

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 6

Июнь 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 6, 2023

Гельминтофауна моевок (<i>Rissa tridactyla</i> , Laridae, Charadriiformes) северной части Карского моря <i>В. В. Куклин, М. М. Куклина, А. В. Ежов</i>	623
Биоразнообразие и распространение скорпионов и сольпуг (Arachnida, Scorpiones, Solifugae) в Восточном Закавказье <i>Н. Э. Новрузов</i>	631
Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 15. Триба Paragryllini из Панамы <i>А. В. Горохов</i>	643
Новые данные о фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) юга Дальнего Востока России <i>П. В. Романцов</i>	657
Литоральная ихтиофауна острова Матуа (Курильские острова) <i>М. Ю. Железняк</i>	675
Возрастная структура, рост и размножение полосатого гологлаза (<i>Ablepharus bivittatus</i> , Reptilia, Scincidae) в Талышских горах (провинция Ардебиль, Иран) <i>А. А. Кидов, Т. Э. Кондратова, Р. А. Иволга, С. М. Ляпков</i>	681
Современные находки обыкновенного ежа (<i>Erinaceus europaeus</i> , Erinaceidae, Eulipotyphla) на юго-востоке Фенноскандии <i>В. В. Белкин, Ф. В. Фёдоров, В. А. Илюха, П. А. Футоран</i>	688
Выращивание детенышей грызунов в приемных семьях своего и других видов млекопитающих: выживание и причины смертности <i>В. В. Стрельцов, М. В. Некрасова, А. Н. Мальцев, А. А. Петрин, Е. В. Котенкова</i>	700

Contents

Volume 102, No 6, 2023

Helminth Fauna of Black-Legged Kittiwakes (<i>Rissa tridactyla</i> , Laridae, Charadriiformes) in the Northern Part of Kara Sea <i>V. V. Kuklin, M. M. Kuklina, A. V. Ezhov</i>	623
The Diversity and Distribution of Scorpions and Solifugids (Arachnida, Scorpiones, Solifugae) in Eastern Transcaucasia <i>N. E. Novruzov</i>	631
New or Little-Known Crickets of the Subfamily Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 15. The tribe Paragryllini from Panama <i>A. V. Gorokhov</i>	643
New Data on the Fauna of Leaf-Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) from the South of the Russian Far East <i>P. V. Romantsov</i>	657
Littoral Ichthyofauna of Matua Island, Kuril Islands <i>M. Yu. Zheleznyak</i>	675
Age Structure, Growth and Reproduction of the Two-Streaked Snake-Eyed Skink (<i>Ablepharus bivittatus</i> , Reptilia, Scincidae) in the Talysh Mountains (Ardabil Province, Iran) <i>A. A. Kidov, T. E. Kondratova, R. A. Ivolga, S. M. Lyapkov</i>	681
Modern Records of the European Hedgehog (<i>Erinaceus europaeus</i> , Erinaceidae, Eulipotyphla) in Southeastern Fennoscandia <i>V. V. Belkin, F. V. Fyodorov, V. A. Ilyukha, P. A. Futoran</i>	688
Rearing Rodent Pups in Foster Families of Their Own or Another Mammal Species: Survival and the Causes of Mortality <i>V. V. Streltsov, M. V. Nekrasova, A. N. Maltsev, A. A. Petrin, E. V. Kotenkova</i>	700

УДК 576.895.1:598.2

ГЕЛЬМИНТОФАУНА МОЕВОК (*RISSA TRIDACTYLA*, LARIDAE, CHARADRIIFORMES) СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ

© 2023 г. В. В. Куклин^a, *, М. М. Куклина^a, А. В. Ежов^a

^aМурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

Поступила в редакцию 01.12.2022 г.

После доработки 21.01.2023 г.

Принята к публикации 07.02.2023 г.

Представлены результаты изучения видового состава и оценка современного состояния гельминтофауны моевок (10 взрослых птиц и 10 птенцов) в северной части Карского моря (архипелаг Северная Земля и о-в Визе). По итогам обследования у моевок обнаружено 8 видов паразитических червей (1 вид трематод, 4 вида цестод и 3 вида нематод). Отмечено наличие 5 общих видов в гельминтофауне моевок Карского моря и северной части Новой Земли, обусловленное сходством кормового спектра птиц в этих районах. Впервые у морских птиц в высоких широтах Арктики зарегистрированы трематоды рода *Diplostomum* и нематоды *Parascaris adunca*. По итогам сравнительного анализа паразитофауны молодых и взрослых моевок установлены различия в зараженности птиц цестодами семейств *Dilepididae* (преобладают у половозрелых особей) и *Tetrabothriidae* (доминируют у птенцов). В качестве основных причин выявленных особенностей заражения птиц в северной части Карского моря выделены кормовые предпочтения, распределение очагов инвазии и влияние абиотических факторов (прежде всего распределения вод материкового стока).

Ключевые слова: морские птицы, паразитические черви, Карское море, жизненные циклы

DOI: 10.31857/S0044513423050082, **EDN:** RKEXUY

Оценка паразитологической ситуации в арктических и субарктических морях в последние годы приобретает все большую актуальность. Флуктуации климатических условий в высоких широтах часто приводят к неожиданным и трудно предсказуемым изменениям в видовом составе и распределении биоты, функционировании трофических сетей, структуре пелагических и прибрежных сообществ (Fossheim et al., 2015; Kortsch et al., 2015; Dalpadado et al., 2020). Важными индикаторами экологических связей и общего состояния среды являются паразитические организмы со сложными жизненными циклами, которые быстро реагируют на динамику самых различных факторов (биоразнообразие, численность хозяев, абиотические условия, антропогенный пресс и др.) (Marcogliese, 2008; Galaktionov, 2017). Поэтому изучение гельминтофауны высших звеньев пищевых пирамид в морских биоценозах Арктики позволяет получить важную информацию о состоянии экосистем, а также оценить реакцию животных на изменение условий обитания.

В силу географического положения и уникального океанографического режима особый интерес для паразитологических исследований представляет Карское море. Ввиду суровых климатических условий и труднодоступности материала гельминтофауна большинства позвоночных жи-

вотных в Карском море еще не изучена или изучена фрагментарно. Сведения по паразитам рыб приведены в работах Исайчикова (1928), Кутиковой (1950), а также Карасева и Шульмана (2018). Зараженности белух нематодами рода *Anisakis* посвящена публикация Медведева (1972). Наконец, в южной части Карского моря изучена гельминтофауна нескольких видов морских птиц (Куклин, Куклина, 2013; Куклин, 2018). При этом крупные колонии морских птиц расположены в северной части Карского моря – в частности, на архипелаге Северная Земля и на о-ве Визе (Гаврило, 2016; Мизин, 2018; de Korte et al., 1995). Одним из массовых видов является моевка (*Rissa tridactyla*) – удобный вид-индикатор для паразитологического анализа (Куклин, 2013).

Цель настоящего исследования – определение видового состава и оценка современного состояния гельминтофауны моевок в северной части Карского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в августе 2019 г. в гнездовой колонии на мысе Оловянный (о-в Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля) (78°56' N, 99°59' E) в ходе комплексной экспеди-

ции в рамках проекта “Открытый океан: архипелаги Арктики. Северная Земля — 2019” и в августе 2020 г. на о-ве Визе (79°34' N, 76°50' E) в рамках проекта ПАО НК “Роснефть” “Оценка устойчивости арктических экосистем на основании исследования динамики состояния ключевых видов”. На Северной Земле обследовано 10 взрослых особей (7 самцов и 3 самки) и 5 птенцов, на о-ве Визе — 5 птенцов.

Отлов птиц проводился в гнездовых колониях с помощью орнитологических петель. После усыпления хлороформом у птиц снимали шкурку и проводили визуальный осмотр поверхности тела. Внутренние органы фиксировали 70% этанолом для транспортировки и последующего лабораторного анализа.

Камеральная обработка материала проведена в лаборатории Мурманского морского биологического института по стандартным паразитологическим методикам (Галактионов и др., 1997; Куклин, 2013а). При обследовании содержимого пищеварительного тракта и желчного пузыря применяли метод последовательных “взмучиваний—сливов”, а для остальных органов — компрессорный способ (сдавливание тканей между двумя стеклами). Поиск и извлечение гельминтов проводили под биноклем “Leica EZ4D” (“Leica”, Germany). Из обнаруженных плоских червей изготовлены тотальные препараты, окрашенные муцикармином (Fluka, Germany). Нематод перед определением просветляли 10% раствором глицерина и идентифицировали на временных препаратах. Анализ морфологии гельминтов, необходимый для определения их таксономической принадлежности, проведен с использованием светового микроскопа “МикМед-2” (“Ломо”, Россия).

Для каждого из обнаруженных видов гельминтов определены количественные параметры заражения — экстенсивность инвазии (ЭИ) (отношение количества особей птиц, зараженных паразитом данного вида, к числу птиц в выборке), интенсивность инвазии (ИИ) (количество экземпляров данного вида паразита в одной особи хозяина) и индекс обилия (ИО) (отношение общего количества экземпляров гельминтов к общему количеству обследованных птиц) (Bush et al., 1997). При статистической обработке результатов исследований использовались методы сравнения рассчитанных доверительных интервалов ЭИ и ИО на 5% уровне значимости, достоверность обнаруженных различий по ЭИ в разных группах птиц оценивалась по точному критерию Фишера (F). Для расчетов использована компьютерная программа Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000).

При обработке материала также проведен анализ содержимого желудков птиц и определена относительная встречаемость различных групп пищевых объектов. Систематический статус найденных рыб определяли по форме и размерам

отолитов (Härkönen, 1986). При расчете относительной встречаемости определялось отношение количества встреч данного пищевого объекта к сумме встреч всех пищевых объектов:

$$F_{\text{отн}} = \frac{n}{N} \times 100\%,$$

где n — количество встреч данного пищевого объекта, N — общее количество встреч всех пищевых объектов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У моевок в северной части Карского моря зарегистрировано 8 видов гельминтов (1 вид трематод, 4 вида цестод и 3 вида нематод). Состав гельминтофауны птиц и значения количественных параметров инвазии представлены в табл. 1.

На о-ве Визе у птенцов моевки обнаружены только цестоды *Tetrabothrius erostris* и нематоды *Stegophorus stellaepolaris*, тогда как на Северной Земле отмечены все 8 найденных видов.

Наивысшие значения ЭИ и ИО были характерны для ленточных червей *T. erostris*, а находки трематод *Diplostomum* sp. и нематод *Capillaria contorta* были единичными. При этом *Diplostomum* sp., *C. contorta*, а также круглые черви *Paracuararia adunca* зарегистрированы только у взрослых птиц, а инвазия цестодами *Tetrabothrius morschtini* — только у птенцов. Общими для гельминтофауны молодых и взрослых птиц были 4 вида гельминтов.

Статистически достоверных различий по значениям границ доверительных интервалов ЭИ гельминтами, обнаруженными и у взрослых птиц, и у птенцов, в возрастных группах птиц не обнаружено. Однако значение критерия Фишера показало, что величина ЭИ взрослых моевок цестодами *Anomotaenia micracantha micracantha* (сборного вида, морфология и систематический статус которого нуждаются в дополнительном уточнении) достоверно выше, чем у птенцов ($F = 0.019766$). Вместе с тем ИО этими гельминтами оказался также значительно выше у взрослых птиц, а ИО цестодами *T. erostris* — напротив, был выше у птенцов.

Птиц, свободных от инвазии паразитическими червями, в ходе исследования не обнаружено. Моноинвазии отмечены у 2 взрослых птиц и у 6 птенцов. Заражение двумя видами гельминтов было характерно для 3 взрослых особей и для 2 птенцов. 3-видовые комплексы гельминтов отмечены у 3 половозрелых моевок и у одного птенца на Северной Земле. Еще у 3 взрослых моевок найдено по 4 вида гельминтов.

Согласно данным анализа содержимого желудков птиц, в питании моевок в обоих районах преобладали сайка и молодь тресковых рыб, в желудке одного птенца с Северной Земли найдена челюсть полихеты (табл. 2). Желудки одного

Таблица 1. Гельминты моевок (*Rissa tridactyla*) северной части Карского моря (Северная Земля и остров Визе) (2019–2020 гг.)

Виды гельминтов	Общая выборка (<i>n</i> = 20)				Взрослые птицы (<i>n</i> = 10)				Птенцы (<i>n</i> = 10)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО, экз.
Trematoda											
<i>Diplostomum</i> sp.	5.00 (0.12–24.88)	1	0.05 (0.00–0.15)	10.00 (0.25–44.51)	1	0.10 (0.00–0.30)	–	–	–	–	–
Cestoda											
<i>Alcataenia larina</i>	25.00 (8.65–49.11)	1–3	0.40 (0.10–0.85)	40.00 (12.15–73.77)	1–3	0.70 (0.20–1.40)	10.00 (0.25–44.51)	1	10.00 (0.25–44.51)	1	0.10 (0.00–0.30)
<i>Anomotaenia micracantha micracantha</i>	40.00 (19.11–63.95)	1–11	1.45 (0.50–3.15)	70.00 (34.75–93.33)	1–11	2.80 (1.10–5.40)	10.00 (0.25–44.51)	1	10.00 (0.25–44.51)	1	0.10 (0.00–0.30)
<i>Tetrabothrius erosiris</i>	75.00 (50.89–91.35)	1–17	3.40 (2.05–6.05)	60.00 (26.23–87.85)	1–4	1.20 (0.50–2.10)	90.00 (55.49–99.75)	4–17	90.00 (55.49–99.75)	4–17	5.60 (3.20–9.80)
<i>Tetrabothrius morschini</i>	10.00 (1.23–31.70)	3–11	0.70 (0.00–2.50)	–	–	–	20.00 (2.52–55.61)	3–11	20.00 (2.52–55.61)	3–11	1.40 (0.00–4.70)
Nematoda											
<i>Parascaris adunca</i>	35.00 (15.39–59.22)	1–26	2.15 (0.65–6.55)	70.00 (34.75–93.33)	1–26	4.30 (1.40–12.20)	–	–	–	–	–
<i>Stegophorus stellaepolaris</i>	15.00 (3.20–37.90)	1	0.15 (0.00–0.30)	10.00 (0.25–44.51)	1	0.10 (0.00–0.30)	20.00 (2.52–55.61)	1	20.00 (2.52–55.61)	1	0.20 (0.00–0.40)
<i>Capillaria contorta</i>	5.00 (0.12–24.88)	1	0.05 (0.00–0.15)	10.00 (0.25–44.51)	1	0.10 (0.00–0.30)	–	–	–	–	–

Примечание. Для экстенсивности инвазии и индекса обилия в скобках приведены значения нижней и верхней границ точного 95%-го доверительного интервала.

Таблица 2. Состав и относительная встречаемость пищевых объектов (%) в желудках моевок в северной части Карского моря (2019–2020 гг.)

Группы кормов	Относительная встречаемость кормов		
	Общая выборка ($n = 20$)	Взрослые птицы ($n = 10$)	Птенцы ($n = 10$)
Сайка	70.0	66.7	80.0
Молодь тресковых рыб	25.0	33.3	10.0
Полихеты	5.0	—	10.0

взрослого самца на Северной Земле и одного птенца на о-ве Визе оказались пустыми.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на невысокое видовое разнообразие, гельминтофауна моевок в северной части Карского моря имеет ряд особенностей, которые требуют детального анализа.

Прежде всего следует отметить, что у птиц в указанном районе обнаружены все виды паразитических червей, ранее зарегистрированных у моевок на Северном острове Новой Земли, — цестоды *A. larina*, *A. m. micracantha*, *T. erosiris* и *T. morschtini*, а также нематоды *S. stellaepolaris* (Куклин и др., 2020). Вероятно, это обусловлено особенностями гидрологического режима на севере Карского моря. В течение 2–3 месяцев, когда акватория освобождается ото льда, на северо-запад Карского моря активно проникают более теплые и соленые атлантические воды. Эти воды привносятся Новоземельским течением — одним из ответвлений Гольфстрима, омывающим и баренцевоморское побережье Новой Земли (рис. 1). Благодаря этому в летне-осенний период на север Карского моря могут проникать бореальные и аркто-бореальные виды зоопланктона — в частности, регулярно отмечаются эвфаузииды *Thysanoessa inermis* и *T. raschii*, а также *Temisto abyssorum* и *Obelia flabellata* (Нестерова, Орлова, 2008; Gavrilov et al., 2019). Соответственно, на участках моря, подверженных влиянию атлантических вод, формируется достаточно обильная кормовая база для рыб-планктофагов. Более того, установлено, что район Северной Земли представляет собой важную зону нереста сайки (*Boreogadus saida*) — ключевого элемента многих арктических экосистем (Chernova et al., 2021). В силу этих обстоятельств на севере Карского моря в конце лета—начале осени существуют относительно благоприятные трофические условия для хищников более высокого уровня, потребляющих и рыбу, и зоопланктон. При этом в их кормовой спектр входят преимущественно виды, которые доминируют в пелагических экосистемах на северо-востоке Баренцева моря (Светочев и др., 2006; Болтунов и др., 2015).

Результаты наших исследований свидетельствуют о значительном сходстве рациона моевок

в северной части Карского моря и на севере Новой Земли. Его основу в обоих районах составляют сайка, молодь тресковых рыб и, вероятно, планктонные ракообразные (чьи остатки в желудках птиц редко удается обнаружить из-за высокой скорости переваривания). Рыбы играют роль вторых промежуточных хозяев для цестод семейства Tetrabothriidae (Темирова, Скрыбин, 1978; Hoberg, 1987), к которым относятся *T. erosiris* и *T. morschtini*, а планктонные и прибрежные ракообразные участвуют в циркуляции ленточных червей семейства Dilepididae (*A. larina* и *A. m. micracantha*) в качестве единственных промежуточных хозяев (Атрашкевич и др., 2005; Jarecka et al., 1984; Shimazu, 1975). Как уже отмечалось, указанные виды цестод и нематоды *S. stellaepolaris* обнаружены у моевок в обоих географических районах, что обусловлено, вероятнее всего, именно схожестью кормовых условий и объектов.

В то же время у птиц в Карском море найдено несколько видов паразитов, которые никогда не отмечались в северных районах Баренцева моря — трематоды семейства Diplostomidae, нематоды *P. adunca* и *C. contorta*. Указанные гельминты достаточно обычны для моевок на Мурманском побережье (Куклин и др., 2020; Kuklin, Kuklina, 2022), но их циркуляция в высокой Арктике сильно затруднена из-за суровых климатических условий и отсутствия подходящих промежуточных и транспортных хозяев. Возможно, что некоторыми из этих паразитов птицы заражаются в районах зимовок, а к началу гнездового периода не успевают освободиться от инвазии из-за высокой продолжительности жизни гельминтов и особенностей их локализации. В частности, к долгоживущим формам можно отнести нематод *P. adunca*, которых мы находили почти исключительно под кутикулой мускульного отдела желудка птиц. *P. adunca* — широко распространенный вид, одинаково успешно циркулирующий и в пресноводных, и в солоноватоводных, и в морских экосистемах при участии ракообразных в качестве промежуточных хозяев и рыб в качестве паратенических хозяев (Anderson, Wong, 1982; Marcogliese, 1992, 1993; Jackson et al., 1997). Районы зимовки моевок, гнездящихся на Северной Земле, к настоящему времени не известны, но указанные нематоды зарегистрированы и в Северной

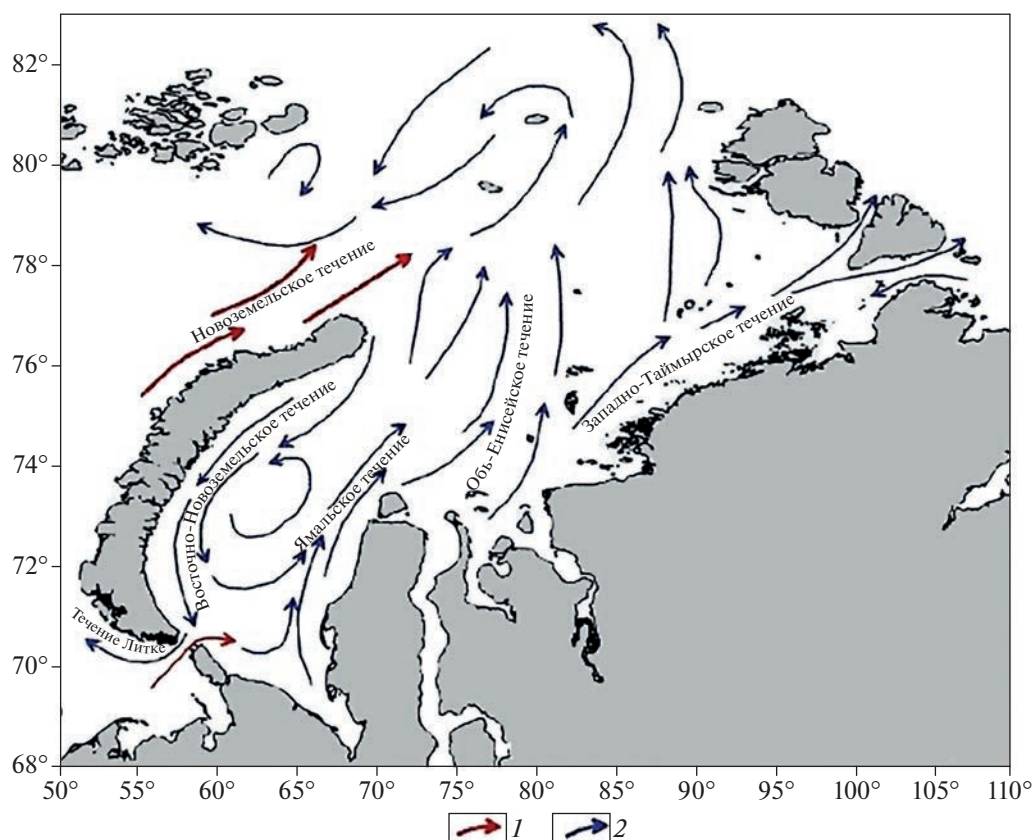


Рис. 1. Схема поверхностных течений в Карском море (по: Атлас океанов ..., 1980):
1 — теплые течения, 2 — холодные течения.

Атлантике (Threlfall, 1968, 1968a; Sanmartin et al., 2005), и в Северной Пацифике (Белогуров и др., 1968; Хоберг, 1992). Поэтому заражение птиц с одинаковой вероятностью могло произойти в любом из этих регионов. Следует указать, что инвазия *P. adunca* зарегистрирована только у взрослых птиц (табл. 1), и этот факт также свидетельствует в пользу изложенного объяснения. Необходимо принять во внимание и крайне неблагоприятные климатические условия в районах гнездования моевок на севере Карского моря. Для поддержания нормального физиологического состояния и успешного выращивания потомства птицам необходим больший расход внутренних ресурсов, чем в более низких широтах. При этом уровень защитных иммунных реакций может заметно снижаться, что, в свою очередь, приводит к увеличению сроков жизни гельминтов в окончательных хозяевах (Куклин, 2015; Gabrielsen et al., 1988).

Однако подобная трактовка не применима к находке у одной из взрослых моевок на Северной Земле неполовозрелого экземпляра трематоды рода *Diplostomum*. Жизненный цикл большинства диплостомид реализуется при участии в качестве первых промежуточных хозяев пресноводных гастропод (в основном представителей семейства

Lymnaeidae), а роль вторых промежуточных хозяев играют пресноводные и проходные рыбы (Шигин, 1993). При этом продолжительность жизни мариит не превышает 30 дней, а половозрелого состояния в окончательном хозяине они достигают в течение 3–5 сут (Шигин, 1993).

Наличие местного локального очага инвазии диплостомидами на Северной Земле крайне маловероятно. К настоящему времени в реках и озерах на островах архипелага пресноводные гастроподы не обнаружены (Vinarski et al., 2021), а ихтиофауна представлена единственным видом — арктическим гольцом (*Salvelinus alpinus* complex) (Алексеев и др., 2003). Заражение моевок на материковых пресных водоемах Таймыра также вряд ли возможно, поскольку в сезон размножения птицы не удаляются от гнездовых на значительное расстояние (Гаврило, 2020). Скорее всего, инвазия произошла при потреблении моевками рыб эстуарного комплекса. В отдельные годы (при преобладании северо-западных ветров в июле-сентябре) для поверхностного опресненного слоя вод, выносимых в Карское море крупными реками Обью и Енисеем, характерен "восточный тип распределения" — Западно-Таймырское течение "прижимается" к берегам и выносит распресненные воды к западному побережью Север-

ной Земли (Kubryakov et al., 2016). Вместе с ними в прибрежье архипелага могут проникать и рыбы, обитающие на границе пресных и соленых вод на южном побережье Карского моря, в т.ч. и проходные (сиговые, корюшковые и др.) (Атлас-определитель ..., 2018). Для многих из них описано заражение метацеркариями различных видов рода *Diplostomum* в бассейнах Оби и Енисея (Пугачев, 2003; Поляева, 2021). Из-за невозможности точного видового определения обнаруженной трематоды сложно назвать наиболее вероятного второго промежуточного хозяина, но очевидно, что это была рыба небольшого размера, поскольку крупные особи миевок в качестве добычи недоступны.

Обращают на себя внимание также различия в зараженности взрослых миевок и птенцов цестодами семейств *Dilepididae* и *Tetrabothriidae* (см. “Результаты”). Представители первой группы у молодых птиц встречались крайне редко. С учетом уже описанных особенностей жизненных циклов дилепидид и тетработриид правомочно предположить, что взрослые птицы потребляют ракообразных, а для выкармливания птенцов используют главным образом рыбу. Различия в составе рациона у взрослых особей и птенцов в гнездовой период — достаточно распространенное явление среди различных видов морских птиц в самых разных регионах (Wanless et al., 1993; Hillström et al., 1994; Fijn et al., 2012). При этом состав кормов и их соотношение могут варьировать в разные годы в зависимости от доступности, но неизменным остается стремление родителей кормить птенцов более высококалорийной пищей (Shultz et al., 2002). У птенцов и взрослых особей миевок к настоящему времени не отмечено принципиальных различий в рационе и размере добычи (Marcos et al., 2009; Thorvaldsen et al., 2015). По результатам нашего исследования состав содержимого желудков взрослых миевок и птенцов также оказался схожим (табл. 2). Однако необходимо принять во внимание, что кормовые станции взрослых птиц, где они добывают пищу для себя, часто расположены на большем удалении от гнездовий, чем те, где они добывают ее для птенцов, и к моменту их возвращения после поиска пищи добыча бывает полностью или в значительной степени переваренной (Wanless et al., 1993; Nogales et al., 1995). По этой причине остатки мелких ракообразных в желудках птиц бывает сложно обнаружить, но наличие и обилие гельминтов, использующих зоопланктонные организмы в качестве промежуточных хозяев, убедительно свидетельствуют о большом значении зоопланктона в питании миевок разных возрастных групп.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволяет сделать вывод о том, что на формирование гельминтофауны миевок в северной части Карского моря оказывает влияние целый комплекс экологических

факторов. С одной стороны, благодаря воздействию притока атлантических вод в указанном районе в течение гнездового периода птиц кормовые условия и пищевой спектр (пелагические рыбы и ракообразные) во многом схожи с теми, которые характерны для северо-восточного сектора Баренцева моря. Поэтому в составе паразитофауны миевок Северной Земли и о-ва Визе отмечено много видов, найденных ранее у птиц, гнездящихся на севере Новой Земли. С другой стороны, флуктуации гидрологического режима в Карском море, влияющие на распространение распресненных вод речного стока, могут способствовать проникновению в районы гнездования птиц промежуточных хозяев, инвазированных личинками гельминтов, которые циркулируют в пресноводных экосистемах. Это, в свою очередь, может приводить к заражению птиц паразитами, совершенно нетипичными для высокоширотной Арктики (в данном случае — трематодами рода *Diplostomum*). Кроме того, экстремальные параметры внешней среды влияют на общее физиологическое состояние и иммунный статус птиц. По этой причине миевки не всегда могут быстро освобождаться от инвазии гельминтами, которыми заразились на местах зимовки. Указанное обстоятельство — наиболее вероятная причина высоких значений ЭИ нематодами *P. adunca* у взрослых птиц в районе проведения исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность М.В. Гаврило (Арктический и антарктический научно-исследовательский институт РАН, г. Санкт-Петербург) за помощь в сборе материала на о-ве Визе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев С.С., Макарова О.Л., Смирнова Э.М., 2003. Озерный голец *Salvelinus alpinus* complex с острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Вопросы ихтиологии. Т. 43. № 6. С. 842–846.
- Атлас океанов. Северный Ледовитый океан, 1980. Л.: Изд-во ГУНМО МО. 185 с.
- Атлас-определитель рыб Карского моря, 2018. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 271 с.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В., 2005. Паразитические черви животных Тайской губы // Биологическое разнообразие Тайской губы Охотского моря. Владивосток: Изд-во Дальнаука. С. 175–251.
- Белогуров О.И., Леонов В.А., Зуева Л.С., 1968. Гельминтофауна рыбоядных птиц (чаек и чистиков) побережья Охотского моря // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука. С. 105–124.
- Болтунов А.Н., Алексеева Я.И., Беликов С.Е., Краснова В.В., Семенова В.С. и др., 2015. Морские млекопитающие и белый медведь Карского моря: обзор современного состояния. М.: Печатный центр “Декарт”. 104 с.
- Гаврило М.В., 2016. Птицы острова Октябрьской Революции (Северная Земля): численность, особенности распределения, рекомендации к охране // Рус-

- ский орнитологический журнал. Т. 25. Экспресс-выпуск 1292. С. 1952–1956.
- Гаврило М.В., 2020. Моевка (*Rissa tridactyla*) // Виды — биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем (экологический атлас). М.: Фонд “НИР”. С. 245–251.
- Галактионов К.В., Куклин В.В., Ишчулов Д.Г., Галкин А.К., Марасаев С.Ф. и др., 1997. К гельминтофауне птиц побережья и островов Восточного Мурман (Баренцево море) // Экология птиц и тюленей в морях северо-запада России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 67–153.
- Исайчиков И.М., 1928. К познанию паразитических червей некоторых групп позвоночных русской Арктики // Труды Морского научного института. Т. 3. Вып. 2. С. 5–79.
- Карасев А.Б., Шульман Б.С., 2018. Материалы по паразитам рыб Карского моря // Материалы VI Съезда Паразитологического общества: Международная конференция “Современная паразитология — основные тренды и вызовы” (г. Санкт-Петербург, 15–19 октября 2018 г.). СПб.: Изд-во “Лема”. С. 107.
- Куклин В.В., 2013. Гельминтофауна моевки (*Rissa tridactyla*) Баренцева моря // Зоологический журнал. Т. 92. № 7. С. 781–789.
- Куклин В.В., 2013а. Модифицированная методика изготовления тотальных препаратов паразитических плоских червей // Российский паразитологический журнал. № 4. С. 66–67.
- Куклин В.В., 2015. Особенности гельминтофауны морских птиц и реализации жизненных циклов паразитов в прибрежье Мурман (Баренцево море) в зимний период // Доклады Академии Наук. Т. 461. № 5. С. 612–615.
- Куклин В.В., 2018. Состав и экологические особенности фауны гельминтов с пресноводными жизненными циклами у птиц Баренцева моря // Российский паразитологический журнал. Т. 12. Вып. 4. С. 24–40.
- Куклин В.В., Куклина М.М., 2013. Гельминтофауна птиц Баренцева и Карского морей и взаимоотношения в системе гельминты—морские птицы // Птицы северных и южных морей России: фауна, экология. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. С. 159–177.
- Куклин В.В., Куклина М.М., Ежов А.В., 2020. Гельминты моевок (*Rissa tridactyla* Linnaeus, 1758) и толстоклювых кайр (*Uria lomvia* Linnaeus, 1758) залива Русская Гавань (Северный остров Новой Земли) // Биология моря. Т. 46. № 6. С. 392–401.
- Кутикова Л.А., 1950. Влияние пищевого режима хозяйина на паразитофауну рыб (на примере паразитофауны сайки и других тресковых) // Вестник Ленинградского Государственного Университета. Т. 2. С. 134–141.
- Медведев Л.П., 1972. О зараженности желудочными гельминтами белухи (*Delphinapterus leucas*) Карского моря // Труды ВНИРО. Т. 90. С. 206–210.
- Мизин И.А., 2018. Состояние колонии белой чайки *Rangia cuneata* на острове Визе (Карское море) в 2018 году // Русский орнитологический журнал. Т. 27. № 1705. С. 5935–5940.
- Нестерова В.Н., Орлова Э.Л., 2008. Зоопланктон // Экосистема Карского моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 106–123.
- Поляева К.В., 2021. Паразитофауна омуля арктического *Coregonus autumnalis* (Pallas, 1776) и сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) р. Енисей // Вестник Сыктывкарского Университета. Серия 2. № 3 (19). С. 49–61.
- Пугачев О.Н., 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. Труды ЗИН РАН. Т. 298. 224 с.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н., Бондарев В.А., 2006. Данные по биологии кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) по результатам экспедиции в апреле 2005 г. в Карском море // Морские млекопитающие Голарктики. М.: Изд-во Совета по морским млекопитающим. С. 468–470.
- Темирова С.И., Скрябин А.С., 1978. Основы цестодологии. Тетработриаты и мезоцистоидаты. М.: Наука. 186 с.
- Хобберг Э.П., 1992. Экология гельминтов морских птиц острова Талан (предварительный обзор) // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: Изд-во СВКНИИ ДВО РАН. С. 116–136.
- Шугин А.А., 1993. Трематоды фауны России и сопредельных регионов. Род *Diplostomum*. Мариты. М.: Наука. 208 с.
- Anderson R.C., Wong P.L., 1982. The transmission and development of *Paracuararia adunca* (Creplin, 1846) (Nematoda: Acuarioidea) of gulls (Laridae) // Canadian Journal of Zoology. V. 60. I. 12. P. 3092–3104.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. V. 83. I. 4. P. 575–583.
- Chernova N.V., Spiridonov V.A., Syomin V.L., Gavrilov M.V., 2021. Notes on the fishes of the Severnaya Zemlya archipelago and the spawning area of polar cod *Boreogadus saida* (Gadidae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. V. 325. I. 2. P. 248–268.
- Dalpadado P., Arrigo K.R., van Dijken G.L., Skjoldal H.R., Bagøien E., Dolgov A.V., Prokopchuk I.P., Sperfeld E., 2020. Climate effect on temporal and spatial dynamics of phytoplankton and zooplankton in the Barents Sea // Progress in Oceanography. V. 185. 102320.
- de Korte J., Volkov A.E., Gavrilov M.V., 1995. Bird Observations in Severnaya Zemlya, Siberia // Arctic. V. 48. I. 3. P. 222–234.
- Fijn R.C., Van Franeker J.A., Trathan P.N., 2012. Dietary variation in check-feeding and self-provisioning cape petrel *Daption capense* and snow petrel *Pagodroma nivea* at Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica // Marine Ornithology. V. 40. I. 2. P. 81–87.
- Fossheim M., Primicerio R., Johannesen E., Ingvaldsen R.B., Aschan M.M., Dolgov A.V., 2015. Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic // Nature Climate Change. V. 5. I. 7. P. 673–677.
- Gabrielsen G.W., Mehlum F., Karlson H.E., 1988. Thermoregulation in four species of arctic seabird // Journal of Comparative Physiology B. V. 157. I. 6. P. 703–708.
- Galaktionov K.V., 2017. Patterns and processes influencing helminth parasites of Arctic coastal communities during climate change // Journal of Helminthology. V. 91. I. 4. P. 387–408.
- Gavrilov M.V., Spiridonov V.A., Kosobokova K.N., Romanenko F.A., Krashenninnikov A.B. et al., 2019. Coastal ecosystems of the Severnaya Zemlya Archipelago, one of the least studied in the Arctic: new data of the expedition “Open Ocean — Arctic Archipelagoes — 2019” // Proceedings of VIII International Conference “Marine research and education, Moscow, 28–31 October 2019”. V. 2. Tver: Polipress. P. 268–273.

- Härkönen T., 1986. Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic. Hellerup, Denmark: Danbiu ApS. 256 p.
- Hillström L., Kilpi M., Lindström K., 1994. Diet of Herring Gulls *Larus argentatus* during chick rearing in the Gulf of Finland // *Ornis Fennica*. V. 71. I. 3. P. 95–101.
- Hoberg E.P., 1987. Recognition of larvae of the Tetrabothriidae (Eucestoda): implications for the origin of tape-worms in marine homeothermes // *Canadian Journal of Zoology*. V. 65. I. 4. P. 997–1000.
- Jackson C.J., Marcogliese D.J., Burt M.D., 1997. Role of hyperbenthic crustaceans in the transmission of marine helminth parasites // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. V. 54. I. 4. P. 815–820.
- Jarecka L., Bance G.N., Burt M.D.B., 1984. On the life cycle of *Anomotaenia micracantha dominicana* (Railliet et Henry, 1912) with ultrastructural evidence supporting the definition cercoscolex for dilipidid larvae (Cestoda, Dilepididae) // *Acta parasitologica Polonica*. V. 29. I. 1–8. P. 27–34.
- Kortsch S., Primicerio R., Fossheim M., Dolgov A.V., Aschan M., 2015. Climate change alters the structure of arctic marine food-webs due to poleward shifts of boreal generalists // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 282. I. 1814. 20151546.
- Kubryakov A., Stanichny S., Zaitsepin A., 2016. River plume dynamics in the Kara Sea from altimetry-based lagrangian model, satellite salinity and chlorophyll data // *Remote Sensing of Environment*. V. 176. P. 177–187.
- Kuklin V.V., Kuklina M.M., 2022. Dynamics of helminth fauna of Black-Legged Kittiwake in the Russian Arctic in the context of climate changes // *Journal of Helminthology*. V. 96 (e36). P. 1–10.
- Marcogliese D.J., 1992. Metazoan parasites of sticklebacks on Sable Island, Northwest Atlantic Ocean: biogeographic considerations // *Journal of Fish Biology*. V. 41. I. 3. P. 399–407.
- Marcogliese D.J., 1993. Larval nematodes infecting *Amphiporeia virginiana* (Amphipoda: Pontoporeioidea) on Sable Island, Nova Scotia // *Journal of Parasitology*. V. 79. I. 6. P. 959–962.
- Marcogliese D.J., 2008. The impact of climate change on the parasites and infection diseases of aquatic animals // *Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics)*. V. 27. I. 2. P. 467–484.
- Marcones N., Guse N., Hüppop O., Garthe S., 2009. Un-changing diet in a stable colony: contemporary and past diet composition of Black-Legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* at Helgoland, south-eastern North Sea // *Helgoland Marine Research*. V. 63. I. 3. P. 199–206.
- Nogales M., Zonfrillo B., Monaghan P., 1995. Diet of adult and chick Herring Gulls *Larus argentatus argenteus* on Alisa Craig, south-west Scotland // *Seabirds*. V. 17. P. 56–63.
- Rozsa L., Reiczig J., Majoros G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // *Journal of Parasitology*. V. 86. I. 2. P. 228–232.
- Sanmartin M.L., Cordeiro J.A., Alvarez M.F., Leiro J., 2005. Helminth fauna of the yellow-legged gull *Larus cachinnans* in Galicia, north-west Spain // *Journal of Helminthology*. V. 79. I. 4. P. 361–371.
- Shimazu T., 1975. Some cestodes and acanthocephalan larvae from euphasiid crustaceans collected in northern North Pacific Ocean // *Bulletin of the Japanese Society of Science and Fisheries*. V. 41. P. 813–821.
- Shultz M.T., Harding A.M.A., Kettle A.B., 2002. Response of seabirds to fluctuations in forage fish density: black-legged kittiwakes // Final report to Exxon Valdez Oil Spill Trustee Council (Restoration Project 00163M) and Minerals Management Service (Alaska OCS Region). Alaska Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK. P. 86–99.
- Thorvaldsen R., Barret R.T., Pedersen T., 2015. Black-Legged Kittiwake *Rissa tridactyla* adults and chicks share the same diet in the southern Barents Sea // *Marine Ornithology*. V. 43. I. 1. P. 95–100.
- Threlfall W., 1968. The helminths parasites of three species of gulls in Newfoundland // *Canadian Journal of Zoology*. V. 46. I. 5. P. 827–831.
- Threlfall W., 1968a. Studies on helminths parasites of the American herring gull (*Larus argentatus* Pont.) in Newfoundland // *Canadian Journal of Zoology*. V. 46. I. 6. P. 1119–1126.
- Vinarski M.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V., Babushkin E.S., Bespalaya Y.V. et al., 2021. Freshwater Mollusca of the Circumpolar Arctic: a review on their taxonomy, diversity and biogeography // *Hydrobiologia*. V. 848. I. 12–13. P. 2891–2918.
- Wanless S., Harris M.P., Russel A.F., 1993. Factors influencing food load size brought in by shags *Phalacrocorax aristotelis* during chick rearing // *Ibis*. V. 135. I. 1. P. 19–24.

HELMINTH FAUNA OF BLACK-LEGGED KITTIWAKES (*RISSA TRIDACTYLA*, LARIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE NORTHERN PART OF KARA SEA

V. V. Kuklin¹*, M. M. Kuklina¹, A. V. Ezhov¹

¹Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Science, Murmansk, 183010 Russia

*e-mail: VV_Kuklin@mail.ru

The results of original studies on the helminth fauna of the Black-legged kittiwake (*Rissa tridactyla* L.) (10 ad. and 10 juv.) in the northern part of Kara Sea (Severnaya Zemlya Archipelago and Wiese Island) carried out in 2019–2020 are presented. Eight species of helminthes (1 trematode, 4 cestodes and 3 nematodes) have been registered. For the first time in seabirds in the high latitudes of the Arctic, the trematode, *Diplostomum* sp. and the nematode, *Paracuaria adunca* have been recorded. Adult birds have been established to be infected mainly with cestodes of the family Dilepididae while nestlings mainly with cestodes of the family Tetrabothriidae. The presence of 5 common species in the helminth fauna of kittiwakes in the northern part of Kara Sea and in the northern part of Novaya Zemlya (Severnaya Zemlya) has been noted due to the similarity of the feeding range of the birds in these areas. Possible causes for the features revealed in the infection of kittiwakes (food preferences, distribution of the foci of invasion and the influence of abiotic factors) are analyzed.

Keywords: seabirds, parasitic worms, Kara Sea, life cycle

УДК 595.461;595.481

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ СКОРПИОНОВ И СОЛЬПУГ (ARACHNIDA, SCORPIONES, SOLIFUGAE) В ВОСТОЧНОМ ЗАКАВКАЗЬЕ

© 2023 г. Н. Э. Новрузов*

Институт зоологии Министерства науки и образования Азербайджана,
Баку, AZ-1073 Азербайджан

*e-mail: niznovzoo@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2022 г.

После доработки 07.02.2023 г.

Принята к публикации 09.02.2023 г.

Представлен обзор данных по таксономии и распространению скорпионов и сольпуг для оценки современного состояния их фауны на территории восточного Закавказья. При составлении таксономического списка видов использованы материалы из доступных литературных источников, данные фаунистических исследований, результаты обработки коллекции Института зоологии Азербайджана, Баку, и собственных сборов. Представлены обновленные сведения по таксономии и распространению скорпионов и сольпуг на территории восточного Закавказья, выявлены два новых для этого региона вида скорпионов и три вида сольпуг. Таким образом, по данным на 2022 г. отряд Scorpiones в указанном регионе представлен 5 видами из 3 родов одного семейства, отряд Solifugae — 14 видами из 7 родов и 5 семейств. Для 15 видов представлены карты местонахождений в восточном Закавказье.

Ключевые слова: скорпионы, сольпуги, фауна, таксономия, контрольный список, карта

DOI: 10.31857/S0044513423050094, **EDN:** RIUZMT

Первоначально представления о таксономии и распространении скорпионов и сольпуг в восточном Закавказье были основаны на разрозненных коллекционных материалах, собранных в конце XIX и начале XX века К.А. Сатуниным, А.Б. Шелковниковым, А.Н. Кириченко, А.Н. Казнаковым и др. и обработанных А.А. Бялыницким-Бирулей (1917, 1938). Позднее расширенные сведения по их систематике и распространению в восточном Закавказье были представлены Юсубовым (1984), Алиевым (1984, 1985) и Гаджиевым (1996).

Согласно литературным данным, опубликованным до 2021 г., на территории Восточного Закавказья обитают три вида скорпионов семейства Buthidae, из которых к роду *Mesobuthus* относятся два вида — пестрый скорпион (*M. eupeus* (C.L. Koch 1839)) и кавказский скорпион (*M. caucasicus* (Nordmann 1840)), и к роду *Androctonus* один вид — толстохвостый скорпион (*Androctonus crassicauda* (Oliver 1807)) (Бялыницкий-Бируля, 1917; Юсубов, 1984; Гаджиев, 1996; Тертышников, 1949; Богачев, 1951; Soleglad, Fet, 2003). Отряд Solifugae на территории восточного Закавказья, по данным литературных источников (Бялыницкий-Бируля, 1938; Алиев, Гаджиев, 1983; Алиев,

1984, 1985; Гаджиев, 1996; Aliev et al., 2018), представлен 11 видами из 4 семейств и 7 родов.

В результате исследований последних лет большинство из 23 подвидов *M. eupeus* (Fet et al., 2000) на основе молекулярного анализа с использованием гена COI и программы ASAP (Assemble Species by Automatic Partitioning) (Puillandre et al., 2021) было возведено в ранг видов (Kovářík, 2019; Kovářík et al., 2022). В ходе исследования материалов по скорпионам, собранных в разных регионах Азербайджана (Талыш, Нахчыван, Гобустан, Абшеронский п-ов), анализа митохондриальной ДНК, проведенного в Карловом Университете в лаборатории F. Štáhlavský (Прага, Чехия) в 2021 г. с выделением маркеров по стандартной методике (Kovářík et al., 2009), и сравнения полученных результатов с имеющейся в лаборатории базой данных (около 100 популяций 30 видов) было установлено наличие на территории Восточного Закавказья еще двух видов скорпионов: иранского *Mesobuthus persicus* (Pocock 1899) и нового для науки вида *Mesobuthus zarudnyi* Novruzov et al. 2022 (Novruzov et al., 2022). Кроме того, при проведении ревизии рода *Mesobuthus* таксономическое положение одного из его видов (*M. caucasicus* Nordmann 1840) было пересмотрено, в результате

чего он был перенесен в род *Olivierus* Farzanpay 1987 (Kovářík, 2019); род *Olivierus* Farzanpay 1987 считался синонимом *Mesobuthus* (Gantenbein et al., 2003), но был восстановлен Ковариком (Kovářík, 2019). Таким образом, по данным последних исследований (Kovářík, 2019; Kovářík et al., 2022; Novruzov et al., 2022), современная фауна скорпионов Азербайджана включает 5 видов в составе 3 родов.

