий. Для получения более точных данных требуются дополнительные исследования, в ходе которых сила ветра будет определена непосредственно на месте при проведении учетов.

Проведенные нами учеты, как визуальные, так и с помощью БПЛА, показали, что количество байкальских нерп на Ушканьих о-вах в 2020 г. значительно превышало таковое в 2021 г. Одна из причин привлекательности этих островов для нерпы — наличие большого количества отдельных выступающих из воды камней, которые животные используют для залегания. Однако возможность использования нерпами камней в значительной степени определяется колебаниями уровня воды в озере (Купчинский и др., 2021). Причиной таких различий могла быть существенная разница в уровне воды в озере во время работ. По нашим наблюдениям, уровень воды в

Байкале в 2021 г. был выше, чем в 2020 г., а, соответственно, доступность камней для залегания нерп ниже, что подтверждается данными Бурятского гидрометцентра: уровень воды в июле — августе 2020 г. составлял 456.70 м в Тихоокеанской системе высот (ТО) а в те же месяцы 2021 г. — 457.01 м ТО.

Другой причиной межгодовых различий в количестве нерп могла быть разная ледовая обстановка. Известно (Иванов, 1938), что раннее разрушение ледового покрова не позволяет тюленям полностью перелинять на льду и в таком случае наблюдается более раннее образование летних залежек. Зима 2019/2020 гг. на Байкале характеризовалась ранними сроками разрушения льда, и, возможно, поэтому летом 2020 г. мы могли наблюдать больше нерп, чем в 2021 г.

Кроме абиотических факторов, на количество нерп на залежках могут влиять и биотические факторы. Хотя реальная доля больных животных может быть выше полученной нами, поскольку не все раны и болезни могли быть нами замечены, а наиболее часто встречающиеся и явные повреждения — травмы и поражения глаз — вероятнее всего вызваны последствиями физических повреждений, состояние популяции с таким количеством больных животных не представляется нам вызывающим опасения.

Наш опыт работы с БПЛА для использования их с целью мониторинга и учета байкальской нерпы позволяет сформулировать рекомендации по дальнейшему развитию этого метода, а также для формирования правил поведения туристов на залежке. Поведенческая реакция байкальских нерп на присутствие БПЛА требует более подробного исследования — характеристики БПЛА (масса устройства, уровень шума пропеллеров), высота полета, погодные условия (наличие ветра, тумана) могут влиять на поведение животных и их реакцию на БПЛА. Также следует отметить возможное изменение реакции животных в разные сезоны, что может быть связано с разной степенью необходимости использования субстрата (берега, льда). Например, в нашей работе в летний период оптимальная высота полета, на которой БПЛА (квадрокоптер DJI Mavic Air 2) не спугивал нерп во время учетов, составила 77–100 м от водной поверхности, в то время как в весеннее время, в период линьки, животные не реагировали на БПЛА (квадрокоптеры DJI Mavic 2 Zoom и DJI Air 2S) на высоте более 40 м (Иванов и др., 2022). Совершенствование метода учета нерп с помощью БПЛА предусматривает определение допустимого уровня шума пропеллеров и использование устройства с высоким разрешением съемки (4k Ultra HD: 3840×2160), так как качество видеосъемки влияет на точность учетов. Для определения оптимальных условий съемки нерп с помощью БПЛА

рекомендуем ориентироваться на первые признаки беспокойства животных, а при анализе поведения группы особей опираться на реакцию самых обеспокоенных животных, которые реагируют в первую очередь (даже одна нерпа, спешно покинувшая залежку, может вызывать реакцию бегства у других особей). БПЛА часто используются туристами для любительской съемки животных, что также создает необходимость создания правил для минимизации влияния съемки на поведение животных или принятия мер по ограничению использования БПЛА в развлекательных целях. Рекомендуется использовать устройства маленького размера (менее 800 г) с низким уровнем шума, при полете избегать резких движений и прекращать съемку при появлении первых признаков беспокойства животных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят федеральное государственное бюджетное научное учреждение “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” и его Байкальский филиал, и федеральное государственное бюджетное научное учреждение “Заповедное Подлеморье” за помощь в организации и проведении полевых исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке ООО «ЕвроСибЭнерго-Гидрогенерация», ООО «Торговая компания “Байкал Аква”», ОАО «Российские железные дороги» и Фонд «Озеро Байкал».

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

На исследования, проведенные в данной работе, Директива 2010/63/EU не распространяется.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонова Е.В., Вережкин М.В., Сагитов Р.А., Сипиля Т., Соколовская М.В., Шахназарова В.Ю., 2007. Кольчатая нерпа в Ладожском озере и на островах Валаамского архипелага. Санкт-Петербург: Изд-во Балтийского Фонда Природы. 61 с.
- Березовский А.Я., 2018. Географические названия озера Байкал и Околобайкалья: Топонимический словарь: Около 7000 географических названий. Красноярск: ИП Азарова Н.Н. 638 с.

- Иванов Т.М., 1938. Байкальская нерпа, ее биология и промысел // Известия Биолого-географического НИИ при Восточно-Сибирском государственном университете. Иркутск. Т. VIII. Вып. 1–2. С. 5–119.
- Иванов К.М., Купчинский А.Б., Овдин М.Е., Петров Е.А., Сыроватский А.А., Шабанов Д.Е., 2022. Опыт применения БПЛА в экологических исследованиях популяции байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) в период начала формирования береговых лежбищ // Международный научно-исследовательский журнал. № 8 (122).
- Купчинский А.Б., Петров Е.А., Овдин М.Е., 2021. Первый опыт применения дистанционного мониторинга берегового лежбища байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gm.) // Биота и среда природных территорий. № 2. С. 77–94.
- Пастухов В.Д., 1993. Нерпа Байкала. Новосибирск: Наука. 271 с.
- Пастухов В.В., Фиалков В.А., 2011. Удаленный мониторинг в режиме реального времени на Ушканьих островах оз. Байкал как современный метод исследования байкальской нерпы (*Phoca sibirica* Gmelin) // Байкальский зоологический журнал. № 1. С. 5–9.
- Петров Е.А., 1997. Распределение байкальской нерпы *Pusa sibirica* // Зоологический журнал. Т. 76. № 10. С. 1202–1209.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А., 2021а. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 1. Обзор // Зоологический журнал. Т. 100. № 6. С. 671–685.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А., 2021б. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 2. Поведение на лежбищах // Зоологический журнал. Т. 100. № 5. С. 590–600.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Фиалков В.А., Бадардинов А.А., 2021в. Значение береговых лежбищ в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia). 3. Функционирование лежбищ байкальской нерпы на острове тонкий (Ушканьи острова, оз. Байкал) по материалам видеонаблюдений // Зоологический журнал. Т. 100. № 7. С. 823–840.
- Петров Е.А., Купчинский А.Б., Сыроватский А.А., 2023. Ушканьи острова (озеро Байкал), их роль и значение в жизни байкальской нерпы (*Pusa sibirica* Gmelin 1788, Pinnipedia) в современных условиях // Зоологический журнал. Т. 102. № 12. С. 1421–1438.
- Соловьёва М.А., Пилипенко Г.Ю., Глазов Д.М., Петерфельд В.А., Петров Е.А., Рожнов В.В., 2020. Активность перемещений байкальской нерпы по данным спутникового мечения // Труды ВНИРО. Т. 181. С. 92–99.
- Фиалков В.А., Бадаринов А.А., Егранов В.В., Мельников Ю.И., 2014. Байкал в режиме реального времени: технические решения и научно-просветительские задачи // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Материалы III Всероссийской научно-практической конференции (23–30 сентября 2014 г., пос. Листвянка, Иркутская область). Иркутск: Изд-во Института географии имени В.Б. Сочавы СО РАН. С. 476–483.
- Hodgson A., Kelly N., Peel D., 2013. Unmanned aerial vehicles (UAVs) for surveying marine fauna: A dugong case study // PLoS ONE. Т. 8. № 11. e79556.
- Reder S., Lydersen C., Arnold W., Kovacs K.M., 2003. Haulout behaviour of High Arctic harbour seals (*Phoca vitulina vitulina*) in Svalbard, Norway // Polar Biology. V. 27. P. 6–16.
- Schneider D.C., Payne P.M., 1983. Factors Affecting Haul-Out of Harbor Seals at a Site in Southeastern Massachusetts // J. Mammalogy. V. 64 (3). P. 518–520.
- Sweeney K.L., Helker V.T., Perryman W.L., LeRoi D.J., Fritz L.W., Gelatt T.S., Angliss R.P., 2016. Flying beneath the clouds at the edge of the world: using a hexacopter to supplement abundance surveys of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska // J. Unmanned Veh. Syst. V. 4. P. 1–12.

USING UNMANNED AERIAL VEHICLES TO COUNT THE NUMBERS AND MONITOR THE CONDITION OF THE BAIKAL SEAL (*PUSA SIBIRICA* GMELIN 1788, PHOCIDAE)

P. O. Ilina¹, P. Yu. Shibanova¹, M. A. Solovyeva^{1,*}, D. M. Glazov¹,
A. E. Razuvaev², V. V. Rozhnov¹

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²“Zapovednoe Podlemorye” Federal State Establishment, Ust-Barguzin, 671623 Russia

*e-mail: solovjova.m@gmail.com

To develop a method for monitoring the condition of Baikal seals (*Pusa sibirica* Gmelin 1788) and to count their numbers in summer haul-outs using an unmanned aerial vehicle (UAV) in July–August 2020 and 2021 on the islands of Tonkiy, Kruglyi and Dolgiy (the Ushkany Islands archipelago), visual surveys and surveys with UAVs were carried out. The maximum number of seals observed in 2020 was 3467, in 2021 it was less, 1295, and their total number in 2021 was also less than in 2020. During both years of observation, the number of seals in the haul-outs gradually decreased, which might have been due to the wave level on the lake. Contrary to the popular belief the largest seal haul-out being on the Tonkiy Island, the greatest number of seals was recorded on the Dolgiy and Kruglyi islands. Recommendations for the use of UAVs are given, these can also be useful in developing the rules for tourists visiting the national park.

Keywords: baikal seal, *Pusa sibirica*, Lake Baikal, Ushkany Islands, coastal summer haul-outs, population dynamics, visual surveys, surveys with UAVs

УДК 591.525: 599.323.5

DIFFERENT TYPES OF MARKING BEHAVIOR OBSERVED IN THE WILD DURING THE BREEDING PERIOD OF THE COMMON HAMSTER (*CRICETUS CRICETUS*, CRICETIDAE, RODENTIA)

© 2024 V. P. Kupriyanov^{a, *}, A. V. Surov^{a, **}

^aA.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: meahn@mail.ru

**e-mail: surov@sevin.ru

Received August 13, 2023

Revised February 02, 2024

Accepted February 21, 2024

The marking behavior of the common hamster, *Cricetus cricetus* in the wild was recorded using camera traps and handheld video in the N.I. Bagrov Botanical Garden, Simferopol, Crimea. We described the following types of scent marking: with flank glands (in particular, compass-like movements in the grass and rubbing on a stone), midventral gland marking, etc. The variety of marking behavior types on different substrates may contribute to a more efficient use of olfactory signals in maintaining the social structure of the common hamster, which is notably important at high population densities in urban areas.

Keywords: mating, scent marking, flank glands, midventral gland, urban area

DOI: 10.31857/S0044513424030106, **EDN:** VBVOCT

Scent marking is one of the most common socially related behaviors of mammals, and scent glands on different body parts of the same animal may serve different functions (Doty, 2010). While there is variability in, and some debate about the mechanism involved, there is little doubt that scent marking is a fundamental component of territorial behavior and advertises dominance status within social hierarchies (Roberts, 2007). In particular, scent marking plays a role in the communicative process for the identification of sex and reproductive status (Johnston, 1983), for territorial defense, and life resources (Soso et al., 2014). It facilitates agonistic and sexual communication between conspecifics (Murphy, 1980), advertises social status (Huck et al., 1985) and allows detection and recognition of intra- and interspecific signals (Halpin, 1986; Staples et al., 2008). For example, beavers (*Castor canadensis*) build mud piles near their lodges and dams and then place preputial gland secretion (*castoreum*) on top, producing a scent mound (Müller-Schwarze, Heckman, 1980). Giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) marks with a specific anogenital gland that evolved for communication purposes (Nie et al., 2012). Pandas are prone to mark along ridge trails, using them as communal marking stations for communication (Schaller, 1985). North American river otter (*Lontra canadensis*) uses olfactory signaling and has a flexible social organization. They establish and frequently visit specific terrestrial locations known as latrines, where

otters deposit spraints (feces), urine, and anal gland secretions (Bowyer et al., 1995; Ben-David et al., 1998; Blundell et al., 2002, 2002a). Furthermore, a wild boar (*Sus scrofa*) has been shown to run the side of its mouth down a tree trunk, repeating the wiping movement with both sides of the muzzle on opposite sides of the tree (Estes et al., 1982).

In many aspects, rodents have been good models for the scent-marking paradigm (Gosling, Roberts, 2001). Unlike large mammals, scent marking has been studied extensively in different species of rodents for example in gerbils (Kumar, Prakash, 1983; Gromov, 2015), mice (Arakawa et al., 2008), blind mole-rat (Zuri et al., 1997), etc. In particular, detailed studies of marking behavior were carried out on different species of Cricetidae family, for example: desert wood rat (Fleming, Tambosso, 1980), voles (Ferkin et al., 2004) and hamsters. Thus, Wynne-Edwards et al. (1992) conducted a detailed study of marking behavior in Campbell's hamster (*Phodopus campbelli*) and demonstrated that marking behavior occupies no more than 4% of the total time budget. Additionally, it was demonstrated that scent marks from the ventral glands in adult males serve a role in communication between males and, possibly, in territorial defense (Wynne-Edwards et al., 1992). Furthermore, it was shown that scent marking is a powerful factor in the integration of populations of this species, whose natural abundance is usually low and constant (Sokolov, Vasilieva, 1993). Another

study has demonstrated that dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*) engage in social communication through the use of scent marks and distinguish between the scent of males and females (Reasner, Johnston, 1987). Golden hamster males (*Mesocricetus auratus*) were used to study the ability to distinguish individual differences in scent, including the scent of flank gland secretions (Johnston et al., 1993). Early experiments on the golden hamster reported two males coming into contact, sniffing each other's flank glands and then starting an aggressive interaction (Lipkow, 1954). Most of these studies were conducted almost exclusively in the laboratory but with direct theoretical application to what predictably occurs in free-ranging populations, however, there have been almost no attempts to experimentally document or test the functional or evolutionary significance of scent marking in wild (Wolff, 2003). In this way, experimental data is not always reproducible in the laboratory, and vice versa. It is necessary to concurrently conduct research in captivity and in the wild, corroborating or refuting the data obtained under laboratory conditions.