Цель настоящей работы — уточнение современного видового состава фауны, таксономического положения и распространения представителей отрядов Scorpiones и Solifugae на территории восточного Закавказья с использованием литературных источников, собственных данных и коллекционных материалов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Представленные в статье материалы были собраны в различных частях восточного Закавказья в период с 1976 по 1984 гг. Ш. Алиевым и Э. Юсубовым, с 1982 по 2021 гг. — автором. Идентификация видов проводилась с использованием диагностических признаков, указанных в монографиях Бялыницкого-Бирули (1917, 1938) и Turk (1960). Сведения по распространению и экологии видов основаны на литературных данных (Бялыницкий-Бируля, 1938; Алиев, 1984; Юсубов, 1984; Гаджиев, 1996; Gromov, 1999; Алиев, Новрузов, 2018; Новрузов, 2019, 2019а, 2020, 2020а, 2022). Большая часть указанных ниже материалов хранится в арахнологической коллекции Института зоологии Азербайджана, Баку, и в личной коллекции автора. Морфологическое исследование части представленных нами материалов по скорпионам и анализ митохондриальной ДНК были проведены в 2021 г. F. Kovářík и F. Štáhlavský в лаборатории Карлова Университета (Прага, Чехия) с выделением маркеров по стандартной методике (Kovářík et al., 2009) и сравнением их с имеющейся в лаборатории Карлова Университета базой данных (около 100 популяций 30 видов) (Kovářík et al., 2022).

Карты распространения видов построены в графическом редакторе Paint на основе интерактивной карты Азербайджана, полученной в программе ARC GIS.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический список видов Scorpiones и Solifugae, отмеченных для фауны восточного Закавказья, составлен по данным литературы и современных фаунистических исследований и представлен ниже.

Отряд Scorpiones

Семейство Buthidae C.L. Koch 1837

Род *Mesobuthus* Vachon 1950

Mesobuthus eupeus (C.L. Koch 1839)

Материал. Азербайджан, Шамкир, 1 ♂, 1 ♀, 2008; Гянджа, 2 ♀♀, 2009; Физули, 2 ♀♀, 2017; Имишли, 1 ♂, 2017; Нахчыван, 1 ♂, 1 ♀, 2018; Губа, с. Хыналыг (41.17° с.ш., 48.16° в.д.) на высоте 1966 м над ур. м., 2 ♀♀, июль 2019; с. Хаши, 1 ♂, 2 ♀♀, 2019, Н. Новрузов.

Типовая местность. Грузия, Тбилиси.

Распространение. Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан, северо-западный Китай, Монголия, Закавказье (Азербайджан, Грузия, Армения), Средняя Азия, Казахстан, Российская Федерация (Астраханская обл.). В Азербайджане широко распространен на большинстве аридных территорий, в основном в равнинной (Кура-Аразская низменность), предгорной и низкогорной частях, а также в горной части Большого и Малого Кавказа, встречаясь до высот 1600 м над ур. м. (Юсубов, 1984; Новрузов, 2019) (рис. 1).

Замечания. Идентификация вида основана на данных Коварика с соавторами (Kovářík et al., 2022). Отмеченная нами изменчивость морфометрических показателей в материале из восточной части Азербайджана (Новрузов, 2019) и вариации в окраске у экземпляров *M. eupeus*, собранных в северо-западной, северо-восточной, центральной и юго-восточной частях Гобустана (Новрузов, 2022), позволяет предположить наличие в данном регионе, по крайней мере, трех обособленных морф этого вида, нуждающихся в уточнении их таксономического статуса с помощью методов молекулярного анализа.

Экология. Укрытия — камни, трещины в скалах и неглубокие норы. Сумеречно-ночная активность на поверхности. Ксерофил. Полифаг.

Mesobuthus persicus (Pocock 1899)

Материал. Азербайджан: Талыш, Лерик (38.88° с.ш., 48.48° в.д.) 2 ♀♀; Калахан (38.41° с.ш., 48.22° в.д.) 1 ♂; Зуvand (38.82° с.ш., 48.40° в.д.) 3 ♀♀; Ярдымлы 1 ♂, 1 ♀; Масаллы 1 ♀, 7–10.10.2021, Н. Новрузов.

Типовая местность. Иран, провинция Западный Азербайджан.

Распространение. Северный Иран; Азербайджан, Талыш (рис. 1).

Замечания. Идентификация вида основана на данных, представленных в работе Коварика с соавторами (Kovářík et al., 2022). Этот вид лишь недавно впервые отмечен для Азербайджана, где он ранее был идентифицирован как *M. eupeus eupeus* (Novruzov et al., 2022). Две местные “расы” (*armeniaca* и *talyschensis*) из современной Армении и Азербайджана соответственно были описаны Бялыницким-Бирулей (1917) как внутривидовые названия подвида *Buthus eupeus eupeus*.

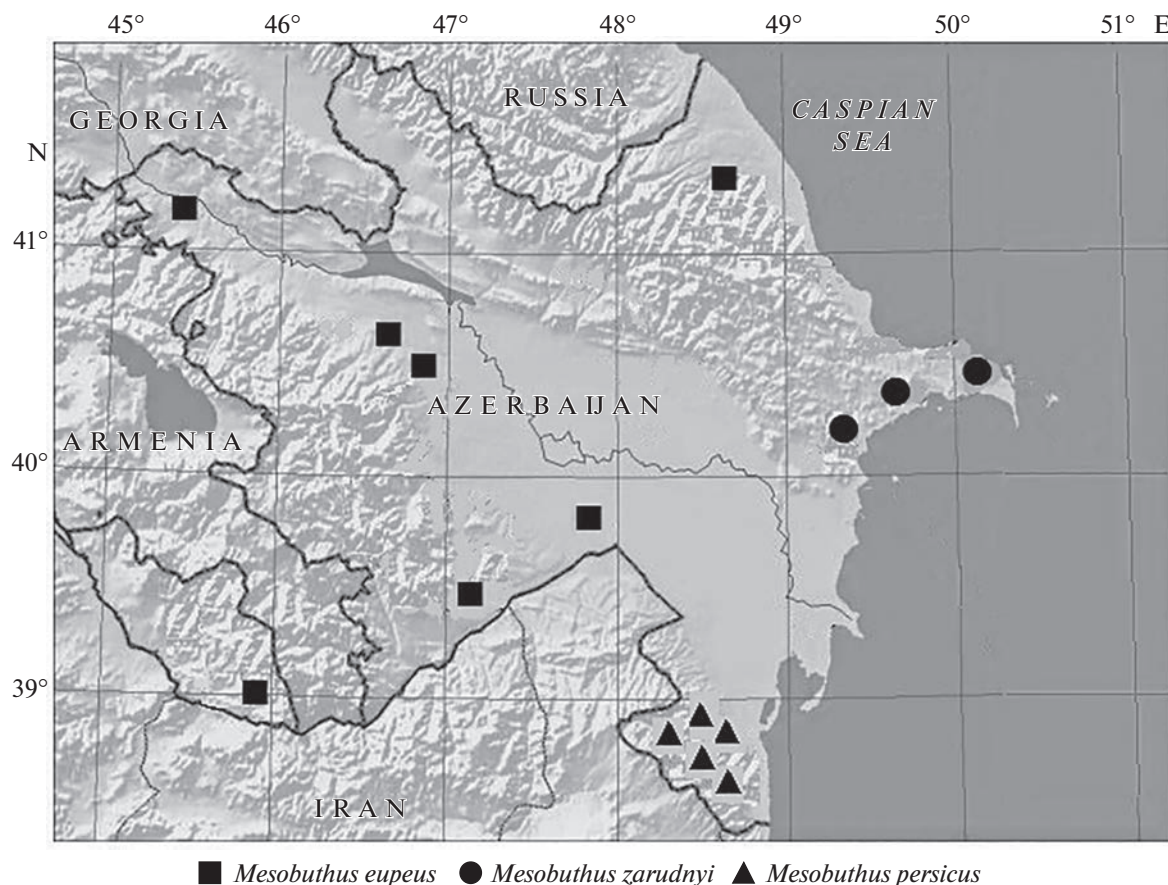


Рис. 1. Точки сбора скорпионов рода *Mesobuthus*: *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus zarudnyi*, *Mesobuthus persicus* в Азербайджане.

Юсубов (1984), изучая распространение *M. eupeus* в Азербайджане, пришел к выводу, что существуют четыре аллопатрические группы популяций: апшеронско-ширванская, талышская, нахичеванская и островные популяции, статус которых требует дальнейшего изучения.

Экология. Укрытиями служат камни, норы мелких грызунов и ящериц, предметы антропогенного происхождения, а также собственные норы, которые скорпионы используют в период зимовки. Полифаг. Питается в основном мокрицами, пауками, насекомыми. Реже употребляет в пищу дождевых червей, моллюсков.

Mesobuthus zarudnyi Novruzov et al. 2022

Материал. Азербайджан, Абшеронский п-ов, Шувалан (40.45° с.ш., 49.71° в.д.), 18 июня 2021 г., 1 ♂ (ДНК № 2060, голотип), Н. Новрузов, NMPC; Гобустан (40.49° с.ш., 49.48° в.д.), 23 августа 2021 г., 2 ♀♀ (паратипы), Н. Новрузов.

Типовая местность. Азербайджан, Абшеронский п-ов, Шувалан.

Распространение. Азербайджан, Абшеронский п-ов, северо-восточная часть Гобустана (рис. 1).

Замечания. Идентификация вида представлена в работе Новрузова с соавторами (Novruzov et al., 2022). *M. zarudnyi* из Азербайджана (Абшеронский п-ов) ранее был идентифицирован как *M. eupeus* (Бялыницкий-Бируля, 1917; Юсубов, 1984).

Экология. Встречается на участках с плотной и песчаной почвой под камнями и предметами антропогенного происхождения, реже в норах мелких животных. Спектр питания: моллюски, мокрицы, пауки, насекомые.

Род *Olivierus* Farzanpay 1987

Olivierus caucasicus (Nordmann 1840)

Материал. Азербайджан, Нахчыванская АР, долина реки Араз, 1 ♀, 2 juv.; Ильичевский (ныне Шарурский) р-н, 1 ♂, 19(79), Э. Юсубов; Ордубадский р-н, с. Юхары Айлис, 1 ♀; Ашагы Айлис, 1 ♀, 2 juv.; Джульфинский р-н, 1 ♀; с. Яй-джи, 4 juv., май 2012, Н. Новрузов.

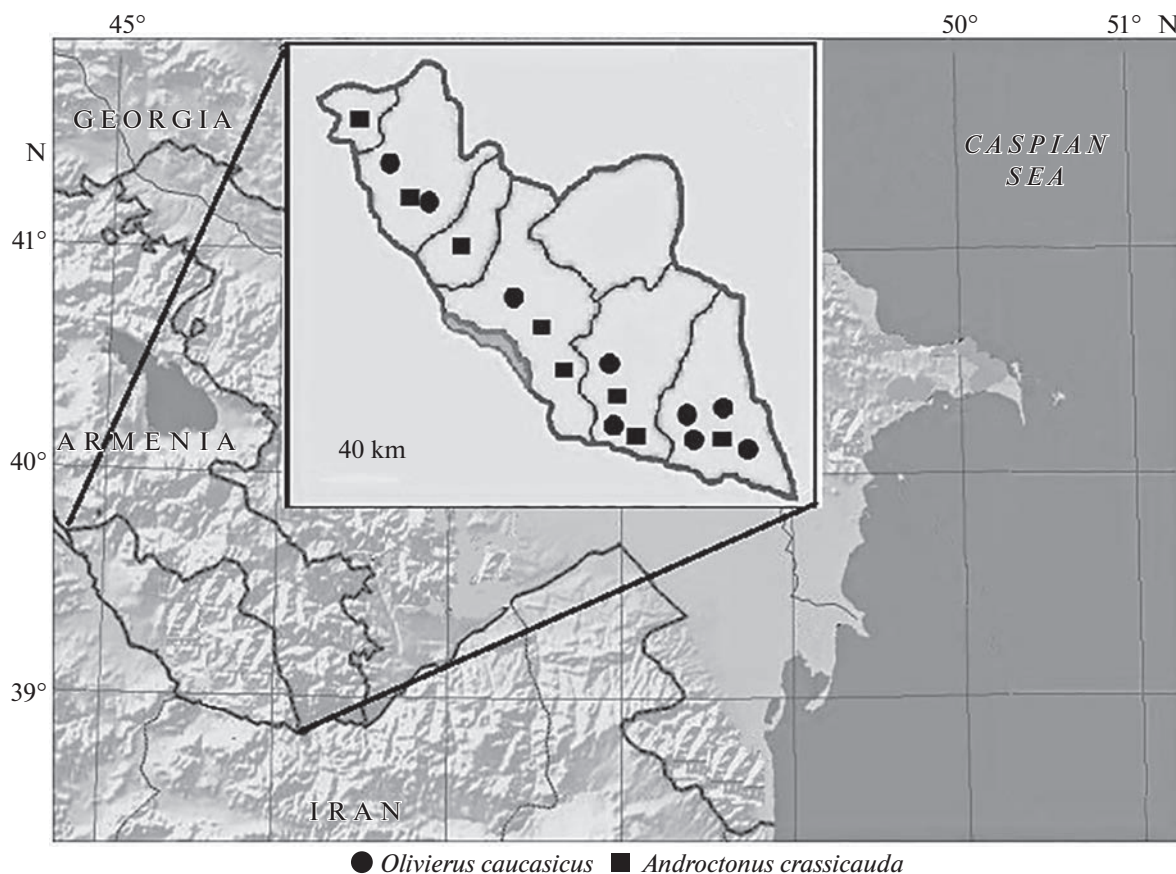


Рис. 2. Точки сбора скорпионов *Olivierus caucasicus* и *Androctonus crassicauda* в Азербайджане.

Типовая местность. Грузия, Тифлис (Тбилиси).

Распространение. Восточная Турция, Закавказье, юг России, северная часть Сирии, восточный Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан, Средняя Азия, Казахстан, южная Монголия, северный Китай. В Азербайджане — на предгорных участках юго-восточных склонов Малого Кавказа в пределах Нахчыванской АР (окр. г. Нахчыван, Джульфинский р-н, окр. г. Джульфа, сел. Ашагы Яйджи, Ордубадский р-н, села Даста, Ашагы Айлис, Юхары Айлис; ограниченно — в Кура-Аразской низменности) (Бялыницкий-Бируля, 2017; Юсубов, 1984) (рис. 2).

З а м е ч а н и я. При проведении ревизии рода *Mesobuthus* таксономия *Mesobuthus caucasicus* была пересмотрена, в результате чего данный вид был переведен в род *Olivierus* (Fet et al., 2018; Kovařík, 2019). Идентификация вида приведена в работе Коварика (Kovařík, 2019).

Экология. Встречается под камнями, в трещинах заборов, каменных оград, в стогах сена. Сумеречно-ночная активность. Ксерофил. Полифаг. Склонен к синантропизации.

Род *Androctonus* Ehrenberg 1828

Androctonus crassicauda Vachon 1958

Материал. Азербайджан, Нахчыванская АР, Ордубадский р-н, 2 ♀♀, 1978; Нюс-Нюс, 1 ♂, 1 ♀, 1980; окр. г. Ордубад, 2 ♀♀, 1981, Э. Юсубов; 1 ♂, 2014; Джульфинский р-н, 1 juv., 2014; окр. г. Нахчыван, 1 ♂, 2014; Шарурский р-н, 2 juv., 2014; Бабекский р-н, 1 ♂, 2014, Н. Новрузов.

Типовая местность. Иран, провинция Исфахан.

Распространение: Иран, Ирак, Сирия, Саудовская Аравия, Египет, Оман, Бахрейн, Иордания, Израиль, Пакистан, Турция, Армения, Азербайджан, Средняя Азия, страны Северной Африки. В Азербайджане распространен в низменных участках и предгорных полупустынях юго-восточных склонов Малого Кавказа в пределах Нахчыванской АР (Ордубадский, Джульфинский, Бабекский и Шарурский районы) (Юсубов, 1984) (рис. 2).

Экология. Часто в качестве укрытия использует нежилые норы грызунов (*Meriones vinogradovi*), реже роет собственные норы под большими камнями и скалами. Редко выходит на по-



Рис. 3. Точки сбора сольпуги *Karschia (Karschia) caucasica* в Азербайджане (Абшеронский п-ов): 1 – Шубаны (1 самец); 2 – Баладжарский спуск (1 самец); 3 – Ясамальская долина (1 самец, 1 самка), Бадамдар (Волчья гряда) (1 самец); 4 – Баилловская балка (1 самец); 5 – Умбаки (1 самец); 6 – “Бакинские уши” (1 самец).

верхность, охотится на беспозвоночных, проникающих в норы (Новрузов, 2019а).

ОТРЯД Solifugae Sundevall 1833

Семейство Rhagodidae Pocock 1897

Род Rhagodes Pocock 1897

Rhagodes causicus Birula 1905

Материал. 1 ♂, Азербайджан, Нахчыван, Джульфа, 26.06.(19) 78; 1 ♂, там же, 28.06.(19)78, Ш. Алиев.

Типовая местность. Турция, Тузлука (Кулп) (WSC, 2022).

Распространение. Южное Закавказье (Армения, Азербайджан), от долины реки Аракс до правого берега реки Куры в районе г. Кировобад (ныне Гянджа) (Бялыницкий-Бируля, 1938), Азербайджан, Нахчыванская АР, Джульфа (Гаджиев, 1996) (рис. 4).

Замечания. Самки заметно крупнее самцов, но педипальпы и все четыре пары ног у самцов намного длиннее.

Экология. Населяет полынные луга на склонах холмов (Алиев, 1984). Активно идет на искусственный свет.

Семейство Karschiidae Kraepelin 1899

Род Karschia Simon 1880

Подрод Karschia (Karschia) Walter 1889

Karschia (Karschia) caucasica (C.L. Koch 1878)

Материал. 2 ♂♂, Азербайджан, Абшеронский п-ов, окрестности г. Баку (40.37° с.ш., 49.80° в.д.), 24.05. (19)76, Ш. Алиев; 1 ♂, Абшеронский п-ов, г. Баку, Баилловская балка, май 1982; 1 ♂, Баладжарский спуск, июнь 1982; 1 ♂, Шубаны, июль 1983; 1 ♂ у горы “Бакинские Уши”, июль 1983; 1 ♂, пос. Патамдар (Волчья гряда), май 1983; 1 ♂, окрестности пос. Умбаки, май 1984; 1 ♂, 1 ♀, Ясамальская долина, июнь 1985, Н. Новрузов.

Типовая местность. Азербайджан, Баку.

Распространение. Азербайджан (Абшеронский п-ов), окрестности Баку (Бялыницкий-Бируля, 1938; Алиев, 1984; Новрузов, 2020). *K. (K.) caucasica* впервые описан L. Koch (1878) по единственному самцу из окрестностей Баку, затем некоторые дополнения к описанию были сделаны Краепелин (1899, 1901), Roewer (1934) и Бялыницким-Бирулей (1938). Переописан с исправлением некоторых неточностей по двум экземплярам самцов Алиевым (1984) (рис. 3).

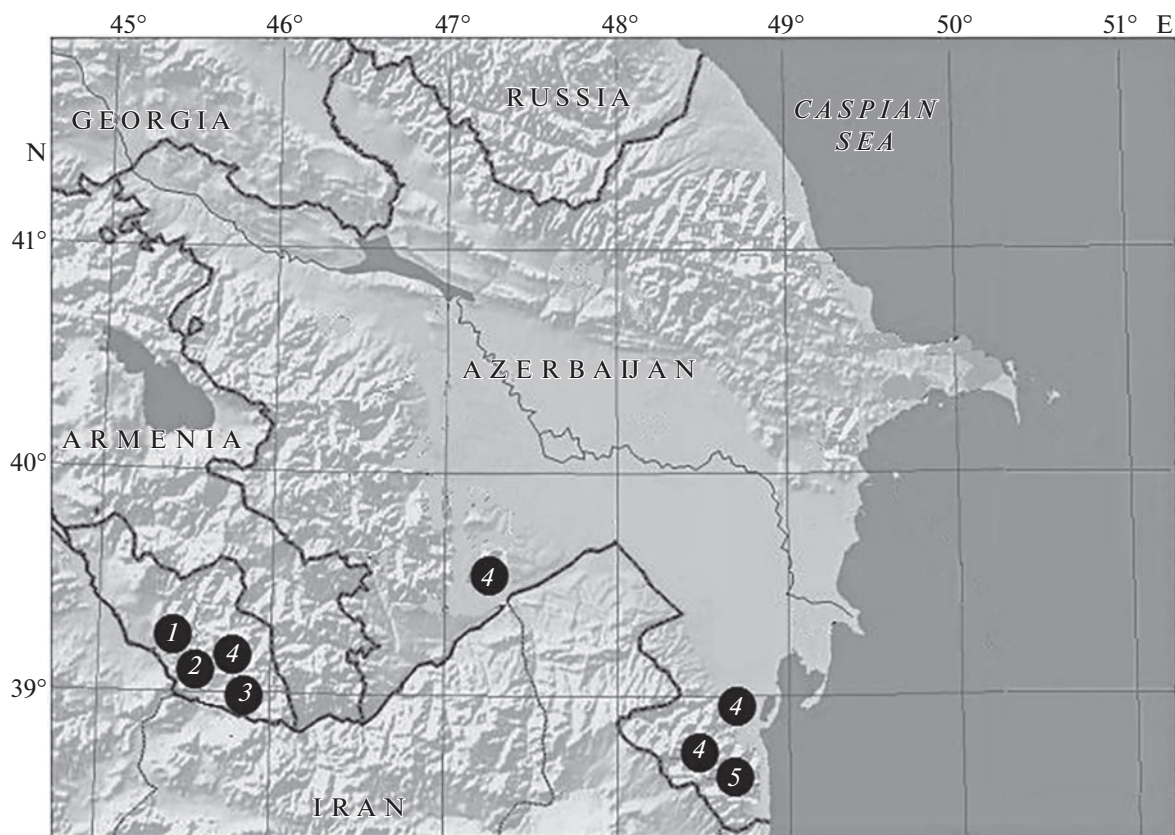


Рис. 4. Точки сбора сольпуг из родов *Rhagodes*, *Gylippus*, *Karschia*, *Biton*, *Gluiopsis* в Азербайджане: 1 – *Biton (Bitonissus) schelkovnikovi*, Нахчыван; 2 – *Gluiopsis nigrocincta*, Нахчыван; 3 – *Ragodes caucasicus*, Джульфа; 4 – *Karschia (Karschia) mastigofera*, Шахбуз, Физули, Лерик, Ленкорань; 5 – *Gylippus (Paragylippus) caucasicus*, Лерик.

З а м е ч а н и я . Эндемик Азербайджана. Два экземпляра самцов были обнаружены в районе новых строительных площадок в черте г. Баку (Алиев, 1984). Все остальные обнаруженные особи – 7 самцов небольших размеров (19–21 мм) и единственная самка (23 мм) (Новрузов, 2020). Самка была обнаружена в одном укрытии вместе с самцом во время спаривания. Считаем, что ограниченное число экземпляров в коллекциях объясняется не столько малочисленностью вида, сколько слабой изученностью территорий. Вид предположительно следует считать исчезнувшим в типовой местности на Абшеронском п-ове, так как он после 1985 г. здесь не отмечался, а большая часть территории, где ранее были собраны все 11 экз., в настоящее время почти полностью урбанизирована. Возможно, сохранился в юго-западной части Абшеронского п-ова.

Э к о л о г и я . Укрытия – пустоты и небольшие норы под камнями и предметами антропогенного происхождения.

***Karschia (Karschia) mastigofera* Birula 1890**

М а т е р и а л . 1 ♂, Азербайджан, Нахчыванская АР, г. Шахбуз близ Биченек, 25.08. (19)80;

1 ♂, Карабах, Физули, 26.05. (19)79; 1 ♀, Гянджа, 26.05. (19)80; 1 ♀, Талыш, Лерик, 18.08. (19)80; 1 ♂, Нахчыван, Шахбуз, 25.06.(19)78, Ш. Алиев; 1 ♀, Ленкорань (Талыш), 2002 г., Э. Гусейнов; 1 ♂, 1 ♀, Талыш, Лерик, май 2002; 1 ♀, 1 ♂, Зуванд, июль 2018, Н. Новрузов.

Т и п о в а я м е с т н о с т ь . Точно неизвестна. В литературе указаны разные локалитеты: Грузия, Тбилиси; Армения, Ереван; Турция, Карс (WSC, 2022).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Малый Кавказ. Азербайджан, Армения, Иран (Бялыницкий-Бируля, 1938) (рис. 4).

З а м е ч а н и я . В Азербайджане этот вид встречается на северных и южных склонах Малого Кавказа, в горных степях Талышских гор и в Аразской низменности. В предгорьях Малого Кавказа занимает местообитания с эфемерной и полынной формациями, в Талышских горах – пояс высокогорных ксерофитов.

Э к о л о г и я . Вид обнаружен под камнями в неглубоких, почти горизонтально вырытых норах (Алиев, 1984).

Семейство *Gylippidae* Roewer 1933

Род *Gylippus* Simon 1879

Подрод *Gylippus (Paragylippus)* Roewer 1933

Gylippus (Paragylippus) caucasicus Birula 1907

Материал. 1 ♀, Азербайджан, Лерик, 14.08.(19)80, Ш. Алиев.

Типовая местность. Точно неизвестна. В литературе указаны разные локалитеты: Грузия, Тифлис (Тбилиси); Армения, Ереван; Азербайджан, Геоктапа, окр. г. Гянджа, Боздаг (WSC, 2022).

Распространение. Малый Кавказ (Армения, Грузия, Турция). Азербайджан (Талыш) (Бялыницкий-Бируля, 1938; Гаджиев, 1996). Современное распространение вида в Азербайджане охватывает южные и северные склоны предгорий Малого Кавказа и Талышских гор (рис. 4).

Замечания. Длина тела не более 21 мм. Цвет тела серо-желтый, конечности и педипальпы буро-желтые.

Экология. Типичный обитатель ксерофильных местообитаний. В предгорьях Малого Кавказа активность сумеречно-ночная, а в высокогорных степях — дневная. Встречается под камнями.

Семейство *Daesiidae* Kraepelin 1899

Подсемейство *Daesiinae* Kraepelin 1899

Род *Biton* Karsch 1880

Подрод *Biton (Bitonissus)* Roewer 1933

Biton (Bitonissus) schelkovnikovi (Birula 1936)

Материал. 2 ♂♂, Азербайджан, Нахчыванская АР, (19)79, Ш. Алиев; 1 ♂, окр. Аракского водохранилища, май 1987, Н. Новрузов.

Типовая местность. Армения, Ереван.

Распространение. В Азербайджане распространён исключительно в Нахчыванской АР (Алиев, 1984; Гаджиев, 1996) (рис. 4).

Замечания. Вид описан только по самцам, самки неизвестны.

Экология. Типичный обитатель полупустыни, встречающийся на виноградниках, в поймах рек и на целинных землях. Встречается в основном под камнями.

Подсемейство *Gluviopsinae* Roewer 1933

Род *Gluviopsis* Kraepelin 1899

Gluviopsis nigrocinctus Birula 1905

Материал. 1 ♂, Азербайджан, Нахчыванская АР, окр. г. Нахчыван, (19)79, Ш. Алиев.

Типовая местность. Иран, Хорасан.

Распространение. Средняя Азия, Туркменистан, Иран, Афганистан (Бялыницкий-Бируля, 1938; Gromov, 1999), Азербайджан (Алиев, 1984) (рис. 4).

Замечания. Вид описан Бялыницким-Бирулей (Birula, 1905) по единственному самцу,

добытому Н.А. Зарудным в Иране. Дополнения к описанию вида выполнены по экземплярам из Средней Азии (Бялыницкий-Бируля, 1938). На Кавказе его впервые обнаружил в Азербайджане Алиев (1984). Особи из Азербайджана заметно меньше по размерам, чем среднеазиатские. В Азербайджане численность этого вида невелика (Алиев, 1984).

Экология. Встречается в неглубоких норках под камнями.

Семейство *Galeodidae* Sundevall 1833

Род *Galeodes* Olivier 1791

Galeodes araneoides (Pallas 1772)

Материал. 8 ♂♂, 1 ♀, Азербайджан, Джебраил, близ Вейсаллы, 17.07. (19)78; 1 ♀, Физули, близ Курдлар, 2.07. (19)76; 1 ♀, Апшерон, 17.07. (19)76; 4 ♀♀, 6 juv., Лачин, 19–20.08. (19)78; 4 ♀♀, Джебраил, недалеко от Гумлаг, 20.07. (19)78; 1 ♂, 3 ♀♀, Лерик, 18.08. (19)80; 1 ♀, Шахбуз, у Биченек, 18.08. (19)79; 1 ♀, Апшерон, Шувалан, 20.07. (19)76; 4 ♀♀, Физули, у Гочахмедлы, 28–31.07. (19)78; 11 ♀♀, Губадлы, близ Гияслы, 15–23.07. (19)78; 3 ♂♂, 1 ♀, Лерик, близ Госмалиан, 1–15.07. (19)79; 2 ♀♀, Имишли, возле Сарчанлы, 30.08. (19)78; 1 ♀, 5 juv., Джебраил, 17.08. (19)78; 3 ♀♀, Джульфа, 24.08. (19)77; 8 ♀♀, Джебраил, близ Гумлаг, 27–30.08.(19)78; 1 ♀, Абшерон, близ Нардаран, 20.04.1977; 1 ♀, Физули, с. Гарамамед, 26.05.(19)79, Ш. Алиев; 3 ♀♀, Лерик, Зуванд, 7.1983; 2 ♂♂, Гобустан, близ Гобустанского заповедника, 18.07.2012; 1 ♀, там же 2.10.2012, Н. Новрузов; 1 ♂, 3 ♀♀, Физули, возле Горадиз, 6.07.2016, Ш. Магеррамова, Х. Алиев; 1 ♀, 2 juv., Гобустан, 15–19.06.2018; 2 ♀♀, Абшеронский п-ов, на склоне горы “Бакинские Уши”, май 1987; 4 ♀♀, там же, 2.10.2012; 2 ♂♂, 3 ♀♀, центральный Гобустан, 15–19.06. 2018; 1 ♂, 1 ♀, юго-восточный Гобустан, июль 2019; 2 ♀♀, там же, июнь 2019; 1 ♂, 2 ♀♀, западный Гобустан, июль 2019; 4 ♂♂, 7 ♀♀, Хызынский р-н, Ситалчай, май 2014; 2 ♀♀, Дивичи, в 2 км от Дивичинского лимана, июнь 2014; 4 ♂, 8 ♀♀, Имишли, сел. Сарханлы, июнь 2014; 6 ♀, с. Ялавадж, июнь 2014; 3 ♂, 4 ♀♀, Нахчыван, Ордубад (Ашагы Айлис), май 2017; 4 ♂, 7 ♀♀, Юхары Айлис, май 2017; 3 ♂, 2 ♀♀, Бейлаган, Милабад, 10–12 июнь 2015; 8 ♂, 6 ♀♀, Гянджа, с. Хашабад, июнь 2015; 4 ♀♀, с. Гаджималик, июнь 2015; 2 ♀♀, Имишли, 01–03.09.2014; 1 ♂, 1 ♀, там же, июнь 2016; 1 ♂, 3 ♀♀, Талыш, Лерик, с. Калахан, июль 2018, Н. Новрузов.

Типовая местность. Точно неизвестна. В литературе указаны разные локалитеты: Россия, Волгоград; Иран; Турция, Измир, Бодра, Мугла (WSC, 2022).

Распространение. Афганистан, Армения, Азербайджан, Египет, Иран, Ирак, Израиль, Казахстан, Украина, Россия (Крым, Северная Осетия), Сирия, Турция, Туркменистан (WSC,

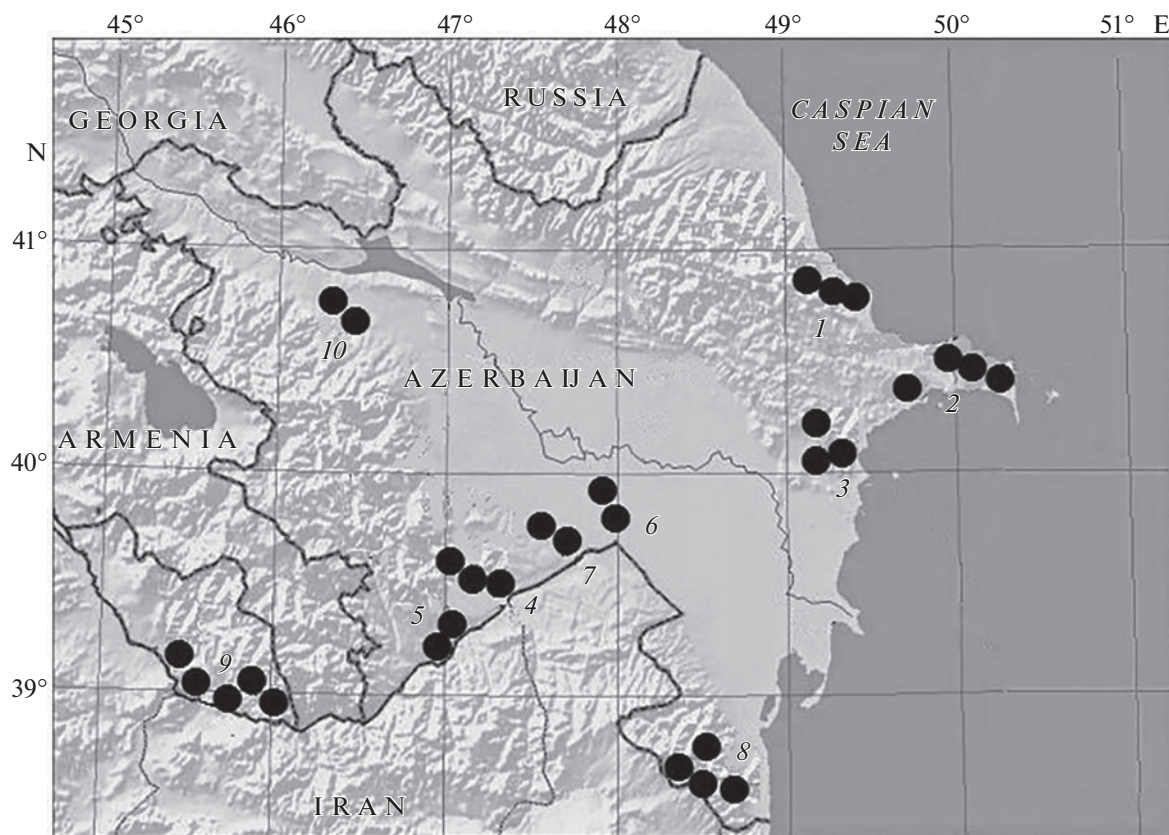


Рис. 5. Точки сбора сольпуги *Galeodes araneoides*: 1 – Хызы, Ситалчай; 2 – Апшеронский п-ов; 3 – Гобустан, Ширван; 4 – Физули; 5 – Джебраил; 6 – Имишли; 7 – Бейлаган; 8 – Талыш; 9 – Нахчыван; 10 – Гянджа.

2022). Этот вид широко распространен в низменных частях Азербайджана. На Малом Кавказе населяет северные, южные и юго-восточные склоны вплоть до субальпийских лугов. На Большом Кавказе северная граница проходит по предгорной полосе. Вид многочислен на Абшеронском п-ове, в Гобустане и в Прикуринской низменности (Гаджиев, 1996) (рис. 5).

З а м е ч а н и я. Выявлены три географические популяции вида: Апшерон-Ширванская, Мильско-Карабахская, Талышская (Алиев, 1984). По нашим данным, ввиду значительной антропогенной трансформации большей части территории Азербайджана, популяции представлены мозаично расположенными скоплениями (Алиев, Новрузов, 2018; Новрузов, 2020a).

Экология. В равнинной части укрытиями служат небольшие самостоятельно выкопанные норы и пустоты под камнями, на горных участках – брошенные норы грызунов и самостоятельно выкопанные норы до 60 см глубиной. Полифаг. Судя по хитиновым фрагментам, обнаруженным в укрытиях, и визуальным наблюдениям, в пище преобладают насекомые. Успешно осваивает антропогенную среду, охотно идет на искусствен-

ный свет, привлекаемый скоплением возле источника света насекомых.

Galeodes armeniacus Birula 1928

М а т е р и а л. 4 ♀♀, Азербайджан, Джебраил, близ Гумлаг, 27.08.(19)78; 1 ♀, там же, 30.08.(19)78; 1 ♀, Джебраил, близ Вейсалли, 17.08.(19)78; 1 ♂, там же, 19.07.(19)78; 3 ♀♀, Нахчыван, Джульфа, 4.07.(19)78; 1 ♀, там же, 25.07.(19)77; 3 ♀♀, там же, 24.08.(19)77; 1 ♂, там же, 24.08.(19)79; 1 ♂, 2 ♀♀, Ильичевск (ныне Шарур), с. Хок, 28.06.(19)78; 2 ♂♂, 5 ♀♀, Нахчыван, близ Неграм, 15–20.06.(19)78; 1 ♂, 1 ♀, Ордубад, близ с. Даста, 19.06.(19)78, Ш. Алиев; 1 ♂, 1 ♀, Нахчыван, Джульфа, май 1986; 2 ♀♀, Бабек, май 1986; 3 ♀♀, Ордубад, май 1986; 2 ♀♀, 1 ♂, Нюс-нюс, июнь 2012; 1 ♂, 4 ♀♀, Юхары Айлис, июнь 2018; 1 ♀, Ашагы Айлис, июнь 2018, Н. Новрузов.

Типовая местность. Точно неизвестна. В литературе указаны разные локалитеты: Армения, Паракар, Арарат; Азербайджан, Нахчыван, Джульфа (WSC, 2022).

Распространение. Малый Кавказ, Армения, Азербайджан, Иран, Турция (?) (Гаджиев, 1996; WSC, 2022).

З а м е ч а н и я. Один из самых массовых (фоновых) видов, в пределах Нахчыванской АР. Имеет тенденцию к расширению своего распространения на север по юго-восточным склонам Малого Кавказа и приближается к границе с Кура-Аразской низменностью.

Экология. Охотно селится в брошенных норах грызунов, где и зимует, реже встречается в пустотах под камнями. Собственные норы роет редко, только в период линьки и появления потомства.

Galeodes caspius Birula 1890

М а т е р и а л. 2 ♂♂, Азербайджан, Апшерон, 1980, Ш. Алиев; 1 ♂, Апшерон, близ Бина, 5–11.07.1987; 1 ♀, Абшерон, окраина Баку (Волчья гряда), май 1984; 1 ♀, Кобу, июнь 1986; 1 ♂, Шубаны, июнь 1986; 1 ♂, 1 ♀, близ пос. Бина, 15.08.1987; 2 ♂♂, Хызынский р-н, Ситалчай, май 2019; 1 ♂, между с. Яшма и Шурабад, май 2019, Н. Новрузов.

Типовая местность. Туркменистан.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средняя Азия (Туркменистан, южный Узбекистан), Иран (Бялыницкий-Бируля, 1938). Распространение этого вида в пределах Азербайджана охватывает Абшеронский п-ов и полупустынную зону на южных склонах Малого Кавказа (Алиев, 1984; Гаджиев, 1996).

З а м е ч а н и я. Экземпляры из Азербайджана намного мельче среднеазиатских особей. В Азербайджане *G. caspius* отмечен как малочисленный вид (Алиев, Гаджиев, 1983).

Экология. Укрытия — самостоятельно выкопанные норы на скалистых склонах и брошенные норы мелких грызунов.

Galeodes nachitschevanicus Aliyev 1985

М а т е р и а л. Голотип 1 ♂, паратипы 4 ♂♂, 20 ♀♀, 15 juv., Азербайджан, Нахчыван, Шахбуз (39°24' с.ш., 45°34' в.д.), Ш. Алиев; 1 ♀, Ордубад, Нюс-нюс, июнь 2012; 2 ♂♂, 2 ♀♀, 4 juv., Шахбуз, июнь 2012, Н. Новрузов. Большая часть материала находится в личной коллекции Ш. Алиева.

Типовая местность. Азербайджан, Нахчыван, Шахбуз (Алиев, 1985).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Азербайджан, Нахчыванская АР (Алиев, 1985).

З а м е ч а н и я. Вид близок к *G. araneoides*, но отличается меньшими общими размерами, окраской, количеством зубчиков на хелицерах, формой бациллы и подошвы на предплюсне IV пары ног (Алиев, 1985).

Экология. Вид встречается на участках с суглинисто-сероземным типом почв, на каменистых склонах, в горных и предгорных степях, на опушках леса, в полынной и травяной полупустынной среде обитания. Отмечен на высотах от 700 до 2000 м над ур. м.

Galeodes turkestanus Kraepelin 1899

М а т е р и а л. 2 ♀♀, Азербайджан, г. Физули, близ с. Гараханбейли, 25.07.(19)76; 9 ♀♀, 6 juv., Физули, близ Мердинли, 2.09.(19)78; 1 ♀, Жданов (ныне Бейлаган), близ с. Митабад, 26.07.(19)78; 2 ♀♀, Физули, 28.08.(19)78; 3 ♀♀, Физули, Горадиз, 22.07.(19)79, Ш. Алиев.

Типовая местность. Туркестан (WSC, 2022).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Казахстан (WSC, 2022). Равнинные части Узбекистана от южной пустыни Кызылкум до реки Сыр-Дарья (Бялыницкий-Бируля, 1938). Азербайджан, Физули (рис. 6).

З а м е ч а н и я. Данный вид, первоначально описанный как подвид *G. araneoides*, сильно отличается от последнего, по крайней мере, по признакам самца, в основном формой флажков и наличием ктений (Бялыницкий-Бируля, 1938). Ранее не регистрировался в Азербайджане, впервые обнаружен Ш. Алиевым в регионе Малого Кавказа.

Galeodes turcmenicus Birula 1937

М а т е р и а л. 3 ♀♀, Азербайджан, Нахчыванская АР, Джульфа, близ Арафса, 25.08.(19)79; 1 ♀, Шахбуз, близ Гаратай, 29.06.(19)78; 2 ♀♀, Шахбуз, близ Биченек, 18.08.(19)78; 1 ♀, там же, 25.08.(19)80; 1 ♀, там же, 29.06.(19)78; 3 ♀♀, Ордубад, 16.06.(19)78; 1 ♂, 4 ♀♀, Джульфа, близ Толлар, 23.06.(19)78; 4 ♀♀, Шахбуз, близ Еникенд, 19.06.(19)78; 2 ♀♀, Ордубад, близ горы Насилвас, 25.06.1984, Ш. Алиев.

Типовая местность. Точно неизвестна. В литературе указаны несколько локалитетов: Казахстан (Мангышлакское плато), Туркменистан: Красноводск, Большой Балкан (Каракум), Кара-Кала, каньон Айidere, Арчман, Ашхабад (WSC, 2022).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Казахстан, Туркменистан (Бялыницкий-Бируля, 1938; Gromov, 1999; WSC, 2022). Азербайджан, Нахчыванская АР (рис. 6).

З а м е ч а н и я. Морфологически этот вид очень похож на *G. araneoides* (Бялыницкий-Бируля, 1938). *G. turcmenicus* ранее не был отмечен на территории Азербайджана, впервые обнаружен Ш. Алиевым в регионе Малого Кавказа.

Galeodes nigrichelis Roewer 1934

М а т е р и а л. В коллекции Института зоологии Азербайджана и наших сборах этот вид отсутствует. Вид описан Roewer (1934) по самкам, самец неизвестен (Бялыницкий-Бируля, 1938).

Типовая местность. В литературе типовой местностью указан Баку, Азербайджан (Zilch, 1946; WSC, 2022).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Азербайджан.

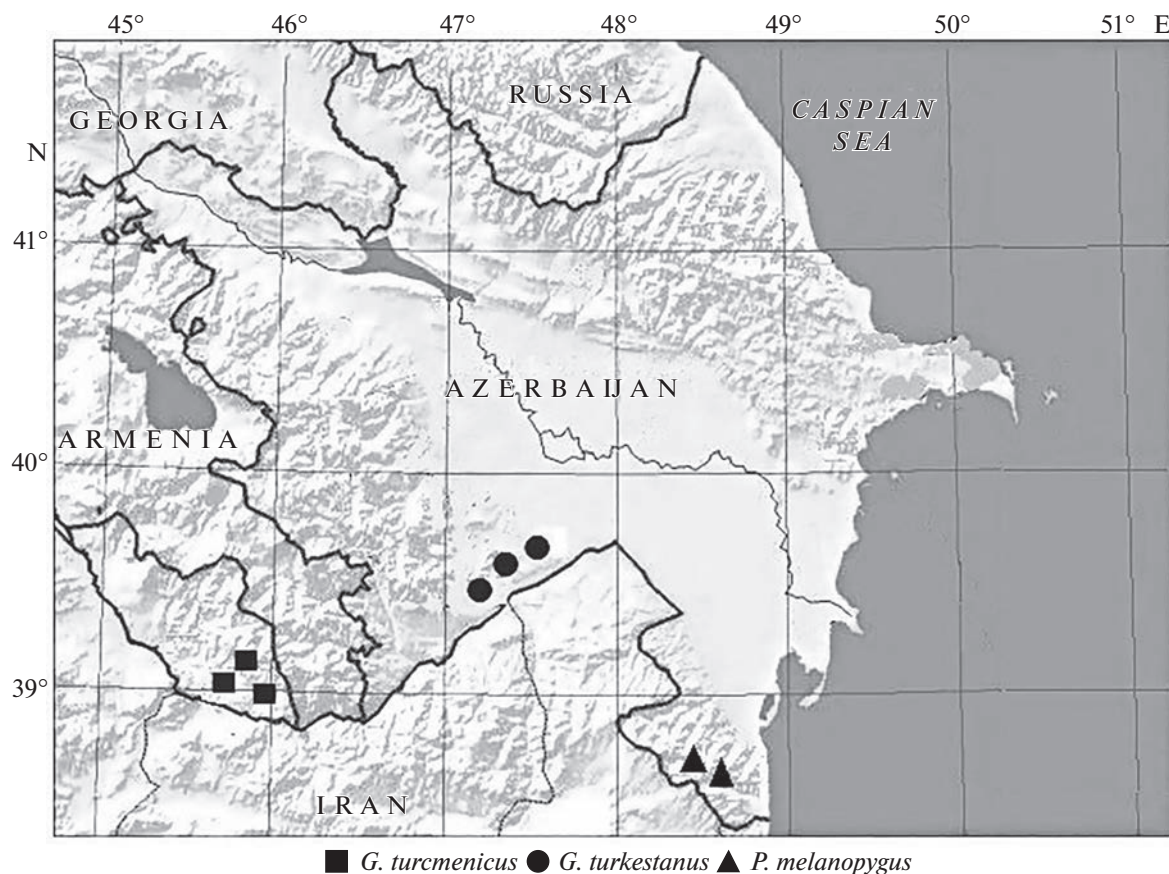


Рис. 6. Точки сбора *Galeodes turkmenicus*, *Galeodes turkestanus* на Малом Кавказе и *Paragaleodes melanopygus* в Талыше.

Замечания. Вид включен в состав фауны региона исключительно по литературным данным и данным электронного каталога (Zilch, 1946; WSC, 2022). Эндемик Азербайджана. Бялыницкий-Бируля (1938) высказал предположение, что исследованные С. Roewer экземпляры этого вида были неточно этикетированы.

Род *Paragaleodes* Kraepelin 1899

Paragaleodes melanopygus Birula 1905

Материал. 1 ♀, Азербайджан, Талыш, 1979 г., Ш. Алиев; 1 ♀, Талыш, Зуванд, июнь 2006; 1 ♀, Лерик, с. Гекдере, июнь 2013; 1 ♀, с. Пирасора, июнь 2019; 1 ♀, с. Дыман, июнь 2019; 2 ♀♀, Виляш-чай, июнь 2019, Н. Новрузов.

Типовая местность. Иран, провинция Мазандаран, Горган (Астрабад) (WSC, 2022).

Распространение. Туркменистан, Северный Иран, Азербайджан (Талыш) (Бялыницкий-Бируля, 1938; Гаджиев, 1996) (рис. 6).

Замечания. Этот вид описан только по самкам, самцы неизвестны. Коллекция ЗИН (Санкт-Петербург) содержит 3 самки из Северного Ирана и 1 самку из Азербайджана (Талыш) (Алиев, 1984).

В целом, исследованные материалы по отряду Scorpiones включают 5 видов в составе 3 родов одного семейства (Kovářík, 2019; Kovářík et al., 2022; Novruzov et al., 2022). Материалы по отряду Solifugae содержат 13 видов из 7 родов и 5 семейств. Из них два вида (*Galeodes turkestanus* Kraepelin 1899, *Galeodes turkmenicus* Birula 1937) ранее не отмечались для фауны Азербайджана и предположительно проникли на его территорию в результате расширения ареала (*G. turkmenicus*) или интродукции (*G. turkestanus*). Один вид (*Galeodes nigrichelis* Roewer 1934), ввиду отсутствия в нашем материале, включен в состав фауны Азербайджана по данным литературы (Roewer, 1934; Zilch, 1946). Три вида из 14 указанных выше являются эндемиками Азербайджана: *G. nachitschevanicus* Aliyev 1985, *G. nigrichelis* Roewer 1934 и *K. (K.) caucasica* (C.L. Koch 1878). Уточнены данные по распространению с указанием новых локалитетов 6 видов сольпуг: *K. (K.) caucasica* (C.L. Koch 1878), *K. (K.) mastigofera* Birula 1890, *G. araneoides* (Pallas 1772), *G. caspius* Birula 1890, *G. armeniacus* Birula 1928, *P. melanopygus* Birula 1905 (Новрузов, 2020).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алиев Ш.И., Гаджиев А.Т., 1983. Сольпуги (Arachnida, Solifugae) Азербайджана // Известия АН Азербайджанской ССР, Сер. Биол. № 54. С. 43–46.
- Алиев Ш.И., 1984. Сольпуги (Arachnida, Solifugae) Азербайджана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 24 с.
- Алиев Ш.И., 1985. Новый вид сольпуг семейства Galeodidae (Solifugae) из Азербайджана // Зоологический журнал. Т. 64. № 7. С. 1100–1102.
- Алиев Х.А., Новрузов Н.Э., 2018. Численность и распределение *Mesobuthus eupeus* и *Galeodes araneoides* (Arachnida: Scorpiones, Solifugae) в антропоценозах Абшеронского полуострова (Восточный Азербайджан) / Материалы VI Всероссийской науч.-практ. конференции с международным участием “Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов”. Махачкала: ДГПУ. С. 57–64.
- Богачев Б.А., 1951. Скорпионы. В кн.: Животный мир Азербайджана. Баку: Элм. С. 195–199.
- Бялиницкий-Бируля А.А., 1917. Членистобрюхие паукообразные Кавказского края, часть I. Скорпионы, Записки Кавказского музея. Серия А. № 5. Тифлис. 258 с.
- Бялиницкий-Бируля А.А., 1938. Паукообразные. Фаланги (Solifugae) // Фауна СССР. Паукообразные. Т. 1. № 3. Москва–Ленинград: АН СССР. 178 с.
- Гаджиев А.Т., 1996. Класс паукообразные или арахниды – Arachnida. / С.В. Алиев, А.Г. Касымов (отв. ред.). В кн.: Животный мир Азербайджана. Т. 2. Тип членистоногие. Баку: Элм. С. 44–49.
- Новрузов Н.Э., 2019. Распространение и морфометрическая изменчивость *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) (Arachnida, Scorpiones, Buthidae) в восточном Азербайджане // Евроазиатский энтомологический журнал. Т. 18. № 1. С. 27–38.
- Новрузов Н.Э., 2019а. Использование укрытий скорпионами *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda* (Arachnida, Scorpiones, Buthidae) в Восточном Закавказье // Экосистемы. Т. 19. С. 142–156.
- Новрузов Н.Э., 2020. К распространению Karschiidae Kraepelin, 1899 и Galeodidae Sundevall, 1833 (Arachnida, Solifugae) в Азербайджане / Материалы VIII Всероссийской науч.-практ. конференции “Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов”. 20 ноября 2020, ДГПУ, Махачкала. С. 91–95.
- Новрузов Н.Э., 2020а. Изменчивость морфометрических признаков и полового диморфизма *Galeodes araneoides* (Pallas, 1772) (Arachnida, Solifugae, Galeodidae) в Восточном Закавказье // Самарский научный вестник. Т. 9. № 4. С. 132–141.
- Новрузов Н.Э., 2022. Материалы по изменчивости окраски *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) (Arachnida: Scorpiones) в Юго-Восточном Ширване и Гобустане (Восточный Азербайджан) // Кавказский энтомологический бюллетень. Т. 18 (1). С. 19–29.
- Тертышников Н.Н., 1949. Скорпионы Азербайджана. Труды естественно-исторического музея им. Г. Зардаби. Вып. 3. Баку. С. 105–120.
- Юсубов Э.Б., 1984. Скорпионы (Arachnidae, Scorpiones) Азербайджана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку. 26 с.
- Алиев Х.А., Новрузов Н.Э., Набиева Х.А., 2018. Review of the species from the order Solifugae (Arachnida) in the collection of the Institute of Zoology of the Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku // Arthropoda Selecta. V. 27. № 3. P. 257–259.
- Birula A.A., 1905. Bemerkungen über die Ordnung der Solifugen. I–V. Annuaire du Muséum Zoologique de Académie des Sciences de St. Pétersbourg. 9. 391–416.
- Farzanpay R., 1987. [Knowing scorpions]. Central University Publications 312. Biology 4. Teheran. 231 p.
- Fet V.Y., Sissom W.D., Lowe G., Braunwalder M.E., 2000. Catalog of the scorpions of the world (1758–1998). New York: The New York Entomological Society. 690 p.
- Fet V.Y., Kovařík F., Gantenbein B., Kaiser R.C., Stewart A.K., Graham M.R., 2018. Revision of the *Mesobuthus caucasicus* Complex from Central Asia, with Descriptions of Six New Species (Scorpiones: Buthidae) // Euscorpius. № 255. P. 1–77.
- Gantenbein B., Fet V., Gromov A.V., 2003. The first DNA phylogeny of four species of *Mesobuthus* Vachon, 1950 (Scorpiones: Buthidae) from Eurasia // Journal of Arachnology. V. 31. P. 412–420.
- Gromov A.V., 1999. Solpugids (Arachnida: Solifugae) of Turkmenistan // Arthropoda Selecta. V. 7 (for 1998). P. 179–188.
- Koch L., 1878. Kaukasische Arachniden. In: O. Schneider. 1878. Naturwissenschaftliche Beiträge zur Kenntniss der Kaukasusländer: auf Grund seiner Sammelbeute herausgegeben von Oscar Schneider. 160 s. (S. 36–71).
- Kovařík F., Štáhlavský F., Kořínková T., Král J., Van der Ende T., 2009. *Tityus ythieri* Lourenço, 2007 is a synonym of *Tityus magnimanus* Pocock, 1897 (Scorpiones: Buthidae): a combined approach using morphology, hybridization experiments, chromosomes, and mitochondrial DNA // Euscorpius. № 77. P. 1–12.
- Kovařík F., 2019. Taxonomic reassessment of the genera *Lychas*, *Mesobuthus*, and *Olivierus*, with descriptions of four new genera (Scorpiones: Buthidae) // Euscorpius. № 288. P. 1–27.
- Kovařík F., Fet V., Gantenbein B., Graham M.R., Yağmur E.A., Štáhlavský F., Poverennyi N.M., Novruzov N.E., 2022. A revision of the genus *Mesobuthus* Vachon, 1950, with a description of 14 new species (Scorpiones: Buthidae) // Euscorpius. № 348. P. 1–189.
- Kraepelin K., 1899. Zur Systematik der Solifugen // Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg. Jg. 16. S. 197–259.
- Kraepelin K., 1901. Palpigradi und Solifugae. Schulze F.E. (Hrsg.). Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. Lfg. 12. Berlin: R. Friedländer & Sohn. S. 1–159.
- Novruzov N.E., Kovařík F., Fet V., 2022. *Mesobuthus zarudnyi* sp. n. from Azerbaijan (Scorpiones: Buthidae) // Euscorpius. № 347. P. 1–9.
- Puillandre N., Brouillet S., Achaz G., 2021. ASAP: assemble species by automatic partitioning. Molecular Ecology Resources. № 21. P. 609–620.

- Roewer C.F., 1934. Solifugae, Palpigradi. In Bronn, H.G. (ed.), Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5: Arthropoda. IV: Arachnoidea. V. 5(IV) (4) (4–5): 481–723. Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H.: Leipzig.
- Soleglad M.E., Fet V.Ya., 2003. High-level systematics and phylogeny of the extant scorpions (Scorpiones: Orthosterni). Euscorpius. V. 11. P. 1–175.
- Turk F.A., 1960. On some sundry species of solifugids in the collection of the Hebrew University of Jerusalem // Journal of Zoology. V. 135. P. 105–124.
- WSC (World Solifugae Catalog), 2022. World Solifugae Catalog. Natural History Museum Bern. online at <http://wac.nmbe.ch>
- Zilch A., 1946. Katalog der Solifugen (Arach.) des Senckenberg-Museums. Senckenbergiana. T. 27. S. 119–154.

THE DIVERSITY AND DISTRIBUTION OF SCORPIONS AND SOLIFUGIDS (ARACHNIDA, SCORPIONES, SOLIFUGAE) IN EASTERN TRANSCAUCASIA

N. E. Novruzov*

Institute of Zoology, Ministry of Science and Education of Azerbaijan, Baku, AZ-1073 Azerbaijan

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

All available data on the taxonomy and distribution of scorpions and solifugids are summarized in order to obtain a complete picture of the current state of their faunas in the territory of eastern Transcaucasia. When compiling the taxonomic checklist of species, material from all available literary sources, data on faunistic studies, the results of processing the collection of the Institute of Zoology of Azerbaijan and our own collections were used. Updated information on the taxonomy and distribution of scorpions and solifugids in eastern Transcaucasia is presented, with two species of scorpions and three species of solifugids being new to this region. Thus, by 2022, the order Scorpiones in the study region is represented by 5 species from 3 genera and one family, while the order Solifugae by 14 species from 7 genera and 5 families. Maps showing the localities in eastern Transcaucasia are presented for 15 species.

Keywords: scorpions, solifugids, fauna, taxonomy, checklist, map

УДК 595.729

НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ СВЕРЧКИ ПОДСЕМЕЙСТВА PHALANGOPSINAE (ORTHOPTERA, GRYLLIDAE). 15. ТРИБА PARAGRYLLINI ИЗ ПАНАМЫ

© 2023 г. А. В. Горохов*

Зоологический институт РАН, С.-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: gorochovandrei3@gmail.com

Поступила в редакцию 29.12.2022 г.

После доработки 22.01.2023 г.

Принята к публикации 24.01.2023 г.

С территории Панамы описаны *Panamacla invaginata* gen. et sp. n. из подтрибы Mexiaclina Gorochov 2014, *Aclella (Selvacla) totumas* sp. n., *Neoacla (Superacla) omelkoi* sp. n. и *N. (S.) mikhaili* sp. n. из подтрибы Neoaclina Desutter 1988, а также *Paragryllus specularis* Otte 2006 из подтрибы Paragryllina Desutter 1988. Все эти подтрибы, роды и подроды впервые указаны для Панамы. Бывший род *Selvacla* Otte 2006 stat. n. и подрод *Hattersleya* Nischk et Otte 2000 stat. resurr. восстановлены из синонимов в качестве подродов родов *Aclella* Desutter-Grandcolas 2000 и *Neoacla* Desutter 1988 соответственно. Подроду *Superacla* Gorochov 2009 stat. resurr., возведенному ранее в ранг рода, возвращен статус подрода в составе рода *Neoacla*.

Ключевые слова: Orthoptera, Gryllidae, Phalangopsinae, Paragryllini, Панама, новые таксоны

DOI: 10.31857/S0044513423050069, EDN: RKKVBS

Это сообщение продолжает частичную реви-
зию неотропических представителей подсемей-
ства пауковидных сверчков (Phalangopsinae), на-
чатую в данной серии публикаций (Горохов, 2007,
2009, 2011, 2011a). Эти сообщения были посвяще-
ны главным образом южноамериканским таксо-
нам триб Phalangopsini и Paragryllini. Кроме того,
новые данные по американским Phalangopsinae
были опубликованы в некоторых других работах,
из которых особо следует отметить статьи по мек-
сиканским и перуанским пауковидным сверчкам
(Gorochov, 2007, 2019), а также статью по надро-
довой классификации группы подсемейств “Pha-
langopsidae” (Gorochov, 2014: Phalangopsinae sub-
family group).

В настоящем сообщении рассматриваются сле-
дующие роды из Панамы: *Panamacla* gen. n. (под-
триба Mexiaclina Gorochov 2014), *Aclella* Desutter-
Grandcolas 2000 и *Neoacla* Desutter 1988 (подтриба
Neoaclina Desutter 1988), а также *Paragryllus* Guérin-
Méneville 1844 (подтриба Paragryllina Desutter 1988).
Вопросы о составе названных выше триб, а также
о подродовом делении родов *Aclella*, *Neoacla* и
Paragryllus кратко обсуждаются в разделах, посвя-
щенных этим таксонам. Все ранее описанные ро-
довые и надродовые таксоны из данного списка
впервые указываются для Панамы. Работа осно-
вана на материалах из Зоологического института
РАН в С.-Петербурге (ЗИН).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ И ОПИСАНИЯ

Подтриба Mexiaclina

Эта подтриба была установлена для родов *Mex-
iacla* Gorochov 2007 и *Oaxacla* Gorochov 2007 из
Мексики (Gorochov, 2014). Позднее к ним был
условно добавлен род *Paragryllodes* Karny 1909 из
Старого Света (Горохов, 2015), но затем этот род
и три других рода из Старого Света (*Pseudenda-
custes* Chopard 1928; *Upupagryllus* Desutter-Grand-
colas 2015; *Ugandacla* Gorochov 2022) были поме-
щены в самостоятельную подтрибу (Горохов, 2022).
Таким образом, к Mexiaclina ныне относятся два
вышеупомянутых мексиканских рода и один но-
вый род, описываемый ниже из Панамы. Этот
род позволяет лучше понять отличительные при-
знаки подтрибы, среди которых — наличие до-
вольно разнообразной по строению абдоминаль-
ной железы у самца и некоторые особенности ге-
ниталий самца: срединная лопасть эпифаллуса
раздвоенная; вторичные эктопарамеры (заднебо-
ковые лопасти, более или менее сочлененные с
эпифаллусом) крупные и склеротизованные или
полусклеротизованные.

Род *Panamacla* Gorochov gen. n.

Типовой вид *Panamacla invaginata* sp. n.

Д и а г н о з. Тело сравнительно маленькое и с умеренно длинными ногами (рис. 1, 1, 2). Голова довольно короткая, почти треугольная спереди, с несколько выдающимися вперед глазами и еще более выдающимся вперед рострумом, а также с умеренно короткими ротовыми частями, имеющими довольно длинные максиллярные щупики (рис. 1, 3); глазки развиты, сравнительно мелкие и более или менее круглые (срединный — на вершине рострума, боковые — по бокам роstralного основания); глаза крупные, косо вертикальные и округло треугольные; рострум между усиковыми впадинами слегка уже скапуса и округло тупоугольный в профиль. Пронотум умеренно поперечный, едва сужающийся кпереди, с почти прямыми передним и задним краями диска, а также с невысокими боковыми лопастями, постепенно сужающимися кзади и имеющими более или менее округлые нижние края (рис. 1, 1, 2); надкрылья самца сильно укорочены, почти чешуевидные и без заметного жилкования (рис. 1, 2); у самки надкрылья отсутствуют; задние крылья отсутствуют у обоих полов; ноги без тимпанумов, умеренно тонкие, но заднее бедро заметно расширено в проксимальной половине (ясно прыгательное), а задняя голень с довольно короткими отчлененными шипами лишь в дистальной трети и с шестью вершинными шпорами (из них две нижние внутренние — самые длинные, более или менее достигающие средней трети заднего базитарзуса, средняя наружная — лишь немного длиннее вышеупомянутых шипов, а остальные шпоры почти как эти шипы по длине). Третий тергит брюшка самца несколько крупнее (длиннее) остальных и с задним краем его дорсальной части, отчетливо приподнятым по сравнению с пятым и последующими тергитами брюшка (рис. 1, 1, 2); четвертый тергит брюшка самца еще более специализированный — очень короткий, снабженный сильно склеротизованным и широко треугольным (при рассмотрении сзади) возвышением, которое в состоянии покоя вплотную примыкает к приподнятой части предыдущего тергита (рис. 1, 4); между этими тергитами расположена мягкая (мембранозная) выворачивающаяся лопасть — абдоминальная железа (рис. 1, 1, 2), которая в состоянии покоя втянута под третий тергит брюшка и снаружи не видна или почти не видна (рис. 1, 4); тергиты брюшка самки без подобных специализаций; анальная пластинка у обоих полов отчетливо трапецевидная, в 2–3 раза длиннее, чем видимая часть последнего тергита; генитальная пластинка самца удлинненная, почти в 2.5 раза длиннее анальной пластинки и в дистальной половине постепенно сужается к округло обрубленной вершине; генитальная пластинка самки приблизительно равна по длине ее анальной пластинке, округло треугольная, умеренно поперечная и с широко округленной вершиной. Гениталии сам-

ца более или менее похожи на таковые *Mexiacla*, но со следующими особенностями (рис. 1, 5–7): эпифаллус в виде широкой извилистой поперечной ленты, слитой по бокам с рамусами и имеющей раздвоенный срединный выступ в задней части; эктопарамеры (отчлененные заднебоковые лопасти эпифаллуса) очень крупные, значительно выступающие позади вершин срединного эпифаллического выступа, склеротизованные, сочленены в основании с боковыми частями эпифаллуса и с эндопарамерами; левый и правый эндопарамеры без склеротизованной перемишки между ними, но каждый с длинной (крупной) аподемой; рахис короткий и мембранозный (плохо видимый), с мелким склеритом около вершины и парой сближенных изогнутых пластинок в основании (эти пластинки образуют небольшую формулу, которая не слита и не сочленена с какими-либо другими склеротизованными структурами); дополнительные полумембранозные пластины около формулы, характерные для *Mexiacla*, отсутствуют. Яйцеклад довольно длинный, а его вершина по строению типична для примитивного яйцеклада трибы *Paragrillini* (рис. 1, 9).

С о с т а в. Только типовой вид.

С р а в н е н и е. От родов *Mexiacla* и *Oaxacla* новый род отличается иным строением абдоминальной железы самца: у нового рода она представлена выворачивающейся лопастью между специализированными третьим и четвертым тергитами брюшка, у *Mexiacla* — четырьмя или пятью парами бугорков на четвертом–восьмом тергитах брюшка, а у *Oaxacla* — двумя непарными бугорками на седьмом и восьмом тергитах брюшка. Кроме того, гениталии самца у нового рода без дополнительных полумембранозных пластин вокруг формулы, характерных для *Mexiacla*, и с довольно примитивным эпифаллусом, который (в отличие от эпифаллуса *Oaxacla*) не разделен на три склерита.

Э т и м о л о г и я. Название нового рода происходит от названия страны (Панама), где был собран единственный представитель этого рода, и от старого родового названия *Acla*.

***Panamacla invaginata* Gorochov sp. n.**
(рис. 1, 1–9)

М а т е р и а л. Голотип ♂, Панама, провинция “Chiriquí”, окрестности “La Amistad International Park” недалеко от границы с Коста-Рикой, гора “Totumas”, 1800–2000 м над ур. м., первичный лес, среди сухих листьев в подстилке ночью, 29.01–13.02.2022, А. Горохов (ЗИН). Паратипы: 19 ♂♂, 13 ♀♀, те же данные (ЗИН). Дополнительный материал — 1 ♂, те же данные (ЗИН).

О п и с а н и е. Самец (голотип). Тело хорошо опушенное, по габитусу — как на рис. 1, 1, 2. Голо-

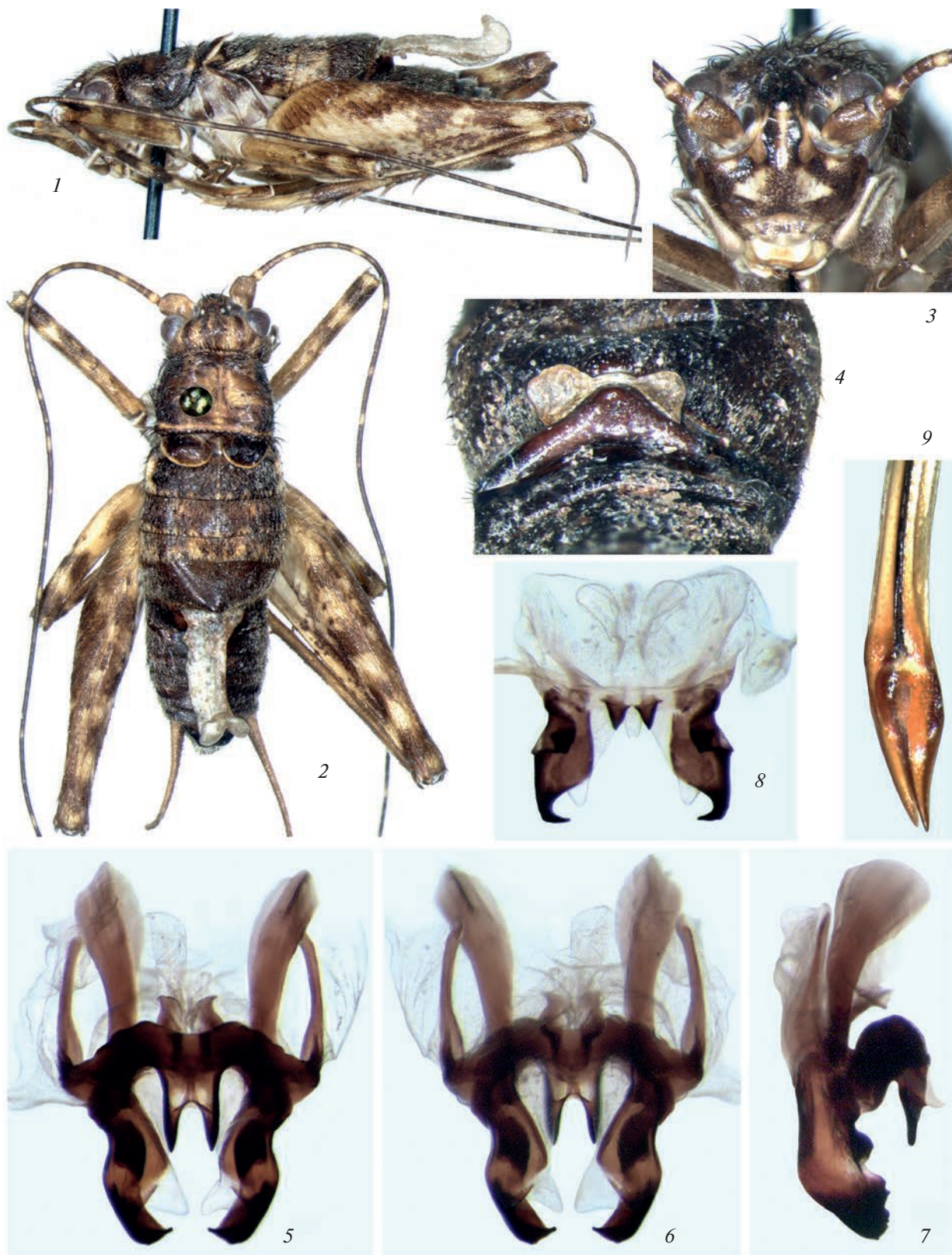


Рис. 1. *Panamacla invaginata* gen. et sp. n.: 1, 2 — тело самца с вывернутой наружу лопастью абдоминальной железы, вид сбоку (1) и вид сверху (2); 3 — голова самца спереди; 4 — специализированные третий и четвертый тергиты брюшка самца с частично вывернутой наружу лопастью абдоминальной железы, вид сверху—сзади; 5–7 — гениталии самца сверху (5), снизу (6) и сбоку (7); 8 — гениталии, возможно, уродливого (с не полностью сформированными некоторыми имагинальными структурами) самца сверху; 9 — дистальная часть яйцеклада сбоку.

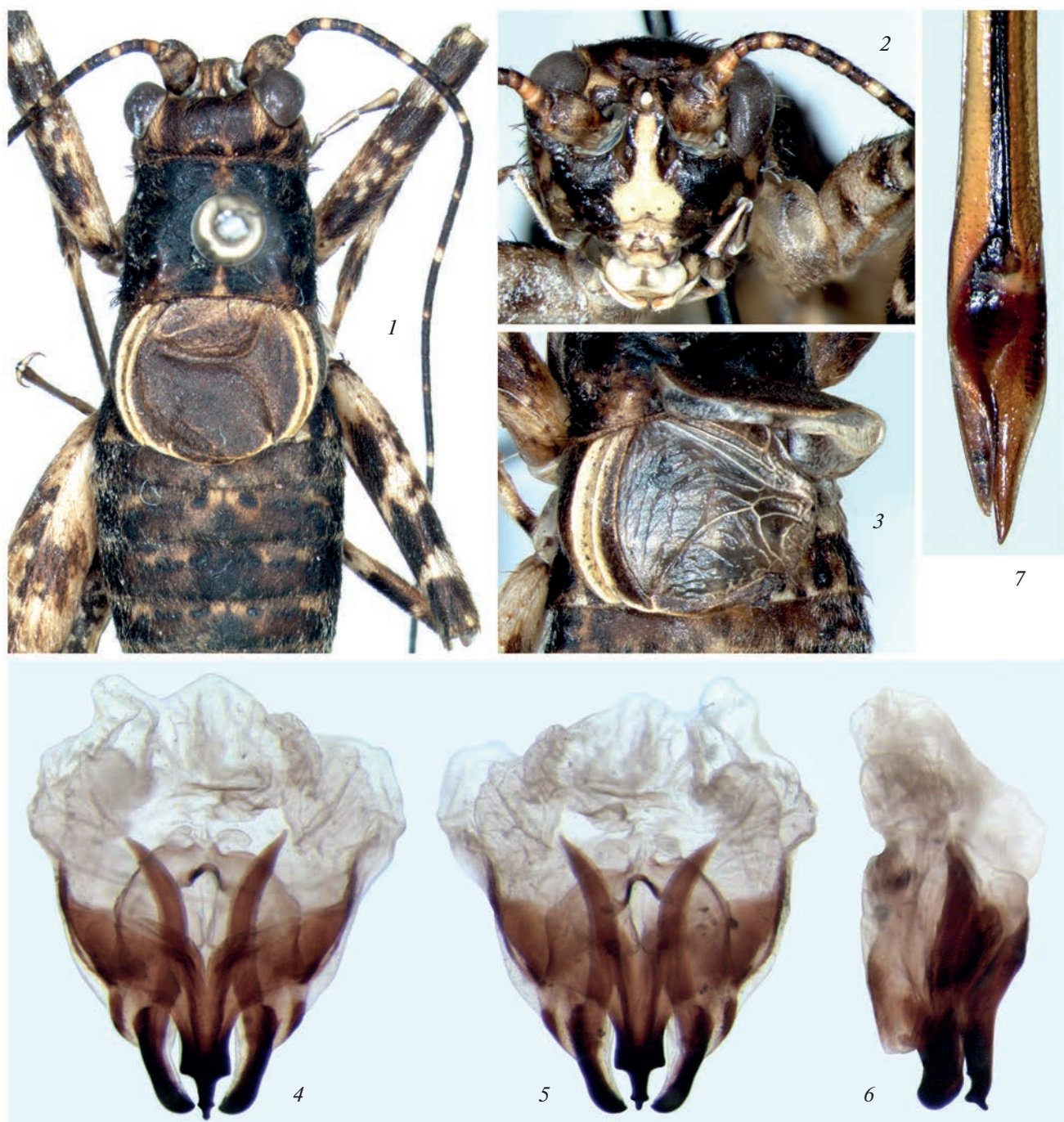


Рис. 2. *Acella (Selvacla) totumas* sp. n.: 1 — тело самца без задней части, вид сверху; 2 — голова самца спереди; 3 — дорсальная плоскость левого (нижнего) надкрылья самца; 4–6 — гениталии самца сверху (4), снизу (5) и сбоку (6); 7 — дистальная часть яйцеклада сбоку.

ва коричневая с желтоватыми глазками, вертикальной срединной линией под срединным глазком, двумя пятнышками вдоль нижнего и медиального краев каждой усиковой впадины, широким треугольным срединным пятном под этими линией и пятнышками (срединная часть данного треугольного пятна слегка затемненная), полоской вдоль

нижнезаднего края каждого глаза, большей частью ротовых органов (но наличник с коричневой поперечной полоской) и многочисленными мелкими пятнами на усиковом жгуте, а также со светло-коричневыми скапусом, нижней частью каждой щеки и продольными отметинами на верхней части эпикраниума (рис. 1, 3); переднеспинка

также коричневая со светло-коричневыми пятнами на диске и темно коричневыми боковыми лопастями, причем последние снабжены мелкими и немного более светлыми отметинами на передней и задней частях; видимая часть среднеспинки более или менее светло-коричневая; заднеспинка, тергиты брюшка и анальная пластинка от коричневых до темно-коричневых, но заднеспинка с желтоватыми пятнами по бокам, первый и второй тергиты брюшка с неясными мелкими светловатыми отметинами, а четвертый — с коричневым дорсальным возвышением (рис. 1, 4); надкрылье темно-коричневое с желтоватой узкой краевой каймой, несколько расширенной в латеральной части; ноги светло-коричневые с многочисленными коричневыми пятнами и желтоватыми основаниями всех базитарзусов; остальные части груди и брюшка от светло-коричневых до желтоватых, но с коричневыми пятнами на плевритах, серо-коричневыми последними стернитами брюшка и генитальной пластинкой, а также с едва затемненными верхней и внутренней (медиальной) поверхностями церок. Рострум между усиковыми впадинами примерно в 1.2 раза уже скапуса; надкрылья покрывают лишь переднюю треть заднеспинки, округленные и более или менее гладкие, но каждое снабжено низким продольным килем недалеко от бокового края; абдоминальная железа у голотипа с выворачивающейся мягкой лопастью, лишь слегка выставленной позади третьего тергита брюшка (рис. 1, 4); гениталии — см. рис. 5–7.

Вариации. Окраска от слегка более темной (почти полностью темно-коричневой сверху) до немного более светлой (с почти светло-коричневыми большей частью дорсума головы, диском переднеспинки и верхней частью нескольких последующих тергитов); выворачивающаяся часть абдоминальной железы у некоторых самцов полностью выставлена и представляет собой удлиненную беловатую лопасть, почти достигающую вершины брюшка (рис. 1, 1, 2), но у других самцов — полностью втянута под третий тергит брюшка и совсем не видна снаружи. Один дополнительный самец (не паратип) с надкрыльями, неотличимыми от таковых дейтонимфы самца этого вида, но с развитыми имагинальными специализациями третьего и четвертого тергитов брюшка, а также, возможно, с частично развитыми склеротизованными имагинальными структурами гениталий (у дейтонимфы самца описываемого вида гениталии полностью мембранозные, а брюшко без следов абдоминальной железы, поэтому не исключено, что рассматриваемый самец — это не уродливый экземпляр, а представитель другого вида данного рода; рис. 1, 8).

Самка. Тело похоже на таковое самцов, но окраска — как у более светлых из них, рострум между усиковыми впадинами приблизительно

равен по ширине скапусу, надкрылья отсутствуют, брюшко без абдоминальной железы, вершина анальной пластинки немного уже (у самца ширина ее обрубленной части около 0.7 мм, а у самки — около 0.5 мм), а ширина генитальной пластинки примерно в 1.5 раза больше ее длины; дистальная часть яйцеклада — см. рис. 1, 9.

Длина (мм). Тело: самец 7–10, самка 8–10; переднеспинка: самец 1.6–1.9, самка 1.7–2; видимая сверху часть надкрылий, самец 0.4–0.8; передние бедра: самец 3.5–3.9, самка 3.1–3.4; задние бедра: самец 6.5–8.3, самка 7–8.5; яйцеклад 5.2–5.8.

Сравнение. Новый вид отличается от других видов подтрибы *Mexiaclina* теми же признаками, что и род *Panamacla* gen. n.

Этимология. Новый вид назван “*invaginata*” (втянутая на латыни) в связи с наличием втягнутой (выворачивающейся) лопасти абдоминальной железы самца.

Подтриба *Neoaclina*

В эту подтрибу первоначально были помещены роды *Neoacla* и *Kevanacla* Desutter-Grandcolas 1992 из Южной Америки, *Yoyuteris* Ruiz et Otte 1997 с Антильских о-вов и из Коста Рики, а также *Aclella* Desutter-Grandcolas 2000 и *Selvacla* Otte 2006 из Центральной Америки (Горохов, 2011). Позднее в *Neoaclina* были включены неотропические роды *Peruacla* Gorochov 2011, *Ectecous* Saussure 1878 и *Ubiquepuella* Fernandes 2015 (см. Cigliano et al., 2022). Кроме того, названия *Selvacla* и *Hattersleya* Nischk et Otte 2000 (последнее название использовалось ранее для подрода в составе *Neoacla*) были сведены в синонимы к *Aclella* и *Neoacla* соответственно, а *Superacla* Gorochov 2009 (другой подрод рода *Neoacla*) был повышен в ранге до рода (Desutter-Grandcolas, 2014). Однако не со всеми этими дополнениями можно согласиться: род *Peruacla* по строению гениталий самца явно близок к роду *Escondacla* Nischk et Otte 2000 из Эквадора и слегка напоминает представителей подтрибы *Mexiaclina*; отнесение к *Neoaclina* родов *Ectecous* и *Ubiquepuella* также не очевидно и требует дополнительной проверки; типовые виды родов *Selvacla* и *Aclella* имеют существенные различия в строении заднебоковых лопастей эпифаллуса (эти лопасти почти полностью склеротизованные у первого вида и склеротизованные лишь в проксимальной части у второго), в связи с чем их целесообразно распределить по под родам *Selvacla* stat. n. и *Aclella* s. str. в составе рода *Aclella* s. l.; *Hattersleya* stat. resurrect. и *Superacla* stat. resurrect. следует снова считать под родами рода *Neoacla*, поскольку первый подрод хорошо отличается от остальных представителей *Neoacla* симметричной формулой или длинными эндопарамеральными аподемами

в гениталиях самца, а второй подрод отличается от *Neoacla* s. str. лишь симметричной формулой и редуцированными эндопарамеральными аподемами в этих гениталиях.

***Aclella (Selvacla) totumas* Gorochov sp. n.**
(рис. 2, 1–7)

М а т е р и а л. Голотип ♂, Панама, провинция “Chiriqui”, окрестности “La Amistad International Park” недалеко от границы с Коста-Рикой, гора “Totumas”, 1800–2000 м над ур. м., первичный лес, среди сухих листьев в подстилке ночью, 29.01–13.02.2022, А. Горохов (ЗИН). Паратипы: 8 ♂♂, 5 ♀♀, те же данные (ЗИН).

О п и с а н и е. Самец (голотип). Тело заметно крупнее, чем у предыдущего вида, и менее опушенное. Голова (рис. 2, 1, 2) коричневая со светло-коричневыми парой продольных полосок на дорсуме вдоль внутренних краев глаз, парой продольных линий вдоль верхнебоковых краев роострума, парой коротких поперечных полосок между глазами и боковыми глазками, парой мелких пятнышек позади этих глазков, пятнами и короткими полосками в верхней части щек и позади глаз, большей частью скапуса и педицела (эти структуры с более темными отметинами), тремя мелкими пятнами на проксимальной части усикового жгута и небольшой отметиной на срединной части наличника, с парой темно-коричневых обширных пятен под усиковыми впадинами и глазами, и с желтоватыми глазками, срединным вертикальным пятном на передней поверхности эпикраниума, мелкими пятнами на остатке усикового жгута и большей частью ротовых органов (но мандибулы по бокам затемнены, а максиллярный щупик с темноватыми продольными штрихами на наружной и внутренней поверхностях трех последних члеников); переднеспинка темно-коричневая со светло-коричневой срединной линией и парой коричневых мелких задних пятен на диске (рис. 2, 1); ноги пятнистые, с довольно крупными желтоватыми и коричневыми или темно-коричневыми пятнами, но задние бедра светло-коричневые с менее контрастными (коричневыми) пятнами; заднеспинка и тергиты брюшка от коричневых до темно-коричневых, но с многочисленными мелкими светло-коричневыми отметинами на дорсальной части; стерниты светло-коричневые со слегка затемненными задними частями последних стернитов брюшка; анальная и генитальная пластинки темно-коричневая и коричневая соответственно, но последняя с крупным светло-коричневым пятном снизу; церки почти однотонные, серо-коричневые. Голова похожа на таковую *P. invaginata* sp. n. по строению, но менее треугольная спереди и с роострумом между усиковыми впадинами, который примерно в 1.4 раза уже скапуса (рис. 2, 2); переднеспинка

слабо поперечная, с диском, имеющим почти прямой передний край и слегка вогнутый задний край, а также с боковыми лопастями, напоминающими таковые этого же вида по форме, но имеющими менее округлые нижние края; надкрылья укороченные, достигающие третьего тергита брюшка, с низкими (узкими) латеральными плоскостями без жилкования и почти дисковидными дорсальными плоскостями, несущими развитый стридуляционный аппарат (этот аппарат в левом надкрылье перепончатый, а в правом — полужесткий и с частично сглаженным жилкованием; рис. 2, 1, 3); ноги с небольшим круглым тимпаном лишь на внутренней стороне передней голени и относительно более длинные, чем у предыдущего вида, но задние бедра тоже расширены в проксимальной половине (прыгательные), а задние голени с довольно короткими отчлененными шипами в дистальной половине и шестью вершинными шпорами (эти шпоры сходны с таковыми *P. invaginata* sp. n. по строению, но две наиболее длинные из них немного длиннее); абдоминальная железа отсутствует; анальная пластинка также трапециевидная, но заметно более удлиненная, чем у этого вида; генитальная пластинка удлиненная (примерно вдвое длиннее, чем анальная) и с дистальной частью, сужающейся к довольно узко закругленной вершине. Гениталии (рис. 2, 4–6) похожи на таковые *A. (S.) troxalis* (Otte 2006), но: эпифаллус с задней срединной лопастью, имеющей более длинную суженную вершинную часть, которая также более узкая в профиль и снабжена заметным нижним поперечным килем перед самой вершиной, а эта вершина почти шипиковидная и слегка изогнута вверх (у *A. troxalis* такой киль не развит, а вышеупомянутая вершина почти не шипиковидная и менее изогнута вверх); формула с более короткими боковыми полусклеротизованными пластинами, в связи с чем эндопарамеральные аподемы заметно заходят за ее вершину (у *A. troxalis* они ясно не достигают этой вершины).

В а р и а ц и и. Некоторые самцы незначительно светлее — с парой дополнительных светловатых продольных полосок на дорсуме головы (между полосками вдоль глаз) и более или менее светлым пятном на нижней части каждой щеки, а также со светло-коричневыми отметинами на диске переднеспинки вдоль боковых краев и на ее боковых лопастях.

С а м к а. Тело сходно с таковым самцов, но незначительно крупнее, по окраске ближе к светлым самцам, без надкрылий и с генитальной пластинкой, которая лишь незначительно длиннее анальной пластинки (длина и ширина генитальной пластинки почти равны) и постепенно сужается к широко округленной дистальной части, снабженной очень короткой и округлой вершин-



Рис. 3. *Neoacla* (*Superacla*): 1–3 – *N. (S.) omelkoi* sp. n.; 4, 5 – *N. (S.) mikhaili* sp. n. Голова самца с участками передних ног спереди (1, 4); надкрылья самца с участками ног сверху (2, 5); дистальная часть яйцеклада сбоку (3).

ной выемкой; яйцеклад типичный для подтрибы *Neoaclina* (рис. 2, 7).

Д л и н а (мм). Тело: самец 10–13.3, самка 13.5–15; переднеспинка: самец 2.2–2.7, самка 2.8–3.2; надкрылья, самец 2.7–3; передние бедра: самец 4.2–5.3, самка 5.4–5.8; задние бедра: самец 9–11.8, самка 12–13.5; яйцеклад 11.8–12.5.

Сравнение. Новый вид отличается от *A. (S.) troxalis*, *A. (S.) brevipennis* Desutter-Grandcolas 2014 и *A. (S.) nova* Desutter-Grandcolas 2014 из Коста-Рики перечисленными выше в описании признаками гениталий самца, которые у трех видов весьма сходные, тогда как у *A. (S.) nova* эпифаллус короче и имеет суженную вершинную часть задней срединной лопасти, постепенно расширяющуюся кпереди (у других перечисленных видов и у нового вида эта лопасть с резким расширением в предвершинной части). От *A. isthmiensis* Desutter-Grandcolas 2000 из Коста-Рики и *A. matilei* Desutter-Grandcolas 2000 из Никарагуа,

принадлежащих к номинативному подроду, новый вид легко отличается почти полностью склеротизованными заднебоковыми лопастями эпифаллуса (эпифаллическими эктопарамерами) и отсутствием длинной срединной мембранозной полосы на эпифаллическом склерите в гениталиях самца.

Этимология. Новый вид назван по горе “Totumas”, где он был собран.

Neoacla (Superacla) omelkoi Gorochov sp. n.
(рис. 3, 1–3; 4, 1–3)

М а т е р и а л. Голотип ♂, Панама, горы “Cerro Azul” [“Blue Hill”] недалеко от г. Панама [“Panama City”], окрестности “Chagres National Park”, 600–800 м над ур. м., первичный лес, на камнях у маленького ручья ночью, 14–25.02.2022, А. Горохов (ЗИН). Паратипы: 5 ♂♂, 3 ♀♀, те же данные (ЗИН).

О п и с а н и е. Самец (голотип). Внешне напоминает самца *A. (S.) totumas* sp. n., но тело немного крупнее и со следующими особенностями окраски: голова коричневая со светло-коричневыми поперечной полоской между глазами, которая проходит вдоль задних краев боковых глазков, четырьмя продольными линиями на дорсуме позади этой полосы, продольным пятном на верхней поверхности задней половины роострума, нижними частями щек, скапусом, педицелом, редкими пятнышками на жгутах усика и большей частью ротовых органов (эти органы с несколькими мелкими затемнениями на наличнике и частично затемненными максиллярными щупиками и мандибулами), а также с темно-коричневой большей частью усикового жгута и желтоватыми глазками и крупным вертикальным срединным пятном на передней поверхности эпикраниума (рис. 3, 1); переднеспинка также коричневая, но с темно-коричневыми боковыми лопастями и мелкими светловатыми отметинами в передних нижних углах этих лопастей и на диске (последние представлены узкой полоской вдоль переднего края диска, срединной линией и несколькими пятнышками вдоль заднего края диска; рис. 3, 2); надкрылья с коричневыми латеральной и дорсальной плоскостями правого надкрылья, но жилки *Sc* и *R* отчетливо светло-коричневые (рис. 3, 2); ноги рыжевато-коричневые с двумя более темными участками в дистальной части каждого бедра и светлым промежутком между этими участками, а также с коричневыми голеньями и лапками, но голени со светло-коричневыми пятнами и вентральной частью задней голени, а каждая лапка с более светлыми проксимальным и дистальным участками; видимые сверху тергиты брюшка рыжевато-коричневые с темно-коричневыми боковыми частями и размытыми темноватыми отметинами между этими частями, но последний тергит и анальная пластинка полностью темные; нижняя поверхность тела светло-коричневая с коричневыми плеврами в дистальной части брюшка и боковыми участками генитальной пластинки; церки серо-коричневые с немного более светлыми основаниями. Роострум узкий (его вершина почти в 2.5 раза уже скапуса; рис. 3, 1), умеренно длинный (достигает середины скапуса), на вершине округло угловидный в профиль и с маленьким и почти круглым глазком, а его верхняя поверхность расположена заметно ниже остальной части эпикраниального дорсума и в профиль отделена от нее отчетливой выемкой; ротовые органы довольно короткие, но максиллярные щупики умеренно длинные (рис. 3, 1). Переднеспинка слегка поперечная, с почти параллельными боковыми краями и более или менее прямыми передним и задним краями диска, а также с боковыми лопастями примерно такой же формы, как у *A. (S.) totumas* sp. n.; надкрылья значительно укорочены,

достигают задней части третьего тергита брюшка, с широко округленными (почти обрубленными) дистальными краями и хорошо развитым стридуляционным аппаратом (его строение на правом надкрылье — см. рис. 3, 2), а также с узкими (низкими) латеральными плоскостями, практически лишенными жилкования за исключением двух отчетливо выпуклых продольных жилок (стволов *Sc* и *R*) вдоль каждого верхнего (медиального) края; передняя голень с небольшим овальным тимпаном лишь на внутренней стороне; вооружение задней голени сходно с таковым *A. (S.) totumas* sp. n. Анальная и генитальная пластинки также сходны с таковыми этого вида, а гениталии (рис. 4, 1–3) близки по строению к таковым *N. (S.) ecuadori* Gorochov 2009 comb. resurg., но отличаются от них следующими признаками: эпифаллус с вершинной частью, не утонченной и снабженной мелкими зубчиками снизу, а также со значительно менее крупной передней срединной выемкой (рис. 4, 1, 3); эктопарамеры более узкие, узко закруглены (а не заострены) на вершине, с менее сильно изогнутыми полусклеротизованными ленточками, тянущимися от более склеротизованной части эктопарамеров до переднего края формулы (рис. 4, 2); саккулюс (сперматофорный мешок) значительно менее высокий; эндопарамеральные склеротизации короче; формула с менее сильно изогнутыми полусклеротизованными боковыми пластинками и без заметных проксимальных полусклеротизованных структур (хорошо развитых и направленных вверх у *N. ecuadori*).