Considering that, there are a significant number of laboratory studies on marking behavior, equivalent research in natural settings is insufficient. For instance, studies on the behavior of common hamsters are notably rare and fragmentary, especially concerning scent-marking behavior (Ziomek et al., 2009). Nevertheless, such studies have been conducted. For example, one of them revealed that males establish breeding territories, which may encompass the burrows of females. These males mark their home range using various ways, including feces, urine, flank, midventral, anal and genital glands. Additionally, one specific type of marking behavior was described in the same study: males rotate around the vertical entrance to the burrow, rubbing their genital area against the ground while lowering their heads over the opening (Ziomek, 2011). Furthermore, a semi-natural study demonstrated that male common hamster's exhibit higher levels of aggression towards males with whom they are genetically less familiar, while displaying lower aggression towards neighboring males (Eichert et al., 2017). However, there is evidently a deficiency of information regarding the behavior of this species in its natural habitat, probably because it is nocturnal, secretive, and tends to avoid encounters with humans (Eibl-Eibesfeldt, 1953; Ziomek, 2011). This lack of information has served as strong motivation for our research, aimed at describing in detail little-known reproductive behaviors exhibited by free-ranging animal. The opinion about the common hamster, as an aggressive and difficult to rear species, has led to the situation that this species is rarely kept in captivity and therefore have only few behavioral observations reported (Ziomek et al., 2009). At the same time, studying the behavior of the common hamster under different conditions is an important task, as its population has dramatically declined across its range since the 1970s (Surov et al., 2016), and it was included in the IUCN

Red List in 2020 with CR status (Critically Endangered Species) (Banaszek et al., 2020). Under laboratory conditions, the sexual behavior of the common hamster was observed by Reznik-Schüller et al. (1974) and Vohralik (1974). Ziomek and co-authors identified typical patterns of the common hamster behavior in the Poznan Zoo (Ziomek et al., 2009). The researchers had a goal to provide a reference for the study of hamster behavior in the wild. It was demonstrated that the occurrence of non-social behavior was notably greater than the social behavior. The authors rightly point out that collecting data on the behavior of the common hamster in the wild is quite challenging. Nevertheless, based on the table with describing observed behavior obtained in 2009 (which was further supplemented and adapted), the urban behavior of the common hamster was investigated and described in 2019 (Flamand et al., 2019), which also includes mentions of marking behavior.

Here it is worth mentioning that skin glands play an important role in the marking behavior of the common hamster. Various laboratory studies have been conducted on this topic. For example, under laboratory conditions, it has been shown that male common hamsters use flank glands for scent marking when entering a female's home range during her receptiveness (Eibl-Eibesfeldt, 1953). Flank glands were likely first described by Sultzer and later referenced by Vrtiš (Sultzer, 1774, cited in Vrtiš, 1930, 1930a). During the period of female receptivity, flank glands become much more noticeable in both males and females due to the release of the secretion, the smell of which can even be discerned by humans (Chernova et al., 2022). The signaling function was also suggested regarding the midventral gland (Schaffer, 1940; Sokolov, Chernova, 2001). Nevertheless, it is evident that information regarding the role of scent marks of free-ranging common hamsters is insufficient. In our study, we describe various patterns of common hamster behavior in the city park, with a focus on scent-marking behavior.

The research was carried out from 15–29 April 2021 in the N.I. Bagrov Botanical Garden at the Vernadsky University in Crimea, Simferopol (44°56'N, 34°07'E). These dates were chosen because in April, hamsters mostly awaken from hibernation and many females enter a receptive state (Surov et al., 2019).

The plot (4.5 ha.) was located in the northern part of mentioned above Botanical Garden. There we recorded a few natural predators – a marten and a few local domestic cats. The site is characterized by relatively dense growth of poison hemlocks (*Conium maculatum*) and less recreational use. Notably, that we found the largest number of burrows among the hemlock bushes; it seems quite possible that this plant, by its dense growth, became an excellent hiding place. Park employees piled cut weeds and branches here and the lack of people has created favorable conditions for the common hamster. During flowering, hemlocks exude a very unpleasant and irritating smell, so people do not go into

these bushes on the outskirts of the Botanical garden. In addition, this plant is known to have poisonous effect and toxic to both dogs and humans (Kennedy, Grivetti, 1980; Vetter, 2004). It should be noted that we conducted this study before the flowering of this plant.

With the help of live traps, we caught and visually marked 22 (12 males, 10 females) hamsters, some of them we visually tracked in real-time and recorded their movements with a handheld camera (Sony HDR – AS200V (60fps) throughout the night. In addition, we used 5 camera traps (BolyGuard SG2060-K) to capture animal behavior. Camera traps were set on from 19:00 to 06:00 near the active burrows and each night were moved to another location.

As a foundation, we utilized behavioral elements from the papers on the behavior of the common hamster from both the zoo and urban environments (Ziomek et al., 2009; Flamand et al., 2019). All recorded elements are shown in table 1.

Live trapping allowed for the safe capture and marking of hamsters using fur paint to distinguish individuals during the study. Using camera traps, we were able to identify only the marked individuals, but there were instances of trapping unmarked ones, so the sex could not be determined for these individuals using the camera traps. Tracking hamster behavior in real-time and capturing footage with camera traps offered valuable insights into their marking behavior. Throughout the entire study we recorded 4 episodes probably related to the marking (5 min 51 sec), 1 episode of saliva marking and alert pose (26 sec), 1 episode of sex inter-

action (43 sec) out of the total 14 captured behavioral episodes (total duration 23 min 14 sec). Out of the 6 existing video clips, we are certain that the hamsters we marked were present in 4 videos, and they were males. In one video, the animal was unmarked, making it difficult for us to determine the gender of this hamster. In the video depicting sexual behavior, we are certain that there was a male and a female, but the animals were also unmarked.

On the night of April 20, 2021, at 9:01 PM (GMT+3), a male identified as #10 first sniffed the ground and probably began saliva marking. Then, it moved from side to side along a circular axis, leaning on its front paws and making contact with the substrate of the hemlock bushes, probably using its glands for marking. It periodically paused to interrupt its saliva marking for more sniffing. Afterward, it resumed sniffing and then altered its movements. These movements involved a transition between saliva marking and gland marking of bushes. Probably, these movements are necessary for marking with both the flank glands and the midventral gland (video supplement № 1).

On April 21, 2021, at 8:45 PM, in another instance, an unmarked hamster first dug the ground beneath it with its forepaws, assumed an alert pose, and then continued saliva marking and pressing down, possibly marking, with midventral gland (video supplement № 2).

On April 23, 2021, at 8:19 PM, we recorded the male № 8 moving around while sniffing, standing in a wary posture, and then continuing to sniff the hemlock

Table 1. Ethogram with elements we recorded in common hamster behavior (adapted from Ziomek et al., 2009 and Flamand et al., 2019) supplemented with a new hamster marking behavior (*)

Element of behavior	Definition
Horizontal locomotion	Moving, walking, running
Sniffing	Sniffing the area/objects
Saliva marking*	Preserving the smell by raking the ground with his paws
Flank marking	Leaning on its front paws, making compass-like movements, for marking, or pressing its flank glands against solid surfaces
Midventral marking	Presses its midventral gland against surfaces, leaving secretions
Head rearing	Head raised, looking around, sniffing, sometimes also standing erected on hind legs, looking around with only the head over the burrow entrance
Vertical locomotion	Climbing on some object
Displacement grooming	Shortened, single muzzle cleaning
Self grooming	Full body wash or part of its (e.g. muzzle, abdomen, genital area)
Escaping	Runs away from the threat or quickly returns to its burrow
Sexual behavior	When a male engages in sexual intercourse with a female
Threat posture	Stationary posture on all fours with front legs straight, ears and eyes pointing forward

bushes. After that, it started flank marking, leaning on its front paws, rolling over, and interacting with the hemlock bushes (probably marking them), then returned to the burrow. After spending no more than a second there, the hamster climbed back out, continued to interact with the hemlock bushes, sniffed them, swiped from side to side, and hid in the opposite bushes (video supplement № 3).

On the night of 24 April 2021 at 02:10 AM we made a video with a manual camera of male № 6 – the hamster sniffed, assumed an alert pose, then climbed into a rock, standing on its hind paws. After sniffing again, it started displacement grooming. Then, it attempted to get under a stone – the hamster's burrow was located beneath it. The hamster began to move, sniffing as it went. It then turned around, pressed its flank gland against the stone, followed by shaking and scratching the area of flank gland with its hind paw. The hamster sniffed once more, shook again, and pressed its flank gland against the stone once more. Next, the hamster heard a noise and climbed into the stone with its front paws, standing in an alert pose. A cat approaches it, and the hamster noticed, quickly running into its burrow (video supplement № 4). Later that night, at 02:50, using a manual camera, we recorded the same hamster № 6 shaking and scratching its hind paw with its flank gland and pressing its midventral gland against the substrate and fallen branches. Then, it started displacement grooming and disappeared from the scope of view (video supplement № 5).

One the night of 24 April 2021 at 21:12 PM we were able to record the sexual behavior of the common hamster with a manual camera. A male (without №) emerged from the bushes towards the female (№ 5) then started mating. After mating, the female escaped, while the male began groomed itself (video supplement № 6).

The obtained data align well with previous research. We recorded various forms of behavior exhibited by the common hamster in the wild, including sniffing, mating, different types of marking, grooming, and escaping from threats (table 2).

Furthermore, we were able to document different types of marking: by saliva, midventral gland secretion and two different ways of flank marking: typical flank marking in grass and flank marking by pressing gland onto rock. Typical flank marking is considered a common form of marking for number of rodents, with plenty of video footage capturing (additional YouTube links). A scent of secretion allows recognition of reproductive status, sex and enables individual identification (Johnston, 2003). In the modern urban landscape, the common hamster is often found in green islands, botanical gardens, and parks (Čanádý, 2013; Surov et al., 2023). Under these conditions, flank marking is frequently observed in bushes or thickets. However, in the N.I. Bagrov Botanical garden we observed the hamster's marking for stationary substrate, as a stone slab (video supplement № 4), by pressing (almost rubbing)

Table 2. Recorded numbers of behavior elements in all video

Video №	Hamsters sex and №	Behavior element	Number of actions
1	Male № 10	Sniffing	1
		Threat posture	4
		Horizontal locomotion	1
		Flank marking	2
		Saliva marking	2
2	Without №	Head rearing	1
		Sniffing	1
		Saliva marking	2
3	Male № 8	Sniffing	3
		Threat posture	1
		Horizontal locomotion	5
		Flank marking	2
		Escaping	1
4	Male № 6	Sniffing	5
		Threat posture	2
		Vertical locomotion	1
		Head rearing	2
		Displacement grooming	2
		Horizontal locomotion	1
		Flank marking	2
		Escaping	1
5	Male № 6	Midventral marking	1
		Horizontal locomotion	3
		Threat posture	1
		Sniffing	1
6	Male without № and Female № 5	Horizontal locomotion	3
		Sexual behavior	1
		Self grooming	1

its flank glands on. This flank marking has often been documented in laboratory studies. It has been shown that male common hamsters press their flank glands for scent marking when entering a female's home range during her receptiveness (Eibl-Eibesfeldt, 1953). Since our research was conducted at the end of April, during the period of mating of the common hamster, we can assume that flank marking serves a communicative function, likely related to mating. Earlier observations of the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) noted that males scent-marked the walls of the cage during interactions with females (Lipkow, 1954).

It is evident that this marking behavior, when the hamster presses its flank glands, is not suitable for a softer substrate, such as hemlock bushes. If similar actions were performed on bushes, they would be piled up, making it impossible to leave a scent mark because they do not maintain a static state. In this case, another type of flank marking occurs more reasonable when an animal carries out a circular-like movements touching bushes and soft grass by its flanks, as we saw in the videos (video supplements № 1, № 3).

In the city, common hamsters are constantly exposed to elements of the urban environment. Concrete slabs or other integrated objects easily become part of a hamster's home range and serve as objects for scent marking, a common behavior aimed at maximizing detectability by other animals (Gosling, Roberts, 2001). Thus, objects of anthropogenic origin, such as the concrete slab in our video, become suitable substrates for scent marking. We observe a wide range of adaptations in the common hamster to urban existence, particularly evident in the diverse forms of marking behavior that facilitate the maintenance of spatial and social structure.

Moreover, since we found that the majority of burrows are located within trees and hemlock bushes; this observation aligns well with previous findings related to the common hamster's habitat. In a prior study on urban populations, it was discovered that burrows were more frequently situated near trees and bushes rather than in open areas (Katzman et al., 2018). Such location choices can be explained by the protection that vegetation provides against predators and the availability of food near trees and bushes (Flamand et al., 2019). Diet of the *Cricetus cricetus* shifts from crop towards tree products in urban habitats, probably in response to a significant difference in availability (Tissier et al., 2019).

Additionally, we noted that several individuals could share the same burrow. It should be noted that in urban environments with high population density, common hamsters often use the same burrows, although not simultaneously (Feoktistova et al., 2013). In this case, marking frequently visited locations becomes particularly important for maintaining the stability of the social structure.