Вариации. Затемненные полосы на дорсуме головы и верхняя часть щеки иногда более темные (темно-коричневые); средняя часть щеки иногда со светлым пятном у глаза; диск переднеспинки от темно-коричневого с коричневой поперечной полосой посередине до коричневого с многочисленными светло-коричневыми пятнами; задние брюшные тергиты иногда почти полностью темные; надкрылья слегка варьируют по длине (могут достигать четвертого тергита брюшка или только передней половины третьего).

Самка. Тело очень похоже на таковое самцов, но надкрылья отсутствуют, тергиты птероторакса и передние тергиты брюшка от почти однотонно темно-коричневых до рыжевато-коричневых с более темными и более светлыми пятнышками, анальная пластинка слегка короче, а генитальная пластинка светло-коричневая, слегка поперечная и сужающаяся к широко округленной дистальной части, снабженной очень короткой и округлой вершинной выемкой; яйцеклад также типичный для подтрибы (рис. 3, 3), но длиннее, чем у *A. (S.) totumas* sp. n.

Длина (мм). Тело: самец 16–19, самка 14–18.5; переднеспинка: самец 3.4–3.9, самка 3.6–4; над-

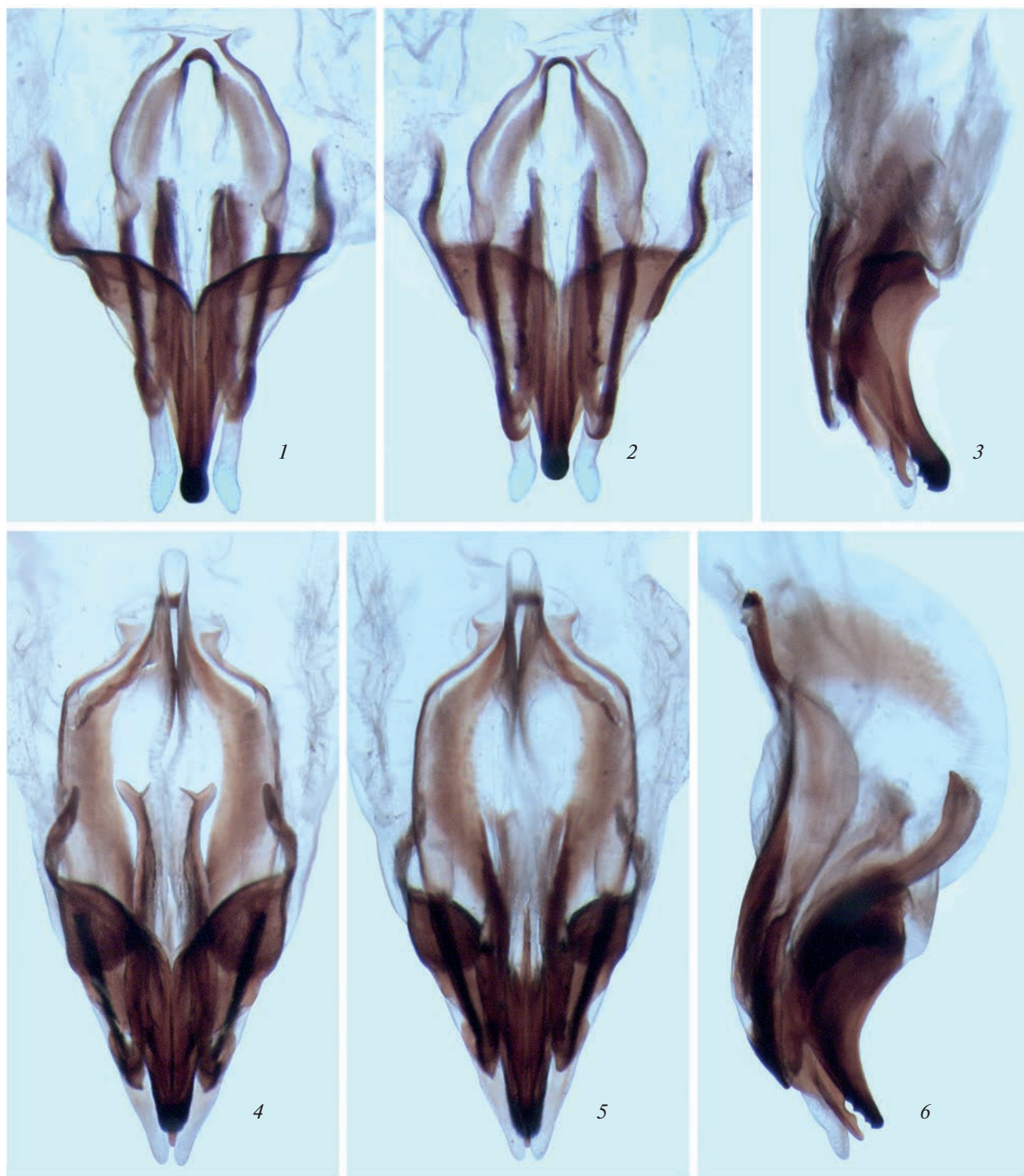


Рис. 4. *Neoacla* (*Superacla*), самец: 1–3 – *N. (S.) ometkoi* sp. n.; 4–6 – *N. (S.) mikhaili* sp. n. Гениталии сверху (1, 4), снизу (2, 5) и сбоку (3, 6).

крылья, самец 5.8–6.5; передние бедра: самец 6.3–7.2, самка 6.2–6.7; задние бедра: самец 14.5–16.5, самка 14–15; яйцеклад 15–16.

Сравнение. Новый вид отличается от *N. (S.) ecuadori* перечисленными выше признака-

ми гениталий самца. От другого эквадорского вида – *N. (S.) longisacculus* Gorochov 2009 comb. res. ugg. – он отличается округлой (а не слегка раздвоенной) в профиль вершиной срединной задней лопасти эпифаллуса, значительно менее длинными

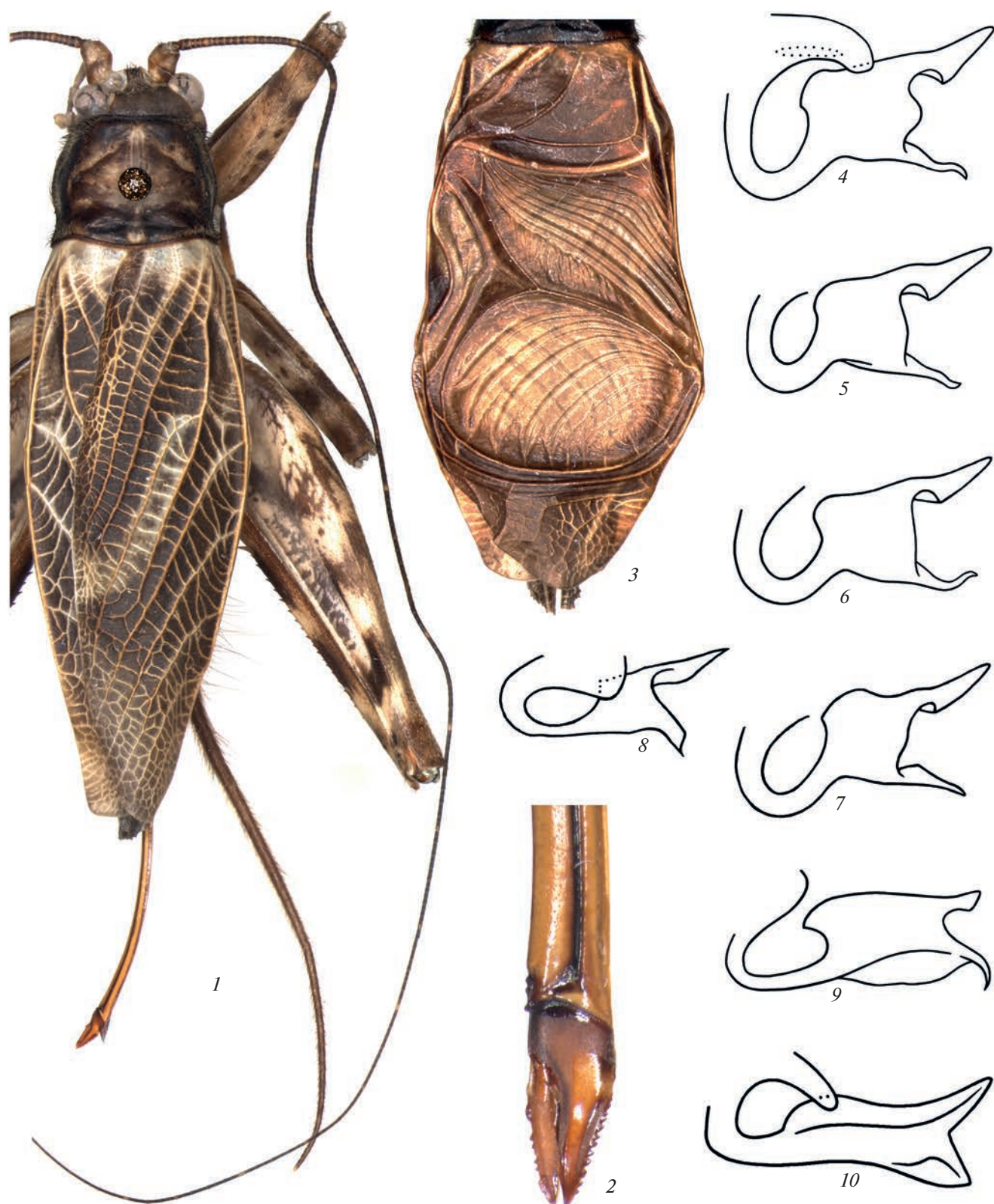


Рис. 5. *Paragryllus*: 1–4 – *P. specularis* sp. n., 5 – *P. ovalis*, 6 – *P. concolor*, 7 – *P. elapsus*, 8 – *P. minutus*, 9 – *P. tricaudatus*, 10 – *P. temulentus*. Тело самки сверху (1); дистальная часть яйцеклада сбоку (2); крылья самца сверху (3); нижняя заднебоковая лопасть эпифаллуса гениталий самца сбоку, с верхней заднебоковой лопастью этого эпифаллуса (4, 8, 9, 10) или без нее (5, 6, 7).

эндопарамеральными склеротизациями и саккулюсом, а также неразвитыми проксимальными полусклеротизованными структурами формулы. От костариканских *N. multivenosa* (Chopard 1937) comb. resurr., *N. (S.) choreutes* (Otte 2006) comb. resurr., *N. (S.) saltator* (Otte 2006) comb. resurr., *N. (S.) alsiosus* (Otte 2006) comb. resurr. и *N. (S.) sophos* (Otte 2006) comb. resurr., которые были первоначально включены в роды *Acla* Hebard 1928 и *Selvacla*, затем переведены в род *Neoaccla* без уточнения подродовой принадлежности (Горохов, 2009) и позднее помещены в “род” *Superacla* (Desutter-Grandcolas, 2014), новый вид отличается несколько более низким (более длинным) эпифаллусом со слабо расширенной вершинной частью и слегка суженной предвершинной частью его срединной задней лопасти (у костариканских видов эта лопасть без заметного сужения в предвершинной части, но обычно сужена в вершинной части), а также более короткими надкрыльями самца (у костариканских видов отношение длины заднего бедра к длине надкрылья составляет 1.8–2.2, а у нового вида — около 2.5).

Этимология. Новый вид назван в честь российского лепидоптеролога Михаила Омелько за помощь в сборе материала.

***Neoaccla (Superacla) mikhaili* Gorochov sp. n.**
(рис. 3, 4, 5; 4, 4–6)

Материал. Голотип ♂, Панама, горы “Cerro Azul” [“Blue Hill”] недалеко от г. Панама [“Panama City”], окрестности “Chagres National Park”, 600–800 м над ур. м., первичный лес, на камнях у маленького ручья ночью, 14–25.02.2022, А. Горохов (ЗИН).

Описание. Самец (голотип). Тело мельче, чем у *N. (S.) omelkoi* sp. n., и с более контрастной окраской: голова темно-коричневая (почти черноватая) с беловатыми глазками, продольными полосками на дорсуме (парой вдоль внутренних краев глаз и парой более коротких между ними), парой коротких поперечных штрихов между глазами и срединными глазками, парой точек слегка позади этих глазков, несколькими пятнышками в верхних частях щек и позади глаз, высоким (вертикальным) треугольным срединным пятном спереди (под вершиной рострума) и парой пятнышек в нижних частях щек, а также с коричневыми усиками и ротовыми частями, снабженными немного более светлыми серо-коричневатými боковыми пятнами на скапусах, редкими светло-коричневыми и желтоватыми пятнышками на жгутах усиков, парой беловатых пятнышек на верхней части наличника и продольными полосами на максиллах, а также сероватыми лабрумом и продольными штрихами на щупиках (рис. 3, 4); переднеспинка черная с серо-коричневыми пятнышком на каждой боковой лопасти у ее заднего

края и линиями вдоль переднего и заднего краев (рис. 3, 5); надкрылья с коричневыми латеральными плоскостями и дорсальной плоскостью правого надкрылья, а также со светло-коричневой полоской вдоль каждой *R*; бедра и голени очень контрастно окрашены — с многочисленными и довольно крупными черноватыми и беловатыми пятнами, перевязями и штрихами (рис. 3, 4, 5), но окраска лапок и тазиков менее контрастная (каждая лапка серо-коричневая с более светлым участком у основания и тремя мелкими затемнениями в дистальной половине, а все тазики светло-коричневые с размытыми серо-коричневыми пятнами); стерниты груди и брюшка более или менее светло-коричневые, а остальные видимые из-под надкрылий части брюшка темно-коричневые с серо-коричневыми генитальной пластинкой и церками (последние со светловатыми основаниями). Строение головы, переднеспинки и ног сходно с таковым *M. (S.) omelkoi* sp. n., но вершина рострума приблизительно в два раза уже скапуса, а переднеспинка немного сужается к голове; надкрылья относительно крупнее и несколько более закруглены на вершине, чем у этого вида, достигают вершины девятого тергита брюшка и с более продолговатой дорсальной плоскостью, в которой зеркало крупнее и менее поперечное, струны длиннее, а косые жилки более явственные (рис. 3, 5); наружное строение брюшка также похоже на таковое *M. (S.) omelkoi* sp. n., но анальная пластинка немного более узко закруглена на вершине, а генитальная пластинка несколько длиннее, чем у этого вида (примерно вдвое длиннее анальной). Гениталии очень близки к таковым *N. (S.) ecuadori* по наличию крупного (но не длинного) саккулюса, снабженного высокими полусклеротизованными проксимальными структурами формулы (рис. 4, 6), но отличаются от них следующими особенностями: эпифаллус без предвершинного расширения и явного вершинного сужения (видимая позади этой лопасти узкая склеротизованная структура является частью рахиса; рис. 4, 4), а в профиль с более узкой дистальной частью, несущей несколько зубчиков снизу (рис. 4, 6); эндопарамеральные склеротизации с небольшими аподемами спереди (рис. 4, 4); задние (дистальные) полусклеротизованные пластины формулы и ленточки по бокам от них более длинные (рис. 4, 5).

Самка неизвестна.

Длина (мм). Тело 14.5; переднеспинка 2.8; надкрылья 6.8; передние бедра 5; задние бедра 11.2.

Сравнение. Новый вид наиболее близок к *N. (S.) ecuadori* по строению гениталий самца, но отличается от него указанными выше признаками этих гениталий. От *N. (S.) longisacculus* он отличается теми же признаками эпифаллуса, что

и от *N. (S.) ecuadori*, а также более короткими саккулюсом и полусклеротизованными проксимальными структурами формулы в гениталиях самца. От костариканских видов новый вид отличается более темной окраской, заметно менее укороченными надкрыльями самца и/или явно более длинным саккулюсом гениталий самца.

Этимология. Новый вид назван в честь российского арахнолога Михаила Омелько за помощь в организации полевых работ.

Подтриба *Paragryllina*

Эта подтриба была недавно разбита на три группы родов: *Benoistellae*, *Paragryllae* и *Rumeae* (Cadena-Castañeda et al., 2021). Если с обособлением первой группы согласиться можно, то группа *Rumeae* кажется настолько близкой к *Paragryllae*, что ее выделение выглядит нецелесообразным. Кроме того, род *Alfarogryllus* Cadena-Castañeda 2021, помещенный в той же статье в группу *Paragryllae*, может оказаться синонимом *Hemiphysa* Saussure 1878, поскольку *Alfarogryllus* описан для "*Eneoptera*" *panoplos* Otte 2006 из Коста-Рики, который был явно ошибочно отнесен его автором к подсемейству *Eneopterinae* и который очень похож на *H. paranae* Saussure 1878 из "Le Parana" (Saussure, 1878: fig. LXXXI). Деление *Paragryllus* на три подрода (Cadena-Castañeda et al., 2021) также вызывает сомнение, так как *P. temulentus* Saussure 1878, выделяемый в особый подрод, отличается от других видов рода в основном лишь более длинными нижними заднебоковыми лопастями эпифаллуса (рис. 5, 4–10), а *P. minutus* Gorochov 2009, выделяемый в другой монотипный подрод, отличается от остальных видов рода только небольшими размерами тела и мелкими деталями гениталий самца (рис. 5, 8). В связи с этим здесь род *Paragryllus* на подроды пока не подразделяется.

Paragryllus specularis Gorochov sp. n. (рис. 5, 1–4)

Материал. Голотип ♂, Панама, горы "Серро Azul" ["Blue Hill"] недалеко от г. Панама ["Panama City"], окрестности "Chagres National Park", 600–800 м, первичный лес, на нижней части ствола дерева ночью, 14–25.02.2022, А. Горохов (ЗИН). Паратип — 1 ♀, те же данные (ЗИН).

Описание. Самец (голотип). Тело крупное, более или менее блестящее. Окраска довольно темная, почти не пятнистая: голова темно-коричневая с коричневыми задней частью эпикраниального дорсума, антеннами и пятнами на ротовых частях (но щупики беловато-серые со слегка затемненной вершиной последнего членика максиллярного щупика), а также с небольшим светло-коричневым пятном позади каждого глаза; пе-

реднеспинка однотонная, темно-коричневая; передние и средние ноги однотонно коричневые, но с темно-коричневыми тазиками; заднее бедро промежуточное по цвету между коричневым и светло-коричневым, но с коричневыми и светло-коричневыми многочисленными очень узкими косыми линиями на дорсальной половине; задние голени и лапка коричневые со светло-коричневыми отчлененными шипами и шпорами на голени; латеральные плоскости надкрылий серовато-коричневые с немного более светлыми мембранами между ветвями *Sc* и желтоватым жилкованием; дорсальная плоскость в правом (верхнем) надкрылье также серовато-коричневая с немного более светлыми мембранами в арфе и зеркале (рис. 5, 3), а в левом (нижнем) надкрылье арфа и зеркало с прозрачными мембранами и светло-серым жилкованием; дистальные части задних крыльев, видимые позади надкрылий, серо-коричневые и немного более темные, чем вершинные поля надкрылий (рис. 5, 3); остальные части тела коричневые со светло-серо-коричневыми стернитами, генитальной пластинкой и церками, а также с темно-коричневой большей частью анальной пластинки и желтоватыми выростами на ней. Строение тела наиболее похоже на таковое *P. concolor* Gorochov 2007 из Мексики, но со следующими характерными особенностями: вершина роострума примерно в 2.5 раза уже скапуса; боковые глазки маленькие, округлые, светлые; срединный глазок в виде очень маленького темного бугорка, расположенного недалеко от вершины роострума; переднеспинка отчетливо сужается к голове, со слегка вогнутым передним и почти прямым задним краями диска; надкрылья относительно крупнее, чем у *P. concolor*, значительно заходят за вершину брюшка и почти достигают вершин задних бедер; строение дорсальной плоскости обоих надкрылий — см. рис. 5, 3; латеральная плоскость надкрылья с узким полем *Sc-R* и умеренно расширенным полем *R-M*, а также с 16–17 косыми или почти поперечными ветвями *Sc* (поперечные жилки в этих полях и между этими ветвями практически отсутствуют); стридуляционная жилка правого надкрылья с 215 стридуляционными зубчиками снизу; передняя голень с наружным и внутренним тимпанумами открытыми, но не крупными (внутренний тимпанум довольно широко овальный, а наружный — заметно более узкий); дорсальная внутренняя шпора задней голени сильно утолщенная, едва более длинная, чем нормальная средняя внутренняя шпора этой голени, и почти достигающая средней трети заднего базитарзуса; анальная пластинка поперечная, округло треугольная и с парой тонких и длинных выростов (каждый вырост прямой и слегка более тонкий в средней части); генитальная пластинка почти в 1.7 раза длиннее анальной, с примерно равными длиной и шириной, а также с довольно

широко округленной вершиной (но эта вершина почти чашевидная и с округло угловидной дорсальной срединной выемкой, видимой сзади); гениталии отличаются от таковых *P. concolor* сильно выпуклым (лопастевидным) задним краем между верхним и нижним вершинными выростами каждой нижней заднебоковой лопасти эпифаллуса (сравни рис. 5, 4, 6), но каждая верхняя заднебоковая лопасть эпифаллуса (рис. 5, 4) удлинённая и сходная по строению с таковой *P. concolor*.

Самка. Похожа на самца по величине и общему строению тела, но окраска заметно более пятнистая (рис. 5, 1): голова с немного более светлым дорсумом, незначительно более темной передней поверхностью эпикраниума, желтоватыми боковыми глазками и парой продольных полос на верхней части щек за глазами, а также с серовато-беловатыми ротовыми частями (но мандибулы слегка темнее — сероватые, а наличник с серо-коричневой полоской вдоль клипеального шва) и светло-коричневыми скапусами и мелкими редкими пятнышками на жгутах усиков; переднеспинка со светло-коричневыми крупными отметинами на диске и темно-коричневыми боковыми лопастями; надкрылья с желтоватым и светло-коричневым жилкованием, беловатыми основаниями дорсальных плоскостей и продольной (косой) полоской в средней части каждой из этих плоскостей, беловато-сероватыми мембранами между проксимальными половинами ветвей *Sc* и светлыми серовато-коричневыми мембранами вдоль костальных краев; ноги отчетливо пятнистые, т.е. с коричневыми, серо-коричневыми, светло-коричневыми и желтоватыми пятнами (рис. 5, 1); тело снизу однотонное, от желтоватого до светло-коричневого, а видимая часть верхней половины брюшка коричневая с серо-коричневыми церками. Переднеспинка менее отчетливо сужается к голове, чем у самца (рис. 5, 1); надкрылья с 10—11 продольными ветвями и густыми (очень многочисленными) поперечными жилками в дорсальной плоскости (рис. 5, 1), а также с довольно многочисленными косыми ветвями *Sc* и поперечными жилками в латеральной плоскости; генитальная пластинка слабо поперечная и постепенно сужается к умеренно узкой вершине, снабженной довольно широкой и почти угловидной (но не очень глубокой) выемкой; яйцеклад длиннее заднего бедра, а его дистальная часть — см. рис. 5, 2.

Длина (мм). Тело: самец 23, самка 20; тело с крыльями: самец 28, самка 29; переднеспинка: самец 4.9, самка 5.2; надкрылья: самец 20, самка 21; передние бедра: самец 9, самка 8.5; задние бедра: самец 18, самка 18; яйцеклад 22.

Сравнение. Отличия от *P. concolor* перечислены выше, а от других видов со сходными зеркалом в надкрыльях самца и гениталиями самца (*P. elapsus* Desutter-Grandcolas 1992 из Француз-

ской Гвианы, *P. eclogos* Otte 2006 и *P. lyrae* Cadena-Castañeda 2021 из Коста-Рики, *P. ovalis* Gorochov 2007 из Мексики) новый вид отличается следующими особенностями: тем же признаком нижних заднебоковых лопастей эпифаллуса (от *P. elapsus* и *P. ovalis*; рис. 5, 4, 5, 7); иным строением верхних заднебоковых лопастей эпифаллуса (от *P. ovalis*); наличием двух тимпанумов на передней голени и надкрыльями самца, немного более длинными, чем задние бедра (от *P. eclogos*, у которого надкрылья немного короче, чем задние бедра); возможно, промежуточным числом зубчиков стридуляционной жилки самца между таковыми *P. eclogos* (299 зубчиков) и *P. lyrae* (178 зубчиков); более поперечным зеркалом в надкрыльях самца (от *P. lyrae*, у которого зеркало примерно в 1.35 раза более широкое, чем длинное, и с 7 полными делящими жилками, тогда как у нового вида это соотношение около 1.45, а зеркало с 8 полными делящими жилками); более прямыми и суженными в средней части выростами анальной пластинки самца (от *P. lyrae*). От остальных более или менее понятных видов рода новый вид хорошо отличен по размерам тела, форме зеркала в надкрыльях самца и/или длине заднебоковых лопастей эпифаллуса.

Этимология. Название нового вида — латинское слово “specularis” (зеркальный), данное в связи с сильным развитием зеркала в надкрыльях самца.

Замечание. Указание, что у *P. eclogos* передняя голень лишь с одним тимпанумом (Otte, 2006), недавно было поставлено под сомнение, поскольку у всех представителей этого рода передняя голень всегда с двумя тимпанумами (Cadena-Castañeda et al., 2021). Но если указание Д. Отте действительно ошибочно или основано на уродливом экземпляре, то в таком случае описываемый здесь новый вид может оказаться лишь подвидом *P. eclogos*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен своим компаньонам по полевой работе в Панаме — лепидоптерологу М.М. Омелько и арахнологу М.М. Омелько — за помощь в организации этой поездки и в сборе материала.

Работа выполнена в рамках Государственного исследовательского проекта № 1021051302540-6 (Российская Федерация).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горохов А.В., 2007. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 4. Неотропический род *Uvaroviella* // Зоологический журнал. Т. 86. № 10. С. 1183—1195.
- Горохов А.В., 2009. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae).

5. Неотропические таксоны трибы Paragryllini // Зоологический журнал. Т. 88. № 7. С. 809–822.
- Горохов А.В., 2011. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 6. Неотропические таксоны триб Phalangopsini и Paragryllini // Зоологический журнал. Т. 90. № 6. С. 674–687.
- Горохов А.В., 2011а. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 7. Неотропические таксоны триб Paragryllini и Luzarini // Зоологический журнал. Т. 90. № 9. С. 1055–1069.
- Горохов А.В., 2015. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 8. Род *Paragrylloides* из Африки и ближайших островов // Зоологический журнал. Т. 94. № 8. С. 905–916.
<https://doi.org/10.7868/S0044513415080073>
- Горохов А.В., 2022. Новые и малоизвестные сверчки подсемейства Phalangopsinae (Orthoptera, Gryllidae). 14. Подтрибы Phaeophilacridina и Paragryllodina subtrib. n. // Зоологический журнал. Т. 101. № 3. С. 314–325.
<https://doi.org/10.31857/S0044513422030059>
- Cadena-Castañeda O.J., Pérez G., Buitrago O., Quintana-Arias R.F., Tavares G.C., 2021. Studies of Neotropical crickets: New Paragryllina taxa (Orthoptera: Phalangopsidae) with comments on several previously described species // Zootaxa. V. 5081. № 1. P. 60–76.
<https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.5081.1.2>
- Cigliano M.M., Braun H., Eades D.C., Otte D., 2022. Orthoptera Species File (Version 5.0/5.0). Available at: <http://orthoptera.speciesfile.org/HomePage/Orthoptera/HomePage.aspx> (accessed 17 December 2022).
- Desutter-Grandcolas L., 2014. New taxa and data for Neotropical Phalangopsidae (Orthoptera, Grylloidea) // Zootaxa. V. 3866. № 3. P. 398–420.
- Gorochov A.V., 2007. Taxonomic study of Mexican Phalangopsinae (Orthoptera: Gryllidae) // Zoosystematica Rossica. V. 16. № 2. P. 177–200.
- Gorochov A.V., 2014. Classification of the Phalangopsinae subfamily group, and new taxa from the subfamilies Phalangopsinae and Phaloriinae (Orthoptera: Gryllidae) // Zoosystematica Rossica. V. 23. № 1. P. 7–88.
- Gorochov A.V., 2019. The cricket subfamily Phalangopsinae (Orthoptera: Gryllidae) in Peru // Zoosystematica Rossica. V. 28. № 1. P. 51–87.
<https://doi.org/10.31610/zsr/2019.28.1.51>
- Saussure H., 1878. Gryllides (2e partie) // Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève. V. 25. № 2. P. 369–702, pl. 16–19.

NEW OR LITTLE-KNOWN CRICKETS OF THE SUBFAMILY PHALANGOPSINAE (ORTHOPTERA, GRYLLIDAE). 15. THE TRIBE PARAGRYLLINI FROM PANAMA

A. V. Gorokhov*

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

*e-mail: gorochovandrei3@gmail.com

The following new taxa are described from Panama: *Panamacla invaginata* **gen. et sp. n.** from the subtribe Mexiaclina Gorochov 2014; *Aclella (Selvacla) totumas* **sp. n.**, *Neoaccla (Superacla) omelkoi* **sp. n.** and *N. (S.) mikhaili* **sp. n.** from the subtribe Neoacclina Desutter 1988, as well as *Paragryllus specularis* **sp. n.** from the subtribe Paragryllina Desutter 1988. All these subtribes, genera and subgenera are recorded from Panama for the first time. The former genus *Selvacla* Otte 2006 **stat. n.** and the subgenus *Hattersleya* Nischk et Otte 2000 **stat. resurr.** are resurrected from synonymy as subgenera of the genera *Aclella* Desutter-Grandcolas 2000 and *Neoaccla* Desutter 1988, respectively. The subgenus *Superacla* Gorochov 2009 **stat. resurr.** is restored in the status of a subgenus of the genus *Neoaccla*.

Keywords: Orthoptera, Gryllidae, Phalangopsinae, Paragryllini, Panama, new taxa

УДК 595.768.12

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФАУНЕ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2023 г. П. В. Романцов*

Русское энтомологическое общество,
ул. Краснопутиловская, 105-9, С.-Петербург, 196240 Россия

*e-mail: pawelr@mail.ru

Поступила в редакцию 17.11.2022 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 27.01.2023 г.

Впервые указаны из России 4 вида: *Altica cirsicola* Ohno 1960, *Neocrepidodera recticollis* (Jacoby 1885), *Sphaeroderma tarsatum* Baly 1874 и *Cassida koreana* Borowiec & Cho 2011. Описана новая цветовая форма *Cryptocephalus flavoscutellaris* Medvedev 1973 с Сахалина. Обсуждается изменчивость окраски тела *Cryptocephalus nigrofasciatus* Jacoby 1885, подтверждена синонимия: *Cryptocephalus nigrofasciatus* Jacoby 1885 = *Cryptocephalus turpis* Chen 1942. Высказано предположение, что *Cryptocephalus sagamensis* Tomov 1982 из Южной Кореи является младшим синонимом *C. nigrofasciatus*. Сообщается о новой находке в России *Altica caerulescens* (Baly 1874) и приведены его отличия от *Altica viridicyanea* (Baly 1874). Приведены новые данные о редких *Aphthona ussuriensis* Romantsov 2021 и *Monolepta pallidula* (Baly 1874). Обсуждаются 3 похожих друг на друга вида рода *Sphaeroderma* Stephens 1831 (*S. fuscicorne* Baly 1864, *S. akebiae* Ohno 1964 и *S. unicolor* Kimoto 1965) и предлагается новая определительная таблица для дальневосточных представителей этого рода. Приведены признаки для различия *Cassida koreana* Borowiec & Cho 2011 и *Cassida vespertina* Boheman 1862. Для всех вышеперечисленных и близких к ним видов приведены фотографии жуков и гениталий.

Ключевые слова: *Altica*, *Aphthona*, *Cryptocephalus*, *Neocrepidodera*, *Sphaeroderma*, *Cassida*, Дальний Восток, Приморский край, Сахалин

DOI: 10.31857/S0044513423060120, **EDN:** YYHEIE

Фауна жуков российского Дальнего Востока России изучалась российскими энтомологами на протяжении прошлого и нынешнего столетий, а результаты их трудов, опубликованные в разрозненных изданиях, обобщены в Определителе насекомых Дальнего Востока СССР, в котором есть раздел о жуках-листоедах (Медведев, 1992). Из публикаций последних лет особенно выделяется монография Вархаловского (Warchałowski, 2010), которая посвящена палеарктическим жукам-листоедам и в которую вошло большинство известных с Дальнего Востока России видов. Много систематических и фаунистических работ, посвященных жукам-листоедам Дальнего Востока, было опубликовано А.О. Беньковским, Л.Н. Медведевым, Ю.Е. Михайловым, П.В. Романцовым, М.Е. Сергеевым и другими российскими энтомологами. Ввиду большого количества публикации по этой теме в список цитируемой литературы включены только монографии или другие фундаментальные работы, в которых есть определительные таблицы, либо статьи, непосредственно относящиеся к обсуждаемым здесь видам.

Статья является продолжением предыдущих статей автора (Романцов, 2021, 2022) посвященных фауне юга Дальнего Востока России. Этот регион не был затронут плейстоценовыми оледенениями, что способствовало развитию здесь богатой фауны жуков-листоедов, а его положение в непосредственной близости от границ с Китаем, Кореей и Японией делают вполне вероятным проникновение на его территорию видов из этих стран.

Данная работа основана на собственных сборах автора, сделанных в Приморском крае в 2015–2016 и 2021–2022 годах, а также на изучении сборов коллег в указанном регионе и материала из коллекции ЗИН РАН. Изучение этого материала позволило дать новые указания о географическом распространении ряда видов и уточнить описание некоторых малоизвестных видов.

Для мест хранения материала использованы следующие обозначения:

АВ — коллекция А.О. Беньковского, Москва, Россия;

MSPU — Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия;

MS — коллекция М.Е. Сергеева, Владивосток, Россия;

PR — коллекция П.В. Романцова, С.-Петербург, Россия;

ZIN — Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия.

Фотографии габитуса жуков были сделаны цифровой камерой Canon EOS 80D с комбинацией объектива Canon EF 70-200mm f/4.0L IS USM и инвертированных объективов: Olympus Zuiko Digital 35mm f/3.5 Macro для *Cryptocephalus*, *Neocrepidodera*, *Sphaeroderma* или Minolta MC Rokkor-PF 50mm f/1.7 для *Altica*, или Olympus OM-System Zuiko Auto-T 100mm f/2.8 для *Cassida*. Фотографии эдеагуса были изготовлены цифровой камерой Canon EOS 80D с сочетанием объектива Canon EF 70-200mm f/4.0L IS USM и инвертированного объектива Canon EF-S 24mm F/2.8 STM; для совсем мелких видов в дополнение к вышеперечисленному оборудованию использовался Canon Extender EF 1.4 X II. Все фотографии сделаны послойным методом; изображения, выполненные в разных фокальных плоскостях, объединены с использованием программного обеспечения Zerene Stacker Professional 1.04.

Cryptocephalus flavoscutellaris Medvedev 1973

Материал. Голотип самец, паратипы, 2 ♂♂, “Климоуцы Амур. обл., 40 км западнее Свободного 25.08.1958, Зиновьев” (ZIN). Россия, Сахалин, 13 км севернее Корсакова, 7.08.1992, Гусаров В.”, 1 ♂ (PR).

Таксономические замечания. От большинства других представителей подрода *Burlinius* Lopatin 1965 этот вид отличается изогнутыми задними голеними, вершины которых вытянуты в отросток. В монографии Вархаловского (Warchałowski, 2010) этот вид отсутствует, а в определительных таблицах жуков-листоедов Дальнего Востока России (Медведев, 1992) и Кореи (Schöller, 2011) — отнесен к группе видов с непунктированной переднеспинкой и полностью желтыми надкрыльями, хотя упоминается, что у него могут присутствовать размытые бурые пятна на надкрыльях. Приведенный в этой статье экземпляр с Сахалина имеет темную окраску (надкрылья почти полностью темно-бурые с желтыми основным и частично боковыми краями, а также с просвечивающим желтым поперечным мазком в передней половине). Его эдеагус практически идентичен эдеагусам жуков из типовой серии *C. flavoscutellaris* (рис. 7A–7B). Судя по всему, этот экземпляр представляют собой еще одну цветовую форму *C. flavoscutellaris*, существование которой необходимо учитывать при составлении опре-

делительных таблиц. Очевидно, этот вид очень изменчив по окраске тела, которая может варьировать от полностью желтой (рис. 1A) до почти полностью темно-бурой с остатками желтого рисунка (рис. 2B).

Распространение. Дальний Восток России: Амурская обл., Приморский край, Сахалин, север п-ова Корея.

Примечание. *Cryptocephalus flavoscutellaris* был описан по экземплярам из Амурской обл. и Северной Кореи (Медведев, 1973), позже был указан для Приморского края (Сергеев, 2020) и Сахалина (Mikhailov, Hayashi, 2000). Широко распространен на Дальнем Востоке России, хотя и встречается спорадически.

Cryptocephalus nigrofasciatus Jacoby 1885

Материал. Россия, Приморский край, Партизанск (Сучан), гора Горелая сопка, 23.07.1914, О. Бергер, 2 ♂♂, 1 ♀ (ZIN); Уссурийский р-н, пос. Горнотаежное, 27.06.2003, Филимонов Р., 1 ♀ (PR); Спасский р-н, окр. с. Новосельское, Ханкайский заповедник, 5.07.2016, М. Сергеев, 1 ♂, 2 ♀♀ (MS, PR); окр. с. Степное 10.07.1914, М. Сергеев, 1 ♂ (PR); река Куналейка, ключ Ханов, 17.07.2018, М. Сергеев, 1 ♂ (MS); Монголия, Восточный аймак, река Курулей, 40 км выше города Чолбасан, 27.07.1971, Кержнер, 1 ♂, 2 ♀♀ (ZIN); Китай, Сычуань, Мупин [Szechuen, nr. Mupin] 07.1929, D.C. Graham, 1 ♀ (ZIN); Корея, провинция Хамгён Намдо, Мадун, 29.07.1950, Брхесениус, 1 ♀ (ZIN); Япония, Хонсю, префектура Фукуи, гора Хоку [Honshu, Koike, Mt. Haku, Fukui Pref.] 22.07.1969, Н. Sasaji, 1 ♂ (ZIN).

Таксономические замечания. В существующих определителях жуков-листоедов Палеарктики этот вид отличается от других восточно-азиатских представителей подрода *Burlinius* Lopatin 1965 с пунктированной переднеспинкой наличием продольной черной полосы на каждом надкрылье. Для него, как и для многих других представителей рода, характерна изменчивость окраски тела. В первоописании (Jacoby, 1885) отмечено, что черная продольная полоса на желтых надкрыльях самцов может частично расширяться, занимая почти всю поверхность надкрылий, или частично редуцироваться, иногда полностью исчезая, а тело самок полностью желтое. Однако впоследствии на основании этих незначительных различий в окраске верхней или нижней стороны тела был описан ряд самостоятельных таксонов. Чен (Chen, 1942) описал цветовую вариацию с одноцветно желтыми надкрыльями и черной нижней стороной как отдельный вид *Cryptocephalus turpis* Chen 1942. Этот вид был синонимизирован с *C. nigrofasciatus* Медведевым (1973). Позже Томов (Tomov, 1982), основываясь

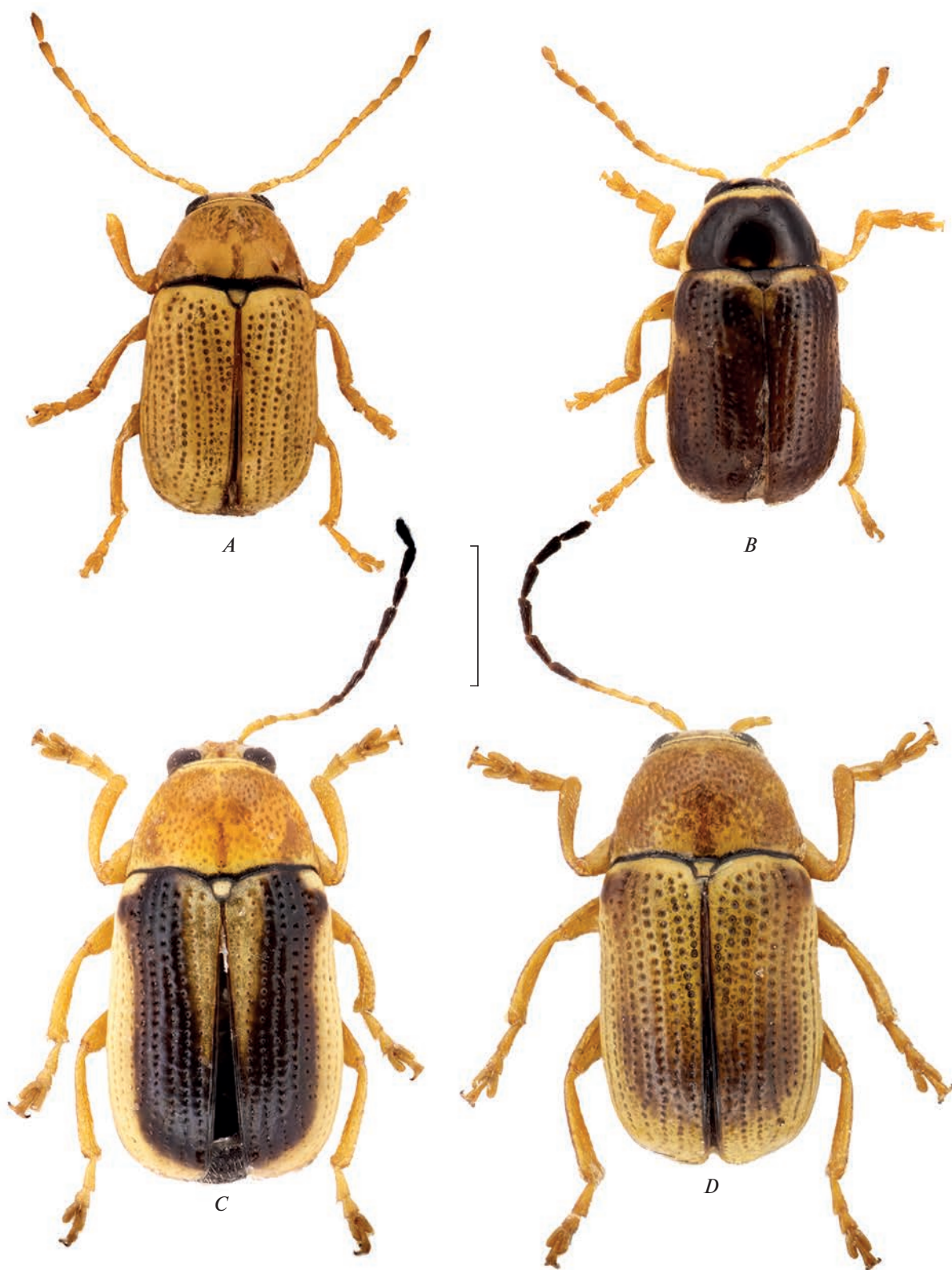


Рис. 1. *Cryptocephalus*, внешний вид: *A–B* – *C. flavoscutellaris* Medvedev 1973 (*A* – паратип из Амурской области, *B* – темная форма из Сахалина); *C–D* – *C. nigrofasciatus* Jacoby 1885, цветовые формы из Приморского края (*C* – с развитым темным рисунком на надкрыльях, *D* – с частично редуцированным рисунком). Масштаб 1.0 мм.

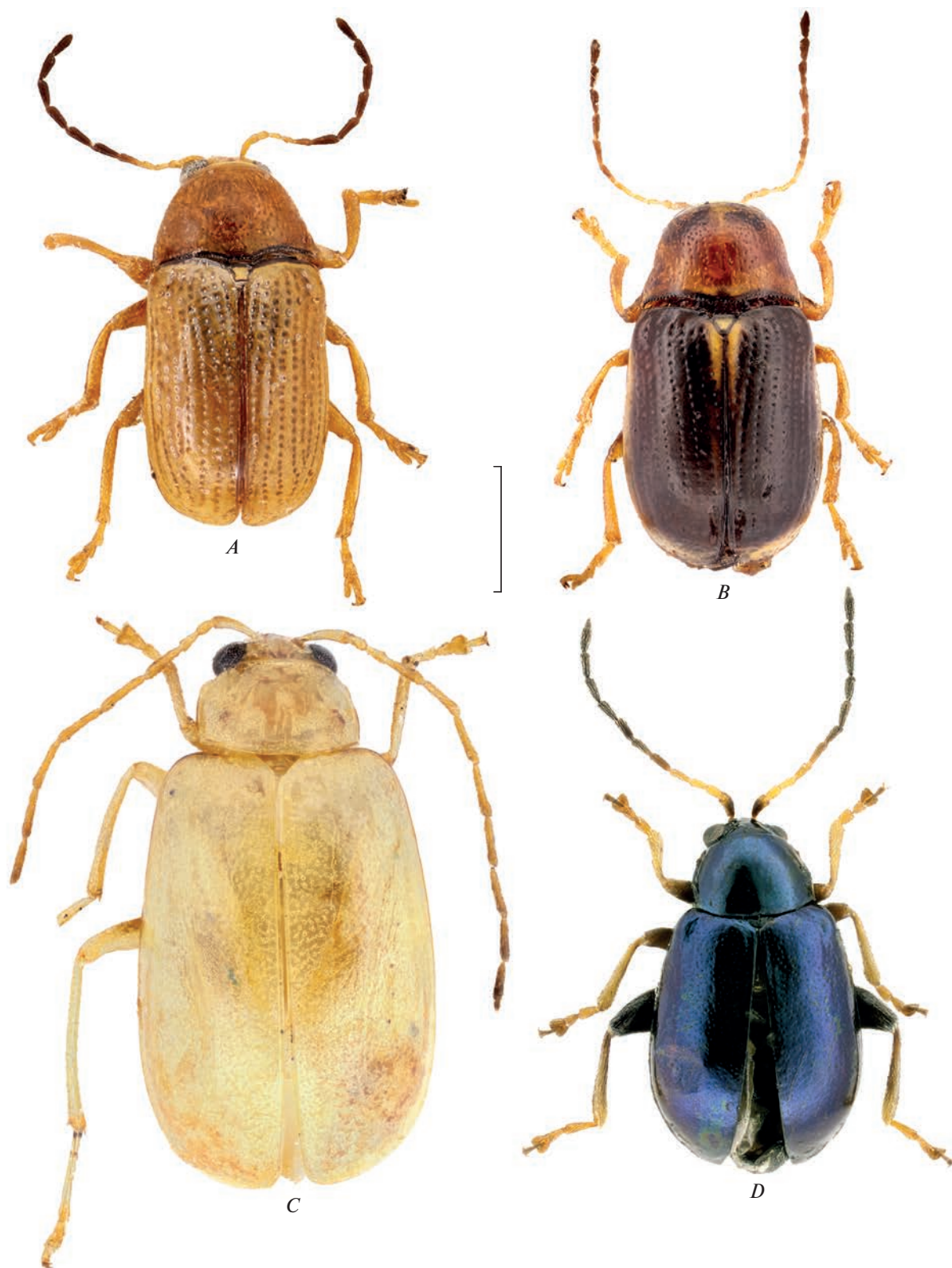


Рис. 2. *Cryptocephalus*, *Monolepta*, *Aphthona*, внешний вид: A–B – *C. nigrofasciatus* Jacoby 1885, цветовые формы (A – светлая форма из Монголии, B – темная форма из Северной Кореи); C – *M. pallidula* (Baly 1874), Приморский край; D – *A. ussuriensis* Romantsov 2021, Приморский край. Масштаб 1.0 мм.

на тех же различиях в окраске тела, отверг предложенную Медведевым синонимию и в той же статье описал *C. sagamensis* Tomov 1982. По его данным, различия между этими тремя видами таковы: *C. nigrofasciatus* имеет черную продольную полосу на каждом надкрылье и черный низ тела, у *C. turpis* надкрылья одноцветно желтые, низ тела черный; тело *C. sagamensis* полностью желтое. В представленной на сайте ЗИНа рукописи монографии, посвященной подсемейству Cryptocephalinae, Лопатин (2006) рассматривал *C. turpis* как вероятный синоним *C. nigrofasciatus*. В каталоге жуков Палеарктики (Lopatin et al., 2010) *C. turpis* приведен как синоним *C. nigrofasciatus*. Наконец, в недавно вышедшей ревизии китайских представителей этого подрода (Duan, Zhou, 2021) *C. turpis* снова рассматривается как отдельный вид, а единственным доказательством его самостоятельности является ссылка на фотографии габитусов этого вида и *C. nigrofasciatus*. Причем на фотографиях *C. turpis* видно, что нижняя сторона тела у этих экземпляров желтая, что не соответствует диагнозу вида.

Вероятно, мы имеем дело с изменчивостью одного вида и изученный мной материал подтверждает это. Так, у серии экземпляров из Монголии (собранных в одном месте и одним сборщиком) с одноцветной желтой верхней стороной тела (рис. 2А) нижняя сторона может быть как черная, так и желтая. В материале из Приморского края выявлено несколько вариантов окраски тела: тело полностью желтое; тело желтое с затемненными средне- и заднегрудью; верхняя сторона полностью желтая, средне- и заднегрудь и брюшко черные; верхняя сторона желтая, надкрылья с развитой в разной степени черной продольной полосой, средне-, заднегрудь и брюшко черные. У экземпляров, имеющих темный рисунок на надкрыльях, он обычно имеет вид сравнительно узкой, четко очерченной продольной полосы посередине каждого надкрылья (как на фотографии син-типа <https://mczbase.mcz.harvard.edu/name/Cryptocephalus%20nigrofasciatus>), реже эти полосы могут загибаться ко шву и соединяться с полосой на противоположном надкрылье (рис. 1С). Иногда черный рисунок может занимать большую часть поверхности надкрылий (рис. 2В), так что светлыми остаются только их боковой край, вершины и небольшая область вдоль шва у шитка. У одного экземпляра надкрылья почти полностью желтые с размытым бурым рисунком на месте, где обычно находится черная полоса (рис. 1D). Все изученные самцы имеют сходный тип строения эдеагуса с трехлопастной вершиной и узкой и длинной средней лопастью, которая не короче боковых лопастей (рис. 7С–7D). Как и у многих других представителей подрода с таким строением эдеагуса, длина боковых и средних лопастей относительно общей длины эдеагуса изменчива. Иногда лопа-

сти довольно сильно укорочены и сближены одна с другой (рис. 7Е–7F), при этом сохраняется соотношение длины боковых лопастей и длины средней лопасти. Изменчивость эдеагуса не коррелирует с изменчивостью окраски тела и сходна у экземпляров как одноцветных, так и с темным рисунком на надкрыльях. На основании вышеизложенного я считаю предложенную Медведевым (1973) синонимию (*Cryptocephalus nigrofasciatus* Jacoby 1885 = *Cryptocephalus turpis* Chen 1942) обоснованной. Почти нет сомнений, что *C. sagamensis* и *C. nigrofasciatus* конспецифичны и, соответственно, первый должен являться младшим синонимом последнего. Полностью желтое тело *C. sagamensis* является лишь одним из типов изменчивости окраски тела *C. nigrofasciatus*, а различия в строении эдеагусов, указанные Томовым (Tomov, 1982), укладываются в изменчивость эдеагуса этого вида. Однако для принятия окончательного решения о таксономическом статусе *C. sagamensis* необходимо изучить типовой материал.

Распространение. Россия (Дальний Восток), Монголия, Китай, п-ов Корея, Япония.

Monolepta pallidula (Baly 1874)

Материал. Россия, Приморский край, Хасанский р-н, окр. пос. Витязь, 42°35' N, 131°12' E, 26.08.2022, Давыдов В., 1 ♂ (PR).

Этот вид уже приводился для фауны России и был включен в определитель жуков Дальнего Востока (Медведев, 1992). Однако и в каталоге жуков Палеарктики (Beenen, 2010), и в определителе Вархаловского (Warchałowski, 2010) указано, что в России он известен только из Восточной Сибири. Мне неизвестны публикации, указывающие на нахождение этого вида в Восточной Сибири, он отсутствует и в определителе жуков-листоедов Сибири (Медведев, Дубешко, 1992). Вполне возможно, этот регион был указан в этих работах по ошибке (вместо Дальнего Востока). Кроме работы Медведева (1992), в которой этот вид указан для юга Приморского края, мне неизвестны другие источники, в которых бы приводились сведения о нахождении этого вида на территории России. В ревизии китайских представителей рода *Monolepta* (Lei et al., 2021) и в определителе жуков-листоедов Японии (Kimoto, Takizawa, 1994) указание этого вида для фауны России отсутствует. В связи с этим приводимый здесь экземпляр может считаться первым достоверным указанием с точным географическим локалитетом этого вида для фауны Дальнего Востока России. Внешний вид и изображение его эдеагуса приводятся на рис. 2С и рис. 7G–7H.

Распространение. Россия (Восточная Сибирь (под вопросом), Юг Дальнего Востока),

Непал, Китай, П-ов Корея, Япония, Юго-Восточная Азия.

Aphthona ussuriensis Romantsov 2021

Материал. “Россия, Приморский край, Шкотовский р-н, пос. Анисимовка, $h \sim 290$ м, $43^{\circ}09'07''$ N, $132^{\circ}46'10''$ E, 16–20.06.2015, Романцов П.”, 1 ♂ голотип (ZIN); там же, но $43^{\circ}10'$ N, $132^{\circ}46'$ E, 11.09.2022, Давыдов В., 1 ♂ (PR).

Таксономические замечания. До настоящего времени вид был известен по голотипу. Среди материалов, собранных В.Д. Давыдовым в 2022 г. в типовом местонахождении *A. ussuriensis* был найден еще один самец этого редкого вида. Этот экземпляр почти во всем схож с голотипом: имеет черный с верхней стороны первый членик усиков; блестящую, практически полностью лишенную пунктировки переднеспинку; затемненные бедра и сходный по форме эдегус с тонким килем на нижней стороне. В отличие от голотипа, он немного крупнее (2.6 мм) и имеет полностью синюю, без зеленого оттенка окраску тела (рис. 2D).

Распространение. Юг Дальнего Востока России (Приморский край).

Altica caerulescens (Baly 1874)

Материал. Россия, Приморский край, Партизанский р-н, пос. Тигровой, $43^{\circ}10'44''$ N, $132^{\circ}52'59''$ E, $43^{\circ}09'59''$ N, $132^{\circ}51'52''$ E, 320–340 м над ур. м., 26.07.2022, Романцов П., 1 ♂ (PR); Шкотовский р-н, пос. Анисимовка, $43^{\circ}10'52''$ N, $132^{\circ}45'50''$ E, $43^{\circ}11'13''$ N, $132^{\circ}45'06''$ E, 260 м над ур. м., 31.07.2022, Романцов П., 1 ♂, 1 ♀ (PR).

Таксономические замечания. *Altica* Müller 1764 считается одним из сложнейших в таксономическом плане родов среди жуков-листоедов. Сходство внешнего вида делает очень трудным определение представителей этого рода. В большинстве случаев надежное определение возможно только по эдегусам, при этом половой аппарат самок в последнее время тоже интенсивно изучается и используется для определения.

В определителе жуков-листоедов Дальнего Востока России (Медведев, 1992) таблица для этого рода заменена перечнем видов с указанием их кормовых растений, отличительные признаки приведены лишь для отдельных видов. Издание определителя Палеарктических жуков-листоедов (Warchałowski, 2010) сделало возможным идентификацию дальневосточных *Altica*, а использование ревизий японских представителей этого рода (Ohno, 1960; Suenaga, 2020) еще более упростило их определение.

Создание определительной таблицы дальневосточных *Altica* планируется осуществить в следу-

ющих работах. В этой статье я только привожу новые данные по распространению *Altica caerulescens* (Baly 1874) и признаки, отличающие его от *Altica viridicyanea* (Baly 1874). Оба этих вида встречаются на Дальнем Востоке России, имеют сходный тип строения эдегуса с более или менее приподнятыми длинными боковыми киями на нижней стороне, и поэтому легко могут быть перепутаны один с другим при определении.

– Надкрылья в четких мелких точках, промежутки между которыми гладкие и блестящие (рис. 3A). Боковые полосы на нижней стороне эдегуса с многочисленными косыми морщинами в средней и передней частях (рис. 7I–7J)

.....*Altica caerulescens* (Baly 1874)

– Промежутки между точками на надкрыльях покрыты микроскульптурой и выглядят шагреновыми (рис. 3B). Косые морщины на боковых полосках нижней стороны эдегуса слабо заметны и имеются в основном в средней части (рис. 7K–7L)

.....*Altica viridicyanea* (Baly 1874).

Распространение. Юг Дальнего Востока России: Приморский край (первое указание) и о-в Кунашир, Северный Китай, Северная и Южная Корея, Япония, Юго-Восточная Азия (от Индии до Тайваня).

Примечание. В Палеарктическом каталоге (Döberl, 2010) и других известных мне литературных источниках отсутствуют указания на нахождение в сборах этого вида из России. Опубликованные на сайте ЗИН фотографии внешнего вида и эдегуса экземпляра *A. caerulescens* с о-ва Кунашир (<https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/alticaekm.htm>), сделанные К.В. Макаровым, можно считать первым указанием этого вида для фауны России.

Altica cirsiicola Ohno 1960

Материал. Россия, Хабаровский край, Амурская обл., окр. Благовещенска 2.08.1922, Мартынов, 1 ♂ (ZIN); Приморский край, Уссурийский р-н, Виноградовка, 28.05.1929, Кириченко, 1 ♂ (ZIN); те же данные, но 3.06.1929, 1 ♂ (ZIN); там же, но 7.08.1929, Дьяконов Ф., 1 ♂ (ZIN).

Таксономические замечания. Вид считается восточным викариантом европейского *Altica carduorum* Guérin 1858. Оба этих вида очень схожи внешне и по строению эдегуса и даже гибридизируются в лаборатории. В 1996 г. были опубликованы исследования группы авторов (Larocche et al., 1996), в которых на основании морфометрического анализа и экспериментов по гибридизации и строению ДНК доказана самостоятельность этих видов.

Наши дальневосточные экземпляры (рис. 3C, 8A–8B) ничем не отличаются от китайских или

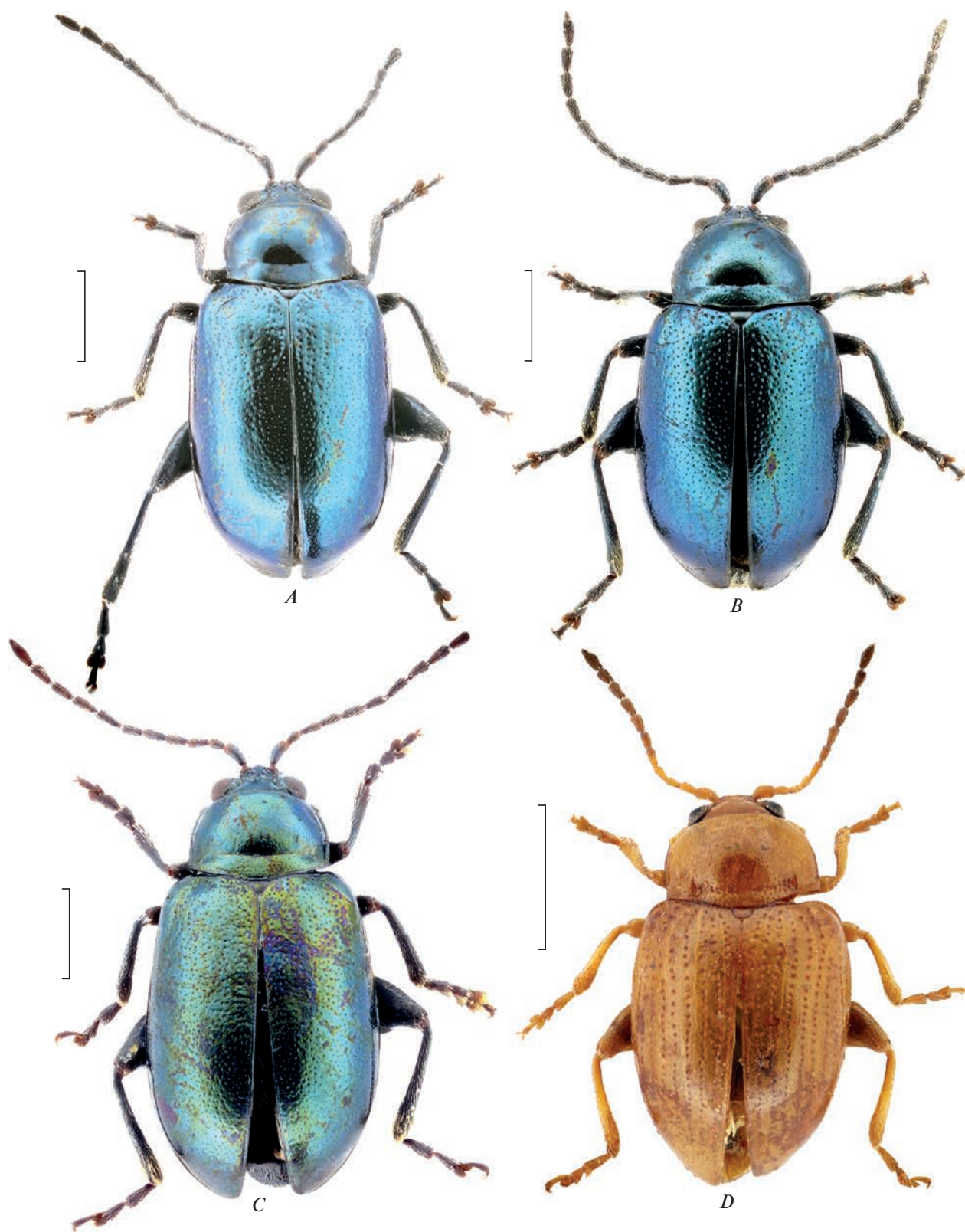


Рис. 3. *Altica*, *Neocrepidodera*, внешний вид жуков из Приморского края: *A* – *A. caerulescens* (Baly 1874), *B* – *A. viridicyanea* (Baly 1874), *C* – *A. cirsiicola* Ohno 1960, *D* – *N. recticollis* (Jacoby 1885). Масштаб 1.0 мм.

корейских представителей *A. cirsiicola* и относятся к этому виду. Данные из Палеарктического каталога (Döberl, 2010) о распространении на Дальнем Востоке России *A. carduorum*, вероятно, ошибочны и должны быть отнесены к *A. cirsiicola*.

Распространение. Дальний Восток России (первое указание), Китай (Центральные и Восточные провинции), Северная и Южная Корея, Япония.

Примечание. В недавно вышедшей работе (Nie et al., 2019) на основании сравнения митохондриального генома показано, что *A. fragariae* заметно отличается от *A. cirsiicola* и *A. viridicyanea*, которые оказались практически неразличимы. Все три вида встречаются на Дальнем Востоке России. Морфологически *A. cirsiicola* и *A. viridicyanea* довольно хорошо различаются строением килей на нижней стороне эдеагуса, которые высоко приподняты, с острыми краями (как у *A. carduorum* и *A. oleracea*) у первого вида (рис. 7I–7J). Кили у *A. viridicyanea* сглаженные, низкие с тупыми краями (рис. 7K–7L). Впрочем, как уже отмечалось выше, род *Altica* является крайне сложным в таксономическом отношении, с еще не до конца устоявшейся концепцией вида и плохо изученной внутривидовой изменчивостью.

Neocrepidodera recticollis (Jacoby 1885)

Материал. Россия, Приморский край, Уссурийский р-н, пос. Горнотаежное, 43°41'54" N, 132°09'28" E, 170 м над ур. м., 4.07.2015, Романцов П., 1 ♀ (PR).

Таксономические замечания. Род *Neocrepidodera* Heikertinger 1911 в его нынешнем понимании включает в себя также *Asiolestia* Jacobson 1925, который раньше считался самостоятельным родом (Konstantinov, Vandenberg, 1996). В определителе жуков-листоедов Дальнего Востока (Медведев, 1992) *Asiolestia* рассматривается как самостоятельный род, отличающийся от *Neocrepidodera* неявственно ограниченными один от другого и сзади лобными бугорками, а также более крупной пунктировкой надкрылий. Род *Neocrepidodera*, согласно этой работе, включал в себя только один дальневосточный вид *N. sibirica* (Pic 1909), имеющий явственно ограниченные один от другого и сзади лобные бугорки, а также мелкую пунктировку надкрылий, почти исчезающую на вершинном скате. Несмотря на то, что эти роды были синонимизированы, другие авторы и сейчас используют вышеперечисленные признаки в определительных таблицах. Такизава (Takizawa, 2002) в ревизии *Neocrepidodera* Японии на основании этих признаков и строения эдеагуса разделяет японских представителей рода на две большие группы, соответствующие родам *Neocrepidodera* и *Asiolestia* (группа *N. sibirica* у Такизавы) в их преж-

нем понимании, а Вархаловский (Warchałowski, 2010) рассматривает их как разные подрода рода *Neocrepidodera*. Я тоже полагаю, что эти группы являются естественными и могут рассматриваться или как отдельные подрода, или как две большие группы видов.

Группа *N. sibirica* включает три вида, из которых *N. sibirica* распространен в Северном Китае, Японии и на Дальнем Востоке России. Два других вида — *N. recticollis* (Jacoby 1885) и *N. takara* Nakane 1963 — были известны только из Японии. *Neocrepidodera sibirica* легко отличается от остальных видов группы длинным и утолщенным первым члеником усиков, который в длину почти равен общей длине второго и третьего члеников, а также округленными боками переднеспинки (рис. 4A). У других двух видов первый членик усиков заметно короче длины второго и третьего члеников, вместе взятых, а переднеспинка прямоугольная с почти прямыми и параллельными боками. *Neocrepidodera recticollis* известна с островов Хонсю, Кюсю и Сикоку, характеризуется очень мелко пунктированной переднеспинкой с четкой поперечной бороздкой. *Neocrepidodera takara*, описанная с о-ва Токару, известна только по голотипу (который, судя по иллюстрациям, является самкой). От предыдущего вида отличается только более четкой пунктировкой переднеспинки и менее глубоким поперечным вдавлением на ней. Эти признаки бывают у листоедов весьма вариабельными, поэтому нельзя исключить, что это лишь форма *N. recticollis*.

Из этой видовой группы только *N. sibirica* известен с Дальнего Востока России, где он является массовым видом. Однако в сборах автора в Приморском крае 2015 г. обнаружен один экземпляр, который имеет короткий первый усиковый членик, почти прямые бока переднеспинки (рис. 3D), по форме сперматеки (рис. 8L) сильно отличается от *N. sibirica* (рис. 8K) и, несомненно, относится к другому виду этой группы. Этот экземпляр почти полностью соответствует описанию и изображению *N. recticollis* из ревизии Такизавы (Takizawa, 2002). Единственным отличием является более четкая пунктировка переднеспинки у дальневосточного экземпляра. Однако этот признак может варьировать. Например, в той же ревизии Такизава (Takizawa, 2002) упоминает изменчивость пунктировки головы этого вида, которая более четко выражена у экземпляров северной части о-ва Хонсю. Учитывая сказанное, я полагаю, что мой экземпляр относится к *N. recticollis* и привожу его впервые для фауны России.

Распространение. Юг Дальнего Востока России (первое указание), Северный Китай, Япония.

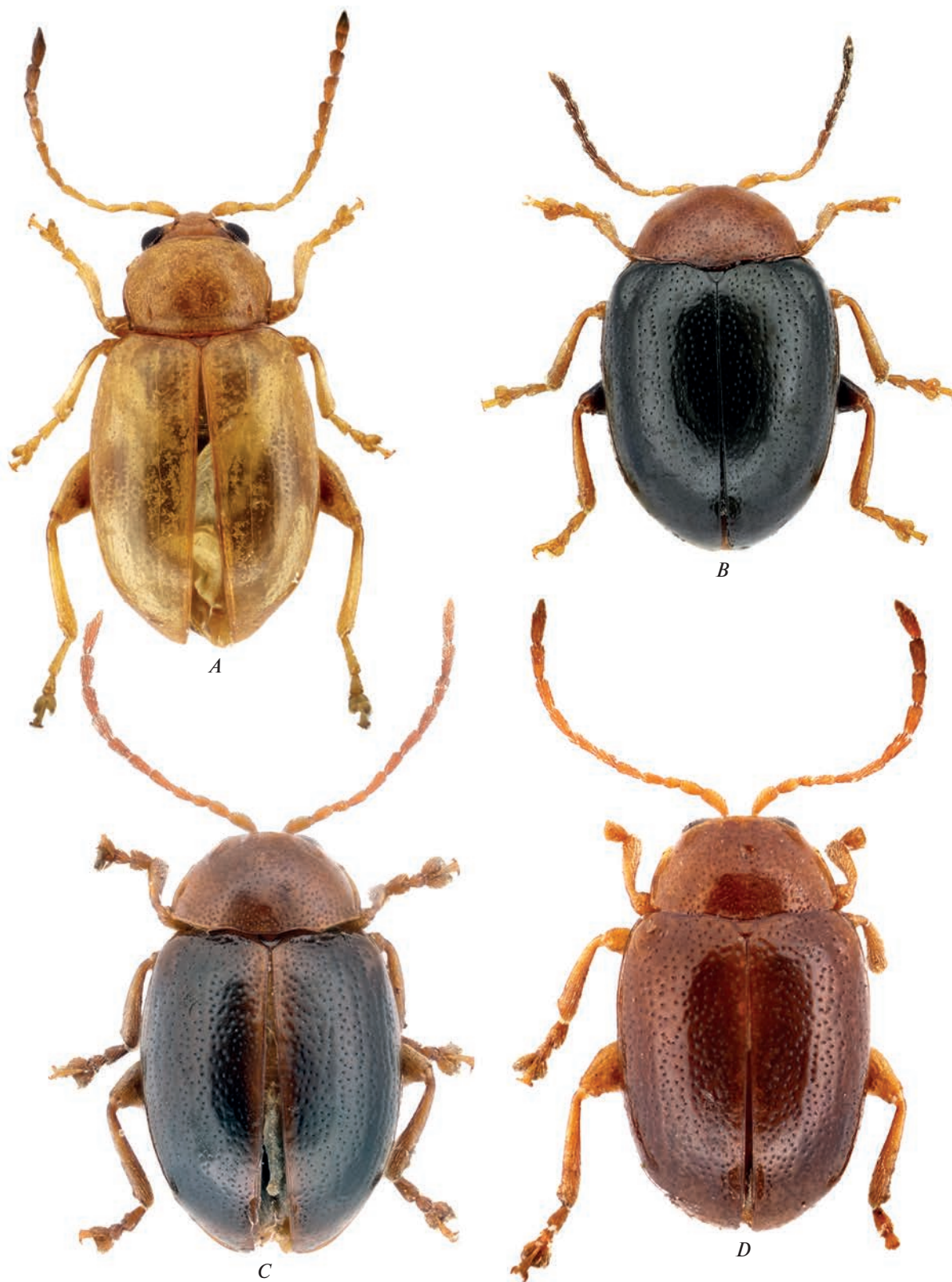


Рис. 4. *Neocrepidodera*, *Sphaeroderma*, внешний вид: *A* — *N. sibirica* (Pic 1909), *B* — *S. balyi* Jacoby 1885, *C–D* — *S. tarsatum* Baly 1874 (*C* — темная форма, *D* — светлая форма). *A* — из Приморского края; *B–D* — с о-ва Кунашир). Масштаб 1.0 мм.

Род *Sphaeroderma* Stephens 1831

Представители рода широко распространены в Палеарктике и Юго-Восточной Азии, встречаются также в Африке, Австралии и Северной Америке. В Палеарктике обитает около 70 его представителей, почти все они (за исключением двух) обитают в ее Азиатской части. Их можно идентифицировать по определителям жуков-листоедов Палеарктики (Warchałowski, 2010), Китая и Кореи (Gressitt, Kimoto, 1963), а также Японии (Kimoto, 1965; Kimoto, Takizawa, 1994). Кроме того, есть ревизия японских представителей этого рода (Ohno, 1964). Для дальневосточных *Sphaeroderma* существует определительная таблица (Медведев, 1992), в которой приведены три дальневосточных представителя этого рода, но у двух видов перепутаны признаки и поэтому полноценно пользоваться ей невозможно. Для идентификации дальневосточных *Sphaeroderma* более всего подходят определительные таблицы жуков-листоедов Японии, но с определенными оговорками. Две из этих работ (Ohno, 1964 и Kimoto, 1965) вышли почти одновременно, и ни один из авторов не знал о видах, которые описывал в другой работе его коллега. Кроме того, в них различаются трактовки уже известных к тому моменту видов. В определителе жуков-листоедов Японии (Kimoto, Takizawa, 1994), который вышел позднее этих публикаций, эти проблемы, по моему мнению, тоже не были полностью решены. О разном понимании этими авторами некоторых видов будет упомянуто ниже в видовом обзоре. Для дальневосточных представителей рода приведен новый определительный ключ, в котором исправлены ошибки в определительной таблице Медведева (1992) и в который включен *Sphaeroderma tarsatum* Baly 1874, впервые указанный для фауны России.

Sphaeroderma balyi Jacoby 1885

Материал. Россия, Сахалинская обл., Курильский р-н, о-в Кунашир, п. Алехино, 5.06.1973, Кержнер, 1 ♀ (ZIN); п. Третьяково, 5.07.1973, Кержнер, 1 ♀ (ZIN); там же, но 12.07.2014, Галинская Т., 1 ♀ (PR); Хабаровский край, Большехецирский заповедник, 6–10.06.1990, Шаваллер М., 1 ♀ (ZIN); Приморский край, Владивосток, 8.07.1927, Белов В., 1 ♂ (ZIN); Лазовский р-н, Лазовский заповедник, кордон “Америка”, 4.07.2002, Филимонов Р., 2 ♀♀ (PR).

Таксономические замечания. Вид легко отличается от остальных *Sphaeroderma* региона желтой переднеспинкой и черными надкрыльями. См. также определительную таблицу.

Распространение. Юг Дальнего Востока России, Китай, Япония.

Sphaeroderma fuscicorne Baly 1864

Материал. Россия, Хабаровский край, низовье реки Анюй, приток нижн. Амура, 30.07.1910, Солдатов, 1 ♀ (ZIN); Приморский край, Ханкайский р-н, Камень-Рыболов, оз. Ханка 27.07.1908, Черский, 1 ♂, 1 ♀ (ZIN); Шкотовский р-н, пос. Лесной Кордон [Пейшула] 14.VI.1971, Кузнецов, 1 ♀ (ZIN); пос. Анисимовка, 14.07.2003, Филимонов Р., 1 ♂ (PR); там же, но 28.07.2016, Романцов П., 1 ♀ (PR); там же, но 27.06.2022, Романцов П., 1 ♀ (PR).

Таксономические замечания. Бейли (Baly, 1864) описал этот вид из Китая (Китайская Тартария), позже он (Baly, 1874) указал его из Японии. Из очень схематичных описаний, приведенных в этих работах, следует, что этот вид относится к группе одноцветно желтых видов с широким, притупленным на вершине лобным килем. В вышедших почти одновременно работах Оно (Ohno, 1964) и Кимото (Kimoto, 1965) *S. fuscicorne* понимается этими авторами по-разному. В статье Оно (Ohno, 1964) сказано, что этот вид имеет широкий лобный киль и широко расставленные лобные бугорки. Однако упоминается, что у некоторых экземпляров лобный киль становится более выпуклым и четко сужается в его проксимальной части, а лобные бугорки расположены ближе друг другу, но не так близко, как у описанного в той же статье *S. akebiae* Ohno 1964 (который тоже имеет широкий лобный киль, а лобные бугорки соприкасающиеся или очень близко расположенные один к другому). В определителе Кимото (Kimoto, 1965) описан *S. unicolor* Kimoto 1965, который отличается от *S. fuscicorne* очень широким лобным килем, не выступающим над уровнем очень широко расставленных лобных бугорков. В той же работе приведены изображения эдегусов обоих видов, по которым видно, что эдегус *S. unicolor* более изогнутый в профиль с узкой кроющей пластинкой на вершинном отверстии, у *S. fuscicorne* эдегус в профиль почти прямой, а кроющая пластинка короткая и широкая. В вышедшем позднее определителе японских жуков-листоедов (Kimoto, Takizawa, 1994) авторы предлагают новую трактовку этих трех видов: *S. fuscicorne* отсутствует в фауне Японии, его указания из работы Кимото (Kimoto, 1965) относятся к *S. akebiae*, а указания из Японии *S. fuscicorne*, приведенные Оно (Ohno, 1964) и Бейли (Baly, 1874), относятся к *S. unicolor*. Непонятно, на чем основано их первое предположение, ведь рисунок эдегуса *S. akebiae*, приводимый авторами (идентичный рисунку эдегуса *S. fuscicorne* из предыдущей работы Кимото), совершенно не соответствует рисунку в описании *S. akebiae* (Ohno, 1964). Вероятно, авторы полагают, что *S. fuscicorne* встречается только в Китае и отсутствует в Японии. Однако в определителе жуков-листоедов Китая и Кореи (Gressitt, Kimoto,

1963) сказано, что его авторы не видели ни одного экземпляра *S. fuscicornе* из Китая и это кажется им странным, т.к. этот вид очень обычен в Японии. При этом ни один из этих авторов (судя по перечню изученного материала) не исследовал типовой экземпляр *S. fuscicornе*. Возможно, мы имеем дело с тремя очень близкими один другому видами, различающимися положением лобных бугорков и выпуклостью лобного кия. При этом нельзя полностью исключить и конспецифичность этих видов, т.к. указанные признаки могут быть изменчивы. Так, у изученного мной одного экземпляра из Японии лобные бугорки соответствуют таковым *S. fuscicornе*, а по форме эдеагуса он более похож на *S. unicolor*. Для принятия окончательного решения о таксономическом статусе этих видов необходимо изучение типовых экземпляров и изменчивости; пока я рассматриваю *S. fuscicornе* и *S. unicolor* согласно Кимото (Kimoto, 1965). Весь изученный мной дальневосточный материал по желтым *Sphaeroderma* достаточно легко разделяется на эти два вида, различие между которыми даны в приведенном ниже определительном ключе.

Примечание. В определителе жуков-листоедов Дальнего Востока (Медведев, 1992) *S. fuscicornе* перепутан с *S. unicolor*. Часть признаков *S. unicolor* (неширокий выпуклый лобный киль, соприкасающиеся лобные бугорки) противоречит описанию вида и соответствуют *S. fuscicornе*. В то же время указание Медведева о широкой и поперечной кроющей пластинки на выходящем отверстии эдеагуса *S. fuscicornе* соответствует рисунку эдеагуса этого вида из определителя Кимото (Kimoto, 1965). См. также определительную таблицу и замечания к *S. unicolor*.

Распространение. Юг Дальнего Востока России, Китай, Япония.

Sphaeroderma tarsatum Baly 1984

Материал. Россия, Сахалинская обл., Курильский р-н, о-в Кунашир, с. Дубовое, вблизи вулкана Головина 20.07.1973, Кержнер, 1 ♂ (ZIN); те же данные, но 26.07.1973, 1 ♂ (ZIN); [Кунашир, населенный пункт не указан] 20.06.—26.07.1985, Белов В., 1 ♂ (ZIN); оз. Кипящее, 11.08.1992, Гусаров В., 1 ♂ (PR); там же, но Курильский заповедник, Ивановский кордон 19.08.1992, Гусаров В., 3 ♂♂ (PR); Япония, Цуруга [Tsuruga, Nippon] 5.08.1917, Рошковский, 2 ♂♂, 3 ♀♀ (ZIN); Япония, Хоккайдо, Саппоро, гора Маруяма [Japan, Hokkaido, Sapporo, M. Maruyama] 12.IX.1999, Белокобыльский С., 1 ♀ (ZIN); Ивановский мыс, окр. ур. Грозное, 43°50'22.7" N, 145°24'39.9" E, 8—15.08.2008, Мельник И., 1 ♂ (AB).

Таксономические замечания. *S. tarsatum* легко отличается от остальных видов регио-

на красно-коричневым телом (рис. 4D), иногда с сильно затемненными надкрыльями (рис. 4C); узким лобным килем; соприкасающимися лобными бугорками; сравнительно крупной, густой, спутанной пунктировкой надкрылий и своеобразным строением эдеагуса (рис. 8E—8F).

Распространение. О-в Кунашир (первое указание), Япония.

Примечание. По литературным данным (Gruev, Döberl, 1997, 2005; Döberl, 2010), этот вид встречается только в Японии, на всех основных островах (Kimoto, Takizawa, 1994; Warchałowski, 2010).

Sphaeroderma unicolor Kimoto, 1965

Материал. Россия, Приморский край, Ханкайский р-н, оз. Ханка, пос. Турий Рог, 28.VII.2016, Романцов П., 4 ♂♂, 6 ♀♀ (PR).

В определителе жуков-листоедов Дальнего Востока (Медведев, 1992) частично перепутаны признаки двух видов с полностью желтым телом: *S. fuscicornе* и *S. unicolor*. Для *S. unicolor* указано, что он имеет неширокий выпуклый лобный киль, а лобные бугорки соприкасающиеся, хотя согласно описанию вида, очень широкий лобный киль широко разделяет лобные бугорки. Выпуклый, несколько более узкий лобный киль и лобные бугорки, сравнительно близко расположенные друг к другу, по Кимото (Kimoto, 1965) соответствуют *S. fuscicornе*. При этом продолговатая кроющая пластинка на выходящем отверстии эдеагуса у *S. unicolor*, упомянутая в определителе Медведева, соответствует рисунку эдеагуса в описании вида. См. также определительную таблицу и замечания к *S. fuscicornе*.

Распространение. Юг Дальнего Востока России, Япония.

Определительная таблица видов рода *Sphaeroderma* Дальнего Востока России

1 (4) Лобный киль узкий, лобные бугорки соприкасаются или подходят очень близко друг к другу. Пунктировка надкрылий более крупная, иногда имеет тенденцию к образованию нечетких точечных рядов. Окраска тела не полностью желтая (переднеспинка желтая, надкрылья черные или темные, или верхняя сторона тела кирпичного цвета).

2 (3) Переднеспинка желтая, надкрылья черные (рис. 4B). Пунктировка надкрылий менее густая, местами образуются спутанные точечные ряды. Длина тела 2.4—2.5 мм. Эдеагус см. рис. 8C—8D *Sphaeroderma balyi* Jacoby 1885

3 (2) Верхняя сторона кирпичного или темно-бурого цвета (рис. 4D), надкрылья иногда темнее переднеспинки (рис. 4C). Пунктировка

надкрылий более густая, почти полностью спутанная. Длина тела 2.6–2.9 мм. Эдеагус см. рис. 8E–8F *Sphaeroderma tarsatum* Baly 1874

4 (1) Лобный киль широкий, лобные бугорки довольно широко расставлены один от другого. Пунктировка надкрылий мелкая, выглядит полностью спутанной. Окраска тела полностью желтая.

5 (6) Лобный киль более выпуклый (заметно выступает над уровнем лобных бугорков), его проксимальный конец, заканчивающийся между лобными бугорками, заметно сужен, вследствие чего лобные бугорки выглядят менее широко расставленными (рис. 5C). Внутренние нижние углы лобных бугорков вытянутые и слегка заходят между основанием усика и лобным килем. Кроющая пластинка на выходном отверстии эдеагуса широкая и менее длинная, при взгляде сбоку нижняя сторона эдеагуса почти прямая (рис. 8G–8H). Длина тела 2.9–3.5 мм. Внешний вид см. рис. 5A *Sphaeroderma fuscicorne* Baly 1865

6 (5) Лобный киль очень широкий и слабо выпуклый (обычно находится на одном уровне с лобными бугорками или едва выступает за него), его проксимальный конец, заканчивающийся между лобными бугорками, округлен, лобные бугорки выглядят широко расставленными. Внутренние нижние углы лобных бугорков не вытянутые, не заходят между основанием усика и лобным килем (рис. 5D). Кроющая пластинка на выходном отверстии эдеагуса узкая и длинная, при взгляде сбоку нижняя сторона эдеагуса более вогнутая (рис. 8I–8J). Длина тела 2.5–2.8 мм. Внешний вид см. рис. 5B *Sphaeroderma unicolor* Kimoto 1965

Cassida koreana Borowiec & Cho 2011

Материал. Россия, Приморский край, оз. Ханка, 1 ♂ (ZIN); Шкотовский р-н, окр. п. Анисимовка, 43°10'53" N, 132°46'05" E, 250 м над ур. м., 22.VI.2021, Просви́ров А., 1 экз. (MSPU); там же, но 43°10'07" N, 132°46'10 E, 290 м над ур. м., 29.VI.2021, Просви́ров А., 1 ♀ (PR); там же, но 43°10'7.5" N, 132°46'12" E, 43°09'39" N, 132°46'22" E, 253–277 м над ур. м., 27.07.2022, Романцов П., 1 ♀ (PR); хребет Барабаш-Левада, падь Черемуховая, 23.05.2022, Сергеев М., 1 ♂ (MS).

Таксономические замечания. Вид был описан из Северной Кореи (Borowiec, Cho, 2011). От близкого *C. vespertina* Boheman 1862 он отличается меньшими размерами (4.80–5.35 мм); светлоокрашенной переднеспинкой с темным пятном перед щитком; светлоокрашенной областью за щитком, желтым отростком переднегруди, а также сильно развитой скульптурой надкрылий, образующей бугорки, выступающие над уровнем шва при осмотре жука сбоку. У *C. vespertina* тело более крупное (5.35–7.2 мм); переднеспинка однотонно светлоокрашенная; область за

щитком такого же цвета, как остальная часть надкрылий, отросток переднегруди черный, а скульптура надкрылий сглаженная, не образующая бугорков и не выступающая над уровнем шва при осмотре сбоку. Позже этими же авторами (Cho, Borowiec, 2014) был опубликован определяющий ключ для корейских представителей рода *Cassida*, в который вошли описания обоих этих видов и были приведены их изображения.

Долгое время считалось, что на территории Дальнего Востока России обитает *C. vespertina* (Медведев, 1992; Borowiec, Sekerka, 2010; Warchałowski, 2010). Однако изучение материала по этим видам с Дальнего Востока России показало, что все экземпляры с этой территории имеют небольшой размер тела (4.4–5.5 мм) и сильно развитую скульптуру надкрылий с бугорками, выступающими над уровнем шва, и соответственно эти экземпляры должны быть отнесены к *C. koreana*. Относительно приведенных выше различий между этими видами по окраске верхней и нижней сторон тела нужно заметить, что окраска тела у многих представителей рода *Cassida* Linnaeus 1758 очень сильно варьирует и ее нельзя считать надежным межвидовым различием. Все дальневосточные экземпляры *C. koreana* имеют переднеспинку с большим темным пятном в основной части, в той или иной степени осветленную защитковую область надкрылий (рис. 6A) и черный отросток переднегруди. Таким образом, эти экземпляры имеют промежуточные между этими двумя видами признаки по окраске тела, но высокая скульптура надкрылий (рис. 6B) и меньшие размеры тела несомненно свидетельствуют, что эти экземпляры принадлежат к темной форме *C. koreana*. Среди изученного автором материала с Дальнего Востока России отсутствуют экземпляры, которые могли бы быть отнесены к *C. vespertina*. В моем распоряжении есть несколько экземпляров из китайской провинции Сычуань, по описанию хорошо соответствующих *C. vespertina*: они имеют размеры тела 6.1–6.4 мм и низкую скульптуру надкрылий (рис. 6C–6D). *Cassida vespertina* был описан из Северного Китая без указания провинции. На данный момент можно предположить, что этот вид встречается в северо-восточных областях Китая, а *Cassida koreana*, вероятно, распространена на территории Дальнего Востока России и на п-ове Корея.

Фотографии габитуса обоих этих видов приведены на рис. 6A–6B (*C. koreana*) и рис. 6C–6D (*C. vespertina*). Фотография *C. vespertina* (<https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/cassidaver.htm>), приведенная на сайте ЗИН, относится к *C. koreana*.

Примечание. При подготовке данной статьи я связался с Lukáš Sekerka (Чехия), который сообщил мне, что он пришел к аналогичным выводам относительно этих двух видов *Cassida* и что

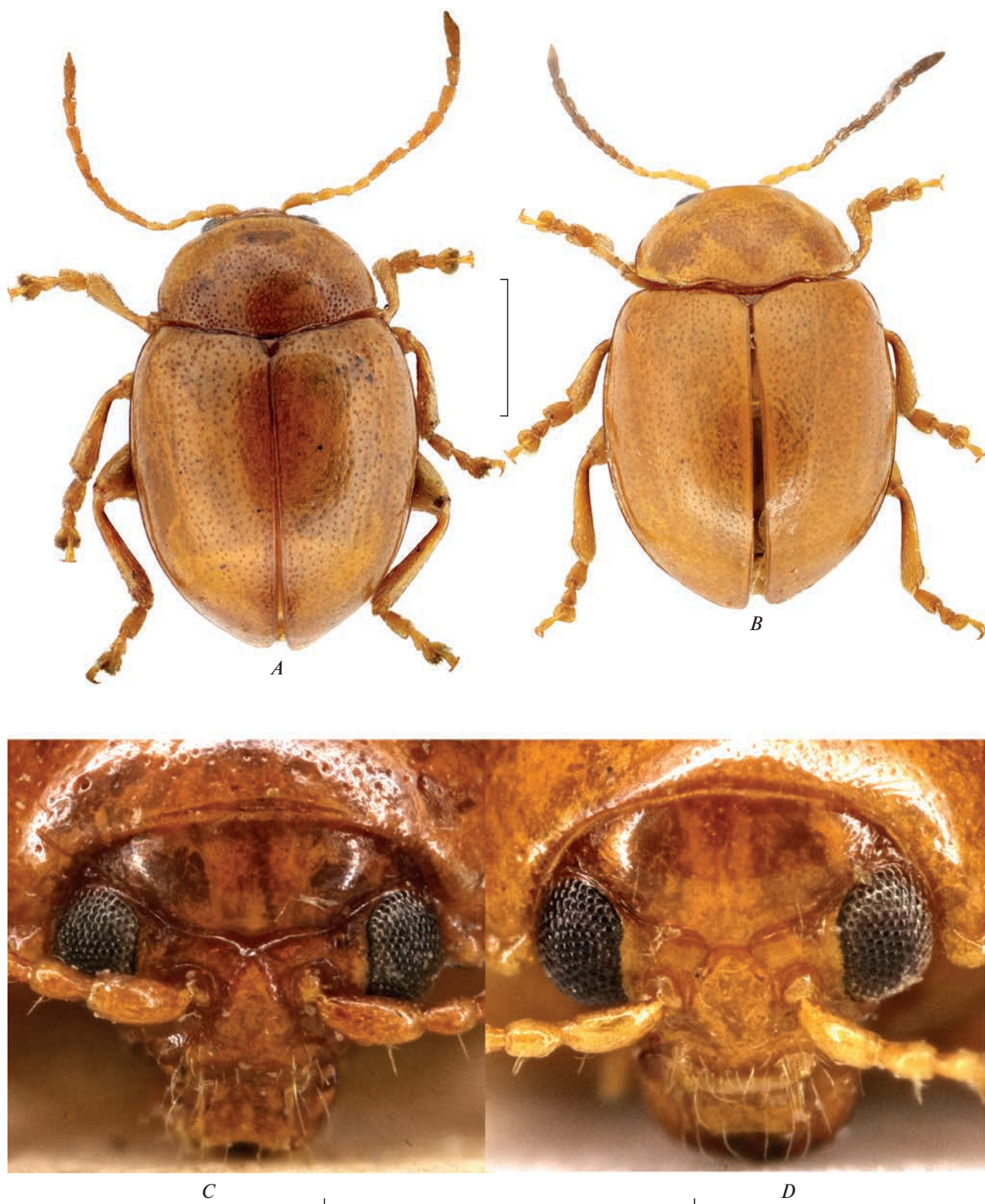


Рис. 5. *Sphaeroderma*, внешний вид (A–B) и голова (C–D) жуков из Приморского края: A, C – *S. fuscicorne* Baly 1864; B, D – *S. unicolor* Kimoto 1965. Масштаб 1.0 мм.



Рис. 6. *Cassida*, внешний вид сверху (A, C) и сбоку (B, D): A–B – *C. koreana* Borowiec & Cho 2011 из Приморского края, C–D – *C. vespertina* Boheman 1862 из Китая (Сычуань). Масштаб 1.0 мм.