Our observational findings not only align perfectly with existing data but also add valuable supplementary information. The fact of occurrence of such an unusual form of marking behavior confirms the high plasticity of the common hamster (Surov et al., 2019). Depending on the nature of the vegetation, they can apparently adapt to their environment with the manifestation of specific behavioral patterns, particularly marking behavior, to enhance its efficiency. Thus, the data obtained providing perspective for further research on common hamster behavior in the wild.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to express our sincere gratitude to N.Yu. Feoktistova, A.S. Sayan, E.V. Potashnikova, M.V. Kropotkina, T.N. Karmanova, E-E. A. Fetisova, S.I. Meschersky, P.L. Bogomolov, E.A. Zaitseva, A.Yu. Tzellarius, for their invaluable assistance in collecting the research materials for this paper. Their support and contributions were instrumental in the successful completion of this study. Also we are very much appreciating to administration of Crimean Federal University and personally to Director of N.I. Bagrov Botanical Garden A.I. Repetskaya for great help in arranging the study.

FUNDING

The work has been completed within the framework of the State Assignment IPEE RAS № FFER-2021-0004.

ETHICS APPROVAL AND CONSENT TO PARTICIPATE

All procedures performed on animals were carried out in accordance with EU guidelines for the protection of animals used for scientific purposes (Directive 2010/63/EU) and were approved by the Ethics committee of the A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences (protocol № 45 issued 08.04.2021).

CONFLICT OF INTEREST

The authors of this work declare that they have no conflicts of interest.

REFERENCES

- Arakawa H., Blanchard D.C., Arakawa K., Dunlap C., Blanchard R.J., 2008. Scent marking behavior as an odorant communication in mice // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. V. 32. № 7. P. 1236–1248.
- Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M.J.J., Monecke S., Reiners T.E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J., 2020. *Cricetus cricetus* // The IUCN Red List of Threatened Species. P. 1–15. <https://www.iucnredlist.org/species/5529/111875852>
- Ben-David M., Bowyer R.T., Duffy L.K., Roby D.D., Schell D.M., 1998. Social behavior and ecosystem processes: river otter latrines and nutrient dynamics of terrestrial vegetation // *Ecology*. V. 79. № 7. P. 2567–2571.
- Blundell G.M., Ben-David M., Bowyer R.T., 2002. Sociality in river otters: cooperative foraging or reproductive strategies? // *Behavioral Ecology*. V. 13. № 1. P. 134–141.
- Blundell G.M., Ben-David M., Groves P., Bowyer R.T., Geffen E., 2002a. Characteristics of sex-biased dispersal

- and gene flow in coastal river otters: implications for natural recolonization of extirpated populations // *Molecular Ecology*. V. 11. № 3. P. 289–303.
- Bowyer R.T., Testa J.W., Faro J.B., 1995. Habitat selection and home ranges of river otters in a marine environment: effects of the Exxon Valdez oil spill // *Journal of Mammalogy*. V. 76. № 1. P. 1–11.
- Čanády A., 2013. New site of the European hamster (*Cricetus cricetus*) in the urban environment of Košice city (Slovakia) // *Zoology and Ecology*. V. 23. № 1. P. 61–65.
- Chernova O.F., Khatsaeva R.M., Kupriyanov V.P., Feoktistova N.Y., Surov A.V., 2022. Structural Features of the Skin, Hair, and Specific Skin Glands of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) // *Biology Bulletin*. V. 9. № 9. P. 1352–1365. <https://doi.org/10.1134/S1062359022090096>
- Doty R.L., 2010. The great pheromone myth. The John Hopkins University Press. 306 p.
- Eibl-Eibesfeldt I., 1953. Zur ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. V. 10. № 2. P. 204–254.
- Eichert U., Ziomek J., Melosik I., 2017. The role of olfactory communications in modification of intra-specific aggression in the common hamster (*Cricetus cricetus*) // 24th Annual Meeting of the International Hamster Workgroup, Uglich. P. 31–36.
- Estes R.D., Cumming D.H., Hearn G.W., 1982. New facial glands in domestic pig and warhog // *Journal of Mammalogy*. V. 3. № 4. P. 618–624.
- Feoktistova N.Y., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Bogomolov P.L., Siutz C., Haberl W., Hoffmann I.E., 2013. The common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities // *Zoologica Poloniae*. V. 58. № 3–4. P. 116.
- Ferkin M.H., Lee D.N., Leonard S.T., 2004. The reproductive state of female voles affects their scent marking behavior and the responses of male conspecifics to such marks // *Ethology*. V. 110. № 4. P. 257–272.
- Flamand A., Rebout N., Bordes C., Guineffollau L., Berges M., Ajak F., Siutz C., Millesi E., Weber Odile P., 2019. A study on the behaviour of a population of common hamsters (*Cricetus cricetus*) in urban environment // *PLoS One*. V. 14. № 1. e0225347 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225347>
- Fleming A.S., Tambosso L., 1980. Hormonal and sensory control of scent marking in the desert woodrat (*Neotoma lepida lepida*) // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. V. 94. № 3. P. 564–578.
- Gosling L.M., Roberts S.C., 2001. Scent marking by male mammals: cheat-proof signals to competitors and mates // *Advances in Study of Behavior*. V. 30. P. 169–217. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(01\)80007-3](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(01)80007-3)
- Gromov V.S., 2015. Scent marking in gerbils and its possible functions // *Russian J. Theriol.* V. 14. № 1. P. 113–126.
- Halpin Z.T., 1986. Individual odors among mammals: origins and functions // *Advances in the Study of Behavior*. V. 16. P. 39–70.
- Huck U.W., Lisk R.D., Gore A.C., 1985. Scent marking and mate choice in the golden hamster // *Physiology & behavior*. V. 35. № 3. P. 389–393. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(85\)90314-2](https://doi.org/10.1016/0031-9384(85)90314-2)
- Johnston R.E., 1983. Chemical signals and reproductive behavior // *Pheromones and reproduction in mammals*. V. 1. P. 3–38.
- Johnston R.E., 2003. Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition // *Journal of Mammalogy*. V. 84. № 4. P. 1141–1162.
- Johnston R.E., Derzie A., Chiang G., Jernigan P., Lee H.C., 1993. Individual scent signatures in golden hamsters: evidence for specialization of function // *Animal Behaviour*. V. 45. № 6. P. 1061–1070. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1132>
- Katzman E.A., Zaytseva E.A., Feoktistova N.Yu., Tovpinetz N.N., Bogomolov P.L., Potashnikova E.V., Surov A.V., 2018. Seasonal Changes in Burrowing of the Common Hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the city // *Povolzhskiy Journal of Ecology*. V. 3. P. 251–258.
- Kennedy B.W., Grivetti L.E., 1980. Toxic quail: A cultural-ecological investigation of coturnism // *Ecology of Food and Nutrition*. V. 9. № 1. P. 15–41.
- Kumar S., Prakash I., 1983. Seasonal variation in the dimension of scent-marking gland of three desert rodents and its possible relationship with their reproductive performance // *Proceedings: Animal Sciences*. V. 92. P. 299–304.
- Lipkow J., 1954. Über das Seitenorgan des Goldhamsters (*Mesocricetus auratus auratus* Waterh) // *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. V. 42. № 4. P. 333–372.
- Müller-Schwarze D., Heckman S., 1980. The social role of scent marking in beaver (*Castor canadensis*) // *Journal of Chemical Ecology*. V. 6. P. 81–95.
- Murphy M.R., 1980. Sexual preferences of male hamsters: importance of preweaning and adult experience, vaginal secretion, and olfactory or vomeronasal sensation // *Behavioral and Neural Biology*. V. 30. № 3. P. 323–340.
- Nie Y., Swaisgood R.R., Zhang Z., Hu Y., Ma Y., Wei F., 2012. Giant panda scent-marking strategies in the wild: role of season, sex and marking surface // *Animal Behaviour*. V. 84. № 1. P. 39–44.
- Reasner D.S., Johnston R.E., 1987. Scent marking by male dwarf hamsters (*Phodopus sungorus campbelli*) in response to conspecific odors // *Behavioral and Neural Biology*. V. 48. № 1. P. 43–48.
- Reznik-Schüller H., Reznik G., Mohr U., 1974. The European hamster (*Cricetus cricetus* L.) as an experimental animal: breeding methods and observations of their behaviour in the laboratory // *Zeitschrift für Versuchstierkunde*. V. 16. № 1. P. 48–58.

- Roberts S.C., 2007. Scent marking // Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective. Chicago: University of Chicago Press. P. 255–266.
- Schaffer J., 1940. Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin: Urban, Schwarzenberg. 464 s.
- Schaller G.B., 1985. Giant pandas of Wolong. University of Chicago press. 298 p.
- Sokolov V.E., Vasilieva N.Y., 1993. Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*) behavior in nature supports the “Theory of Signaling Biological Fields” // Doklady Rossiyskoi Akademii Nauk. V. 332. P. 667–670. (In Russ.)
- Sokolov V.E., Chernova O.F., 2001. Kozhnye zhelezy mleko-pitayushchikh (Mammal Skin Glands). Moscow: GEOS. 648 p.
- Soso S.B., Koziel J.A., Johnson A., Lee Y.J., Fairbanks W.S., 2014. Analytical methods for chemical and sensory characterization of scent-markings in large wild mammals: a review // Sensors. V. 14. № 3. P. 4428–4465.
- Staples L.G., McGregor I.S., Apfelbach R., Hunt G.E., 2008. Cat odor, but not trimethylthiazoline (fox odor), activates accessory olfactory and defense-related brain regions in rats // Neuroscience. V. 151. № 4. P. 937–947.
- Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monnecke S., 2016. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* // Endangered species research. V. 31. P. 119–145. <https://doi.org/10.3354/esr00749>
- Surov A.V., Zaytseva E.A., Kuptsov A.V., Katzman E.A., Bogomolov P.L., Sayan A.S., Potashnikova E.V., Topinets N.N., Kuznetsova E.V., Tselarius A.Y., Feoktistova N.Y., 2019. Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment // Integr. Zool. V. 14. № 4. P. 383–395.
- Surov A.V., Karmanova T.N., Zaitseva E.A., Katsman E.A., Feoktistova N.Y., 2023. From an Agrophile to a Synurbist: Settlement of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*) into an Urban Environment // Biology Bulletin. V. 50. № 9. P. 2517–2527.
- Tissier M.L., Marchandean S., Hahold C., Handrich Y., Eidenschenck J., Kourky C., 2019. Weeds as a predominant food source: a review of the diet of common hamsters *Cricetus cricetus* in farmlands and urban habitats // Mammal Review. V. 49. № 2. P. 152–170.
- Vetter J., 2004. Poison hemlock (*Conium maculatum* L.) // Food and Chemical Toxicology. V. 42. № 9. P. 1373–1382.
- Vohralik V., 1974. Biology of the reproduction of the common hamster, *Cricetus cricetus* (L.) // Vestn. Cesk. Spol. Zool. V. 38. P. 228–240.
- Vrtiš V., 1930. Glandular organ on the flanks of the hamster, *Cricetus cricetus* (L.) // Biologické Spisy. Brunn: Vysoká škola veterinární. V. 9. P. 13–14. (In Czech)
- Vrtiš V., 1930a. Über die sogenannten Seit drüsen der Wasserratte (*Arvicola*) und des Hamsters (*Cricetus*) // Arch. Zool. Ital. V. 16. P. 790–796.
- Wolff J.O., 2003. Laboratory studies with rodents: facts or artifacts? // Bioscience. V. 53. № 4. P. 421–427. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0421:LSWRFO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0421:LSWRFO]2.0.CO;2)
- Wynne-Edwards K.E., Surov A.V., Telitzina A.Y., 1992. Field studies of chemical signalling: direct observations of dwarf hamsters (*Phodopus*) in Soviet Asia // Chemical Signals in Vertebrates. V. 6. P. 485–491.
- Ziomek J., 2011. The common hamster *Cricetus cricetus* (L.) in the mosaic of arable fields of southern Poland. Space use, activity and behavioural patterns. [In Polish with English summary] Wyd. Biol. UAM w Poznaniu, Biologica Silesiae, Wrocław.
- Ziomek J., Zgrabczyńska E., Poradzisz A., 2009. The behaviour of the common hamster (*Cricetus cricetus*) under zoo conditions // Der Zoologische Garten. V. 78. № 4. P. 221–231.
- Zuri I., Gazit I., Terkel J., 1997. Effect of scent marking in delaying territorial invasion in the blind mole-rat *Spalax ehrenbergi* // Behaviour. V. 134. № 11–12. P. 867–880.