Рис. 7. *Cryptocephalus*, *Monolepta*, *Altica*, эдеагусы (A, C, E, G, I, K – вид сверху; B, D, F, H, J, L – вид сбоку): A–B – *C. flavoscutellaris* Medvedev 1973 (паратип); C–F – *C. nigrofasciatus* Jacoby 1885 из Приморского края (C–D – экземпляр с частично редуцированным рисунком; E–F – светлая форма); G–H – *M. pallidula* (Baly 1874); I–J – *A. caerulescens* (Baly 1874); K–L – *A. viridicyanea* (Baly 1874). Масштаб 0.25 мм.



Рис. 8. *Altica*, *Neocrepidodera*, *Sphaeroderma*, эдеагус (A, C, E, G, I – вид сверху; B, D, F, H, J, L – вид сбоку) и сперматека (K–L): A–B – *A. cirsicola* Ohno 1960; C–D – *S. balyi* Jacoby 1885; E–F – *S. tarsatum* Baly 1874; G–H – *S. fuscicorne* Baly 1864; I–J – *S. unicolor* Kimoto 1965; K – *N. sibirica* (Pic 1909); L – *N. recticollis* (Jacoby 1885). Масштаб 0.25 мм.

на территории Дальнего Востока России встречается именно *C. koreana*. При этом, по его мнению, *C. koreana* имеет более блестящую поверхность надкрылий.

Распространение. Юг Дальнего Востока России (первое указание), Южная Корея.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.Г. Мосейко (ЗИН РАН, С.-Петербург) за предоставление возможности работать с коллекцией Зоологического института и помощь в этой работе; К.В. Макарову (МПУ, Москва), А.О. Беньковскому (ИПЭЭ РАН, Москва) и М.Е. Сергееву (ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии, Владивосток), которые предоставили для изучения дальневосточный материал по родам *Altica*, *Cassida*, *Cryptocephalus* и *Sphaeroderma*. Автор также выражает искреннюю благодарность В.Д. Давыдову (С.-Петербург) за переданный мне материал, собранный им в Приморском крае в 2022 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лопатин И.К., 2006. Жуки листоеды подсемейства Cryptocephalinae (Coleoptera, Chrysomelidae) России и прилегающих территорий. СПб.: Наука. www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/lopati06.htm
- Медведев Л.Н., 1973. Новые жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Палеарктики // Энтомологическое обозрение. Т. 52. № 4. С. 876–886.
- Медведев Л.Н., 1992. Сем. Chrysomelidae — листоеды // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые или жуки. Ч. 2. Л.: Наука. С. 533–602.
- Медведев Л.Н., Дубешко Л.Н., 1992 // Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 219 с.
- Романцов П.В., 2021. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Восточной Сибири и юга Дальнего Востока России // Энтомологическое обозрение. Т. 100. № 1. С. 153–180. <https://doi.org/10.31857/S036714452101010X>
- Романцов П.В., 2022. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) Дальнего Востока России. // Кавказский энтомологический бюллетень Т. 18. Вып. 1. С. 35–42. <https://doi.org/10.23885/181433262022181-3542>
- Baly J., 1864. Descriptions of new species of *Zeugophora*, and a new species of *Sphaeroderma* // Entomologist's Monthly Magazine. V. 1. P. 183–184.
- Baly J., 1874. VI. Catalogue of the Phytophagous Coleoptera of Japan, with descriptions of the species new to science // Transactions of the Entomological Society of London. V. 22. P. 161–217.
- Beenen R., 2010. Subfamily Galerucinae Latreille, 1802 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera Löbl I., Smetana A. (Eds). V. 6: Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books. P. 443–491.
- Borowiec L., Sekerka L., 2010. Subfamily Cassidinae Gyllenhal, 1813 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera Löbl I., Smetana A. (Eds). V. 6: Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books. P. 368–390.
- Borowiec L., Cho H.-W., 2011. On the subgenus *Lasiocassia* Gressitt (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), with a description of a new species from South Korea // Annales Zoologici. V. 61. № 3. P. 445–451. <https://doi.org/10.3161/000345411X603319>
- Chen S.H., 1942. Synopsis of the coleopterous genus *Cryptocephalus* of China // Sinensia. № 13. P. 109–124.
- Cho H.-W., Borowiec L., 2014. Three *Cassida* species new to South Korea, with additional faunistic data and key to all Korean species // Genus. V. 25. № 3. P. 481–492.
- Döberl M., 2010. Subfamily Alticinae Newman, 1835 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera Löbl I., Smetana A. (Eds). V. 6: Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books. P. 491–562.
- Duan W., Zhou H., 2021. Revision of the subgenus *Burlinius* Lopatin (Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae) from China and description of four new species // Diversity. V. 13. № 523. P. 1–40. <https://doi.org/10.3390/d13110523>
- Gressitt J., Kimoto S., 1963. The Chrysomelidae (Coleopt.) of China and Korea. Part 2 // Pacific Insects Monograph. V. 1. 1B. Honolulu: Bishop Museum Press. P. 301–1020.
- Gruev B., Döberl M., 1997. General distribution of the flea beetles in the Palaearctic Subregion (Coleoptera, Chrysomelidae: Alticinae) // Scopelia. V. 37. P. 1–496.
- Gruev B., Döberl M., 2005. General Distribution of the Flea Beetles in the Palaearctic Subregion (Coleoptera, Chrysomelidae: Alticinae) // Series Faunistica. V. 42. Supplement. Sofia/Moscow: Pensoft. 239 p.
- Jacoby M., 1885. Descriptions of the Phytophagous Coleoptera of Japan, obtained by Mr. George Lewis during his second journey, from February 1880 to September 1881. Part I, Halticinae and Galerucinae // Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London. London: Academic Press. P. 190–211.
- Kimoto S., 1965. The Chrysomelidae of Japan and the Ryukyu Islands, IX (Subfamily Alticinae II) // Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka. V. 13. P. 431–459.
- Kimoto S., Takizawa H., 1994. Leaf Beetles (Chrysomelidae) of Japan. Tokyo: Tokai University Press. 539 p.
- Konstantinov A.S., Vandenberg N.J., 1996. Handbook of Palearctic flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Halticinae) // Contributions on Entomology, International. V. 1. P. 237–439.
- Laroche A., De Clerck-Floate R.A., Lesage L., Floate K.D., Demeke T., 1996. Are *Altica carduorum* and *Altica cirsiicola* (Coleoptera, Chrysomelidae) different species? // Implications for the release of *A. cirsiicola* for the bio-control of Canada thistle in Canada. Biological Control. V. 6. P. 306–314.
- Lei Q.-L., Xu S.-Y., Yang X.-K., Nieu R.-E., 2021. Five new species of the leaf-beetle genus *Monolepta* Chevrolat (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae) from China // ZooKeys 1056(2). P. 35–57. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1056.65335>
- Lopatin I.K., Smetana A., Schöller M., 2010. Tribe Cryptocephalini Gyllenhal, 1813 // Catalogue of Palaearctic

- Coleoptera Löbl I., Smetana A. (Eds). V. 6: Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books. P. 580–606.
- Mikhailov Yu., Hayashi M., 2000. Chrysomelidae of Sakhalin. Part I. II // Entomological Review of Japan. V. 55. № 2. P. 71–83.
- Nie R.-E., Wei J., Zhang S.-K., Vogler A., Wu L., Konstantinov A.S., Li W.-Z., Yang X.-K., Xue H.-J., 2019. Diversification of mitogenomes in three sympatric *Altica* flea beetles (Insecta, Chrysomelidae) // Zoologica scripta. 00. P. 1–10.
https://doi.org/10.1111/zsc.12371
- Ohno M., 1960. On the species of the genus *Altica* occurring in Japan // Bulletin of the Department of Liberal Arts, Toyo University. № 1. P. 77–95.
- Ohno M., 1964. Revision of *Sphaeroderma* species occurring in Japan and the Loo-Choos (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae) // Journal of the Toyo University, General Education. Tokyo: Japan. № 5. P. 29–60.
- Schöller M., 2011. *Cryptocephalus* (Burlinius) *pseudopopuli* n. sp. from South Korea (Coleoptera: Chrysomelidae: Cryptocephalinae) // Mitteilungen Internationaler Entomologischer Verein. V. 36. P. 25–32.
- Suenaga H., 2020. Revision of the Genus *Altica* (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae) of Japan // Japanese Journal of Systematic Entomology, Supplementary Series. № 2. P. 163–258.
- Takizawa H., 2002. A revision of the genus *Neocrepidodera* Heikertinger in Japan (Chrysomelidae: Alticinae) // Insecta Matsumurana. New Series. № 59. P. 39–53.
- Tomov V., 1982. Chrysomelidae (Coleoptera) of Korea preserved in the Hungarian Natural History Museum, Budapest, II // Entomological Review of Japan. V. 37. № 1. P. 37–48.
- Warchałowski A., 2010. The Palaearctic Chrysomelidae. Identification Keys. Vols 1, 2. Warszawa: Natura Optima Dux Foundation. 1212 p.

NEW DATA ON THE FAUNA OF LEAF-BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) FROM THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

P. V. Romantsov*

Russian Entomological Society, st. Krasnoputilovskaya, 105-9, St. Petersburg, 196240 Russia

*e-mail: pawelr@mail.ru

Four species are recorded from Russia for the first time: *Altica cirsiicola* Ohno 1960, *Neocrepidodera recticollis* (Jacoby 1885), *Sphaeroderma tarsatum* Baly 1874 and *Cassida koreana* Borowiec & Cho 2011. A new colour form of *Cryptocephalus flavoscutellaris* Medvedev 1973 is described from Sakhalin. The variability of body coloration in *Cryptocephalus nigrofasciatus* Jacoby 1885 is discussed. The following synonymy is confirmed: *Cryptocephalus nigrofasciatus* Jacoby 1885 = *Cryptocephalus turpis* Chen 1942. Two taxa, *Cryptocephalus sagamensis* Tomov 1982 from South Korea and *C. nigrofasciatus* are probably conspecific. A new record of *Altica caerulescens* (Baly 1874) from Russia is provided and its differences from *Altica viridicyanea* (Baly 1874) are given. New data on the rare *Aphthona ussuriensis* Romantsov 2021 and *Monolepta pallidula* (Baly 1874) are presented. The status of three similar species of the genus *Sphaeroderma* Stephens 1831 (*S. fuscicornis* Baly 1864, *S. akebiae* Ohno 1964 and *S. unicolor* Kimoto 1965) is discussed. A new identification key to all species of this genus from the Russian Far East is compiled. Characters for distinguishing *Cassida koreana* Borowiec & Cho 2011 from *Cassida vespertina* Boheman 1862 are given. Dorsal habitus photographs of adults and their genitalia are provided for all aforementioned species and their close allies.

Keywords: *Altica*, *Aphthona*, *Cryptocephalus*, *Neocrepidodera*, *Sphaeroderma*, *Cassida*, Primorskii Territory, Sakhalin

УДК 597.5

ЛИТОРАЛЬНАЯ ИХТИОФАУНА ОСТРОВА МАТУА (КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)

© 2023 г. М. Ю. Железняк*

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

*e-mail: griseovulpes@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.02.2023 г.

После доработки 01.03.2023 г.

Принята к публикации 05.03.2023 г.

В рамках XXI Камчатско-Курильской экспедиции Русского географического общества, при содействии Министерства обороны Российской Федерации в 2017 г. было проведено обследование литоральной ихтиофауны о-ва Матуа. Рыб ловили руками под камнями в приливно-отливных лужах и сачком во время отлива. Облов производился на трех участках: мыс Ключ, мыс Юрлова и бухта Двойная. Выловленных рыб фиксировали в 6%-ном формалине, камеральную обработку проводили в лабораторных условиях: измеряли общую длину TL с точностью до 1 мм, взвешивали с точностью до 0.1 г. На литорали были обнаружены представители семейств Cottidae, Hexagrammidae, Liparidae, Pholidae, Stichaeidae, Zoarcidae. Дана размерная характеристика представителей обнаруженных семейств, указаны район и глубина их поймки. На литорали мы обнаружили ряд видов, не отмеченных для данного района в литературе. Было проведено сравнение видового состава литоральной ихтиофауны островов Парамушир, Матуа, Итуруп, Шикотан и Кунашир. В приливно-отливной зоне всех этих островов обнаружены лишь длиннотрухлый маслюк (*R. dolichogaster*) и керчак Стеллера (*M. stelleri*). Наибольшее сходство имеет литоральная ихтиофауна о-вов Матуа и Парамушир.

Ключевые слова: о-в Матуа, литораль, видовой состав, размер, Perciformes, Scorpaeniformes

DOI: 10.31857/S0044513423060144, **EDN:** YNXRR1

Сведения об ихтиофауне литорали Курильских о-вов до настоящего времени довольно немногочисленны (Пинчук, 1976; Кусакин, 1997; Balanov et al., 1999; Yabe, Pietsch, 2003; Парин и др., 2014 и др.), поскольку многие из островов труднодоступны и необитаемы. К их числу относится небольшой о-в Матуа, расположенный в северной части группы средних Курильских о-вов (рис. 1). Летом 2017 г. автором выполнены сборы рыб в его приливно-отливной зоне. Целью данной работы является характеристика литоральной ихтиофауны о-ва Матуа, а также некоторых биологических показателей (размеры, соотношение полов, состав пищи) ее представителей, наиболее массовых в уловах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в период с 29.07 по 25.08.2017 г. в рамках XXI Камчатско-Курильской экспедиции Русского географического общества, при содействии Министерства обороны Российской Федерации на трех участках литорали о-ва Матуа у мыса Юрлова, мыса Ключ и в бухте Двойной (рис. 2). Облов производили руками под камнями в при-

ливно-отливных лужах и мелкочаеистым сачком во время максимальных отливов. В течение двух часов автор перемещался вдоль осушенной зоны и обследовал на своем пути практически все ванны нижнего горизонта. Всего был пойман 121 экз. Выловленных рыб фиксировали в 6%-ном формалине, последующую камеральную обработку проводили в лабораторных условиях: измеряли общую длину TL с точностью до 1 мм, взвешивали с точностью до 0.1 г.

Принадлежность видов к определенной экологической группировке (ихтиоцену) и степень обилия каждого из них (многочисленный — частота встречаемости >50%, обычный — 10–50%, редкий — <10%) приняты согласно Шейко и Федорову (2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

За весь период исследований в приливно-отливной зоне обследованных нами участков о-ва Матуа были обнаружены представители шести семейств Cottidae, Hexagrammidae, Liparidae, Pholidae, Stichaeidae, Zoarcidae из двух отрядов Perciformes и Scorpaeniformes (табл. 1).



Рис. 1. Расположение о-ва Матуа Курильской гряды.

Большинство особей пойманных рыб относится к литоральному ихтиоцелу (58.3%). На остальные два ихтиоцелы, сублиторальный и элиторальный, представлены всего 5 видами (*Myoxocephalus niger*, *M. stelleri*, *Porocottus camtschaticus*, *Hexagrammos lagocephalus* и *Hemilepidotus papilio*) приходится 25 и 16.7% соответственно. По частоте встречаемости среди пойманных рыб доминируют редкие виды, остальные (25%) виды обычные.

Ниже дана краткая биологическая характеристика некоторых исследованных представителей ихтиофауны в приливно-отливной зоне различных исследованных участков о-ва Матуа.

Бухта Двойная

Семейство Cottidae

Porocottus camtschaticus — камчатский бахромчатый бычок

Мелкий широкобореальный приазиатский вид. Распространение — западное, юго-восточное по-



Рис. 2. Район проведения обловов на литорали о-ва Матуа: 1 — мыс Ключ, 2 — мыс Юрлова, 3 — бухта Двойная.

бережье Камчатки, острова Парамушир, Симушир и Шикотан (Неелов, 1979). Диапазон глубин обитания 0–40 м (Федоров и др., 2003). На о-ве Матуа обнаружен впервые (Мурашева, 2018). Самый многочисленный вид в приливно-отливной зоне. Большая часть особей поймана в небольших литоральных лужах среди водорослей во время отлива (Мурашева, 2019).

Размеры 53–86 мм, $n = 53$.

Porocottus mednius — белопятнистый бахромчатый бычок

Северо-западная часть Тихого океана, западная часть Берингова моря, Командорские о-ва, северные Курильские о-ва, юго-западная Камчатка, острова Атту и Агатту (Неелов, 1979). Встречается на глубине 0–10 м. Один экземпляр длиной 72 мм пойман вместе с *P. camtschaticus*.

Myoxocephalus niger — черный керчак

Широкобореальный приазиатский вид, многочислен. Распространен на литорали островов Берингова моря, на литорали восточного и юго-западного побережий Камчатки, на литорали о-ва Парамушир. Встречается в заливе Петра Великого (Неелов, 1979). Экземпляры были пойманы под камнями во время отлива.

Размеры 54–125 мм, $n = 17$.

Myoxocephalus stelleri — керчак Стеллера, или мраморный керчак

Распространен вдоль азиатского побережья северо-западной части Тихого океана от Корейского п-ва до Камчатки. Попадался вместе с черным керчаком под камнями в литоральных лужах.

Размеры 53–86 мм, $n = 10$.

Таблица 1. Видовой состав литоральной ихтиофауны о-ва Матуа

Семейство, вид	Ихтиоцен	Участок поимки	Степень обилия	Доля в уловах, %
Hexagrammidae				
<i>Hexagrammos lagocephalus</i> Pallas 1810	sl	3	P	3.6
Cottidae				
<i>Hemilepidotus papilio</i> Bean 1880	el	1	P	0.7
<i>Microcottus matuaensis</i> Yabe et Pietsch 2003	l	3	P	0.7
<i>Myoxocephalus niger</i> Bean 1881	sl	1, 3	O	29.2
<i>Myoxocephalus stelleri</i> Tilesius 1811	sl	1, 2, 3	O	10.9
<i>Porocottus camtschaticus</i> Schmidt 1916	sl	3	O	38.7
<i>Porocottus mednius</i> Bean 1898	l	3	P	0.7
Liparidae				
<i>Liparis</i> sp.	l	1, 3	P	2.2
Zoarcidae				
<i>Commandorella popovi</i> Taranetz et Andriashev 1935	l	3	P	2.2
Stichaeidae				
<i>Alectridium aurantiacum</i> Gilbert et Burke 1912	l	3	P	1.5
Pholidae				
<i>Pholis picta</i> Kner 1868	l	3	P	0.7
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> Pallas 1814	l	3	O	8.9

Примечания. Ихтиоцен: l – литоральный, sl – сублиторальный, el – элиторальный. Участок поимки (см. Рис. 2): 1 – мыс Ключ, 2 – мыс Юрлова, 3 – бухта Двойная. Степень обилия: P – редкий, O – обычный.

Microcottus matuaensis – матуанский бычок

Впервые был обнаружен на о-ве Матуа (Yabe, Pietsch, 2003). Нами пойман 1 экз. длиной 56 мм.

Семейство Pholidae

Rhodymenichthys dolichogaster – длиннобрюхий маслюк

Обычен в северной части Японского и южных районах Охотского морей, на Сахалине, Командорских островах, также отмечен в Беринговом море (Камчатка, Алеутские о-ва). Представители вида были пойманы сачком на глубине не более 0.5 м.

Размеры 82–139 мм, $n = 12$.

Pholis picta – расписной маслюк

Северо-западная Пацифика: Юго-восточная Камчатка, Курильские о-ва, от Хоккайдо до Корейского п-ова. Вместе с длиннобрюхим маслюком был пойман 1 экз. длиной 62 мм.

Семейство Zoarcidae

Commandorella popovi – командорелла Попова

Широко распространенный северо-тихоокеанский вид; Командорские (о-в Медный), Куриль-

ские о-ва (Таранец, Андрияшев 1935). Обитает в батиметрическом диапазоне 0–4 м. Так же как и маслюки, командореллы пойманы сачком на глубине до 0.5 м.

Размеры 88–103 мм, $n = 3$.

Семейство Stichaeidae

Alectridium aurantiacum – золотистый петушок

Бентопелагический вид, распространен на глубинах от 0 до 56 м (Шейко, Федоров, 2000). Ареал – прибрежные воды Командорских, Алеутских и центральных Курильских о-вов, а также у мыса Олюторский (Balanov et al., 1999). Встречался вместе с маслюками и командореллой Попова.

Размеры 106, 110 мм, $n = 2$.

Семейство Hexagrammidae

Hexagrammos lagocephalus – зайцеголовый терпуг

Сублиторальный придонно-пелагический. Распространен от Берингова моря и Курильских о-вов до мыса Консепшен, центральная Калифорния, США, а также в северной части Японского моря и в Охотском море. Часть молоди поймана сачком; другая часть, выброшенная волнами в отлив, собрана.

Размеры 60–100 мм, $n = 5$.

Таблица 2. Сравнительный видовой состав литоральной ихтиофауны некоторых Курильских островов (*по: Пинчук, 1976)

Семейство, вид	Парамушир*	Матуа	Итуруп*	Шикотан*	Кунашир*
Sebastidae					
<i>Sebastes schlegelii</i> Hilgendorf 1880	—	—	•	—	•
Hexagrammidae					
<i>Hexagrammos lagocephalus</i> Pallas 1810	•	•	—	•	—
<i>Hexagrammos octogrammus</i> Pallas 1814	—	—	—	•	•
Cottidae					
<i>Hemilepidotus papilio</i> Bean 1880	—	•	—	—	—
<i>Microcottus matuaensis</i> Yabe et Pietsch 2003	—	•	—	—	—
<i>Myoxocephalus brandtii</i> Steindachner 1867	—	—	•	—	—
<i>Myoxocephalus niger</i> Bean 1881	•	•	—	—	—
<i>Myoxocephalus stelleri</i> Tilesius 1811	•	•	•	•	•
<i>Porocottus camtschaticus</i> Schmidt 1916	•	•	—	•	—
<i>Porocottus mednius</i> Bean 1898	—	•	—	—	—
Hemitriptidae					
<i>Blepsias cirrhosus</i> Pallas 1814	—	—	•	•	•
Liparidae					
<i>Liparis</i> sp.	•	•	—	—	—
<i>Liparis curilensis</i> Gilbert et Burke 1912	•	—	—	—	—
Zoarcidae					
<i>Commandorella popovi</i> Taranetz et Andriashev 1935	—	•	—	—	—
<i>Hadropareia</i> sp.	—	—	•	—	—
<i>Zoarces elongatus</i> Kner 1868	—	—	•	—	•
Stichaeidae					
<i>Alectridium aurantiacum</i> Gilbert et Burke 1912	—	•	—	—	—
<i>Alectrias alectrolophus</i> Pallas 1814	•	—	•	•	—
<i>Opisthocentrus ocellatus</i> Tilesius 1811	—	—	•	—	—
<i>Pholidapus dybowskii</i> Steindachner 1880	—	—	—	•	•
<i>Pseudalectrias tarasovi</i> Popov 1933	—	—	—	•	—
<i>Stichaeopsis epallax</i> Jordan et Snyder 1902	—	—	•	—	—
<i>Stichaeopsis nana</i> Kner 1870	—	—	•	•	•
Pholidae					
<i>Pholis nebulosa</i> Temminck et Schlegel 1845	—	—	—	—	•
<i>Pholis picta</i> Kner 1868	•	•	•	—	•
<i>Rhodymenichthys dolichogaster</i> Pallas 1814	•	•	•	•	•
Pleuronectidae					
<i>Pseudopleuronectes obscurus</i> Herzenstein 1890	—	—	•	—	—

Примечания. Прочерк — отсутствие вида, кружок — наличие вида на литорали.

Семейство Liparidae

Liparis sp.

Донные рыбы, обитают в Голарктическом регионе. Две особи длиной 75–80 мм каждая, пойманы сачком на глубине 0.3 м.

Мыс Юрлова

Семейство Cottidae

Myoxocephalus stelleri

Экземпляры керчака Стеллера были пойманы в отлив в литоральных лужах.

Размеры 51–62 мм, $n = 4$.

Мыс Ключ

Семейство Cottidae

Hemilepidotus papilio

(*Melletes papilio*) — бычок-бабочка

Широкобореальный приазиатский вид. Отмечен в батиметрическом диапазоне 4–320 м, но чаще встречается на глубине 50–240 м. Распространен в южной части Чукотского, Охотского и Беринговом морях, у Восточной Камчатки, Командорских и Курильских островов. Один экземпляр малька длиной 11 мм был пойман Санамьян Н.П. во время погружения в легководолазном снаряжении в прибрежье о-ва Матуа.

Myoxocephalus niger

Найдены в литоральных лужах во время отлива. Размеры 51–62 мм, $n = 4$.

Myoxocephalus stelleri

Пойман вместе с *M. niger* в небольших лужицах на литорали во время отлива. Размеры 51–62 мм, $n = 4$.

Семейство Liparidae

Liparis sp.

Особь длиной 60 мм поймана Санамьян Н.П. во время погружения в легководолазном снаряжении в прибрежье о-ва Матуа.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований уточнен видовой состав литоральной ихтиофауны о-ва Матуа. Такие виды, как бычок-бабочка, камчатский бахромчатый и белопятнистый бахромчатый бычки отмечены для данного региона впервые (Кусакин, 1997). Наибольшее число видов было обнаружено на литорали бухты Двойной. Доминировали камчатский бахромчатый бычок и чер-

ный керчак. Был проведен сравнительный анализ данных о литоральной ихтиофауне островов Парамушир, Итуруп, Шикотан и Кунашир (Пинчук, 1976) с полученными нами данными по о-ву Матуа. На литорали всех изученных островов обнаружены лишь длиннобрюхий маслюк и керчак Стеллера (табл. 2). Наибольшее видовое сходство (7 общих видов) литоральная ихтиофауна о-ва Матуа имеет с таковой о-ва Парамушир: в приливо-отливной зоне обоих островов встречаются зайцеголовый терпуг, черный керчак, керчак Стеллера, камчатский бахромчатый бычок, липарис *Liparis* sp., расписной и длиннобрюхий маслюки. На литорали о-ва Шикотан и о-ва Матуа, кроме двух общих для всех островов видов, зарегистрированы также зайцеголовый терпуг и камчатский бахромчатый бычок, а на литорали островов Матуа, Итуруп и Кунашир — расписной маслюк.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность участникам 21-й Камчатско-Курильской экспедиции Русского географического общества и Минобороны России на о-в Матуа, в частности Н.П. Санамьян (Камчатский филиал ТИГ ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский), а также сотрудникам лаборатории ихтиологии ЗИН РАН за помощь в определении некоторых видов литоральных рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кусакин О.Г., 1997. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России [Текст] / О.Г. Кусакин, М.Б. Иванова, А.П. Цурпало. Владивосток: Дальнаука. 168 с.
- Мурашева М.Ю., 2018. Морфологическая характеристика и некоторые черты биологии камчатского бахромчатого бычка *Porocottus camtschaticus* (Cottidae) из тихоокеанских вод о. Матуа (Курильские острова) // Биологические проблемы Севера: Материалы междунар. науч. конф., посвящ. памяти акад. В.Л. Контримавичуса. Магадан (18–22 сент. 2018 г.). Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 442–444.
- Мурашева М.Ю., 2019. Некоторые черты биологии камчатского бахромчатого бычка *Porocottus camtschaticus* (Scorpaeniformes: Cottidae) из тихоокеанских вод о. Матуа (Курильские острова) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 91–95.
- Неелов А.В., 1979. Сейсмодатированная система классификации керчаковых рыб (Cottidae: Muoxocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука. 208 с.
- Таранец А.Я., Андрияшев А.П., 1935. О новой рыбе из сем. Zoarcidae с литорали Командорских островов // Доклады АН СССР. Т. 1. № 4. С. 267–270.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д., 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог // Сборник трудов Зоол. музея МГУ. Т. 53. М.: Товарищество научных изданий КМК. 733 с.

- Пинчук В.И., 1976. Ихтиофауна литорали Курильских островов // Биология моря. № 2. С. 49–55.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В., Шестаков А.В., Волобуев В.В., 2003. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 204 с.
- Шейко Б.А., Федоров В.В., 2000. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. С. 7–69.
- Balanov A.A., Amaoka K., Pietsch T.W., 1999. Redescription and first record of the prickleback fish *Alectridium auraniticum* (Perciformes: Stichaeidae) from the central Kuril Islands // Species Diversity. № 4. P. 389–396.
- Yabe M., Pietsch T.W., 2003. A new sculpin, *Microcottus matuaensis*, from the central Kuril Archipelago (Scorpaeniformes: Cottidae) // Ichthyol. Research. V. 50. № 3. P. 276–280.

LITTORAL ICHTHYOFAUNA OF MATUA ISLAND, KURIL ISLANDS

M. Yu. Zheleznyak*

Kamchatka Branch, Pacific Geographical Institute, Far Eastern Department, Russian Academy of Sciences,
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia

*e-mail: griseovulpes@yandex.ru

As part of the XXI Kamchatka-Kuril expedition of the Russian Geographical Society, with the assistance of the Russian Federation Ministry of Defense, a survey of the littoral ichthyofauna of Matua Island was carried out in 2017. Fishes were caught by hand under stones in tidal pools and with a net during low tide. Fishing was performed in three areas: Cape Klyuv, Cape Yurlova, and Dvoynaya Bay. The fish caught were fixed in 6% formalin. Laboratory processing was carried out: the total length TL was measured with an accuracy of 1 mm, weighed with an accuracy of 0.1 g. Representatives of the families Cottidae, Hexagrammidae, Liparidae, Pholidae, Stichaeidae, Zoarcidae were found in the littoral areas. The size characteristics of the family representatives discovered, and the areas and depth of their capture were presented. In the littoral zone, we found a number of species previously not recorded from this area in the literature. The species compositions of the littoral ichthyofauna of Paramushir Island, Matua Island, Iturup Island, Shikotan Island and Kunashir Island were compared. Only the Stippled gunnel, *Rhodymenichthys dolichogaster* and the Frog sculpin, *Myoxocephalus stelleri* were found shared by all those islands. The ichthyofauna of Matua Island shows the greatest similarity to that of Paramushir Island.

Keywords: fish, species composition, size, weight, Perciformes, Scorpaeniformes

УДК 598.112.23:591.16

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, РОСТ И РАЗМНОЖЕНИЕ ПОЛОСАТОГО ГОЛОГЛАЗА (*ABLEPHARUS BIVITTATUS*, REPTILIA, SCINCIDAE) В ТАЛЫШСКИХ ГОРАХ (ПРОВИНЦИЯ АРДЕБИЛЬ, ИРАН)

© 2023 г. А. А. Кидов^а, *, Т. Э. Кондратова^а, Р. А. Иволга^а, С. М. Ляпков^б

^аРоссийский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, 127550 Россия

^бМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

*e-mail: kidov_a@mail.ru

Поступила в редакцию 11.01.2022 г.

После доработки 31.01.2022 г.

Принята к публикации 11.02.2022 г.

Приведены результаты изучения возраста, роста и плодовитости у *Ablepharus bivittatus* в Талышских горах. Всего были изучены 59 особей из двух локалитетов в провинции Ардебиль, Иран (селение Ханегах-е-Олия в городском округе Намин и селение Маджара в городском округе Хельхаль). Возраст определяли при помощи метода скелетохронологии. Средний возраст самок составил 3.6 ± 1.15 лет (при максимуме 6 лет), у самцов — 2.6 ± 1.24 (максимальный возраст 5 лет). На срезах трубчатых костей многих особей отмечены линии задержанного роста, соответствующие гибернации и эстивации. Ящерицы интенсивно растут в первые 3 года жизни, а затем их рост замедляется. Животные в возрастных группах от 3 лет и старше по длине тела не различаются. Возраст беременных ящериц составляет 2–5 лет, в среднем 3.7 ± 0.91 года. Плодовитость самок не зависит от возраста.

Ключевые слова: ящерица, биология, длительность жизни, Гиркания

DOI: 10.31857/S0044513423060089, **EDN:** YNYGSY

Знание возраста животных и темпов их роста имеет важное значение для понимания внутренней динамики численности, охраны и управления популяциями (Cagle, 1953). У пресмыкающихся, из-за высокой индивидуальной изменчивости роста, выделение возрастных групп по размерным характеристикам, за редкими исключениями (Полынова и др., 2014; Полынова, Мишустин, 2017; Кидов и др., 2020) затруднено (Смирина, Ройтберг, 2012). Считается, что эффективным способом определения возраста, при использовании которого выживаемость исследуемых животных не снижается, является мечение с повторным отловом (Cagle, 1939; Куликова, Семенов, 1984; Halliday, Verrell, 1988; Коросов, 2005). Однако, учитывая высокую продолжительность жизни, скрытность и небольшой период сезонной и суточной наземной активности у многих видов рептилий, этот метод требует избыточных затрат времени и труда. Так, на установление продолжительности жизни у ящерицы Браунера (*Darevskia brauneri* (Méhely 1909)) на хребте Навагир (Северо-Западный Кавказ) ушло 10 лет исследований — с 1997 по 2006 гг. (Целлариус, Целлариус, 2009). В связи с вышесказанным уже на протяжении почти 50 лет самым распространенным методом

определения возраста пресмыкающихся остается скелетохронология (Смирина, 1974, 1989). Образующиеся в трубчатых костях линии задержанного роста позволяют не только оценивать число зимовок или эстиваций, пережитых животным, но и определять динамику линейного роста по костным слоям между ними (Смирина, Ананьева, 2001; Смирина, Ройтберг, 2012; Клевезаль, Смирина, 2016).

Род гологлазы, *Ablepharus* Lichtenstein 1823, объединяет, по современным представлениям, 10–11 видов мелких роющих сцинков, обитающих преимущественно в аридных ландшафтах Евразии от юго-восточной Европы и Синая до северо-западной Индии (Ananjeva et al., 2006; Muammer, Hosseinian Yousefkhani, 2021; Uetz, 2021). Биология большинства представителей этой группы изучена слабо, что, вероятно, обусловлено их размерами и скрытностью (Еремченко, Щербак, 1986).

Полосатый гологлаз (*Ablepharus bivittatus* (Ménétriés 1832)) — один из наиболее широко распространенных представителей рода. Вид обитает в горно-ксерофитных степях Иранского нагорья, на периферии ареала также в Копетдаге, Талыше и Армянском нагорье (Anderson, 1999; Ananjeva et al., 2006; Safaei-Mahroo et al., 2015; Sanchooli,

2016; Karamiani et al., 2017). *A. bivittatus* на большей части ареала является многочисленным видом (Кидов, 2019; Кидов, Кондратова, 2021), хотя на периферии ареала может быть редок (Ananjeva et al., 2006; Arakelyan et al., 2011; Ahmadov, 2013). В литературе практически отсутствуют сведения о большинстве демографических показателей этого вида.

Цель настоящей работы — изучение возрастной структуры и особенностей роста у полосатого гологлаза методом скелетохронологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили 59 особей полосатого гологлаза, собранных на юго-западном склоне Талышского хребта в провинции Ардебиль (Иран) в двух локалитетах: селении Ханегях-е-Олийа ($38^{\circ}25'$ с.ш., $48^{\circ}34'$ в.д., 1460 м над ур. м.) в городском округе Намин (7 самок и 5 самцов в 2016 г. и 17 самок и 25 самцов в 2018 г.) и селении Маджара ($37^{\circ}35'$ с.ш., $48^{\circ}35'$ в.д., 1900 м над ур. м.) в городском округе Хельхаль (3 самки и 1 самец в марте 2016 г.) (рис. 1).

У зафиксированных в 70% растворе этанола животных при помощи электронного штангенциркуля с погрешностью 0.1 мм измеряли длину тела (SVL). Пол животных и плодовитость самок определяли при вскрытии.

Определение возраста осуществляли с помощью скелетохронологического анализа по стандартной методике (Смирина, 1989). Бедренные кости ящериц очищали от мягких тканей, декальцинировали в 5–7%-ном растворе азотной кислоты в течение 2–5 мин, а затем промывали в проточной воде в течение трех часов. Подготовленные кости нарезали толщиной 15 мкм на санном микротоме марки MC-1 с использованием замораживающего столика ОЛ-ЗСО-30 с замкнутой системой охлаждения. Полученные срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха в течение 8 мин и осуществляли проводку в растворах глицерина (30 и 100%). Фотографии полученных срезов были сделаны с помощью микроскопа Микромед Р–1 с камерой Levenhuk M500 BASE. Процесс определения возраста особей производили с помощью подсчета линий задержанного роста (LAG), отложившихся в периосте в периоды зимней спячки (рис. 2).

Статистическая обработка данных производилась с помощью пакета программ Microsoft Excel и STATISTIKA 10. Рассчитывали среднюю арифметическую и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также диапазон изменения признака (min–max). Для изучения влияния возраста на длину тела у ящериц разных половозрастных групп использовали тест Краскелла-Уоллиса (H), а при попарном сравнении признаков применяли тесты Данна (z) и Манна–Уитни ($U_{\text{эмп}}$). Для выяв-

ления зависимости длины тела ящериц от возраста рассчитывали линейный коэффициент корреляции Спирмена (r).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастная структура. В выборке, собранной в Ханегях-е-Олийа в 2016 г., возраст самок варьировал в пределах 1–6 лет (в среднем 3.6 ± 1.51), а самцов 1–4 лет (2.4 ± 1.52). В группе самок преобладали четырехлетние особи (42.9%), у самцов большая часть относилась к годовикам и четырехлеткам (по 40%) (табл. 1).

Самки, собранные в этом же локалитете в 2018 г., имели возраст 2–6 лет (в среднем 3.7 ± 1.10), самцы 1–5 лет (2.6 ± 1.22). И в группе самок, и в группе самцов преобладали трехлетние особи (35.3 и 36.0% соответственно).

Все 3 самки полосатого гологлаза из Маджары имели возраст 3 года, а единственный изученный самец — 4 года.

В целом, при изучении возрастной структуры полосатого гологлаза независимо от места и времени сбора, в группе самок отмечалось превалирование особей в возрасте трех лет (40.7%), а средний возраст составил 3.6 ± 1.15 года. Самая молодая ящерица в группе самок — годовик (3.7%), а наиболее старшие имели возраст 6 лет (7.4%). Большая часть самцов относилась к годовикам (28.1%) и трехлеткам (28.1%), средний возраст 2.6 ± 1.24 года. Самая старшая особь имела возраст 5 лет (3.1%).

Рост. На полученных срезах трубчатых костей мы наблюдали практически не затронутую резорбцией неонатальную линию (линию вылупления), о которой сообщалось также и в других исследованиях, посвященных определению возраста ящериц (Смирина, 1974; Орлова, Смирина, 1983; Castanet et al., 1988; Smirina, Tsellarius, 1996). Неонатальная линия была схожа с линиями задержанного роста, однако ее отличала предшествующая ей слабохромотофильная зона роста в кости с высоким числом остеоцитов.

На некоторых изучаемых образцах был отмечен так называемый эффект “граммофонной пластинки”, или дополнительные линии склеивания, очень близко расположенные к основным линиям задержанного роста (Smirina, Tsellarius, 1996). При определении возраста мы считали, что эти дополнительные линии соответствуют периодам эстивации в жаркие летние месяцы.

Самки разного возраста, собранные в Ханегях-е-Олийа в 2018 г., по длине тела статистически значимо различались ($H = 9.68$, $p \leq 0.05$): достоверные различия были отмечены между двухлетними и пятилетними особями ($z = 2.91$, $p \leq 0.05$). Различались по размерам и самцы разного возраста в этой выборке ($H = 17.17$, $p \leq 0.01$): годовалые животные были статистически значимо

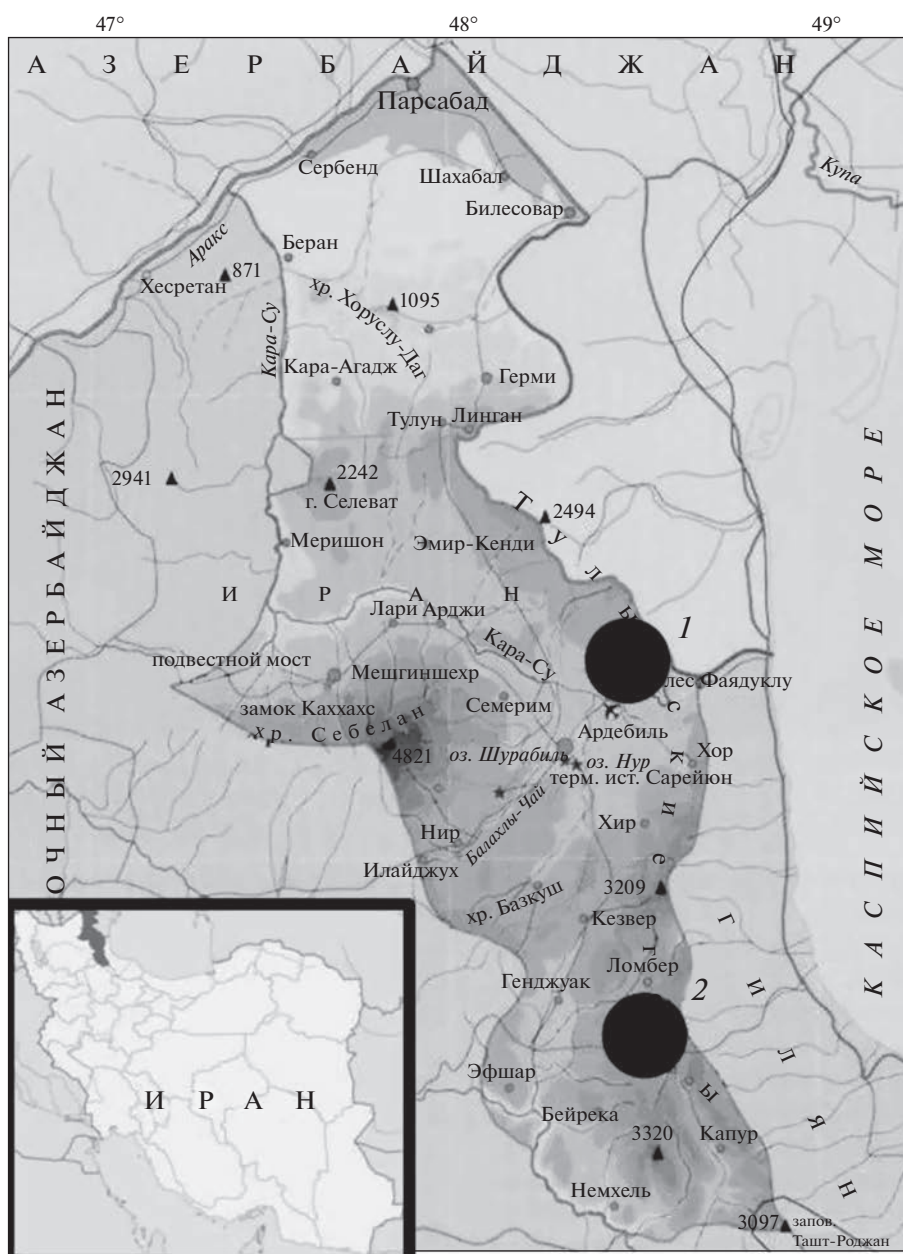


Рис. 1. Точки сбора экземпляров *Ablepharus bivittatus*, задействованных в исследовании: 1 – Ханегях-е-Олия, 2 – Маджара.

мельче трехлеток ($z = 3.69$, $p \leq 0.01$) и четырехлеток ($z = 2.92$, $p \leq 0.05$).

При сравнении ящериц, собранных в окрестностях селения Ханегях-е-Олия в 2018 г., отмечены статистически значимые различия по длине тела между самцами и самками ($N = 31.45$, $p \leq 0.01$): были выявлены различия между однолетними самцами и трехлетними ($z = 4.19$, $p \leq 0.01$), четырехлетними ($z = 3.18$, $p \leq 0.05$) и пятилетними ($z = 4.21$, $p \leq 0.01$) самками, а также между двухлетними самцами и пятилетними ($z = 3.21$, $p \leq 0.05$) самками. В группах ровесников по длине

тела различались только самцы и самки в возрасте трех лет ($U_{\text{эмп}} = 4.0$, $p \leq 0.01$).

Сравнивая между собой выборки гологлазов, собранные в Ханегях-е-Олия в 2016 и 2018 гг., мы выявили статистически значимые различия по длине тела самцов ($N = 22.06$, $p \leq 0.01$). По результатам применения теста Данна отмечены достоверные различия между четырехлетними самцами, отловленными в 2016 г. и годовиками в 2018 г. ($z = 3.02$, $p \leq 0.05$).

Самки, собранные в этом локалитете в разные годы, не различались. В целом, для всех изучен-

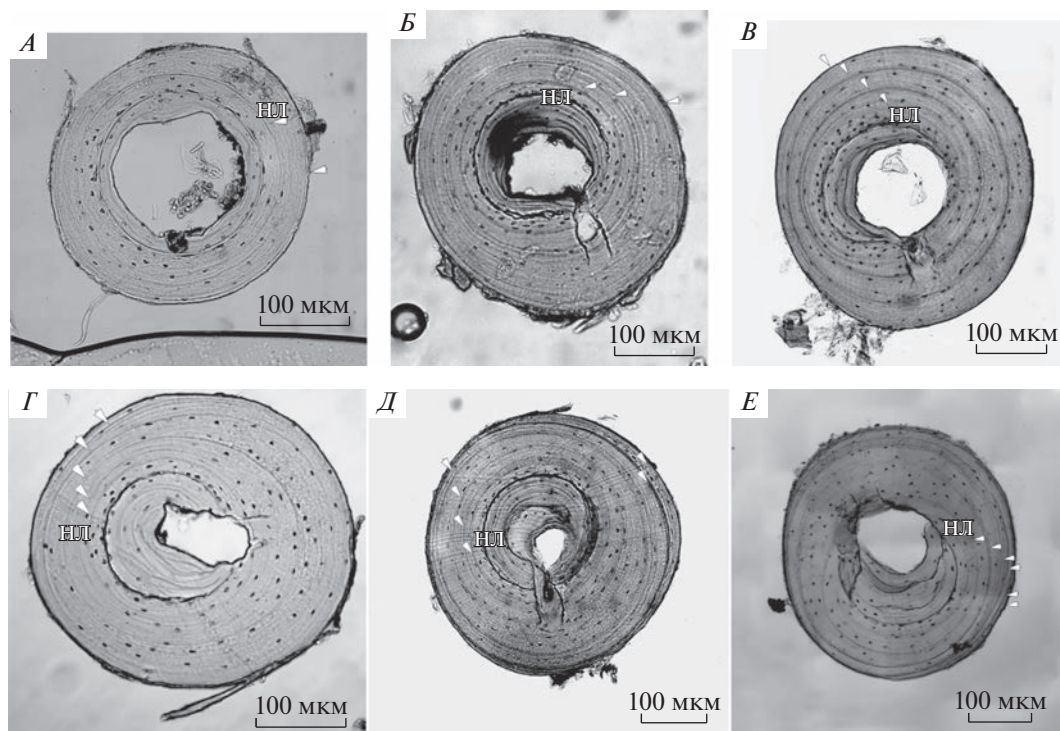


Рис. 2. Поперечные сечения костей бедра самок *Ablepharus bivittatus* из Ханегях-е-Олийа: А — однолетняя особь (30.6 мм), Б — двухлетняя особь (45.2 мм), В — трехлетняя особь (46.2 мм), Г — четырехлетняя особь (47.0 мм), Д — пятилетняя особь (53.8 мм), Е — шестилетняя особь (51.6 мм); нл — неонатальная линия.