Video supplements

- №1. (20.04.21 at 21:01) Male flank marking
- №2. (21.04.21 at 20:45) Saliva marking
- №3. (23.04.21 at 20:19) A hamster flank marks near the burrow
- №4. (24.04.21 at 02:10) Male #6 flank marking and escaping near the stone
- №5. (24.04.21 at 02:50) Male #6 marking substrate using its midventral gland
- №6. Sexual behavior of the common hamster

Supplement video files link

https://drive.google.com/drive/folders/1Sz8netwH-T0LldrHUIXWjnWuqq1URkO3?usp=drive_link

Additional YouTube links

(Video materials from other authors)

- 1) <https://www.youtube.com/watch?v=5YVeHOodFbM> (7:00–7:11) (A fragment of the film — Expeditionen ins Tierreich) Director: Gunther Josef Goldman
- 2) <https://www.youtube.com/watch?v=3lvYi4H1lTA> (0:47–1:02) (Author: David Cebulla)
- 3) HYPERLINK “<https://eur01.safelinks.protection.outlook.com/?url=https%3A%2F%2Fwww.youtube.com%2Fwatch%3Fv%3Dkze6e9NA-oQ&data=05%7C02%7Cjoanna.ziomek%40amu.edu.pl%7C91c8f4f4a69548cfd91608dc22336d47%7C73689ee1b42f4e25a5f666d1f29bc092%7C0%7C0%7C638422851471241337%7CUnknown%7CTWFpbGZsb3d8eyJWIjoiMC4wLjAwMDAiLCJQIjoiV2luMzIiLCJBTiI6IklhaWwiLCJXVCi6Ij0%3D%7C0%7C7C%7C&sdata=GXypF05%2FBldUvqwAqnU-u2HTSa4CNTqjr%2BuLrg70E3dw%3D&reserved=0>” <https://www.youtube.com/watch?v=kze6e9NA-oQ> (Full video) (Author: Urszula Eichert)

**РАЗЛИЧНЫЕ ТИПЫ МАРКИРОВОЧНОГО ПОВЕДЕНИЯ,
НАБЛЮДАЕМЫЕ В ПРИРОДЕ В СЕЗОН РАЗМНОЖЕНИЯ
У ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS*,
CRICETIDAE, RODENTIA)**

В. П. Куприянов^{1, *}, А. В. Суров^{1, **}

¹*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,*

Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

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

***e-mail: surov@sevin.ru*

С помощью фотоловушек и ручных видеокамер регистрировали маркировочное поведение обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в Ботаническом саду им. Н.И. Багрова (Симферополь, Крым). Описаны разнообразные формы маркировки: с помощью боковых желёз (в частности, циркулеподобные движения в траве и потирания боковыми железами о камень), маркировка средне-брюшной железой и др. Разнообразие форм маркировочного поведения обыкновенного хомяка на разном субстрате может способствовать более эффективному использованию пахучих меток в поддержании социальной структуры вида, что особенно важно при высокой плотности популяций в условиях городской среды.

Ключевые слова: половое поведение, маркировочное поведение, боковые железы, средне-брюшная железа, городская среда

GENETIC VARIATION AND TAXONOMIC STATUS OF DAHL'S JIRD (*MERIONES DAHLI*, RODENTIA, MURIDAE)¹

© 2024 O. G. Nanova^{a,*}, V. S. Lebedev^a, E. N. Solovyeva^a, A. A. Lisenkova^b, V. Yu. Bogatyreva^a,
E. D. Zemlemerova^c, V. A. Matrosova^d

^aZoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

^bDepartment of Vertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

^cSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119081 Russia

^dDepartment of Structural and Functional Genomics, Engelhardt Institute of Molecular
Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: nanovaolgag@gmail.com

Received November 11, 2023

Revised November 28, 2023

Accepted December 11, 2023

Dahl's jird, *Meriones dahli*, is a critically endangered species restricted to a small area in central Transcaucasia. The phylogenetic position of Dahl's jird within the Midday jird species complex was assessed based on the DNA of museum material. Both mitochondrial and nuclear gene sequences were employed. Dahl's jird has been found to be a sister group close to *M. penicilliger*, which is distributed in Turan. This result suggests the existence of a late Middle Pleistocene dispersal corridor for psammophilic species that is known to have connected the Transcaucasian and Transcaspian regions.

Keywords: cryptic species, Central Asia, Transcaucasia, species complex, Gerbillinae

DOI: 10.31857/S0044513424030116, **EDN:** VNRIJD

The Dahl's jird (*Meriones dahli* Shidlovsky 1962) is a narrow endemic of the Ararat Plain where it inhabits relict sands in Armenia, Nakhichevan, and Northeastern Turkey. The historic range of the Dahl's jird was divided into several isolated patches and covered less than 300 ha in the 1960s (Bulut, 2022; Sahakyan et al., 2009). However, Sahakyan et al. (2009) report finding no specimens during an intensive study in Armenia in 2006–2007. Thus, *M. dahli* is now considered critically endangered or extinct in Armenia due to anthropogenic habitat destruction (Sahakyan et al., 2009; Wilson et al., 2017; Dando, 2021).

The Dahl's jird belongs to the species complex of the Midday jird, which also includes several Central Asian species (Heptner, 1968; Nanova, 2014; Nanova et al., 2020): the northern *M. meridianus* Pallas 1773 (distribution from the North Caucasus through North Kazakhstan to Dzungar Basin), the southern *M. penicilliger* Heptner 1933 (Karakum, Kyzylkum, and Southeast Kazakhstan), and the eastern *M. psammophilus* Milne-Edwards 1871 (most East Central Asian deserts) (Fig. 1). The Dahl's jird was first described as the subspecies *M. meridianus dahli*

by Shidlovsky (1962) from Sadarak steppe in Armenia on the basis of external body traits, such as coat color and hind foot length. It has dark and brightly colored fur on the back, from brownish-ocher to brownish-ash, light abdomen, and black tail brush. Later, Dyatlov and Avanyan (1987) elevated the Dahl's jird to a full species rank based on hybridization experiments and the physiological traits associated with plague resistance. The karyotype of Dahl's jird was described by Korobitsyna (1969), highlighting the specific features of its Y-chromosome morphology.

According to the study of craniometric variation within the Midday jird superspecies complex (Nanova, 2014), cranial morphology of the Dahl's jird is similar to that of the nominative Midday Jird species *M. meridianus*.

Recently, the first genetic data on the Dahl's jird for several specimens from Turkey (Bulut, Karacan, 2021) were published, including sequences of one mitochondrial and one nuclear gene (*cytb* and *IRBP*, respectively). The phylogenetic analysis confirmed that the Dahl's jird belongs to the species complex of the Midday jird, and its authors suggested to treat the Dahl's jird as a subspecies, *M. meridianus dahli*. However, that study did not discuss the relationships among the genetic lineages (species) within the Midday jird species complex.

¹ Supplementary material (online resource 1, 2, 3) to the article are located at the link <https://doi.org/10.31857/S0044513424030116>

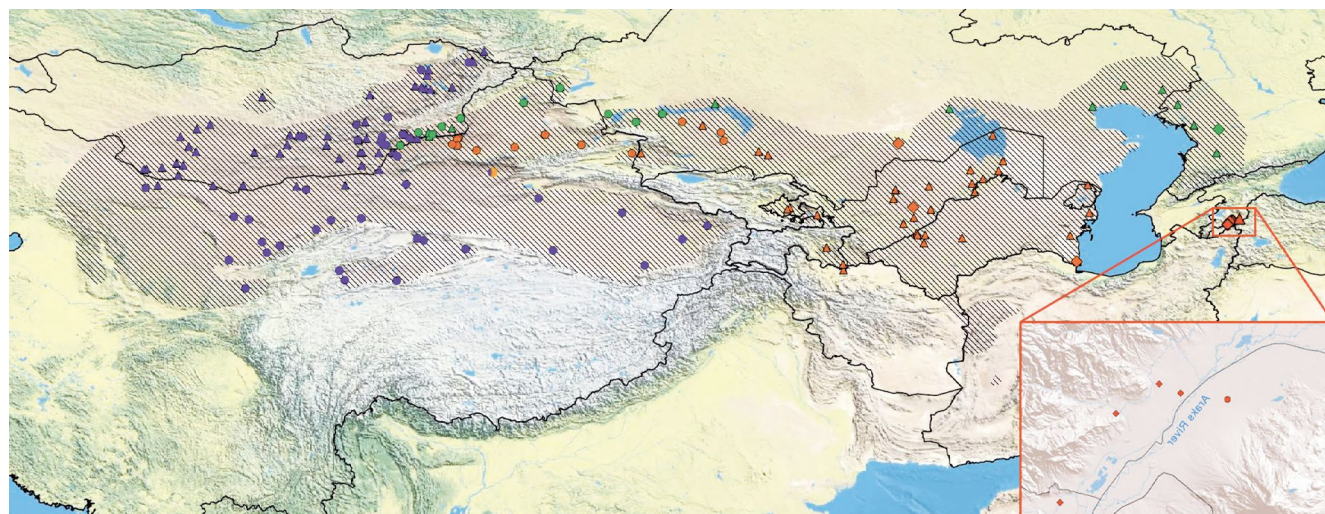


Fig. 1. Map showing distribution of taxa belonging to *Meriones meridianus* species complex. Green — *M. meridianus*, orange — *M. pennicilliger*, blue — *M. psammophilus*, red — *M. dahli*, triangle — morphological data (Nanova, 2014), circle — previous genetic data, diamond — original genetic data. Hatched area — approximate range of species complex. Red frame shows a more detailed distribution map of *M. dahli* specimens.

Thus, genetic, morphological, caryological, and hybridological data provide controversial results. In the present study, we attempt to resolve the existing taxonomic issues in the Midday jird species complex using phylogenetic analyses of extended genetic data. Here we try to elucidate relationships between Dahl's jird and *M. meridianus*, *M. penicilliger*, and *M. psammophilus*.

MATERIALS AND METHODS

DNA Extraction, Amplification, and Sequencing

The original sample set of *M. dahli* used in the current study included nine specimens collected in 1958–1967 in Armenia and Nakhichevan (Azerbaijan) and stored in the collection of the Section of Mammalogy of the Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University (ZMMU) (table 1).

Small pieces of dried skin (approximately 2×2 mm) from the rostrum or ventral region were used for DNA extraction. To avoid contamination, we conducted extraction and amplification of DNA from the museum specimens in the ZMMU Cabinet of Historical DNA, equipped exclusively for procedures with museum DNA specimens, where no previous analysis on fresh tissues had been performed. We utilized a protocol with the QIAamp DNA MiniKit (Qiagen, Germany), modified to include an overnight lysis step at 56°C and longer incubation with EB buffer (5 min) during the purification step. In addition, in the present study we obtained genetic data for two *M. meridianus* specimens and three *M. penicilliger* specimens collected in recent years (table). Molecular procedures using DNA extracted from the fresh tissues were performed as in Nanova et al. (2020).

We amplified the mitochondrial cytochrome *b* gene (*cytb*) and fragments of two nuclear genes: exon 1 of the interphotoreceptor binding protein gene (IRBP, partial exon 1) and exon 11 of the breast cancer type 1 susceptibility protein gene (BRCA1, partial exon 11). In the museum specimens, the DNA was highly degraded; thus, only short fragments (~ 200 – 400 bp) were obtained using a combination of internal primers designed for this study (Online Resource 1, Table S1). The PCR program for amplification of short fragments included an initial denaturation at 95°C for 3 min, 45 cycles of 30 s at 95°C , 30 s at the annealing temperature (Online Resource 1, Table S2), and 30 s at 72°C , followed by a final extension at 72°C for 6 min. All stages of the extraction and PCR processes included a negative control.

PCR products were separated in 1.5% agarose gel stained with ethidium bromide, visualized in UV light, sliced, and purified using a GeneJET Gel Extraction Kit (ThermoFisher Scientific, United States), according to the manufacturer's instructions to remove primer dimers and potential non-specific products. The nucleotide sequences were determined using an ABI PRISM 3500xL automatic sequencer with BigDye Terminator Chemistry v. 3.1 (Applied Biosystems, United States) at the Genome Center for Collective Use of the Research Centre for Medical Genetics using PCR primers (Online Resource 1, Table S1).

In total, we obtained sequences of partial or complete *cytb* and partial IRBP for nine specimens of *M. dahli* and partial BRCA1 for four of those specimens. The dataset also contained GenBank sequences originating from the Turkish population of the Dahl's jird examined previously by Bulut and Karacan (2021).

Table 1. *Meriones* samples sequenced for this study

<i>Meriones</i> species	Locality	Latitude	Longitude	Specimen code	cytb accession number	BRCA1 accession number	IRBP accession number
<i>M. dahl</i>	Armenia: Ararat prov., Araks valley, S of Artashat	39.9392	44.5442	A-S85717-1967	OL448963	n/a	OL448973
<i>M. dahl</i>	Armenia: Ararat prov., Araks valley, S of Artashat	39.9392	44.5442	A-S85719-1967	OL448964	OL355119	OL448974
<i>M. dahl</i>	Armenia: Ararat prov., Araks valley, near Aygezard (Anastasavan)	39.9586	44.6034	A-S159307-1967	OL448965	n/a	OL448975
<i>M. dahl</i>	Armenia: Ararat prov., Araks valley, S of Artashat	39.9586	44.6034	A-S85701-1967	OL448966	n/a	OL448976
<i>M. dahl</i>	Armenia: Ararat prov., Araks valley, S of Artashat	39.9586	44.6034a	A-S85672-1967	OL448967	OL355120	OL448977
<i>M. dahl</i>	Armenia: Ararat prov., Araks valley, Vedi dis.	39.8962	44.7222	A-S77293-1958	OL448968	OL355121	OL448978
<i>M. dahl</i>	Armenia: Ararat prov., Araks valley, Vedi dis.	39.8962	44.7222	A-S77296-1958	OL448969	n/a	OL448979
<i>M. dahl</i>	Azerbaijan: Nakhchivan, Sadarak	39.7083	44.8761	Az-S77235-1963	OL448970	n/a	OL448980
<i>M. dahl</i>	Azerbaijan: Nakhchivan, Sadarak	39.7083	44.8761	Az-S77236-1963	OL448971	OL355122	OL448981
<i>M. penicilliger</i>	Uzbekistan: Bukhara reg., S slope of Kuldjuktan mnts.	40.7505	63.8294	Uz-S198857-2017	OL448958	n/a	n/a
<i>M. penicilliger</i>	Kazakhstan: Kyzylorda reg., 10 km W of Inkardarya	44.6005	64.7227	K-S202747-2019	OL448959	n/a	n/a
<i>M. penicilliger</i>	Turkmenistan: Balkan prov., near Esenguly (Gasan-Kuli)	37.4736	53.9740	Turkm-S52295-1941	OL448960	n/a	n/a
<i>M. meridianus</i>	Russia: Kalmykia, near Komsomolskii	45.3872	45.9968	Kalm-35	OL448961	n/a	n/a
<i>M. meridianus</i>	Russia: Kalmykia, near Khulkhuta	46.3081	46.3883	Kalm-200	OL448962	OL355118	OL448972

Notes. Specimen name is coded in the following format: country (K – Kazakhstan, Uz – Uzbekistan, Turkm – Turkmenistan, Kalm – Kalmykia, A – Armenia, Az – Azerbaijan) – museum (or field) number – collection year. For historical specimens, a close approximation of the geographical coordinates is given.