ных самок, несмотря на перекрывание значений длины тела, возраст вносил статистически значимый вклад в различие групп ($H = 11.08$, $p \leq 0.05$). По тесту Данна, достоверные различия наблюдались только между самками двух и пяти лет ($z = 3.01$, $p \leq 0.05$). Также была отмечена статистически значимая зависимость между длиной тела и возрастом ($r = 0.47$, $p \leq 0.05$).

При сравнении длины тела всех самцов, собранных в 2016 и 2018 гг., у разных возрастных групп отмечены статистически значимые различия ($H = 23.52$, $p \leq 0.01$). По размаху длины тела перекрывание значений отмечено для трехлетних и четырехлетних самцов. Длина тела у самцов различалась в годовалом и трехлетнем возрасте ($z = 3.97$, $p \leq 0.01$), а также в годовалом и четырехлетнем возрасте ($z = 4.06$, $p \leq 0.01$). Между длиной тела и возрастом наблюдалась статистически значимая зависимость ($r = 0.85$, $p \leq 0.01$).

Сравнение между собой всех самцов и самок, собранных в 2016 и 2018 гг., показало, что годовалые самцы были статистически значимо мельче самок в возрасте трех ($z = 5.02$, $p \leq 0.01$), четырех ($z = 4.01$, $p \leq 0.01$), пяти ($z = 4.38$, $p \leq 0.01$) и шести ($z = 3.41$, $p \leq 0.05$) лет, а двухлетние самцы были достоверно мельче трехлетних ($z = 3.51$, $p \leq 0.05$) и пятилетних ($z = 3.49$, $p \leq 0.05$) самок.

Половая зрелость самок и плодовитость. Очевидным признаком достижения самками поло-

вой зрелости является наличие яиц в яйцеводах. У одной из трех самок (46.5 мм, возраст 3 года), отловленных в Маджаре в марте 2016 г., в яйцеводах были обнаружены три яйца.

14 из 17 самок (82.4%), отловленных в мае 2018 г. в Ханегях-е-Олийа, содержали в яйцеводах 1–4 яйца (в среднем 2.9 ± 0.86). Возраст беременных ящериц составлял 2–5 лет (3.7 ± 0.91). Наименьшее количество яиц (1 яйцо) имела четырехлетняя особь, а наибольшее (4 яйца) — 1 четырехлетняя и 2 трехлетние ящерицы. При этом беременная самка с минимальной длиной тела (42.4 мм) имела возраст 4 года, а максимальная по размеру (53.7 мм) была пятилетней.

Таким образом, значения длины тела у беременных ящериц разных возрастов перекрывались, и статистически значимых различий по этому показателю не наблюдалось. Не различались самки разного возраста и по количеству яиц в яйцеводах: так, плодовитость двухлетней особи составила 2 яйца, трехлетних ($n = 5$) 2–4 яйца, четырехлетних ($n = 5$) 1–4 яйца, пятилетних самок ($n = 3$) 3 яйца. Зависимость между возрастом и плодовитостью самок не была выявлена.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полосатый гологлаз принадлежит к относительно недолгоживущим ящерицам: максималь-

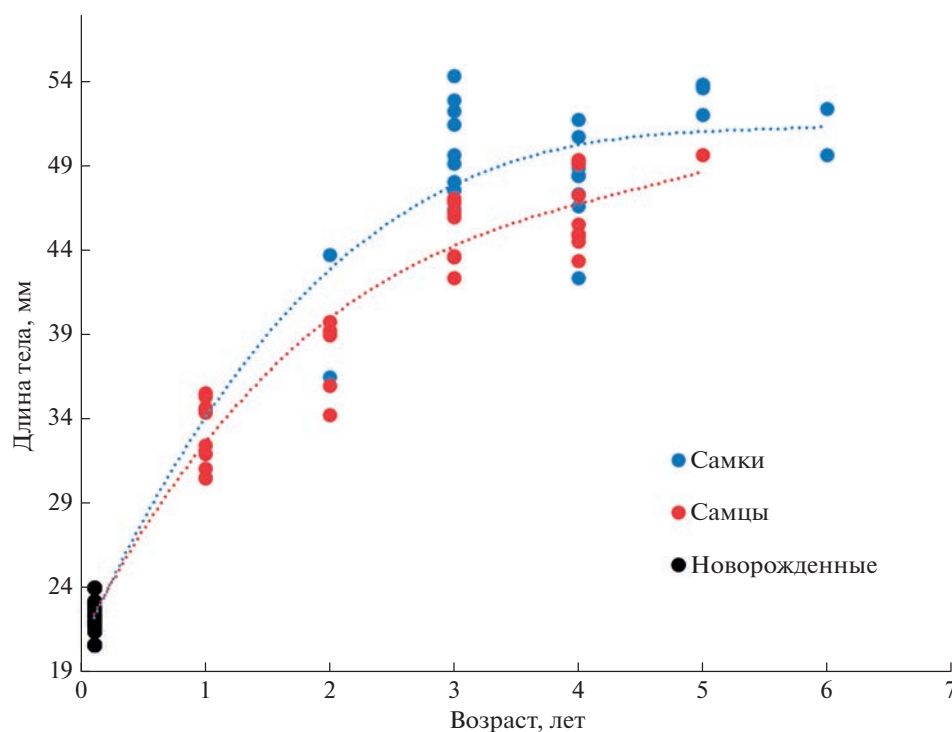
Таблица 1. Длина тела *Ablepharus bivittatus* в разных половозрастных группах

Возрастная группа	Маджара				Ханегях-е-Олийа							
	2016 г.				2016 г.				2018 г.			
	Самки	<i>n</i>	Самцы	<i>n</i>	Самки	<i>n</i>	самцы	<i>n</i>	Самки	<i>n</i>	Самцы	<i>n</i>
1	—	—	—	—	30.60	1	31.25 ± 1.06 30.50–32.00	2	—	—	34.04 ± 1.70 31.10–35.60	7
2	—	—	—	—	—	—	36.00	1	40.15 ± 5.16 36.50–43.80	2	37.53 ± 2.80 34.30–39.30	3
3	50.67 ± 3.97 46.50–54.40	3	—	—	47.85 ± 0.35 47.60–48.10	2	—	—	49.45 ± 2.24 46.40–52.30	6	45.56 ± 1.82 42.40–47.10	9
4	—	—	44.90	1	49.23 ± 2.29 47.40–51.80	3	48.25 ± 1.34 47.30–48.20	2	47.46 ± 3.18 42.40–50.80	5	45.60 ± 2.27 43.40–49.40	5
5	—	—	—	—	—	—	—	—	52.23 ± 0.99 52.10–53.90	3	49.70	1
6	—	—	—	—	52.50	1	—	—	49.70	1	—	—
Итого	50.67 ± 3.97 46.50–54.40	3	44.90	1	46.64 ± 7.36 30.60–52.5	7	39.00 ± 8.71 30.50–49.2	5	48.45 ± 4.42 36.50–53.90	17	41.54 ± 5.83 31.10–49.70	25

Примечания. Над чертой $M \pm SD$, под чертой min–max.

ный возраст самцов составил 5 лет, а самок 6 лет. Вероятно, невысокая продолжительность жизни свойственна в целом всем представителям рода

Ablepharus. Так, для европейского гологлаза (*A. kittaibelii* Bibron et Bory de Saint-Vincent 1833) с территории Болгарии максимальный возраст для са-

**Рис. 3.** Изменение длины тела у *Ablepharus bivittatus* с возрастом.

мок и для самцов был 3 года (Vergilov et al., 2018). На территории Турции для этого же вида средний возраст взрослых животных составил 5.75 лет, для гологлаза Будака (*A. budaki* Göcmen, Kumlutas et Tosunoglu 1996) – 4.83 года, для гологлаза Черно-ва (*A. chernovi* Darevsky 1953) – 5.85 лет (Yildirim et al., 2017).

Наличие двух типов линий задержанного роста на срезах трубчатых костей позволяет предположить, что, помимо периода зимней спячки, для этого вида характерна эстивация в летние месяцы.

Полосатые гологлазы интенсивно растут в первые 3 года жизни, а затем их рост замедляется. Животные в возрастных группах от 3 лет и старше по длине тела статистически значимо уже не различаются. Вероятно, это обусловлено достижением половой зрелости, когда существенная часть валовой энергии корма направляется на генеративный обмен в ущерб темпам соматического роста. Явление резкого замедления роста после наступления половозрелости описано для многих изученных видов рептилий (Смирин, Ройтберг, 2012).

Сравнивая размеры ящериц разного возраста с новорожденными (в среднем 22.4 мм) из популяции Ханегях-е-Олийа (Кидов, Кондратова, 2021), можно отметить, что самцы от момента вылупления до выхода из первой зимовки прирастают в длину на 36.2–58.9%, после второй зимовки – на 53.1–75.4%, после третьей – на 89.3–110.3%, после четвертой – на 93.8–120.5%, после пятой зимовки – на 121.9%. Самки после первой зимовки имеют длину тела на 36.6% больше средней длины новорожденных, после второй – на 62.9–95.5%, после третьей – на 107.1–142.9%, после четвертой – на 89.3–131.3%, после пятой – на 132.6–140.6%, после шестой – на 121.9% (рис. 3).

Самки достигают половой зрелости с возраста двух лет, однако репродуктивное ядро составляют трехлетние животные. Плодовитость самок не зависит от их размера и возраста. Можно предположить, что на репродуктивный потенциал самок полосатого гологлаза оказывает наибольшее влияние не их размер и возраст, а условия, предшествующие беременности, – кормовая база, температура, болезни и паразиты.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность И.И. Фатуллаеву (г. Астара, Азербайджан) за помощь при получении материала в полевых условиях и Э.М. Смирин (Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва) за консультационную помощь при определении возраста ящериц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Еремченко В.К., Щербак Н.Н., 1986. Аблефаридные ящерицы фауны СССР и сопредельных стран. Фрунзе: Илим. 171 с.
- Кидов А.А., 2019. Весенний аспект герпетофауны Иранского Талыша // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 50–60.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-1-6>
- Кидов А.А., Кондратова Т.Э., 2021. Морфометрические и репродуктивные особенности полосатого гологлаза (*Ablepharus bivittatus* (Menetries 1832), Reptilia, Scincidae) в Талышских горах // Зоологический журнал. Т. 100. № 3. С. 299–306.
<https://doi.org/10.31857/S0044513421030053>
- Кидов А.А., Хайрутдинов И.З., Иванов А.А., Кидова Е.А., 2020. Возрастная структура и рост круглоголовки-вертихвостки, *Phrynocephalus guttatus* (Reptilia, Sauria, Agamidae) в Терском песчаном массиве (Восточное Предкавказье) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 3 (31). С. 56–67.
<https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-3-5>
- Клевезаль Г.А., Смирин Э.М., 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. Т. 95. № 8. С. 872–896.
<https://doi.org/10.7868/S0044513416080079>
- Коросов А.В., 2005. Анализ смертности в островных популяциях обыкновенной гадюки // Современная герпетология. Т. 3-4. С. 71–83.
- Куликова Г.С., Семенов Д.В., 1984. О продолжительности жизни и росте песчаной круглоголовки *Phrynocephalus interscapularis* // Зоологический журнал. Т. 63. № 5. С. 786.
- Орлова В.Ф., Смирин Э.М., 1983. Определение возраста артинской ящерицы (*Lacerta derjugini* Nik.) в природной популяции // Биологические науки. № 9. С. 53–57.
- Полынова Г.В., Бажинова А.В., Полынова О.Е., 2014. Динамика половозрастной структуры популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel.) в песчаных полупустынях Астраханской области // Вестник Российского университета дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. № 4. С. 11–24.
- Полынова Г.В., Мишустин С.С., 2017. Сезонные изменения половозрастной структуры популяции круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus guttatus* Gmel.) // Вестник Российского университета дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. Т. 25. № 3. С. 431–441.
<https://doi.org/10.22363/2313-2310-2017-25-3-431-441>
- Смирин Э.М., 1974. Перспективы определения возраста рептилий по слоям в кости // Зоологический журнал. Т. 53. № 1. С. 111–117.
- Смирин Э.М., 1989. Методика определения возраста амфибий и рептилий по слоям в кости. Э.М. Смирин // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Наукова думка. С. 144–153.
- Смирин Э.М., Ананьева Н.Б., 2001. К вопросу об эфемерности мелких видов пустынных ящериц (на примере агамовых) // Зоологический журнал. Т. 80. № 1. С. 115–117.

- Смирина Э.М., Ройтберг Е.С., 2012. Развитие исследований роста рептилий в направлениях, определенных А.М. Сергеевым // Зоологический журнал. Т. 91. № 11. С. 1291–1301.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю., 2009. Продолжительность жизни и факторы смертности у скальной ящерицы *Darevskia braueri* (Sauria) по данным многолетних наблюдений на хребте Навагир // Зоологический журнал. Т. 88. № 10. С. 1276–1280.
- Ahmadov S.B., 2013. Zolaqlı çıpaqgöz (Two-streaked snake-eyed skink), *Ablepharus bivittatus* Menetries, 1832. Red Data Book of Azerbaijan Republic. Second Edition. Baku. S. 240–241.
- Ananjeva N.B., Orlov N.L., Khalikov R.G., Darevsky I.S., Ryabov S.A., Barabanov A.V., 2006. The reptiles of Northern Eurasia: taxonomic diversity, distribution, conservation status. Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers. 247 p.
- Anderson S.C., 1999. The Lizards of Iran. Oxford, Ohio: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 442 p.
- Arakelyan M.S., Danielyan F.D., Corti C., Sindaco R., Leviton A.E., 2011. Herpetofauna of Armenia and Nagorno-Karabakh. Salt Lake City: Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 154 p.
https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-11380
- Cagle F.R., 1939. A system of marking turtles for future identification // Copeia. P. 170–172.
- Cagle F.R., 1953. An outline for the study of a reptile life history // Tulane Studies in Zoology and Botany. № 1. P. 31–52.
- Castanet J., Newman D., Saint Giron H., 1988. Skeletochronological data on the growth, age and population structure of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, on Stephens and Lady Alice island, New Zealand // Herpetologica. V. 44. P. 25–37.
- Halliday T.R., Verrell P.A., 1988. Body size and age in amphibians and reptiles // Journal of Herpetology. V. 22. № 3. P. 253–265.
<https://doi.org/10.2307/1564148>
- Karamiani R., Rastegar-Pouyani N., Rastegar-Pouyani E., Dehghani A., Banan-Khojasteh S.M., Mahmoodi M., 2017. Phenotypical variation and range extension distribution of the Snake-eyed Skink, *Ablepharus bivittatus* (Sauria: Scincidae) in Iran // Iranian Journal of Animal Biosystematics (IJAB). V. 13. № 2. P. 289–294.
<https://doi.org/10.22067/ijab.v13i2.59994>
- Muammer K., Hosseinian Yousefkhani S.S., 2021. A contribution to the biogeography of *Ablepharus anatolicus* and *A. budaki* (Squamata: Scincidae) using ecological niche modeling in Turkey // Folia Biologica. V. 69. № 4. P. 159–166.
https://doi.org/10.3409/fb_69-4.17
- Safaei-Mahroo B., Ghaffari H., Fahimi H., Broomand S., Yazdani M., Majd E.N., Saeed S., Yousefkhani H., Reza-zadeh E., Hosseinzadeh M.S., Nasrabadi R., Rajabizadeh M., Mashayekhi M., Motesharei A., Naderi A., Kazemi S.M., 2015. The herpetofauna of Iran: checklist of taxonomy, distribution and conservation status // Asian Herpetological Research. V. 6. № 4. P. 257–290.
<https://doi.org/10.16373/j.cnki.ahr.140062>
- Sanchooli N., 2016. Modeling the potential distribution of *Ablepharus bivittatus* (Ménétriés, 1832), in Iran (Squamata: Sauria: Scincidae) // Herpetozoa. V. 29. № 1–2. P. 63–68.
- Smirina E.M., Tsellarius A.Yu., 1996. Aging, longevity, and growth of the desert monitor lizard (*Varanus griseus* Daud.) // Russian Journal of Herpetology. V. 3. № 2. P. 130–142.
- Uetz P., 2021. The Reptile Database [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.reptile-database.org>. Дата обновления: 09.02.2022.
- Vergilov V., Tzankov N., Zlatkov B., 2018. Age structure and growth in Bulgarian populations of *Ablepharus kitaibelii* (Bibron & Bory de Saint-Vincent, 1833) (Squamata: Sauria: Scincidae) // Herpetozoa. V. 30. № 3/4. P. 179–185.
- Yıldırım E., Kumlutaş Y., Candan K., Ilgaz Ç., 2017. Comparative skeletal osteology of three species of Scincid lizards (Genus: *Ablepharus*) from Turkey // Vertebrate Zoology. V. 67. № 2. P. 251–259.

AGE STRUCTURE, GROWTH AND REPRODUCTION OF THE TWO-STREAKED SNAKE-EYED SKINK (*ABLEPHARUS BIVITTATUS*, REPTILIA, SCINCIDAE) IN THE TALYSH MOUNTAINS (ARDABIL PROVINCE, IRAN)

A. A. Kidov¹*, T. E. Kondratova¹, R. A. Ivolga¹, S. M. Lyapkov²

¹Russian State Agrarian University – MTAA, Moscow, 127550 Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: kidov_a@mail.ru

The age, growth, and fertility of two populations of *Ablepharus bivittatus* in the Talysh Mountains are presented. Altogether, 59 individuals were studied from two localities in the Ardabil Province, Iran, one being the village of Khanegah-e-Oliya in Nemin shahrestan and the other the village of Majara in Khalkhal shahrestan. The age of the lizards was determined using skeletochronology. The average age of females was 3.6 ± 1.15 years (maximum 6 years), in males 2.6 ± 1.24 (maximum 5 years). On the sections of tubular bones of many individuals, lines of growth retardation are noted, corresponding to hibernation and aestivation. Lizards grow intensely during the first 3 years of life, but then their growth slows down. Animals in the age groups of 3 years and older do not differ in body length. The age of pregnant lizards is 2–5 years, on average 3.7 ± 0.91 years. The fertility of females does not depend on age.

Keywords: lizard, biology, lifespan, Hyrcania

УДК 599.365(1-924.14/.16)

СОВРЕМЕННЫЕ НАХОДКИ ОБЫКНОВЕННОГО ЕЖА (*ERINACEUS EUROPAEUS*, ERINACEIDAE, EULIPTYRHLA) НА ЮГО-ВОСТОКЕ ФЕННОСКАНДИИ

© 2023 г. В. В. Белкин^а, Ф. В. Фёдоров^{а, *}, В. А. Илюха^а, П. А. Фоторан^б

^аИнститут биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск, 185910 Россия

^бНациональный парк “Кенозерский”, Архангельск, 163000 Россия

*e-mail: ffyodoroff@inbox.ru

Поступила в редакцию 22.11.2022 г.

После доработки 01.03.2023 г.

Принята к публикации 05.03.2023 г.

Юго-восточная Фенноскандия, включающая в себя территорию Республики Карелия и смежные с ней районы Ленинградской и Архангельской областей, до последнего времени остается наименее изученным регионом на Европейском Севере в отношении статуса обыкновенного ежа (*Erinaceus europaeus*). В статье анализируются данные о современных (2001–2022 гг.) находках вида (собственные наблюдения авторов и сведения респондентов) – 182 случая встреч ежей (212 экз.). Показаны пространственно-временные особенности регистрации вида, характеризующиеся расширением мест локализации и частоты встреч ежа с северо-запада на юго-восток региона. Определены самые северные точки его находок (64.368° N, 30.383° E), в т.ч. сеголетков (63.624°–63.924° N, 30.466°–30.901° E, подзона северной тайги), и первые случаи регистрации вида восточнее Онежского озера в Республике Карелия и Архангельской обл. Выявлены биотопические предпочтения и уровень использования видом урбанизированных территорий на севере ареала: высокая доля регистрации ежа в лиственном (34.0% от общего количества учтенных животных) и смешанном (19.3%) лесу, в сельскохозяйственных угодьях (10.8%), дачных поселках (16.5%) и населенных пунктах (9.0%). На вырубках, в сосняках, в ельниках, на болотах, на заброшенных хуторах и в отдельно стоящих лесных постройках встречи ежа минимальны (0.5–6.1%). Среди общего количества встреч ежа преобладает случайное визуальное обнаружение человеком (80.8%), тогда как домашние собаки обнаружили 19.2% ежей. Весной первые ежи зарегистрированы 25.04–11.05, последние встречи осенью отмечены 2–17.09. Количество случаев регистрации ежей в течение активного периода их жизнедеятельности минимально в апреле (1.1%), резко возрастает в мае–июне (16.7 и 17.8% соответственно), максимално в июле и августе (30.0 и 24.4%) и резко снижается в сентябре (10.0%). Получен ряд показателей состояния популяции: среднее количество сеголетков в выводке составило 2.8 экз., их доля от общего количества зарегистрированных ежей – 24.5%, преобладание среди взрослых животных активных одиночек (86.3%), значительно реже – активных пар (7.6%) и самок с выводком (6.1%). Основная причина гибели зверьков – наезд автотранспорта на дорогах (77.4%). Потепление климата и изменение структуры лесов позволяют предположить дальнейшее расширение мест находок ежа, в т.ч. на трансформированных и урбанизированных территориях подзоны северной тайги.

Ключевые слова: Европейский Север России, пространственно-временные особенности регистрации, биотопические предпочтения, размножение, гибель

DOI: 10.31857/S0044513423050033, **EDN:** RLDKNM

Районами постоянного обитания обыкновенного ежа (*Erinaceus europaeus* L. 1758) в периферийных частях его ареала на Европейском Севере во второй половине прошлого века были южное Приладожье и территории, прилегающие к Финскому заливу (Новиков и др., 1970). Единичные встречи вида отмечались и севернее – в Лодейнопольском р-не Ленинградской обл. В Республике Карелия (РК) все случаи его регистрации вплоть до начала XXI века носили характер единичных и

случайных (Марвин, 1959, 1977; Бобринский и др., 1965; Данилов, 2007). Тем не менее область распространения вида определялась как Приладожье и окрестности городов Петрозаводск, Кондопога и Олонец. По результатам массового анкетирования, в центральной части Фенноскандии (Финляндия и Швеция) вид регистрировали значительно дальше в широтном направлении – до северной оконечности Ботнического залива (Kristoffersson et al., 1977; Kristiansson, 1981).

Вслед за финскими и шведскими исследователями (Kristoffersson et al., 1966, 1977; Kristiansson, 1981) высказывалось мнение о влиянии преднамеренной интродукции на заметное расширение области распространения вида, в частности с ней связывали случаи регистрации животных у больших городов на западном побережье Онежского озера (Данилов, 2007).

Конкретные материалы по встречам ежа в Карелии отсутствуют в течение многих лет, за исключением краткого очерка, опубликованного в Красной книге Республики Карелия (Данилов, 2007), и нашей информации по локальным встречам вида на юго-западном побережье Онежского озера, на о-ве Б. Клименецкий, на Заонежском п-ове и в центральной Карелии (Громцев и др., 2011; Белкин и др., 2016). Это послужило одной из причин внесения ежа в Красную книгу Республики Карелия (2021) со статусом — редкий, потенциально уязвимый вид (3 NT). Упоминания о еже в обзоре млекопитающих Архангельской обл. (Марвин, Воловик, 1975) и в региональной Красной книге (2020) отсутствуют. В одной из последних сводок по насекомоядным России (Зайцев и др., 2014) северная граница ареала обыкновенного ежа указана по условной линии: граница с Финляндией — северное Приладожье — пос. Колтасельга — г. Петрозаводск — западное побережье Онежского оз. и далее на юго-восток к г. Белозерск (Вологодская обл.), т.е. южнее Архангельской обл. Первые сведения о еже на восточном побережье Онежского озера и на смежной территории Карелии и Архангельской обл. — северный экологический коридор (Курхинен и др., 2006; Linden et al., 2000) — стали поступать лишь в последние несколько лет.

Судя по последним сводкам по млекопитающим России (Павлинов и др., 2002; Зайцев и др., 2014), а также по работам по гибридизации ежей в контактных зонах двух видов (Zolotareva et al., 2021; Eliášová et al., 2022), ареал белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton 1900) не доходит до Европейского Севера. В Тверской и Новгородской областях обитает ёж обыкновенный, и лишь в Московской обл. ареалы двух видов перекрываются (Zolotareva et al., 2021). Весомые основания для того чтобы сделать предположение о распространении белогрудого ежа до северной окраины ареала ежа обыкновенного, удаленной от области обитания *E. roumanicus* на многие сотни километров, отсутствуют, так же как и прямые свидетельства ограниченной по масштабам интродукции до начала XXI века именно этого вида на территорию юго-восточной Фенноскандии. За последние 20 лет нам такие случаи не известны, кроме единичного выпуска ежей за пределами изучаемого региона на удале-

нии 170 км от него (пос. Холмогоры, Архангельская обл.). Результаты молекулярно-генетических исследований ежа в южной Финляндии (Osaka et al., 2022), где масштабы его интродукции были несравненно большими, показали принадлежность рассматриваемой выборки к ежу обыкновенному. Ареалы только этого вида показаны в Финляндии, Швеции и Норвегии (Eliášová et al., 2022). По данным финской службы учетов животных (<https://laji.fi/en/taxon/MX.44989/occurrence>), сведения о белогрудом еже на территории Финляндии отсутствуют. Работы по экологии ежа в непосредственной близости от границы с Карелией (Rautio, 2014; Rautio et al., 2015) также относятся именно к *E. europaeus*. Опираясь на приведенные выше факты, мы полагаем, что на изучаемой нами территории обитает единственный вид ежей — *E. europaeus*.

Имеющиеся в литературе данные по глобальному потеплению климата в подзонах средней и северной тайги (Назарова, Филатов, 2004; Кучеров, 2013; Назарова, 2014; Резников, Исаченко, 2021) свидетельствуют о заметном повышении среднегодовой температуры воздуха во второй половине XX столетия. На локальных территориях ООПТ Карелии (Назарова, 2006; Скороходова, Щербаков, 2011) также регистрируются такие изменения. В заповеднике “Кивач”, например, в период с 1970 по 2005 гг. среднегодовая температура воздуха выросла на 1.4°C. При этом безморозный период увеличился на месяц, продолжительность климатического лета — на 23 дня, продолжительность периода заморозков на почве сократилась на 52 дня. В 1988–1998 гг. потепление климата имело особенно выраженный характер (Шевкунова, 2002; Назарова, Филатов, 2004), что было характерно как для Карелии, так и для других районов Северного полушария.

В XX веке рубками было охвачено около 2/3 лесов Карелии (Громцев, 2015). К 2021 г. доля лиственных лесов — предпочитаемых биотопов обыкновенного ежа (Riber, 2006) — составила 12.5% (Зяблова и др., 2022). В среднетаежных ландшафтах западного лесохозяйственного района этот показатель составил 10.8%, в восточном и южном районах — был значительно выше (16.5 и 23.5% соответственно), в среднем и северном лесохозяйственных районах доля лиственных лесов минимальна — 6.9 и 3.3% соответственно (Яковлев и др., 2003). Существенно изменилась возрастная структура лесов, увеличилась мозаичность угодий. На юге Карелии доля спелых и перестойных хвойных лесов, которых ёж избегает, не превышает 20–30% (Громцев, 2015a).

Такие изменения, вероятно, положительно сказались на условиях обитания ежа, на состоя-



Рис. 1. Распределение встреч обыкновенного ежа в юго-восточной Фенноскандии: 1 – взрослые, 2 – сеголетки, 3 – самки с выводком, 4 – граница Фенноскандии.

нии его кормовой базы (беспозвоночных), на выживаемости и успешности развития молодняка, а также на успешности подготовки к зимнему сезону. Эти обстоятельства, как и возросшее количество регистрируемых встреч ежа в XXI столетии, предопределили цель нашей работы, состоящую в систематизации современных сведений по пространственно-временным особенностям распространения обыкновенного ежа и его экологии на севере ареала в юго-восточной Фенноскандии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала по встречам ежа проведен в юго-восточной Фенноскандии, включающей в себя территорию Республики Карелия и сопредельных административных районов Ленинградской и Ар-

хангельской областей (Куликов, Куликова, 2013) (рис. 1). Территория Ленинградской обл. относится к подзоне южной тайги, тогда как территории Карелии и Архангельской обл. – к подзонам средней и северной тайги. Климат на территории до западного берега Онежского оз. характеризуется как переходный к морскому, а восточнее озера – как континентальный (Назарова, Филатов, 2004). Особенностью климата Карелии, по сравнению с климатом Ленинградской обл., является зональное распределение всех термических характеристик в течение всего года.

В работе использованы собственные наблюдения авторов, коллег-биологов, сотрудников ООПТ, охотнадзора и лесоохраны – 70.9% сообщений о регистрации ежа. Остальные сообщения получе-

ны от лично знакомых нам респондентов — охотников, местных жителей, дачников. Всего анализируется 182 встречи 212 ежей. Мы не использовали метод анкетного сбора материала среди широкого круга респондентов или специальную электронную базу данных со свободным ее пополнением, как это принято в Финляндии (Kristoffersson et al., 1966, 1977; <https://laji.fi/en/taxon/MX.44990/occurrence>). Также мы отказались от сообщений из сети интернет, среди которых кажущиеся вполне правдоподобными при проверке не подтвердились.

За выводок ($n = 8$ — количество выводков) принимали встречу самки с сеголетками. Единичные встречи двух и трех сеголетков относили к уже разбившемуся выводку, т.е. к группе ежей.

Категория сбитых автотранспортом ежей ($n = 24$) включала в себя тушки животных на дороге или ее обочине; к погибшим от хищников ($n = 5$) относили находки шкурок ежей вне дорог. По одному ежу погибло от невыясненных причин (тушка в лесу) и в результате запутывания в проволоке на заброшенной ферме.

Учет погибших ежей ($n = 7$) на трассе Лодейное поле—Санкт-Петербург проведен днем в третьей декаде июля 2022 г. в двух направлениях (общая протяженность 450 км) с автомашины с участием двух наблюдателей. Аналогичный учет выполнен на территории Карелии по маршруту Петрозаводск—Олонец (300 км). Проведены визуальные учеты животных, попавших в поле зрения в процессе ночных автомобильных учетов рукоткрытых с ультразвуковым детектором в июле—августе 2016—2019 гг. в подзонах средней и северной тайги Карелии и Архангельской обл. (5810 км). Среди встреченных животных ёж отмечен на дороге лишь однажды на юге Карелии.

Полученный цифровой материал обрабатывали общепринятыми статистическими методами, используя пакеты программ MS Excel и Statgraphics Plus 5.0. Сравнение выборок проводили с применением непараметрических критериев — U-критерий Вилкоксона-Манна-Уитни, χ^2 -критерий согласия Пирсона. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Для оценки временной динамики исследуемых показателей в указанный период была использована полиномиальная функция, которая наиболее точно ($R^2 = 0.860$) характеризует наблюдаемую динамику.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В южном экологическом коридоре, охватывающем территорию от границы России с Финляндией до западного берега Ладожского оз., ёж обыкновенный встречается повсеместно и регулярно в течение нескольких десятилетий. Новые

места регистрации вида за последние 20 лет в основном сосредоточены между Ладожским и Онежским озерами (центральный экологический коридор). К востоку от Онежского оз. (северный экологический коридор) ёж стал регулярно встречаться в Карелии и Архангельской обл. лишь в последние годы (табл. 1).

Сведения о ежах за 2001—2008 гг. носили разовый, не регулярный характер — в среднем 1.35 ± 0.43 регистрации в год. В 2009—2018 гг. сообщения стали ежегодными (в среднем 5.90 ± 0.78 регистрации в год), в 2019—2022 гг. число регистраций достигло своего максимума с ежегодным приростом на 6.10 ± 1.42 встреч за год (рис. 2). Эти показатели по условным периодам наблюдений статистически достоверны ($p < 0.05$) и определяются временным фактором ($y = 0.018x^3 - 0.534x^2 + 4.822x - 7.680$, $R^2 = 0.860$, где y — количество встреч, x — год наблюдений начиная с 2001 г.). Число точек регистрации, привязанных к ближайшему населенному пункту или водному объекту, составило: 8 — в 2001—2008 гг., 21 — в 2009—2018 гг., 28 — в 2019—2022 гг. Общее количество географических объектов с локализацией ежа — 52 (табл. 1). При двух и более встречах ежа в зависимости от их пространственного разброса точка локализации имеет диаметр 0.5—5 км.

Регистрация ежа на юго-востоке Фенноскандии отмечена в северных административных районах Ленинградской обл. (подзона южной тайги), во всех южных районах Республики Карелия, в Каргопольском и Плесецком районах Архангельской обл. (подзона средней тайги), а также в некоторых районах Карелии в подзоне северной тайги. Большая часть зарегистрированных ежей приходится на территорию до 63°N — южный агроклиматический район Карелии, который по своим условиям во второй половине XX века был благоприятен для обитания вида. В XXI веке по продолжительности периода со средней суточной температурой воздуха выше 5°C для обитания ежа стал благоприятным и центральный агроклиматический район (до 64.3°N). Крайние северные точки регистрации вида приурочены к приграничным с Финляндией территориям (63.624°N — 64.368°N , 30.383°E — 30.901°E , подзона северной тайги). Находки ежа в южной части заповедника “Костомукшский” (64.368°N , 30.383°E), наряду со встречей ежей за пределами изучаемой территории в окрестностях пос. Матигоры Холмогорского р-на Архангельской обл. (64.183°N , 41.664°E) являются самыми северными точками регистрации вида на европейской части России. Показаны пространственно-временные особенности регистрации вида, характеризующиеся расширением мест локализации и увеличением частоты

Таблица 1. Пространственно-временные особенности регистрации ежа на юго-востоке Фенноскандии

Экологические коридоры	Локализация	Годы регистрации	Количество случаев регистрации	Количество встреченных ежей
Приграничные районы Карелии севернее южного экологического коридора	окр. оз. Тулос	1980, 2007–2009, 2012, 2016	22	23
	окр. оз. Лоут	1984	1	3
	окр. пос. Поросозеро	2003	1	1
	окр. пос. Емельяновка	2015	1	1
	окр. пос. Толвоярви	2018–2020	4	4
Южный экологический коридор	окр. пос. Вяртсиля	2003	1	1
	окр. пос. Ламберг	2008	3	3
	окр. пос. Сикопохья	2008–2010	3	13
	окр. пос. Леппясурья	2019–2020	2	2
	окр. пос. Элисенваара	2020	1	1
	трасса Лодейное Поле – Санкт-Петербург	2020, 2022	8	8
	окр. пос. Ристилаhti	2022	1	1
	окр. пос. Лумиваара	2022	1	1
Центральный экологический коридор	окр. пос. Ихоярвенкюля	2022	1	1
	г. Петрозаводск	1984, 2015	2	2
	окр. дер. Обжа	1992, 2014, 2018–2019	4	4
	окр. дер. Сенная губа	2005, 2007, 2010, 2021	7	9
	окр. дер. Загубье	2007	1	5
	окр. дер. Новинка	2007	1	1
	окр. дер. Шокша	2009	1	1
	дер. Коккойла	2010	3	3
	окр. дер. Шапшезеро	2010, 2012, 2017–2018, 2020–2021	7	8
	окр. дер. Педасельга	2010–2012, 2015	9	9
	окр. пос. Деревянное	2012, 2015	2	2
	окр. пос. Ладва	2013	1	1
	окр. пос. Деревянка	2013, 2015–2016, 2019–2020	9	11
	окр. пос. Святозеро	2013–2020	22	22
	окр. пос. Каскесручей	2016	1	1
	окр. оз. Лососинное	2019, 2021	3	3
	окр. пос. Кинелахта	2019–2021	6	6
	окр. пос. Ошта	2019	1	1
	пос. Крошнозеро	2020–2021	2	2
	дер. Утуки	2020–2022	3	6
	окр. пос. Пряжа	2021	1	1
	окр. дер. Ст. Маньга	2022	1	1
	пос. Салми	2022	1	1
	окр. дер. Шуйская Чупа	2022	1	1
	окр. пос. Пиньгуба	2022	1	1
	окр. пос. Пай	2022	1	1

Таблица 1. Окончание

Экологические коридоры	Локализация	Годы регистрации	Количество случаев регистрации	Количество встреченных ежей
Северный экологический коридор	окр. пос. Красноборский	2018	1	1
	окр. дер. Гакукса	2018–2020	3	3
	окр. дер. Каршево	2019, 2021–2022	9	9
	р. Тамбица	2020	1	1
	р. Калма	2020–2022	9	9
	окр. пос. Водла	2021	1	2
	дер. Морщихинская	2021	1	1
	окр. дер. Морщихинская	2021–2022	8	9
	окр. дер. Уржаково	2022	1	4
	окр. пос. Колово	2022	1	1
	дер. Каршево	2022	1	1
	пос. Красноборский	2022	4	4
	окр. дер. Орлово	2022	1	1

встреч ежа с северо-запада на юго-восток региона (рис. 1). Начиная с 2001 г. отмечалось достоверное и значимое ежегодное смещение мест встреч ежа в среднем на 0.07° по долготе и 0.19° в широтном направлении.

Места регистрации ежа отражают его биотопические предпочтения и уровень использования урбанизированных территорий. Среди них на первом месте в целом за период активности находится лиственный лес (34.0% от общего количества учтенных животных), а затем в порядке убывания — смешанный хвойно-лиственный лес, дачные поселки, сельскохозяйственные угодья и

населенные пункты. На вырубках, в сосняках, в ельниках, на болотах, на заброшенных хуторах и в отдельно стоящих лесных постройках доля встреч ежа минимальна (0.5–6.1%). Весной и летом роль лиственного и смешанного леса сохраняется (табл. 2). Летом чаще регистрируют ежей в сельских населенных пунктах, а осенью — в смешанном хвойно-лиственном лесу.

Среди общего количества встреч ежа преобладает случайное визуальное обнаружение человеком (80.8%), тогда как на обнаружение домашними собаками приходится 19.2% встреч. При анализе выборки только по лесным и сельскохозяйствен-

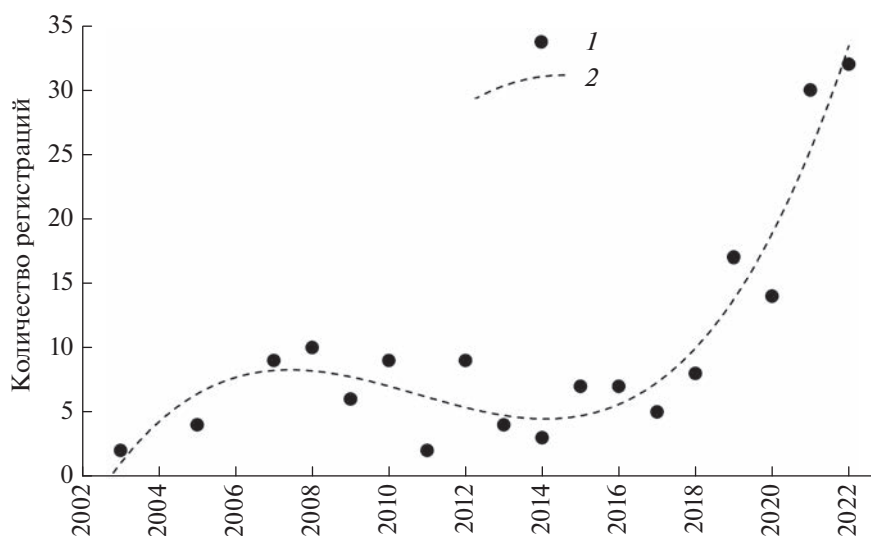


Рис. 2. Динамика количества регистраций ежей в 2001–2022 гг. на юго-востоке Финляндии: 1 — количество зарегистрированных ежей; 2 — полиномиальная кривая, характеризующая временную динамику количества регистраций.

Таблица 2. Регистрация ежа в естественных и на урбанизированных территориях в период сезонной активности

Места регистрации	Доля зарегистрированных животных, %				Встречи выводков, %
	в целом за период активности	весна (апрель–май)	лето (июнь–август)	осень (сентябрь)	
Лиственный лес	34.0	73.3	34.7	11.1	12.5
Смешанный хвойно-лиственный лес	19.3	20.0	15.3	55.6	
Ельники	1.4	6.7	2.8		
Сосняки	1.0			22.2	
Вырубки	0.5		1.4		
Болота	1.4		1.4	11.1	
Сельскохозяйственные угодья	10.8		8.3		25.0
Населенные пункты	9.0		20.8		12.5
Дачные поселки	16.5		8.3		50.0
Заброшенные хутора и лесные постройки	6.1		7.0		

ным биотопам (без населенных пунктов и случаев обнаружения мертвых животных на дорогах) этот показатель для собак возрастает до 26.1%.

Весной первые ежи зарегистрированы 25.04–11.05, осенью последние встречи отмечены 2–17.09. В течение периода активной жизнедеятельности ежей количество случаев их регистрации минимально в апреле (1.1%), резко возрастает в мае–июне (16.7 и 17.8% соответственно), максимально в июле и августе (30.0 и 24.4%) и резко снижается в сентябре (10.0%).

Сеголетки ежа зарегистрированы до широты 63.624° N (окрестности оз. Тулос), выводки — до 62.498° N (окрестности д. Загубье). Количество молодых в выводке от 1 до 4, в среднем 2.8 экз. Сеголетки без самки отмечены 27 раз, из них одиночки — 25 раз, по 2 и по 3 особи — по одному разу. В целом, доля сеголетков от общего количества зарегистрированных ежей составила 24.5%.

Взрослые (в т.ч. впервые перезимовавшие животные) составили 75.5%. Среди них преобладали активные одиночки (86.3%), значительно реже встречались пары (7.6%) и самки с выводком (6.1%).

Среди найденных погибших ежей доля взрослых составила 93.5%, сеголетков — 6.5%. Все находки были по одному ежу. Причинами их гибели были: наезд автотранспорта на дорогах (77.4%), гибель от хищников (16.2%), смерть от запутывания в проволоке и от неизвестных причин (по 3.2%).

На грунтовых и асфальтированных дорогах встречено 37 ежей (17.5% от общего количества зарегистрированных). Из них дорогу переходили 13 ежей, а 24 были уже сбиты автотранспортом. Наибольшие потери наблюдаются на загородных

трассах северных районов Ленинградской обл. — 1.6 ежа на 100 км.

ОБСУЖДЕНИЕ

Преднамеренная интродукция ежа в центральной Фенноскандии (Kristoffersson et al., 1966, 1977; Kristiansson, 1981), несомненно, сказалась на характере освоения видом территории приграничных районов Карелии и Ленинградской обл. Интродукция ежа (как правило, одиночных животных) из более южных областей России имела место до начала XXI века, вероятно, лишь на локальных территориях юго-восточной Фенноскандии. Единственный известный нам случай завоза десятка ежей с южной части Наро-Фоминского р-на Московской обл. в один из первых годов XXI века отмечен в пос. Холмогоры (64.232° N, 41.647° E), расположенном в 170 км к востоку от пределов Фенноскандии (Абрамов В.Н., устное сообщение). Животных размером 15–25 см завезли для домашнего содержания. Большая часть из них (6 экз.) сбежала, другие были выпущены в окрестностях пос. Холмогоры (3 экз.) и дер. Анашкино (1 экз.). Долгое время их судьба оставалась неизвестной, но в 2021 г. местный житель зарегистрировал 3 встречи ежа в с. Матигоры (64.183° N, 41.664° E) в непосредственной близости от места выпуска. Видовая принадлежность этих интродукцентов остается под вопросом, т.к. они могли быть пойманы в области совместного обитания обыкновенного и белогрудого ежей, где доля особей смешанного происхождения составляет около 20% (Zolotareva et al., 2021). Материалы по молекулярной филогении и генетическому разнообразию обыкновенного ежа в окрестностях

г. Хельсинки (Финляндия) и в Эстонии (Osaka et al., 2022) показали, что население ежей этих территорий тесно связано, что может быть результатом, в т.ч., и преднамеренной интродукции вида в XX веке.

В регионах с высокой численностью ежа используется ряд специальных методов учета и изучения биологии и экологии вида (Riber, 2004; Riber, 2006; Hubert et al., 2011; Rautio et al., 2013; Bearman-Brown et al., 2020), в т.ч. с помощью технических средств и собаки. На северной периферии ареала вида, к которой относится и территория юго-восточной Фенноскандии, такие методы не применяются. Их апробация возможна лишь после предварительных исследований территориального распределения вида и выявления мест регулярных встреч ежа на локальных территориях. В условиях высокого напочвенного покрова и наличия растений третьего яруса (кустарников) собака-индикатор выступает как основной эффективный инструмент поиска ежей (Bearman-Brown et al., 2020). Это находит подтверждение и в наших исследованиях.

Во второй половине XX века продолжительность периода со средней суточной температурой воздуха выше 5°C составила в южном агроклиматическом районе Карелии 153–160 дней (Береснева и др., 1989), а в первом десятилетии XXI века — 170 дней (Назарова, 2014). В центральном агроклиматическом районе этот показатель составил по периодам 140–145 и 170 дней, соответственно. Согласно расчетам Кристианссона (Kristiansson, 1981), ежу для размножения, роста молодняка, накопления энергетических запасов на зиму, необходим период, равный 155 дням со средней суточной температурой воздуха выше 3°C. Поэтому в этом отношении в XX веке для ежа благоприятным был, возможно, только южный агроклиматический район, а в XXI веке — стал и центральный. Показано (Резников, Исаченко, 2021), что в западной части европейской тайги по показателям теплообеспеченности существуют климатические предпосылки смещения границ зоны тайги и ее подзон в северном направлении. Поэтому ёж может быть зарегистрирован на локальных территориях с наиболее благоприятными условиями и в подзоне северной тайги.