(three *cytb* haplotypes and four IRBP sequences). We also included in the analysis multiple sequences of other taxa from the Midday jird species complex, in particular 28 sequences of *M. meridianus* (26 from GenBank and two sequenced de novo), 36 sequences of *M. psammophilus* (all from GenBank), and 16 sequences of *M. penicilliger* (13 from GenBank and three sequenced de novo) (table; Online Resource 2, Table S3).

All sequences were assembled in SeqMan (DNASTAR, Lasergene, United States) and the alignments were built in BioEdit v. 7.0.4.1 (Hall, 1999). The sequences obtained in this study were deposited in GenBank (see table).

Phylogenetic Analyses of Mitochondrial Data

Phylogenetic trees were reconstructed under maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI) criteria. The alignment consisted of 92 sequences of gerbils belonging to the Midday Jird species complex. Nucleotide sequences from *Meriones unguiculatus* and *M. libycus* were used as outgroups. The ML reconstructions were performed in IQTree version 1.6 (Nguyen et al., 2015). The ModelFinder routine (Kalyanamoorthy et al., 2017) was used to identify the optimum partitioning scheme and best-fit substitution models for each subset under the Bayesian information criterion (see Online Resource 3 for the command lines used). Clade stability was estimated using Ultrafast Bootstrap (Minh et al., 2013) with 10 000 replicates.

Bayesian tree reconstruction was conducted in BEAST version 1.10 (Drummond et al., 2012) under a strict clock. Substitution models and partitioning scheme were set as in the ML analysis. Birth-death prior on tree shape was employed. The tree was calibrated using a prior distribution on the *cytb* clock rate (log-normal, mean = 0.1, standard deviation = 0.023), which corresponds to the posterior distribution generated in our previous analysis of phylogenetic relationships in the Midday jird species complex (Nanova et al., 2020). Chain and burn-in lengths were set at 30,000,000 and 3,000,000 generations, respectively. Convergence diagnostics were performed using Tracer version 1.7. Nucleotide diversity was estimated in Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

Nuclear Data Analyses

To examine the relationships among nuclear gene variants, we reconstructed median-joining networks (MJ) using PopART v.1.7 (Leigh, Bryant, 2015; <https://popart.maths.otago.ac.nz>). Prior to the analyses, sequences with heterozygous positions were manually phased using a parsimony approach (minimizing the total number of observed haplotypes) as suggested by Clark (1990). Alongside the sequences obtained de novo, the alignment contained sequences of *M. meridianus*, *M. psammophilus*, and *M. penicilliger*, the

haplotypic phase in which was inferred using PHASE algorithm in our previous study (Nanova et al., 2020). With the IRBP data, networks were reconstructed based on either a shorter alignment containing sequences from museum specimens or a longer alignment containing GenBank sequence of *M. dahli* from Turkey.

RESULTS

Mitochondrial Data

Phylogenetic relationships among the *cytb* haplotypes are illustrated in Fig. 2 (*cytb_tree*). In the ML tree, all sequences of *M. dahli* form a compact highly supported cluster with π (nucleotide diversity) estimated at 0.0004. For comparison, nucleotide diversity in regional populations of *M. meridianus*, *M. penicilliger*, and *M. psammophilus* is noticeably higher, ranging from 0.001 to 0.005 (median 0.004). Five of eight Dahl's jird specimens with complete *cytb* sequences have identical haplotypes. Two other haplotypes differ from the most common variant by single transitions at the third codon positions. The *M. dahli* cluster is placed with high support as the sister group to the lineage comprising all sequences of *M. penicilliger* from West Central Asia. The latter includes haplotypes from southern Dzungar Basin, East Kazakhstan, and also newly obtained sequences from Southwestern Turkmenistan and Kyzylkum desert. The p -distance between the *M. dahli* and *M. penicilliger* clusters is ~3.2%, which is significantly lower than the p -distance between *M. dahli* + *M. penicilliger* and *M. meridianus* + *M. psammophilus* (~9.8%) or between the latter two lineages (~7.6%). It should be noted that the sequences of midday jirds from Kalmykia, which represent populations geographically most proximal to *M. dahli* range, definitely belong to the *M. meridianus* lineage. The topology of the Bayesian ultrametric tree reconstructed in BEAST is concordant with the ML tree. The divergence time between *M. dahli* and *M. penicilliger* was estimated at ~205 kya (95% HPD = 103–316 kya). However, we suggest that this result should be treated with caution, as it may be an overestimate due to the rate decay phenomenon (Ho et al., 2005).

Nuclear Data

The data on the short fragment of the IRBP gene (159 bp) shows that majority of *M. dahli* specimens (five of nine) were homozygous for the allele diagnostic of *M. penicilliger* (Fig 3a). At the same time, three specimens were heterozygous for the penicilliger-like and meridianus-like alleles, the latter being most common variant found across both *M. meridianus* and *M. psammophilus*. Finally, one specimen was homozygous for the meridianus-like allele. The four longer (954 bp) sequences from Turkey can be interpreted as a homozygote for the meridianus-like allele, a homozygote for the penicilliger-like allele, and two

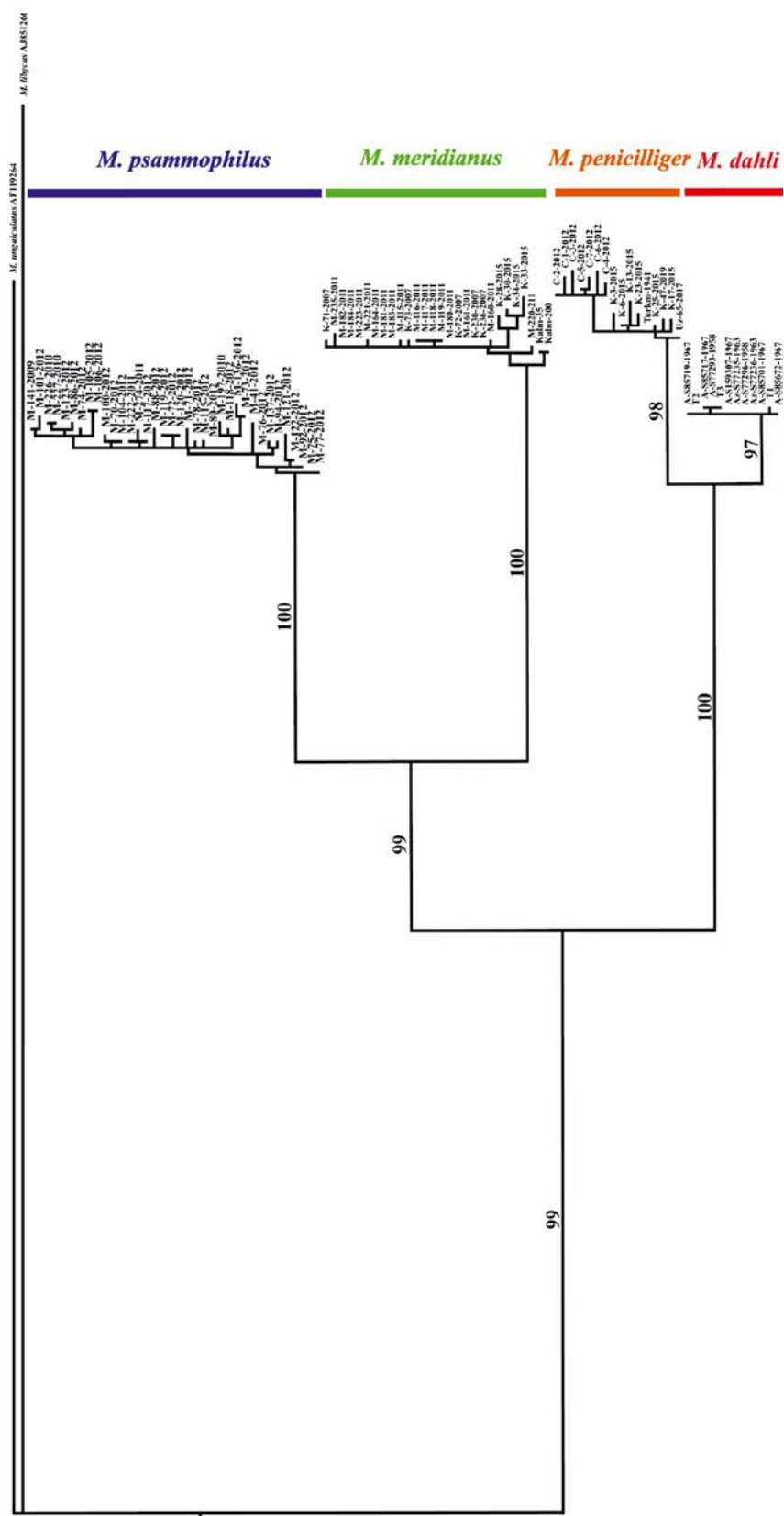


Fig. 2. Maximum likelihood tree reconstructing phylogenetic relationships among *cytb* haplotypes in the *M. meridianus* complex. For color codes, see Fig. 1.

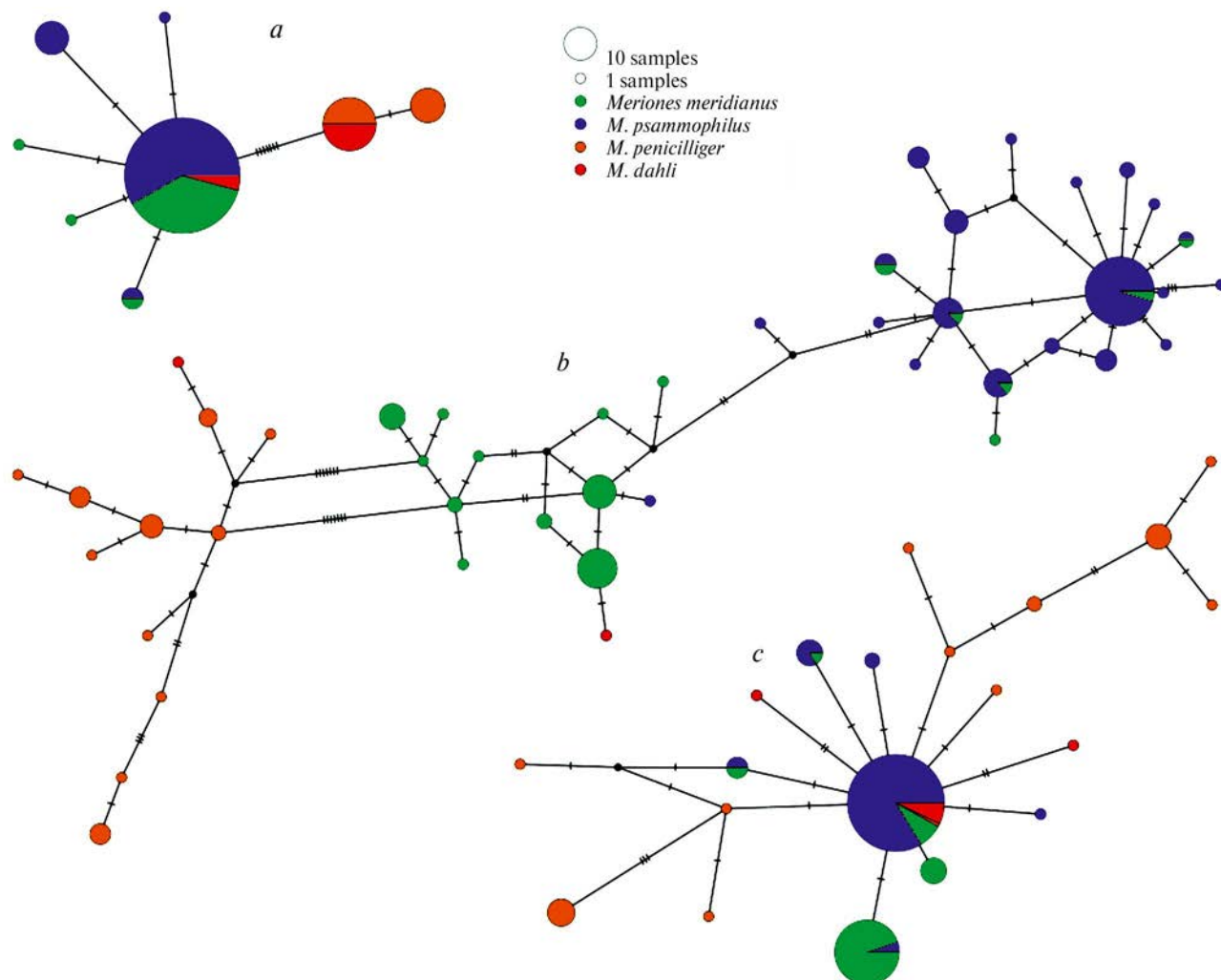


Fig. 3. Median-joining network reconstructions in PopART of relationships among nuclear gene alleles: *a* – short fragment of IRBP gene from museum specimens, *b* – longer fragment of IRBP gene using longer sequences of *M. dahli* specimens from Turkey (Bulut, Karacan, 2021), *c* – short fragment of BRCA1 gene. Circle size corresponds to the number of samples, color denotes the species (see scale and color reference in the legend). Number of streaks on branches marks mutational steps between nodes.

heterozygotes. The position of the *M. dahli* sequences in the MJ network reconstructed for the longer fragment is consistent with the reconstruction for the shorter fragment (Fig 3*b*).

The results on the short fragment of BRCA1 (355 bp) are less clear (Fig 3*c*). Two of the four *M. dahli* sequences are homozygous for the allele occurring in the most of *M. meridianus* and *M. psammophilus* but found also in one *M. penicilliger*. The same allele is present in the other two *M. dahli*, however, in combination with some unique alleles. Thus, the results for the BRCA1 gene should be regarded as indeterminate.

DISCUSSION

The genetic data analysis from both current and previous (Bulut, Karacan, 2021) studies shows that Dahl's jird

individuals from Armenia, Azerbaijan, and Turkey are genetically homogeneous, thus suggesting that animals from all studied localities may have belonged to a single population, despite separation of the Turkish segment by the Aras River. The species is now passing through a severe bottleneck accompanied by range fragmentation, which is illustrated by its likely extinction in Armenia in the most recent past (Sahakyan et al., 2009).

Affiliation of the Dahl's jird with the Midday jird complex is strongly supported by genetic (Bulut, Karacan, 2021; current study), morphological (Nanova, 2014), and physiological (Dyatlov, Avanyan, 1987) data. However, the fact that the Dahl's jird is a close relative of *M. penicilliger* is rather unexpected. The latter taxon is distributed exclusively in the West Central Asian deserts such as Karakum, Qyzylkum, and Saryesik-Atyrau (Heptner, 1968; Pavlinov et al., 1990; Nanova

et al., 2020). The range of *M. dahli* is separated from most proximal populations of *M. penicilliger* by more than 800 kilometers. At the same time, the molecular pattern does not agree with morphological data (Nanova, 2014) that suggests that the Dahl's jird is close to the nominative species *M. meridianus* and in particular, to its western subspecies *M. m. nogaiaorum*, distributed in the North Caucasus (minimum distance to *M. dahli* is approximately 400 km). Nonetheless, our mitochondrial data robustly support the close relationship between the Dahl's jird and *M. penicilliger*, while the available nuclear data are consistent with this pattern. The genetic distance (cytb *p*-distance = 3.2%) between these two clades can correspond to either close sister species or intraspecific lineages, the latter interpretation being more probable (Baker, Bradley, 2006).

The most interesting question that arises from the genetic data is how the distribution pattern observed in *M. dahli*–*M. penicilliger* could have evolved. A plausible scenario would imply an episode of colonization of Transcaucasia from Turan by the ancestor of *M. dahli* in the late Middle Pleistocene. West Central Asia in general, and Turan in particular, is a major center of diversity of arid fauna (Heptner, 1945) that harbors a plethora of specialized psammophiles. In contrast, the latter category is poorly represented among vertebrates of Transcaucasian deserts. The most likely colonization route is through Iran; however, the exact position of dispersal pathways suitable for psammophile species and the climatic conditions at that time remain unclear. One may hypothesize, even, that the dispersal corridor emerged during a regression along the Caspian Sea shore. It should be emphasized that no range disjunction comparable to that in *M. dahli*–*M. penicilliger* is found in the West Central Asian terrestrial psammophile tetrapods (mammals and reptiles) such as jerboas (*Paradipus*, *Eremodipus*, and *Dipus*), ground squirrels (*Spermophilopsis leptodactylus* and *Spermophilus fulvus*), piebald shrew (*Diplomesodon*), toad-head agamas *Phrynocephalus mystaceus* and *Ph. interscapularis*, racerunners *Eremias grammica* and *E. lineolata*, fringe-toed gecko *Crossobamon eversmanni*, or sand boas (*Eryx* spp.) (Bannikov et al., 1971; Gromov, Erbajeva, 1995; Ananjeva et al., 2006; Zaitsev et al., 1995). To some extent, this pattern can be attributed to relative paucity of Transcaucasian psammophile fauna. Instead, a disjunct distribution is observed in the Strauch's racerunner *Eremias strauchi* Kessler 1878 (Hosseini Yousefkhani et al., 2016), which is, however, not a psammophile but a sclerophile. Its nominative subspecies inhabits Transcaucasia and adjacent regions of East Turkey and Northwest Iran, while *E. s. kopetdaghica* occurs in Northeast Iran and Turkmenistan, the two subspecies being separated by a gap in North Iran. High level of divergence between these taxa suggests that this dichotomy is significantly older than the *M. penicilliger* / *M. dahli* split, and thus corresponds to a different biogeographic event.

The presence of two divergent alleles (penicilliger-like and meridianus-like) in the IRBP gene of *M. dahli* can be attributed to an episode of hybridization between the Dahl's jird and *M. meridianus*, which may have dispersed from the Northern Caucasus deserts. However, this hypothesis should be tested with more loci. Dyatlov and Avanyan (1987) used two subspecies *M. m. meridianus* and *M. m. nogaiaorum* in their experiments on hybridization between the Dahl's jird and the Midday jird. The results of this study indicated a significant reduction of fertility in the mixed pairs.

A previous craniometric study showed that the Midday jird complex includes three large clusters corresponding to *M. meridianus*, *M. penicilliger*, and *M. psammophilus*. These three species are all well distinguishable by skull measurements in contrast to *M. dahli*, which falls into the *M. meridianus* cluster (Nanova, 2014). The reason for the discordance between genetic and cranial morphometric data remains to be clarified. In theory, it can be explained by the retention of the plesiomorphic cranial shape in both *M. dahli* and *M. m. nogaiaorum* or, alternatively, by adaptive convergence of skull morphology between these two westernmost forms of the Midday Jird complex. A correlation between habitat aridity and adaptive changes of several cranial traits was previously shown by Alhajeri and Steppan (2018). Finally, morphological similarity can be partly attributed to the consequences of the hypothetical hybridization with *M. meridianus*.

CONCLUSION

The Dahl's jird is genetically homogeneous throughout its narrow range. The genetic data indicate its close relationship with Turanian *M. penicilliger*, the divergence level is consistent with the subspecies rank for the Dahl's jird. Most probably, the current distribution range of the Dahl's jird in Transcaucasia evolved as a result of colonization from Turan via Iran, followed by range fragmentation. Based on limited nuclear data, one may hypothesize a gene flow event from North Caucasian *M. meridianus* into the Dahl's jird, which should be tested using a multilocus approach.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to G.I. Shenbrot for the valuable information on the distribution of animals, to Şafak Bulut and Gül Olgun Karacan for the data on the Turkish population of the Dahl's jird, and to A.V. Tchabovsky for kindly providing specimens from Kalmykia. We thank the anonymous reviewers for their insightful comments.

FUNDING

This study was supported by the Russian Science Foundation (project No. 21-14-00007).

COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

No live animals were used in this work, the research is based on legal museum material.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no conflicts of interest.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

Online Resource 1 consists of Tables S1 and S2, which both accompany the subsection “Extraction, Amplification, and Sequencing” in the Materials and Methods section of the main text and describe the primers used in the present study. Table S1 lists all primers with the respective marker genes, sequences, and sources. Table S2 provides information on the pairwise primer combinations, as well as corresponding annealing temperatures and lengths (bp) of the target fragments of the genes used in the study.

Online Resource 2 is Table S3, which provides additional information referenced in the “Phylogenetic Analyses of Mitochondrial Data” subsection of the Materials and Methods section; it contains specimen codes (or in some cases haplotypes) with corresponding geographical localities and country of origin, species identification, GenBank accession numbers for the relevant sequences, and the references.

Online Resource 3 provides the command lines used for the ML reconstructions performed in IQTree version 1.6 (Nguyen et al., 2015) with application of ModelFinder routine (Kalyaanamoorthy et al., 2017) used to search for the optimum partitioning scheme and best-fit substitution models for each subset under the Bayesian information criterion.

REFERENCES

- Alhajeri B.H., Stepan S.J.*, 2018. A phylogenetic test of adaptation to deserts and aridity in skull and dental morphology across rodents // *Journal of Mammalogy*. V. 99. № 5. P. 1197–1216. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy099>
- Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov I.S., Barabanov A.V.*, 2006. An Atlas of the Reptiles of North Eurasia. Taxonomic Diversity, Distribution, Conservation Status // *Pensoft Series Faunistica*. V. 47. P. 1–250.
- Baker R.J., Bradley R.D.*, 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept // *Journal of Mammalogy*. V. 87. № 4. P. 643–662. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-F-038R2.1>
- Bannikov A.G., Darevsky I.S., Rustamov A.K.*, 1971. *Zemnovodnye i presmykayushchiesya SSSR (Amphibians and Reptiles of the USSR)*. Moscow: Mysl'. 304 p.
- Bulut Ş., Karacan G.O.*, 2021. Taxonomic status of Dahl's Jird, *Meriones dahli*, as inferred from cytochrome *b* and IRBP gene sequences (Mammalia: Rodentia) // *Zoology in the Middle East*. V. 67. № 4. P. 283–289. <https://doi.org/10.1080/09397140.2021.1992835>
- Bulut Ş.*, 2022. The present status, distribution, demography, and diet of the Dahl's Jird // *Brazilian Journal of Biology*. V. 82. P. e237849. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.237849>
- Clark A.G.*, 1990. Inference of haplotypes from PCR-amplified samples of diploid populations // *Molecular Biology and Evolution*. V. 7. № 2. P. 111–122. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040591>
- Dando T.* *Meriones dahli*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T13162A22433617 [Electronic resource]. Access: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T13162A22433617.en>. Accessed October 17, 2023.
- Drummond A.J., Suchard M.A., Xie D., Rambaut A.*, 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 // *Molecular Biology and Evolution*. V. 29. № 8. P. 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>
- Dyatlov A.I., Avanyan L.A.*, 1987. Substantiation of the species rank for two subspecies of jirds (*Meriones*, Cricetidae, Rodentia) // *Russian Journal of Zoology*. V. 66. P. 1069–1074.
- Excoffier L., Lischer H.E.*, 2010. Arlequin suite ver. 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Molecular Ecology Resources*. V. 10. № 3. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Gromov I.M., Erbajeva M.A.*, 1995. *Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nyh territorii. Zaitseobraznye i gryzuny (Mammals of the Fauna of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents) // Opredeliteli po faune Rossii (Identification Guide to the Fauna of Russia)*. № 167. St. Petersburg: Zoological Institute of Russian Academy of Sciences. 520 p.
- Hall T.A.*, 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic acids symposium series*. V. 41. № 41. P. 95–98.
- Heptner V.G.*, 1945. Desert-steppe fauna of Palearctic and centers of its formation // *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. V. 50. P. 17–38.
- Heptner V.G.*, 1968. Some theoretical aspects of conceptions of subspecies, subspecies' traits and borders of range by the example of geographical variability of two palearctic mammal species // *Proceedings of Zoological Museum MSU*. V. 10. P. 3–36.
- Ho S.Y., Phillips M.J., Cooper A., Drummond A.J.*, 2005. Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times // *Molecular Biology and Evolution*. V. 22. № 7. P. 1561–1568. <https://doi.org/10.1093/molbev/msi145>
- Hosseini Yousefkhani S.S., Rastegar-Pouyani E., Aliabadian M.*, 2016. Ecological niche differentiation and taxonomic distinction between *Eremias strauchi strauchi* and *Eremias strauchi kopetdaghica* (Squamata: Lacertidae) on the Iranian Plateau based on ecological niche modeling // *Italian Journal of Zoology*. V. 83. № 3. P. 408–416. <https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1209581>
- Korobitsyna K.V.*, 1969. Vnutrividovaya izmenchivost' hromosom nekotorykh peschanok (*Meriones*, Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia), (Intraspecific variability of

- chromosomes of some species of gerbils (*Meriones*, Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia)) // *Mlekopitayushchie: evolutsiya, kariologiya, sistematika, faunistika: materialy ko II-omu Vses. soveshch. po mlekopitayushchim* (Mammals: Evolution, Karyology, Taxonomy, Fauna: Materials for the II All-Union Mammology Confer.), Novosibirsk. P. 117–120.
- Kalyanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K., Von Haeseler A., Jermiin L.S., 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // *Nature Methods*. V. 14. № 6. P. 587–589.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
- Leigh J.W., Bryant D., 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 6. № 9. P. 1110–1116.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Minh B.Q., Nguyen M.A.T., Von Haeseler A., 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // *Molecular Biology and Evolution*. V. 30. № 5. P. 1188–1195.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>
- Nanova O., 2014. Geographical variation in the cranial measurements of the midday jird *Meriones meridianus* (Rodentia: Muridae) and its taxonomic implications // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 52. № 1. P. 75–85.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12032>
- Nanova O.G., Lebedev V.S., Matrosova V.A., Adiya Y., Undrakhbayar E., Surov A.V., Shenbrot G.I., 2020. Phylogeography, phylogeny, and taxonomical revision of the Midday jird (*Meriones meridianus*) species complex from Dzhungaria // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 58. № 4. P. 1335–1358.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12372>
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., Von Haeseler A., Minh B.Q., 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Molecular Biology and Evolution*. V. 32. № 1. P. 268–74.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Pavlinov I. Ya., 1990. Kladisticheskiy analiz (metodologicheskieskie problemy) (Cladistic Analysis (Methodological Problems)). Moscow: Moscow Univ. Publ. 160 p.
- Sahakyan L.V., Fayvush G.M., Kalashian M.Y., 2009. The current status of Dahl's jird (*Meriones dahli* Shidlovski, 1962) // *Status and Protection of Globally Threatened Species in the Caucasus*. Zazanashvili N. and Mallon D., Eds. Tbilisi: CEPF, WWF, Contour Ltd. P. 111–116.
- Shidlovsky M.V., 1962. Opredelitel' gryzunov Zakavkaz'ya (Key to Rodents of the Transcaucasus), 2nd ed. Tbilisi: Metznireba. 195 p.
- Wilson D.E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. (eds), 2017. Handbook of the Mammals of the World. VI. 7. Rodents II. Barcelona: Lynx Edicions. 1008 p.
- Zaitsev M.V., Voita L.L., Sheftel B.I., 1995. Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nyh territorii. Nasekomoyadnye (The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lipotyphlans) // *Opredeliteli po faune Rossii* (Identification Guide to the Fauna of Russia). № 178. St. Petersburg: Zoological Institute of Russian Academy of Sciences. 390 p.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ПЕСЧАНКИ ДАЛЯ (*MERIONES DAHLI*, RODENTIA, MURIDAE)

О. Г. Нанова^{1,*}, В. С. Лебедев¹, Е. Н. Соловьева¹, А. А. Лисенкова², В. Ю. Богатырева¹,
Е. Д. Землемерова³, В. А. Матросова⁴

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, 125009 Россия

²Кафедра зоологии позвоночных, Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

³Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

⁴Лаборатория структурно-функциональной геномики, Институт молекулярной биологии имени В.А. Энгельгардта Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

*e-mail: nanovaolg@gmail.com

Песчанка Даля (*Meriones dahli*) — вид, находящийся под угрозой исчезновения и обитающий на небольшой территории в центральном Закавказье. Филогенетическое положение песчанки Даля в пределах видового комплекса полуденных песчанок оценено с помощью анализа музейной ДНК. Исследовались последовательности как митохондриальных, так и ядерных генов. Мы обнаружили, что песчанка Даля является близкой сестринской группой к *M. penicilliger*, распространенной в Туране. Результат позволяет предположить существование в конце среднего плейстоцена коридора расселения псаммофильных видов, который соединял Закавказье и Закаспий.

Ключевые слова: криптический вид, Центральная Азия, Закавказье, комплекс видов, Gerbillinae

ПРЕНАТАЛЬНЫЙ РОСТ И РАЗВИТИЕ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (*ARVICOLA AMPHIBIUS*, RODENTIA, ARVICOLINAE)

© 2024 г. Г. Г. Назарова^а, *, Л. П. Проскурняк^а

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

*e-mail: galinanazarova@mail.ru

Поступила в редакцию 24.11.2023 г.

После доработки 20.01.2024 г.

Принята к публикации 23.01.2024 г.

Выяснены особенности пренатального роста и развития водяной полевки. Имплантация эмбрионов происходит на 5-й день беременности. Дано описание морфологических признаков эмбрионального развития на разных сроках беременности и найдены уравнения роста массы и длины тела постимплантационных эмбрионов. Результаты множественного регрессионного анализа показали, что масса эмбрионов, при учете влияния возраста беременности, отрицательно связана с плодовитостью самок. Результаты работы дополняют имеющиеся сведения литературы о биологии развития млекопитающих и могут быть полезны для установления эквивалентных стадий эмбрионального развития у разных видов при проведении сравнительных исследований. Морфологические признаки развития и уравнения эмбрионального роста могут быть использованы для определения срока беременности, календарных сроков начала и окончания периода размножения в природных популяциях.

Ключевые слова: *Arvicola amphibius*, эмбрион, масса, длина, признаки развития, возраст беременности

DOI: 10.31857/S0044513424030124, **EDN:** VBSNCG

Пренатальный рост и развитие влияют на исход беременности и благополучие потомства после рождения. Выяснение видоспецифических закономерностей пренатального роста важно для решения теоретических и методических задач эмбриологии, физиологии, эволюционной и популяционной экологии. С использованием сведений о пренатальном росте млекопитающих показано, например, что межвидовые различия скорости старения, оцениваемой по возрастному увеличению уровня смертности, положительно связаны со скоростью пренатального и постнатального роста (Ricklefs, 2010). Информация о росте и развитии эмбрионов необходима для определения сроков начала и окончания сезона размножения в природных популяциях (Тупикова, Медведева, 1956).

Таблицы нормального эмбрионального развития составлены для лабораторных мышей, крыс, кроликов (Дыбан и др., 1975), оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus*) (Davis, Keisler, 2016), рыжей полевки (*Myodes glareolus*) (Ozdzeński, Mystkowska, 1976), степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) (Тупикова, Медведева, 1956). Постимплантационное развитие и рост водяной полевки, широко используемого объекта популяционных и лабораторных исследований, не изучены, что определило цель данного исследования: описать морфологические

характеристики эмбрионов на разных сроках беременности и найти уравнения роста их линейных и весовых размеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на водяных полевках лабораторной колонии Института систематики и экологии животных СО РАН. Колония основана в 1984 г. животными, отловленными в Убинском р-не Новосибирской обл., и с тех пор регулярно пополняется дикими особями для поддержания генетической гетерогенности.

Животных содержали при естественном световом режиме, температуре 18–22 °С, свободном доступе к воде и корму (распаренная зерновая смесь, овощи, проростки злаков, свежая трава). У самок, содержащихся в паре с самцом, ежедневно (с 9:00 до 11:00 ч) исследовали вагинальные мазки на наличие сперматозоидов или вагинальной пробки для определения даты копуляции. Наступление беременности подтверждали анализом цитологического состава вагинальных мазков, взятых через 1–3 дня после спаривания. По нашим наблюдениям, у беременных самок клеточный состав мазка резко изменяется после спаривания и представлен преимущественно лейкоцитами. Сперматозоиды через сутки после спаривания не выявляются.

Дополнительным и достаточно надежным критерием наступления беременности служит увеличение массы тела самки через 5 дней после спаривания. При выполнении этих условий и для удобства сравнения с другими видами (Ozdzeński, Mystkowska, 1976, 1976a) день обнаружения сперматозоидов или вагинальной пробки, свидетельствующих о прошедшей копуляции, считали первым днем беременности. У всех самок беременность была первой в репродуктивном сезоне и не совмещалась с лактацией. Возраст самок составлял 1–2 года.

Эвтаназию проводили путем декапитации. Извлечение эмбрионов из матки на ранней постимплантационной стадии развития выполняли по методике (Udan, Dickinson, 2010). Для описания морфологических признаков использованы 147 эмбрионов от 26 самок на 8–19-й день беременности и 13 эмбрионов от двух самок на 6-й или 7-й день беременности. Также было исследовано 5 самок без видимых мест имплантации на 4–5-й день беременности. С помощью шприца, заполненного средой 199, промывали рога матки под микроскопом МБС-10 ($\times 28$) и определяли наличие доимплантационных эмбрионов. У самок оценивали число желтых тел беременности, мест имплантации и число живых эмбрионов. Массу и длину эмбрионов оценивали, начиная с 8-го дня беременности. Измерение массы ($n = 114$) и длины эмбрионов ($n = 117$) проведено у 21 и 23 беременных самок соответственно. Для определения массы эмбрионов использовали весы VIBRA серии HT.HTR (наименьший предел взвешивания 0.01 г, точность измерения 0.001 г). Длину эмбрионов измеряли от темени до низа туловища (рис. 1), используя программное обеспечение к цифровой камере к микроскопу *Watec*.

Для представителей семейства полевоцых характерна индуцированная овуляция. Образование зрелых фолликулов происходит в течение 6–24 часов после спаривания (Roberts et al., 1999). По этой причине развитие эмбрионов одного помета гетерохронно, и установление срока беременности следует производить после обследования всех эмбрионов беременной самки (Ozdzeński, Mystkowska, 1976).

Для нахождения уравнений роста применяли регрессионный анализ, при этом в качестве зависимой переменной использовали среднюю массу и длину эмбрионов в помете. Выбор уравнения роста (степенная или полиномиальная функция) основывался на наибольшей величине коэффициента детерминации. Для установления влияния пренатальной величины помета на рост средней массы и средней длины эмбрионов применяли множественный регрессионный анализ. В качестве независимых переменных использовали число живых эмбрионов и возраст беремен-

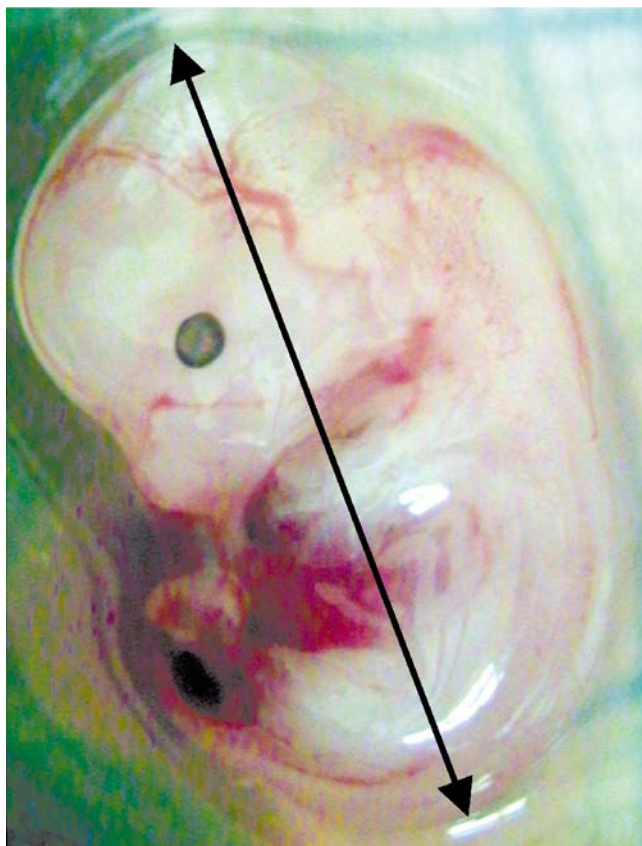


Рис. 1. Эмбрион водяной полевки (*Arvicola amphibius*), возраст 14 дней. Измерение длины.

ности. Поскольку зависимость между размерными характеристиками эмбрионов и возрастом беременности нелинейна, перед применением множественного регрессионного анализа выполнили логарифмическое преобразование массы, длины эмбрионов и возраста беременности. Статистическую обработку данных выполняли в программе Statistica 6.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Желтые тела беременности имели розовато-коричневый цвет и размер около 1.5 мм (рис. 2a).

Среднее число желтых тел составляло 6.43 ± 0.22 . Среднее число мест имплантаций 5.65 ± 0.28 . Среднее число живых эмбрионов 5.43 ± 0.25 . Доимплантационная смертность (разность между числом желтых тел и числом мест имплантаций, деленная на число желтых тел) составила $12.2 \pm 2.7\%$. Постимплантационная смертность (отношение числа погибших эмбрионов к числу мест имплантации) $2.7 \pm 1.6\%$.

На 4-й день беременности эмбрионы пяти исследованных самок находились в рогах матки на



Рис. 2. Желтые тела беременности (а), матка на 4-й день беременности (б), матка на 6-й день беременности (в).

стадии морулы или бластоцисты, а матка была сильно набухшей (рис. 2б). Места имплантации в матке обнаруживались только на 5–6-й день беременности и выглядели как небольшие вздутия (рис. 2в). На 7-й день беременности места имплантации имели отчетливую округлую форму в виде “бусин”. Быстрый рост эмбрионов сопровождался изменением формы имплантационных вздутий. На 14-е сутки они становилась овальными, и эмбрионы с плацентами просвечивали через стенку матки. Сведения о морфологических изменениях эмбрионов на разных сроках беременности приведены в табл. 1.

В табл. 2 указаны признаки развития, позволяющие достаточно точно устанавливать возраст эмбрионов.

Между средней массой эмбрионов (г) и их возрастом (дни) обнаружена криволинейная зависимость ($R^2 = 0.9526$), наиболее точно описываемая степенной функцией:

$$\text{Масса} = 2 \times 10^{-10} \times \text{возраст}^{8.0696}$$

Возраст эмбрионов на основании известной массы можно определить с помощью обратной функции (рис. 3):

$$\text{Возраст} = 16.252 \times \text{масса}^{0.118}$$

Зависимость средней длины эмбрионов (мм) от возраста (дни) подчиняется квадратичной функции ($R^2 = 0.978$):

$$\text{Длина} = 0.1475 \times \text{возраст}^2 - 1.5828 \times \text{возраст} + 6.2338$$

Соответственно, возраст эмбрионов по известной длине можно определить с помощью обратной функции (рис. 4):

$$\text{Возраст} = -0.0087 \times \text{длина}^2 + 0.6564 \times \text{длина} + 6.883$$

Как показали результаты множественного регрессионного анализа ($R^2 = 0.9641$, $p < 0.001$), средняя масса эмбрионов зависит от возраста беременности ($\beta = 7.67 \pm 0.35$, $p < 0.001$) и величины помета ($\beta = -0.18 \pm 0.07$, $p < 0.05$).

Уравнение роста эмбрионов с учетом влияния величины помета имеет вид:

$$\text{Масса} = e^{7.6740 \times \ln(\text{возраст}) - 0.1798 \times N - 20.339},$$

где N — число эмбрионов.

Достоверное влияние величины помета на длину эмбрионов не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Получены новые сведения о постимплантационном развитии и росте эмбрионов водяной полевки. Имплантация эмбрионов в матку происходит на 5-й день беременности, в такие же сроки, как и у луговой полевки (Roberts et al., 1999), рыжей полевки (Ozdzeński, Mystkowska, 1976, 1976a), домовый мыши и норвежской крысы (Дыбан и др., 1975). Длительность беременности и возрастная последовательность стадий морфологического развития водяной полевки соответствуют таковым домовый мыши (Дыбан и др., 1975) и рыжей полевки (Ozdzeński, Mystkowska, 1976, 1976a).

Более 100 лет назад Sansom (1922) исследовал периимплантационное развитие водяной полевки и происхождение гигантских клеток в местах имплантации, используя беременных самок из природной популяции. Результаты его работы показали, что оплодотворение осуществляется в капсуле яйцевода, а первое деление — в матке. Дробление асинхронное. Во время первых дроблений размер

Таблица 1. Морфологические характеристики эмбрионов на разных сроках беременности

Признак	День беременности												
	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Тело эмбриона изогнуто дорсальной поверхностью внутрь	+												
Эмбрион принимает форму, характерную для большинства эмбрионов млекопитающих		+											
Места имплантации округлой формы	+	+	+	+	+	+							
13–21 сомит		+											
Жаберные дуги		+	+	+									
Глазные пузырьки		+	+										
Слуховые пузырьки		+	+	+									
Появляется ушная раковина					+								
Пигмент сетчатки слабо выражен			+	+									
Пигмент сетчатки выражен отчетливо				+	+	+	+	+					
Кончик хвоста достает до головы				+	+	+							
Зачатки передних конечностей в виде небольших вздутий на уровне 8–12 сомитов			+										
Зачатки задних конечностей в виде небольших вздутий на уровне 23–28 сомитов				+									
Пальцевая пластинка теряет признаки округлости, контур становится угловатым				+	+								
Расхождение пальцев передних конечностей					+	+	+	+	+	+			
Расхождение пальцев задних конечностей						+	+	+	+	+			
Сосуды головы					+	+	+	+	+	+			
Хорошо определяется пол								+	+	+	+	+	
Заметны зачатки вибрисс							+	+	+	+	+	+	
Веки открыты				+	+	+	+	+					
Веки частично закрывают глаза							+	+	+	+			
Веки полностью закрывают глаза									+	+	+	+	
Волосяные фолликулы распространены по всему телу										+	+	+	
Подошвенные бугорки										+	+	+	
Видны когти								+	+	+	+	+	
Пигмент на голове и спине											+	+	
Складки на коже											+	+	
Вторичное слияние пальцев											+	+	

эмбрионов существенно не изменяется. Средний размер двухклеточного эмбриона 57 мкм, восьмиклеточного – 64, двенадцатиклеточного – 65 мкм. Размер бластоцисты 75 мкм, внутренней клеточной массы – 45 мкм, толщина zona pellucida – 3 мкм. Зрелая плацента дискоидальная, гемохориально-го типа. Что касается гигантских клеток в местах имплантации, то другие авторы позже установили их эмбриональное происхождение и назвали гигантскими клетками трофобласта. Эти клетки полиплоидны, обладают фагоцитарной способностью и характеризуются высокой экспрессией

плацентарного лактогена (Favaron, Carter, 2023). Клетки трофобласта, непосредственно взаимодействуя с маткой, участвуют в имплантации и дают начало тканям плаценты.

Согласно нашим данным, у водяной полевки, как других плацентарных млекопитающих, увеличение массы эмбрионов в течение беременности подчиняется степенной функции (Ricklefs, 2010). Прижизненное изучение возрастных изменений линейных размеров эмбрионов мыши с использованием ультразвуковых методов показало, что

Таблица 2. Морфологические признаки возраста эмбрионов

Возраст, день	Признаки
8	Тело эмбриона полукругло изогнуто дорсальной поверхностью внутрь
9	Дорсальная поверхность выгнута; эмбрион принимает форму, характерную для большинства эмбрионов млекопитающих
10	13–21 сомит; зачатки передних конечностей на уровне 8–12 сомитов; глазной и слуховой пузырьки
11	Более 21 сомита; пигментированная кайма глаза слабо выражена; зачатки задних конечностей на уровне 23–28 сомитов
12	Заметен хрусталик глаза; пигментированная кайма глаза; сосуды головы; кончик хвоста достает головы
13	Над слуховым отверстием выступает зачаток ушной раковины; пальцевая пластинка теряет признаки округлости, ее контур становится угловатым; пальцевые лучи на передних и задних конечностях
14	Расхождение пальцев передних и конечностей; зачатки вибрисс; ушная раковина закрывает слуховое отверстие
15	Хорошо определяется пол; поверхностные вены; расхождение пальцев задних конечностей
16	Видны когти; веки частично закрывают глаза
17	Подошвенные бугорки; волосяные фолликулы
18	Веки полностью закрывают глаза; складки на коже; волосяные фолликулы распространены по всему телу
19	Вторичное слияние пальцев; кожа спины и головы пигментирована

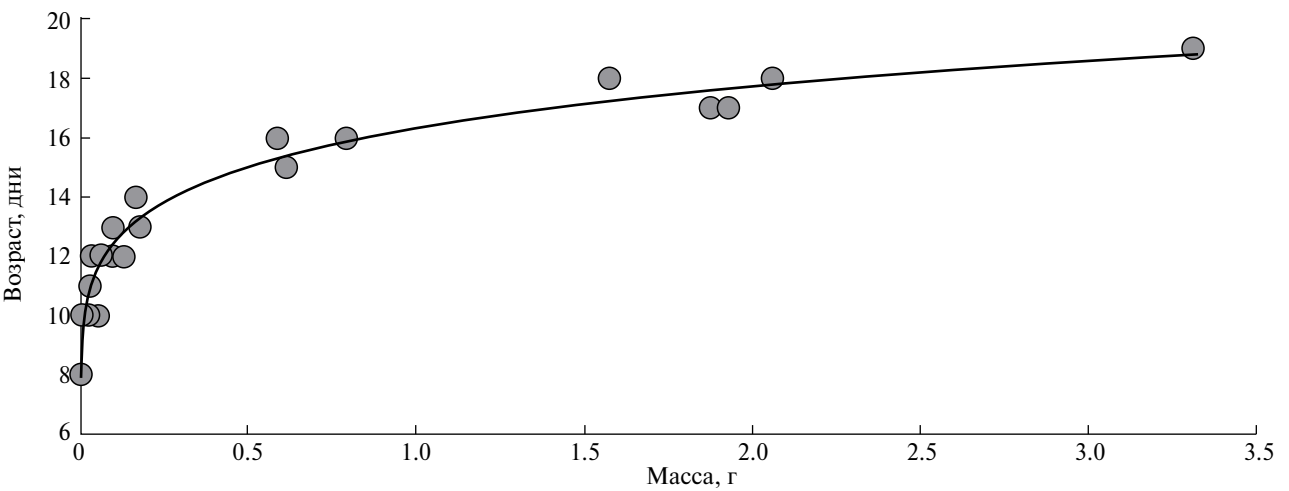


Рис 3. Зависимость между возрастом и массой эмбрионов.

зависимость длины эмбрионов от возраста наиболее точно описывается квадратичной функцией (Mu et al., 2008). Наши данные о функциональной зависимости линейных размеров эмбрионов водяной полевки от возраста беременности согласуются с соответствующими данными, полученными для мыши.

На массу эмбрионов отрицательно влияет величина помета. Негативное влияние величины помета на пренатальный рост отмечали и другие исследователи (*Mus musculus*: Ishikawa et al, 2006; *Ovis aries*: Freetly, Leymaster, 2004). Снижение массы эмбрионов с увеличением величины помета свидетельствует о неспособности маточно-плацентарного

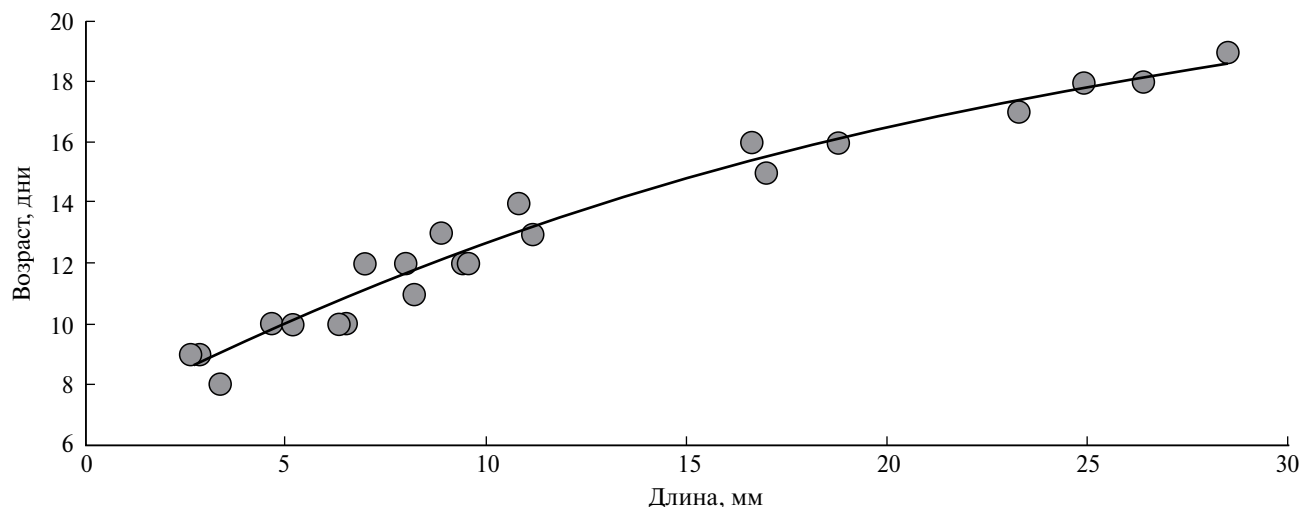


Рис 4. Зависимость между возрастом и длиной эмбрионов.

комплекса полностью поддерживать рост эмбрионов при высокой плодовитости (Fowden et al., 2006). У овец снижение массы эмбрионов при многоплодной беременности связано со снижением общего белка в организме и массы мышц (McCoard et al., 2000). Включение величины помета в регрессионную модель увеличило ее предсказательность на 1%. Длина эмбрионов не зависит от их числа в матке и является лучшим предиктором продолжительности беременности водяных полевок, чем масса эмбрионов.

Результаты работы дополняют имеющиеся сведения литературы о закономерностях эмбрионального развития млекопитающих и важны для планирования экспериментальных исследований на водяной полевке. Установление стадий эмбрионального развития по морфологическим признакам необходимо для проведения сравнительных исследований на млекопитающих. Признаки развития и уравнения эмбрионального роста могут быть использованы для определения возраста беременности и календарных сроков начала и окончания периода размножения в природных популяциях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность М.Г. Орловой и Т.Е. Савченко за помощь в проведении исследований и рецензентов за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа проводилась в рамках проекта Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2021–2025 гг. (проект № FWGS-2021-0003).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работа проводилась с соблюдением правил проведения научных исследований, утвержденных комиссией по этике Института систематики и экологии животных СО РАН (протокол № 2021-03 от 28.04.2021 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дыбан А.П., Пучков В.Ф., Баранов В.С., Самошкина Н.А., Чеботарь Н.А., 1975. Лабораторные млекопитающие: мышь *Mus musculus*, крыса *Rattus norvegicus*, кролик *Oryctolagus cuniculus*, хомячок *Cricetus griseus* // Объекты биологии развития. Под ред. Детлаф Т.А. М.: Наука. С. 505–566.
- Тупикова Н.В., Медведева И.М., 1956. Определение возраста эмбрионов как один из методов изучения размножения грызунов // Зоологический журнал. Т. 35. Вып. 10. С. 1574–1582.
- Davis S.W., Keisler J.L., 2016. Embryonic development of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus* // PLoS ONE. V. 11. № 3. e0150598
- Ishikawa H., Seki R., Yokonishi S., Yamauchi T., Yokoyama K., 2006. Relationship between fetal weight, placental growth and litter size in mice from mid- to late-gestation // Reprod. Toxicol. V. 21. № 3. P. 267–270.
- Favaron P.O., Carter A.M., 2023. The trophoblast giant cells of cricetid rodents // Front. in Cell Dev. Biol. V. 10. 1097854.

- Freetly H.C., Leymaster K.A., 2004. Relationship between litter birth weight and litter size in six breeds of sheep // J. Anim. Sci. V. 82. № 2. P. 612–618.
- Fowden A.L., Ward J.W., Wooding F.P., Forhead A.J., Constancia M., 2006. Programming placental nutrient transport capacity // J. Physiol. V. 572. Pt 1. P. 5–15.
- McCoard S.A., McNabb W.C., Peterson S.W., McCutcheon S.N., Harris P.M., 2000. Muscle growth, cell number, type and morphometry in single and twin fetal lambs during mid to late gestation // Reproduction, Fertility and Development. V. 12. P. 319–327.
- Mu J., Slevin J.C., Qu D., McCormick S., Adamson S.L., 2008. In vivo quantification of embryonic and placental growth during gestation in mice using micro-ultrasound // Reprod. Biol. Endocrinol. V. 6. P. 34.
- Ozdzeński W., Mystkowska E.T., 1976. Stages of pregnancy of the bank vole // Acta Theriol (Warsz). V. 21. P. 279–286.
- Ozdzeński W., Mystkowska E.T., 1976a. Implantation and early postimplantation development of the bank vole *Clethrionomys glareolus*, Schreber // J. Embryol. Exp. Morphol. V. 35. № 3. P. 535–543.
- Ricklefs R.E., 2010. Embryo growth rates in birds and mammals // Functional Ecology. V. 24. № 3. P. 588–596.
- Roberts R.L., Wolf K.N., Sprangel M.E., Rall W.F., Wildt D.E., 1999. Prolonged mating in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) increases likelihood of ovulation and embryo number // Biol. Reprod. V. 60. № 3. P. 756–762.
- Sansom G.S., 1922. Early development and placentation in *Arvicola (Microtus) amphibius*, with special reference to the origin of placental giant cells // J. Anat. V. 56. Pt 3–4. P. 333–365.
- Udan R.S., Dickinson M.E., 2010. Imaging mouse embryonic development // Methods Enzymol. V. 476. P. 329–349.

PRENATAL GROWTH AND DEVELOPMENT OF THE WATER VOLE, *ARVICOLA AMPHIBIUS* (RODENTIA, ARVICOLINAE)

G. G. Nazarova¹*, L. P. Proskurnyak¹

¹Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia

*e-mail: galinanazarova@mail.ru

The morphological and morphometric characteristics of water vole embryos are studied. Embryo implantation occurs on the 5th day of pregnancy. A description of the morphological features of embryonic development at different stages of pregnancy is given, with equations for embryo body weight and length revealed. The results of multiple regression analysis show that embryo weight, when considering the influence of gestational age, is negatively related to the number of live embryos. Our results complement the existing literature on the biology of mammalian development and may be useful for establishing equivalent stages of embryonic development in different species when conducting comparative studies. Morphological features of development and the embryonic growth equations can be used to determine the age of pregnancy and the calendar dates of the beginning and end of the breeding season in natural populations.

Keywords: *Arvicola amphibius*, embryo, weight, length, signs of development, gestational age