Регистрация ежа на ООПТ, действующих в течение десятилетий, очень ограничена. Нами получены данные лишь по НП “Кенозерский” (дер. Моршихинская и ее окрестности, р. Тамбиза, Архангельская обл.). Южнее территории НП ёж также встречается: в 2020–2022 гг. он неоднократно зарегистрирован в пойме р. Калма на границе с Карелией (табл. 1), а в 2022 г. отмечен в окрестностях пос. Чурилово Каргопольского р-на

(61.101° N, 38.572° E). Во второй половине XX столетия ближайшим к Архангельской обл. местом регистрации ежа упоминаются лишь окрестности г. Великий Устюг Вологодской обл. (Марвин, Турьева, 1979).

В литературе (Замберг и др., 2011) отмечается встреча ежа в сентябре 1990 г. в южной части заповедника “Костомукшский” (64.368° N, 30.383° E). При этом заповедник примыкает к границе с Финляндией, на территории которой ёж встречается как на этой широте, так и значительно севернее (<https://laji.fi/en/taxon/MX.44990/occurrence>). Вероятно, поэтому в справочнике-определителе “Наземные звери России” (Павлинов и др., 2002) ареал обыкновенного ежа в западных районах Карелии показан почти до Мурманской обл., что явно не соответствует реалиям. Для средней и северной частей Зеленого пояса Фенноскандии (приграничная полоса шириной 50 км) характерны короткий период (125–135 дней) со средней суточной температурой воздуха выше 5°C, преобладание высокоствольных хвойных древостоев, болот и водных объектов (Береснева и др., 1989; Громцев и др., 2014). Ограниченное число встреч ежа (окр. оз. Тулос и оз. Лоут, окр. пос. Емельяновка, заповедник “Костомукшский”) вдоль границы России с Финляндией в подзоне северной тайги связано также с низкой лесо- и сельскохозяйственной освоенностью территории, малым количеством сельских населенных пунктов, регламентированным приграничным режимом нахождения населения на этой территории. Все встречи ежа в подзоне северной тайги отмечены в непосредственной близости от границы с Финляндией, с локализацией у заброшенных деревень с участками агроландшафта.

В Летописи природы заповедника “Нижне-Свирский” (Ленинградская обл. у административной границы с Карелией) за 2015 г. имеются записи о 6 встречах взрослых и 1 сеголетка ежа (Ковалев, 2016). На территории НП “Ладожские шхеры”, учрежденного в 2017 г., ёж зарегистрирован в окрестностях поселков Лумиваара, Ихоярвенкюля и дер. Ламберг (табл. 1). Здесь, так же как и в целом в южном экологическом коридоре, отмечается более раннее заселение территории видом. На сопредельной территории Финляндии к 1952 г. распространение ежа было показано до 61.6° N, а к 1965 г. — уже до 63.0° N (Kristoffersson et al., 1977). Благополучию обитания населения вида в западном Приладожье (до 1940 г. — территория Финляндии) способствовали ее более мягкие природные условия, широкое сельскохозяйственное освоение и ярко выраженная мозаичность ландшафтов.

Согласно нашим материалам, размеры выводка обыкновенного ежа в северных периферийных частях ареала относительно низкие (1–4 экз., в среднем 2.8 экз. на самку). В целом, для ареала ежа в России (Зайцев и др., 2014), так же как для южной Финляндии (Сиивонен, 1979), приводятся более высокие показатели. Одна из причин таких расхождений — небольшая выборка по выводкам ежа в Карелии. Другая возможная причина — более сложные климатические условия в регионе исследований. Они могут влиять на показатели размножения и выживание молодняка.

Наши материалы показывают, что период между последней встречей ежа осенью (17.09.) и первой встречей весной (25.04.) составляет 219 дней. Реальный период зимней спячки, вероятно, значительно больше. В южной Финляндии (окрестности г. Йюенсуу) он составляет 8 месяцев (Rautio, 2014), в Швеции и Дании — до 200 дней (Kristiansson, 1981; Riber, 2004). При этом отмечается, что ежи с радиометками покидали населенный пункт и уходили на зимовку в лес (Rautio, 2014). В Дании лес также доминировал как место зимовок (Riber, 2004). Это согласуется с нашими данными по регистрации ежа осенью (табл. 2): встречи вида в населенных пунктах, дачных поселках, на заброшенных хуторах и в сельхозугодьях в этот период отсутствуют.

Основной причиной гибели ежа, как показал обзор исследований в Европе (Moore et al., 2020), является транспорт на дорогах. В Нидерландах, например, смертность от дорожно-транспортных происшествий оценивается в десятки тысяч особей (Huijser, Bergers, 2000). Это может привести к значительному сокращению численности населения вида и другим нежелательным последствиям в популяциях. В странах Европы средние значения показателя гибели ежа (количество экземпляров на 100 км дорог за год) отличаются друг от друга на порядок и более и весьма динамичны (Moore et al., 2020). В начале XXI века (2000–2005 гг.) гибель ежа на совокупности дорог национального, регионального и местного уровня (количество экземпляров на 100 км за год) составило: Финляндия — 0.7, Польша — 7, Испания — 76–142, Словакия — 160. При этом в Восточной Европе (Литва) этот показатель составляет 2.9% от всех зарегистрированных погибших животных на дорогах, что соответствует показателю гибели лисицы (*Vulpes vulpes* L. 1758) и близок к гибели зайца-русака (*Lepus europaeus* Pallas 1778) и енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray 1834) — 1.9 и 4.2% соответственно (Balčiauskas et al., 2022). В г. Йюенсуу (Финляндия) 73% найденных мертвыми ежами погибли от транспорта (Rautio et al., 2015), что совпадает с нашими данными. Количе-

ство погибших ежей на 100 км городских дорог составило 0.65 экз. (Rautio, 2014).

Наши учеты в Ленинградской обл. показали, что на трассе Лодейное Поле — Санкт-Петербург с интенсивным движением машин гибель ежа значительно выше, чем в г. Йюенсуу — 1.6 экз. на 100 км. Этот показатель за весь летний период активности ежа, вероятно, может быть значительно выше. Мертвые животные обнаружены не только на участках дороги, проходящих через лесные и сельскохозяйственные угодья, но и на кольцевой дороге Санкт-Петербурга. В то же время, на дороге Петрозаводск — Олонец погибшие животные не обнаружены. Вероятно, на уровне смертности ежа на дорогах сказывается не только фактор напряженности движения машин, но и плотности населения вида. Погибшие лисицы в этих учетах отмечались редко: в Ленинградской обл. показатель составил 0.22 экз., в Карелии — 0.33 экз. на 100 км.

При проведении ночных автомобильных учетов рукокрылых в Карелии и Архангельской обл. мертвые ежи не обнаружены, а живой встречен лишь однажды в окрестностях пос. Каскесручей (Прионежский р-н) на границе с Ленинградской обл. В то же время, количество встреченных лисиц было на порядок выше.

Впервые мертвый ёж на дорогах Карелии отмечен в 1992 г. в окрестностях дер. Обжа, Олонецкого р-на (табл. 1). В последующем такие сведения поступали: 2007 г. — окрестности дер. Новинка (Олонецкий р-н), 2010–2012 гг. — окрестности дер. Педасельга (Прионежский р-н), 2020–2022 гг. — пос. Крошнозеро (Пряжинский р-н), окрестности поселков Пиньгуба и Шуйская губа (Прионежский р-н), окрестности дер. Каршево (Пудожский р-н), окрестности пос. Леппясурия (Суоярвский р-н). При всей малочисленности таких случаев ($n = 17$) обращает на себя внимание неоднократная регистрация гибели ежей в течение трех лет на дорогах в окрестностях дер. Педасельга (7 экз.) и в окрестностях дер. Каршево (4 экз.) в 2021 г. Возможно, на этих локальных территориях наблюдалось выраженное повышение численности вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первый за последние десятилетия анализ встреч ежа на юго-востоке Фенноскандии показал значительное расширение границ его находок, мест размножения и частоты встречаемости, что можно рассматривать как ответ вида на меняющиеся природные условия — потепление климата и изменение видовой и возрастной структуры лесов в подзонах средней и северной тайги. Более высокая численность вида на южных (Ленинградская обл.) и

особенно на западных (центральная Фенноскандия) границах региона способствовала освоению ежом новых территорий. Дальнейший целенаправленный сбор информации о встречах ежа может показать более реальную картину его присутствия на трансформированных и урбанизированных территориях в подзоне северной тайги.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят искреннюю признательность всем коллегам из Института биологии и Института леса КарНЦ РАН, сотрудникам ООПТ, охотнадзора и лесоохраны, кто предоставил нам свои наблюдения для подготовки данной работы. Благодарим В.Н. Абрамова (Архангельский филиал ФГБУ Рослесинфорг), сотрудников НП “Кенозерский” К.С. Воробьева, Е.А. Маринина, А.Н. Нефедова, Г.А. Калитина, а также А.И. Ромшина, которые внесли свой вклад в сбор материала по Архангельской обл.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН № FMEN-2022-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белкин В.В., Илюха В.А., Якимов А.Е., Морозов А.В., 2016. Современные находки усатой ночницы (*Myotis mystacinus*) и обыкновенного ежа (*Erinaceus europaeus*) на северном пределе их ареалов // Материалы международного совещания “Териофауна России и сопредельных территорий”. Москва. С. 37.
- Береснева И.А., Овчинникова А.И., Хмелевская Н.С., 1989. Климат // Атлас Карельской АССР. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. С. 14–15.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П., 1965. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 382 с.
- Громцев А.Н., 2015. Лесистость // Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 61–65.
- Громцев А.Н., 2015а. Возрастная структура // Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 75–76.
- Громцев А.Н., Белкин В.В., Данилов П.И., Крутов В.И., Кузнецов О.Л., и др., 2011. Особенности и экологическая оценка природных комплексов центральной части западно-карельской возвышенности // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 2. Серия Биogeография. Вып. 12. Петрозаводск. С. 56–75.
- Громцев А.Н., Карпин В.А., Преснухин Ю.В., Петров Н.В., Туонен А.В., 2014. Леса ландшафтов российской части Зеленого пояса Фенноскандии: природные особенности, современное состояние и использование // Труды КарНЦ РАН. № 6. Зеленый пояс Фенноскандии. С. 39–52.
- Данилов П.И., 2007. Обыкновенный ёж *Erinaceus europaeus* L. // Красная Книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия. С. 167–168.
- Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И., 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб.: Наука. 390 с.
- Замберг Н.С., Никитин В.О., Майорова Л.В., 2011. Редкие виды животных и растений в заповеднике “Костомукшский” и его окрестностях // Материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием “Особо охраняемые природные территории в XXI веке: современное состояние и перспективы развития”, посвященной 20-летию юбилею национального парка “Водлозерский” (1–3 июня 2011 г.). Петрозаводск: РИО КарНЦ РАН. С. 132–134.
- Зяблова О.Г., Петухов В.А., Андреев Ю.Н., Денисова М.Б., 2022. 1.6. Леса: состояние, использование, восстановление и охрана // Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2021 году. Петрозаводск. С. 83–86.
- Ковалев В.А., 2016. Млекопитающие // Летопись природы. Книга 35, 2015 г. Лодейное поле. С. 218–232.
- Красная книга Архангельской области. 2020. Архангельск: Сев. (Арктич.) федер. ун-т, 490 с.
- Куликов В.С., Куликова В.В., 2013. Природная страна “Фенноскандия” — К 115-летию выделения на севере Европы // Зеленый лист. № 3. С. 8–10.
- Курхinen Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В., 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с.
- Кучеров И.Б., 2013. Типы изменений проективного покрытия растений приземных ярусов в сосняках средней и северной тайги европейской России по градиентам климатических факторов // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. Серия: экологические исследования. Петрозаводск. С. 38–51.
- Марвин М.Я., 1959. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР. 238 с.
- Марвин М.Я., 1977. История возникновения фауны млекопитающих Карелии и смежных областей // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Уральский государственный университет. С. 5–15.
- Марвин М.Я., Воловик Л.Н., 1975. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные и грызуны Архангельской области // Фауна Урала и Европейского Севера. Сб. 3. Свердловск: Уральский государственный университет. С. 3–79.
- Марвин М.Я., Турьева В.В., 1979. Млекопитающие Коми АССР // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Уральский государственный университет. С. 45–78.
- Назарова Л.Е., 2006. Изменение основных характеристик климата карельской части Национального парка “Водлозерский” во второй половине XX века // Водлозерские чтения: естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера. Материалы науч.-практ. конф., посвященной 15-летию Нацио-

- нального парка “Водлозерский”, 27–28.04.2006. Петрозаводск. С. 27–30.
- Назарова Л.Е., 2014. Изменчивость средних многолетних значений температуры воздуха в Карелии // Известия Русского географического общества. Т. 146. № 4. С. 27–33.
- Назарова Л.Е., Филатов Н.Н., 2004. Изменчивость климата по данным метеорологических наблюдений // Климат Карелии: Изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 12–34.
- Новиков Г.А., Айрапетянц А.Э., Пукинский Ю.Б., Стрелков П.П., Тимофеева Е.К., 1970. Звери Ленинградской области. Л.: Изд. Ленинградского университета. 359 с.
- Павлинов И.Я., Крусков С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В., 2002. Наземные звери России. Справочник-определитель. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Резников А.И., Исаченко Г.А., 2021. Изменения климатических характеристик западной части тайги Европейской России в конце XX–начале XXI вв. // Известия русского географического общества. Т. 153. № 1. С. 3–18.
- Сиивонен Л., 1979. Млекопитающие Северной Европы. М.: Лесная промышленность. 231 с.
- Скорородова С.Б., Щербаков А.Н., 2011. Тренды наступления фенологических событий в заповеднике “Кивач” за 1966–2005 годы // Труды Государственного природного заповедника “Кивач”. Петрозаводск. Вып. 5. С. 207–221.
- Шевкунова Э.И., 2002. Необычное потепление климата в последние одиннадцать лет на Северо-Востоке Европы // Изменения климата и их последствия. Спб.: Наука. С. 117–121.
- Яковлев Е.Б., Хумала А.Э., Полевой А.В., 2003. Насекомые (некоторые итоги изучения энтомофауны Карелии в 1950–2000 гг.) // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 159–169.
- Balčiauskas L., Stratford J., Kučas A., Balčiauskienė L., 2022. Factors Affecting Roadkills of Semi-Aquatic Mammals // Biology. V. 11. № 5. P. 1–16.
- Bearman-Brown L., Wilson L., Evans L., Baker Ph., 2020. Comparing non-invasive surveying techniques for elusive, nocturnal mammals: a case study of the West European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) // Journal of Vertebrate Biology. V. 69. № 3. P. 1–17.
- Eliášová K., Lucas Lledó J.I., Grau J.H., Loudová M., Bannikova A.A., Zolotareva K.I., Beneš V., Hulva P., Bolfíková B.Č., 2022. Contrasting levels of hybridization across the two contact zones between two hedgehog species revealed by genome-wide SNP data // Heredity. V. 129. P. 305–315.
- Hubert P., Julliard R., Biagianti S., Pouille M.-L., 2011. Ecological factors driving the higher hedgehog (*Erinaceus europaeus*) density in an urban area compared to the adjacent rural area // Landscape and Urban Planning. V. 103. Issue 1. P. 34–43.
- Huijser M.P., Bergers P.J.M., 2000. The effect of roads and traffic on hedgehog (*Erinaceus europaeus*) populations // Biological Conservation. V. 95. P. 111–116.
- Kristiansson H., 1981. Distribution of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) in Sweden and Finland // Annales Zoologici Fennici. V. 18. № 2. P. 115–119.
- Kristoffersson R., Soivio A., Suomalainen P., 1966. The distribution of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) in Finland in 1964–1965 // Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series (A IV) 102. P. 1–12.
- Kristoffersson R., Soivio A., Terhivuo J., 1977. The distribution of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) in Finland in 1975 // Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Series (A IV) 209. P. 1–6.
- Linden H., Danilov P.I., Gromtsev A.N., Helle P., Ivanter E.V., Kurhinen Y., 2000. Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // Wildlife Biology. V. 6. № 3. P. 179–188.
- Moore L.J., Petrovan S.O., Baker Ph.J., Bates A.J., Hicks H.L., et al., 2020. Impacts and Potential Mitigation of Road Mortality for Hedgehogs in Europe // Animals. V. 10. № 9.
- Osaka M., Pynnönen-Oudman K., Lavikainen A., Amaike Y., Nishita Y., Masuda R., 2022. Genetic diversity and phylogeography of urban hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) around Helsinki, Finland, revealed by mitochondrial DNA and microsatellite analyses // Mammal Research. № 67. P. 99–107.
- Rautio A., 2014. On the northern edge – ecology of urban hedgehogs in eastern Finland. Publications of the University of Eastern Finland – Dissertations in Forestry and Natural Sciences. № 135. Joensuu: University of Eastern Finland. 56 p.
- Rautio A., Isomursu M., Valtonen A., Hirvelä-Koski V., Kunnasranta M., 2015. Mortality, diseases and diet of European hedgehogs (*Erinaceus europaeus*) in an urban environment in Finland // Mammal Research. 61. <https://doi.org/10.1007/s13364-015-0256-7>
- Rautio A., Valtonen A., Kunnasranta M., 2013. The Effects of Sex and Season on Home Range in European Hedgehogs at the Northern Edge of the Species Range // Annales Zoologici Fennici. V. 50. P. 107–123.
- Riber A., 2004. Overwintering of European hedgehogs *Erinaceus europaeus* in a Danish rural area // Acta Theriologica. № 49. P. 145–155.
- Riber A.B., 2006. Habitat use and behaviour of European hedgehog *Erinaceus europaeus* in a Danish rural area // Acta Theriol. V. 51. P. 363–371.
- Zolotareva K.I., Belokon M.M., Belokon Y.S., Rutovskaya M.V., Hlyap L.A., Starykov V.P., Politov D.V., Lebedev V.S., Bannikova A.A., 2021. Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe // Biological Journal of the Linnean Society. V. 132. № 1. P. 174–195.

MODERN RECORDS OF THE EUROPEAN HEDGEHOG (*ERINACEUS EUROPAEUS*, ERINACEIDAE, EULIPOTYPHLA) IN SOUTHEASTERN FENNOSCANDIA

V. V. Belkin¹, F. V. Fyodorov^{1, *}, V. A. Ilyukha¹, P. A. Futoran²

¹*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*

²*Kenozersky National Park, Arkhangelsk, 163000 Russia*

**e-mail: ffyodoroff@inbox.ru*

Southeastern Fennoscandia, which encompasses the Republic of Karelia and the adjacent districts of the Leningrad and Arkhangelsk regions, until lately remained an area of Russia's European North especially poorly prospected as regards the status of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*). Modern (2001–2022) records of this species obtained through the authors' original observations and based on reports received from respondents, altogether covering 212 hedgehogs and 182 encounters, are analyzed. Spatio-temporal patterns in the species' records in the region are demonstrated, viz. an expanding distribution area and a growing frequency of encounters from northwest to southeast. The northernmost records are shown (64.368° N, 30.383° E), including yearlings (63.624°–63.924° N, 30.466°–30.901° E, northern taiga sub-zone), as well as the first reports of the species east of Lake Onego both in Karelia and the Arkhangelsk Region. The studies have revealed habitat preferences and the rate of use of urban territories in the north of the distribution range: high shares of records come from deciduous (34.0% of the total number of animals reported) and mixed (19.3%) forest sites, as well as farmland (10.8%), second-home communities (16.5%), and rural settlements (9.0%). Hedgehog encounters in cut-over places, pine and spruce stands, wetlands, abandoned hamlets, and solitary buildings in the woods were few (0.5–6.1%). Most of the records were a result of accidental sightings by humans (80.8%), while domestic dogs spotted 19.2% of the hedgehogs. The earliest encounters in spring were recorded on 25.04–11.05, the latest in autumn on 2–17.09. The number of hedgehog encounters during their active life period was the lowest in April (1.1%), growing sharply in May and June (16.7 and 17.8%, respectively), peaking in July and August (30.0 and 24.4%), and falling sharply in September (10.0%). Some of the population parameters were determined: an average brood was 2.8 young of the year, whose share amounted to 24.5% of the total number of records; active single animals prevailed among adults (86.3%), and much smaller shares belonged to active pairs (7.6%) and females with litter (6.1%). The main cause of the deaths was road killing by vehicles (77.4%). Climate warming and forest structure alterations may be reasons to expect further expansions of the area of hedgehog encounters, e.g., to transformed and urbanized boreal areas.

Keywords: the European North of Russia, spatio-temporal patterns in encounters, habitat preferences, breeding, mortalities

УДК 599.323 57.024

ВЫРАЩИВАНИЕ ДЕТЕНЫШЕЙ ГРЫЗУНОВ В ПРИЕМНЫХ СЕМЬЯХ СВОЕГО И ДРУГИХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ВЫЖИВАНИЕ И ПРИЧИНЫ СМЕРТНОСТИ

© 2023 г. В. В. Стрельцов^а, *, М. В. Некрасова^а, **, А. Н. Мальцев^а,
А. А. Петрин^а, Е. В. Котенкова^а, ***

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

*e-mail: v.streltsov.95@gmail.com

**e-mail: smnvsb@gmail.com

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

Поступила в редакцию 08.11.2022 г.

После доработки 15.01.2023 г.

Принята к публикации 15.01.2023 г.

Условия воспитания в раннем возрасте оказывают значительное влияние на последующее развитие, размножение и формирование особенностей поведения млекопитающих, в том числе грызунов. У большинства млекопитающих основным компонентом социальной среды в ранний период постнатального онтогенеза являются родители, в первую очередь кормящие самки. Поэтому одним из основных методов, позволяющих оценить влияние раннего опыта и материнской среды на формирование особенностей поведения и выбор полового партнера, служит выращивание детенышей млекопитающих в приемных семьях своего или других видов, даже далеких в таксономическом отношении. Воспитание приемных детенышей самками своего или другого вида используется для сохранения ценных видов животных. Это обуславливает необходимость разработки наиболее эффективных методов перекладывания потомства с максимальным выживанием молодняка. В связи с этим мы проанализировали выживаемость и возможные причины смертности детенышей ряда видов грызунов в приемных семьях млекопитающих своего и других видов. Мы проводили межвидовое и внутривидовое перекладывание детенышей домовых (*Mus musculus*) и курганчиковых (*Mus spicilegus*) мышей, желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) и серых крыс (*Rattus norvegicus*), а также помещение детенышей серых крыс в приемные семьи черных хорей (*Mustela putorius*). Как и при выкармливании собственного потомства, основные формы материнского поведения (“комплекс материнского поведения”) изученных видов по отношению к приемным детенышам при межвидовом перекладывании включаются и проявляются комплексно, если приемная мать принимает детенышей. Выживаемость приемного потомства зависит от степени таксономической близости родительских таксонов — наиболее высокий показатель наблюдался при перекрестном перекладывании между представителями видов, принадлежащих к надвидовому комплексу *Mus musculus* s. l., тогда как наиболее низкий — при перекладывании между представителями разных семейств и отрядов млекопитающих. Успешность выращивания приемных детенышей может определяться близким составом молока и длительностью лактации, сходством родительского поведения (в том числе степенью участия самца в воспитании потомства), схожими особенностями онтогенеза детенышей у близкородственных форм и существенным различием этих характеристик у видов, далеких в таксономическом отношении. Однако в том случае, если наблюдается сходство материнского поведения далеких в таксономическом отношении видов и с учетом пригодности молока, возможно успешное воспитание чужого потомства (например, выкармливание детенышей крыс самками черных хорей). По результатам анализа наших и литературных данных, к факторам, влияющим на выживаемость и смертность детенышей в приемных семьях, также можно отнести возраст детенышей на момент перекладывания, видоспецифические различия в запахе, уровень стресса матери и потомства, предшествующий опыт самки по выкармливанию своих и чужих детенышей и выраженность материнского инстинкта. Все это необходимо учитывать при использовании в экспериментальной работе метода перекрестного перекладывания детенышей.

Ключевые слова: млекопитающие, грызуны, куньи, размножение, перекрестное воспитание, материнская среда, выживаемость, смертность

DOI: 10.31857/S0044513423060132, EDN: YYINUY

В настоящее время существует большой массив данных, касающихся воздействия особенностей окружающей среды в раннем возрасте на последующее поведение и развитие млекопитающих (Alleva, d'Udine, 1987; Зорина, Смирнова, 2006; Burton, Metcalfe, 2014; Oddi et al., 2017). Большое число работ посвящено изучению влияния раннего опыта, условий существования и воспитания в раннем возрасте на последующее развитие, размножение и особенности тех или иных типов поведения и нейрофизиологии у разных видов животных, включая человека (см. обзоры Pryce, Feldon, 2003; Benzaken, 2006; Sloboda et al., 2011; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020). Наиболее эффективное обучение происходит в чувствительные периоды, обычно в раннем возрасте. Критические периоды — это особый класс чувствительных периодов, когда под воздействием условий воспитания могут происходить значительные и преимущественно необратимые изменения в работе мозга, но при определенных экологических условиях сохраняется возможность их частичного восстановления (Knudsen, 2004; McCarty, 2017). Воздействие социальной среды в ранний период постнатального онтогенеза — один из механизмов эпигенетического программирования разных аспектов поведения (Громов, 2020).

У большинства млекопитающих главным компонентом социальной среды в раннем возрасте являются родители, в первую очередь, кормящие самки. Поэтому одним из основных методов, позволяющих в дальнейшем оценить влияние раннего опыта и материнской среды на формирование и развитие поведения, служит перекрестное перекладывание потомства, обычно примерно одного возраста, между семьями или кормящими самками (Lohmiller, Swing, 2006; Luchetti et al., 2015; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020). В зависимости от поставленных целей перекладывают детенышей одного вида (внутривидовое перекладывание) между семьями близкородственных таксонов и даже далеких в таксономическом отношении видов (межвидовое перекладывание). При этом пометы меняют местами целиком или перемещают одного или нескольких детенышей определенного пола из одного выводка, потомство содержат только с приемной матерью или с двумя родителями (Barbazanges et al., 1996; Benus, Rondigs, 1996; Francis et al., 1999; McCarty, 2017; Котенкова и др., 2018).

Перекрестное воспитание детенышей при оценке влияния раннего опыта и материнской среды на поведение используется для следующих целей.

1. Выявление врожденных видоспецифических и приобретенных в результате воспитания особенностей поведения; наличия эпигенетиче-

ских воздействий на поведение животных (Huck, Banks, 1980, 1980a, 1980b; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020).

2. Оценка влияния на микроэволюционные процессы, в частности формирование механизмов прекопуляционной изоляции между близкородственными таксонами в ходе онто- и филогенеза (McCarty, Southwick, 1977; McDonald, Forslund, 1978; Котенкова и др., 2018; Kotenkova et al., 2019).

3. Выявление модификаций реакций в ответ на кон- и гетероспецифические сигналы (акустические, визуальные, обонятельные) под влиянием раннего опыта (Kikusui et al., 2011; Котенкова и др., 2017).

4. Оценка роли импринтинга (запечатления фенотипов) в раннем возрасте и разграничение импринтинга и других форм обучения (например, классического обусловливания — положительного условного рефлекса на кормление молоком) в формировании тех или иных поведенческих реакций (Beauchamp, Wellington, 1981).

5. Формирование распознавания родственных и неродственных особей в раннем постнатальном онтогенезе (Porter et al., 1983; Mateo, Johnston, 2000, 2003; Mateo, 2002; Mateo, Holmes, 2004).

6. Оценка изменения (как правило, возрастание) обонятельной чувствительности к химическим сигналам при экспозиции в раннем возрасте (Voznessenskaya et al., 1995).

7. Выявление границ критических периодов при запечатлении сигналов или иных формах обучения в раннем возрасте (Соколов и др., 1996; Voznessenskaya et al., 1999).

Все перечисленные выше направления исследований непосредственно связаны с концепцией пластичности развития (developmental plasticity, Bateson et al., 2004).

Воспитание детенышей приемными родителями также позволяет прояснить вопросы, связанные с концепцией программирования развития (developmental programming, Taylor, Poston, 2007). Помимо этого, выращивание потомства разных видов в приемных семьях используется для сохранения особо ценных животных, если мать отказывается их выкармливать, выравнивания числа потомков в пометах и для других целей (Lohmiller, Swing, 2006).

Воспитание детенышей в семьях или самками других видов, а в ряде работ и перекрестное воспитание, было использовано в исследованиях с различными видами млекопитающих. Наиболее часто подобные эксперименты ставятся на лабораторных мышах *Mus musculus* (Bartolomucci et al., 2004; Priebe et al., 2005; Hager et al., 2009; Lu et al., 2009; Hickman, Swan, 2011; Luchetti et al., 2015) и крысах *Rattus norvegicus* (Denenberg et al., 1963; Crofton et al., 2000; Gomez-Serrano et al., 2001;

Wigger et al., 2001; Howells et al., 2009). Неоднократно проводили эксперименты по перекладыванию детенышей лабораторных и отловленных в природе домовых мышей серым крысам; хомякам родов *Baiomys* и *Peromyscus*; курганчиковым мышам (*Mus spicilegus*) (Quadagno, Banks, 1970; Соколов, Котенкова, 1987; Wuensch, 1992; Котенкова и др., 2018; Kotenkova et al., 2019). В других исследованиях использовали сирийских хомячков (*Mesocricetus auratus*), выращенных самками серых крыс и хомячков Брандта (*Mesocricetus brandti*) (Murphy, 1980; Surov et al., 2001). В аналогичных экспериментах были использованы также детеныши представителей других видов грызунов: двух видов леммингов — *Dicrostonyx groenlandicus* и *Lemmus trimucronatus* (Huck, Banks, 1980, 1980a, 1980b); ряда видов полевок — горной (*Microtus montanus*) и серохвостой (*M. canicaudus*) полевок (McDonald, Forslund, 1978), пенсильванской (*M. pennsylvanicus*) и прерийной (*M. ochrogaster*) полевок (McGuire, Novak, 1987), рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) (Kruczek, 2007); нескольких видов неотомовых хомячков — белонного (*Peromyscus leucopus*), калифорнийского (*P. californicus*), оленьего (*P. maniculatus*) и южного кузнечикового (*Onychomys torridus*) (McCarty, Sowthwick, 1977, 1979; Hawkins, Cranford, 1992; Bester-Meredith, Marler, 2001, 2003); джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) и хомячка Кэмпбелла (*P. campbelli*) (Vasilieva et al., 2001); морских свинок *Cavia aperea porcellus* и *C. aperea* (Rehling, Trillmich, 2008).

Как следует из приведенного здесь перечисления, возможно успешное выкармливание детенышей в семьях представителей как близкородственных, так и относительно далеких в систематическом отношении видов. Однако авторы далеко не всегда приводят в работах данные о выживаемости и смертности перекрестно-воспитанных особей. В некоторых случаях указывается, что детеныши, выращенные гетероспецификами, развиваются хуже, чем выкормленные представителями своего вида, сообщается об их повышенной смертности (McCarty, Sowthwick, 1979; Huck, Banks, 1980; Taggart et al., 2010). В ряде работ рассматривается влияние самой процедуры перекрестного перекладывания потомства из одной семьи в другую, причем иногда многократного (Luchetti et al., 2015). По ряду показателей (уровню стресса на основании оценки уровня кортикостерона, социальному поведению молодых особей, эмоциональности) перекрестно-воспитанные детеныши не отличались от контрольных. Однако у них выявлены повышенный уровень акустических дистресс-сигналов и измененная респираторная реакция на 6% CO₂ в воздухе при дыхании по сравнению с контрольной группой (Luchetti et al., 2015). В других работах отмечается возможное влияние стресса при перекрестном перекладывании детенышей мышей на поведение и физиоло-

гические показатели. У перекрестно-воспитанных лабораторных мышей выявлены нарушения эмоциональности в возрасте восьми недель, которые могут быть связаны с секрецией серотонина (Lu et al., 2009). Изменение стрессоустойчивости и базального уровня кортикостерона у взрослых самцов в том случае, если родительские линии домовых мышей различались по особенностям материнского поведения, эмоциональности и реакции на стресс, косвенно указывает на важность поведения самок по отношению к потомству (Priebe et al., 2005).

При этом известны и положительные эффекты воспитания потомства в приемных семьях. Перекрестно-воспитанные самцы демонстрировали более высокий уровень исследовательской активности и сниженный уровень беспокойства в тестах “открытого поля” (Reading, 1966; Bartolomucci et al., 2004). Однако в публикациях, специально посвященных влиянию воспитания детенышей приемными родителями на их выживание и развитие, оцениваются результаты внутривидового перекладывания между лабораторными линиями домовых мышей либо перекладывания в приемные семьи мышей той же линии (Bartolomucci et al., 2004; Priebe et al., 2005; Lu et al., 2009; Hickman, Swan, 2011; Luchetti et al., 2015), в то время как в работах по исследованию влияния раннего опыта на разные выше перечисленные аспекты поведения и развития молодняка — результаты перекладывания другим видам. Вероятно, межвидовое перекрестное воспитание оказывает более сильное воздействие на детенышей, чем внутривидовое, что можно объяснить существенными отличиями материнской среды при выращивании самками-гетероспецификами. Тем не менее общие рекомендации, в частности касающиеся возраста детенышей или дизайна эксперимента, необходимо учитывать не только при внутривидовой, но и при межвидовой перекладке.

Таким образом, выращивание детенышей представителями других видов, в т. ч. и методика перекрестного воспитания, широко применяется в фундаментальных исследованиях по изучению влияния раннего опыта и материнской среды на разные аспекты поведения и развития животных. Все вышеизложенное определяет необходимость разработки наиболее эффективных приемов перекладывания потомства для обеспечения максимального выживания молодняка. В связи с этим мы проанализировали выживаемость детенышей и возможные причины их смертности на основании наших исследований по воспитанию ряда видов грызунов другими видами млекопитающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты по перекладыванию детенышей и воспитанию их приемными родителями

проведены с 2016 по 2022 гг. Данные о меж- и внутривидовом перекладывании потомства для разных видов грызунов и черных хорей приведены в табл. 1, 2, 3. Все перечисленные особенности состава вновь сформированных семейных групп и их содержания определялись целями экспериментов. Эти эксперименты проводили с особями, воспитанными другими видами.

Экспериментальные группы животных и условия их содержания

Домовые мыши. Опыты с домовыми мышами (*Mus musculus sensu lato*) проводили с 2016 по 2022 гг. При межвидовом перекладывании детенышей в возрасте 1–6 сут помещали к кормящим самкам или паре родителей близкого вида. То есть мышат домовых мышей (*M. m. wagneri*, или *M. m. musculus*, или потомство белых лабораторных мышей) перекладывали либо в семьи, либо к кормящим самкам курганчиковых мышей (*M. spicilegus*), а детенышей курганчиковых мышей — к самкам домовых мышей. Всего переложены детеныши из 24 пометов, из них для трех пометов провели внутривидовое перекладывание, для двух пометов — перекладывание гибридного потомства и для 19 пометов — межвидовое перекладывание. Детеныши были получены от 11 пар *M. m. wagneri*, 12 пар *M. spicilegus*, 1 пары *M. m. musculus*, 1 пары белых лабораторных мышей, 1 пары: самка *M. spicilegus* × самец C57Bl, 1 пары: самка C57Bl × самец *M. spicilegus*. Эти пары, а в некоторых случаях кормящие самки из перечисленных выше пар, были приемными родителями. Иногда самцов оставляли с кормящими самками (в опытах, где перекладывали только самцов, при этом в семьях оставались свои детеныши-самки, табл. 1). При перекладывании пометов полностью самцов отсаживали от самок за 2–3 дня до рождения выводков, своих детенышей с приемными матерями не оставляли. При этом пометы меняли местами целиком, независимо от числа детенышей и их полового состава, однако в каждом из переложённых пометов были как самцы, так и самки. Детенышей содержали с приемными родителями до 4-недельного возраста.

Мышей содержали в изолированных от других грызунов помещениях, в стандартных пластмассовых кюветах размером 40 × 30 × 15 см, с крышкой из металлической решетки. В рацион грызунов входили овес, морковь, комбикорм для грызунов, капуста, творог. В качестве подстилки и гнездового материала использовали древесные опилки, картон и вату. Каждые два дня оценивали репродуктивное состояние самок. В случае обнаружения беременности наличие/отсутствие потомства проверяли ежедневно. Дату рождения детенышей определяли с точностью до 1 сут. Успешно выкормленными считали детенышей,

доживших с приемными родителями до 30-дневного возраста (табл. 1).

Желтые пеструшки и серые крысы. Проведены эксперименты по перекладыванию детенышей желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) в семьи серых крыс (*Rattus norvegicus*) и потомства крыс пеструшкам. Детеныши пеструшек получены от 8 пар в период с января по октябрь 2022 г. Приемными матерями были 6 самок лабораторных крыс “капюшонного” окраса и 3 самки лабораторных крыс окраса “агути”. Каждая самка капюшонной крысы и одна из самок серой крысы содержалась в паре с определенным самцом; две самки “агути” приносили потомство от одного и того же самца, поочередно подсаживаемого к каждой из них. Суммарно к капюшонным крысам переложено 20 детенышей пеструшек из 11 пометов, к серым крысам — 13 детенышей из 6 пометов. Обычно крысам подкладывали по два, реже по одному (в двух экспериментах — 3 и 4 детеныша, соответственно) детенышу пеструшки в возрасте от 0 до 9 сут. Детеныши крыс значительно крупнее, имеют удлинённые хвосты, хвост у детенышей пеструшек сильно укорочен, что позволяет надежно различать детенышей этих видов. Одновременно с детенышами пеструшек крысы выкармливали собственных, их число варьировало от 1 до 7. Суммарное их число составляло 36 у капюшонных и 21 у серых крыс. Возраст потомства крыс на момент перекладывания детенышей пеструшек составлял от 0 до 7 сут (табл. 2).

Кроме того, было проведено 2 эксперимента по перекрестному внутривидовому перекладыванию потомства желтых пеструшек, полученного от четырех разных пар. В обоих экспериментах число детенышей в одном из выводков составляло 5, в другом — 4, при этом было переложено по два детеныша из каждого помета. Возраст детенышей на момент перекладывания составлял 3–6 сут (табл. 2).

С января по июль 2022 г. было проведено 6 экспериментов по перекладыванию детенышей крыс 5 парам желтых пеструшек. Всего было использовано 14 детенышей, полученных от 3 самок крыс “капюшонного” окраса и 2 самок окраса “агути”. Число крысят, переложённых пеструшкам, варьировало от 1 до 5. Возраст крысят составлял 0–5 сут. При этом детеныши пеструшек, находившиеся с родителями на момент перекладывания крысят, были в возрасте от 0 до 9 сут. Общее число детенышей пеструшек, выкармливаемых одновременно с потомством крыс, составляло 7 (по 1–2 в каждом выводке, табл. 2).

Желтые пеструшки и серые крысы содержались в пластмассовых клетках (кюветах) размером 54 × 32 × 20 см, закрытых сверху металлической решеткой. В рацион пеструшек входили морковь, овес, ветви и листья ивы, одуванчик,

Таблица 1. Выживаемость и смертность потомства при межвидовом и внутривидовом перекладывании детенышей у домовых мышей

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложённых детёнышей	Возраст детёнышей у приёмных родителей	Число и пол переложённых детёнышей			Число и пол выкормленных детёнышей			Число погибших	Число помётов	Причины смертности
			самцов	самок	пол не установлен	самцов	самок	пол не установлен			
<i>M. m. wagneri</i> к <i>M. spicilegus</i>	Не более 1 сут	1–2 сут	5	0	0	3	0	0	2	2	Один помёт съеден приёмной матерью
	2–3 сут	1 сут	3	0	0	1	0		2	1	**
	4–6 сут	2–6 сут	14	6	0	9	4	0	7*	5	Один помёт не выкормлен приёмной матерью, в двух помётах причины гибели детёнышей не известны
<i>M. spicilegus</i> к <i>M. m. wagneri</i>	2–3 сут	1 сут	14	0	0	13	0	0	1	4	**
	2–3 сут	2–3 сут	6	0	0	2	0	0	4	2	3 самца из одного помёта съедены приёмной самкой, в одном помёте погиб 1 самец, причины гибели не известны
	2–3 сут	5–6 сут	4	3	0	4	3	0	0	1	—
<i>M. m. musculus</i> к <i>M. spicilegus</i>	1–2 сут	2–3 сут	0	0	8	1	2	0	5*	1	**
<i>M. spicilegus</i> к <i>M. m. musculus</i>	2–3 сут	1–2 сут	4	2		4	2		0	1	—

Таблица 1. Окончание

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложенных детенышей	Возраст детенышей у приемных родителей	Число и пол переложенных детенышей			Число и пол выкормленных детенышей			Число погибших	Число пометов	Причины смертности
			самцов	самок	пол не установлен	самцов	самок	пол не установлен			
<i>M. m. wagneri</i> к <i>M. m. wagneri</i>	2–3 сут	2–3 сут	0	0	7	0	0	7	0	1	—
	5–6 сут	5–6 сут	4	4	0	3	4	0	1	2	Одна приемная мать покусала одного детеныша сразу после перекладки, он погиб
Белые лабораторные мыши к <i>M. spicilegus</i>	3–4 сут	3–4 сут	0	0	3	0	0	3	0	1	—
<i>M. spicilegus</i> к белой лабораторной мыши	2–3 сут	2–3 сут	4	0	0	1	0	0	3	1	**
Самка <i>M. spicilegus</i> × × самец линии C57Bl к паре самка линии C57Bl × самец <i>M. spicilegus</i>	3–4 сут	5–6 сут	0	0	3	1	1	0	1	1	**
Самка линии C57Bl × самец <i>M. spicilegus</i> к паре <i>M. spicilegus</i> × × самец линии C57Bl	5–6 сут	3–4 сут	4	2	0	4	2	0	0	1	—

Примечания. * Пол погибших детенышей не был установлен.
 ** Причины гибели детенышей точно не установлены.
 Прочерк — гибель детенышей отсутствовала.

Таблица 2. Выживаемость и смертность переложенного потомства в экспериментах со степными пеструшками, серыми крысами и черными хорьями

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложенных детенышей	Возраст детенышей у приемных родителей	Число и пол переложенных детенышей				Число и пол выкормленных детенышей			Число погибших	Число помотов	Причины смертности
			самцов	самок	пол не установлен		самцов	самок	пол не установлен			
Желтые пеструшки (<i>Eolagurus luteus</i>) к лабораторным капюшонным крысам (<i>Rattus norvegicus</i>)	0–3 сут	0–7 сут	2	3	7		2	3	1	6*	5	6 детенышей съедены приемными родителями в возрасте 4–9 сут, возможно, погибли раньше
	4–5 сут	0–5 сут	1	1	4		1	1	2	2*	4	Один детеныш пал в возрасте 5 суток, обнаружен целый труп. 2-й детеныш, предположительно, съеден в возрасте 8 сут
	9 сут	1 сут	1	0	1		1	0	0	1*	1	Один детеныш, предположительно, съеден приемными родителями в возрасте 13 сут. У выжившего отсутствия одна передняя лапа
Желтые пеструшки (<i>Eolagurus luteus</i>) к лабораторной линии серых крыс (<i>Rattus norvegicus</i>)	0–3 сут	0–4 сут	3	2	5		3	2	0	5*	4	В первом эксперименте 1 детеныш, предположительно, съеден приемными родителями в возрасте 11 сут. В эксперименте с перекладыванием крысы 4 детенышей один найден мертвым без следов повреждений в возрасте 6 сут, 3 других детеныша не обнаружены к 12-м сут (возможно, погибли)
	4 сут	4 сут	1	0	0		1	0	0	0	1	–
	7 сут	1 сут	1	0	1		1	0	1	0	1	–

Таблица 2. Окончание

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложенных детенышей	Возраст детенышей у приемных родителей	Число и пол переложенных детенышей			Число и пол выкормленных детенышей			Число погибших	Число пометов	Причины смертности
			самцов	самок	пол не установлен	самцов	самок	пол не установлен			
Серые крысы (<i>Rattus norvegicus</i>) к желтым пеструшкам (<i>Eolagurus luteus</i>)	0–5 сут	0–9 сут	0	0	14	0	0	0	14*	6	Ни один крысенок не выжил. Вероятно, погибли из-за недостаточного питания
Желтые пеструшки (<i>Eolagurus luteus</i>) к <i>Eolagurus luteus</i>	3–6 сут	3–6 сут	6	5	1	6	5	1	0	4	–
Лабораторные капюшонные крысы (<i>Rattus norvegicus</i>) к черным хорькам (<i>Mustela putorius</i>)	5–10 сут	10–12 сут	16	0	0	4	0	0	12	15	В 5 случаях детеныши крыс загрызены (поедание не наблюдали) самками хорей сразу после подкладывания, в 7 случаях детеныши не обнаружены на 3–12-е сут (причина не установлена)

Примечания. * Пол погибших детенышей не был установлен.

** Причины гибели детенышей точно не установлены.

Прочерк – гибель детенышей отсутствовала.

Таблица 3. Результаты экспериментов с помещением детенышей серой крысы в приемные семьи черного хоря

Год проведения эксперимента	Номер самки черного хоря	Число щенков хоря в выводке, в скобках — число самцов и самок	Возраст детеныша крысы, дни	Возраст щенков хоря, дни	Результат эксперимента
2020	18-I	6 (3/3)	5	10	Детеныш успешно выкормлен
2021	20-XIV-1	2 (0/2)	8	11	Детеныш успешно выкормлен
2021	20-XXVI	4 (0/4)	9	12	Детеныш успешно выкормлен
2021	19-XIII	6 (4/2)	5	10	Детеныш успешно выкормлен
2021	20-XV-T	12 (7/5)	5	11	Детеныш убит сразу
2021	19-XII	5 (3/2)	9	10	Детеныш убит сразу
2021	20-XIV-2	2 (1/1)	6	10	Детеныш не обнаружен на 8-й день
2021	20-XIV-2	2 (1/1)	7	18	Второй детеныш, помещенный в выводок, не обнаружен на 4-й день
2022	20-XIV-2	3 (1/2)	7	11	Детеныш убит сразу
2022	19-II	6 (2/4)	10	10	Детеныш убит сразу
2022	20-XXI	5 (1/4)	6	12	Детеныш убит сразу
2022	19-I	7 (4/3)	5	12	Детеныш не обнаружен на 5-й день
2022	21-XXIX	5 (3/2)	10	11	Детеныш не обнаружен на 3-й день
2022	19-XIII	8 (2/6)	5	10	Детеныш не обнаружен на 9-й день
2022	21-XXX	6 (4/2)	6	12	Детеныш не обнаружен на 12-й день
2022	20-XXIII	4 (2/2)	8	11	Детеныш не обнаружен на 7-й день

клевер и другие травянистые растения по сезону; в рацион крыс — морковь, комбикорм для грызунов, подсушенный хлеб, творог и отварное куриное мясо. В качестве подстилки и гнездового материала использовались древесные опилки, сено, мягкая бумага и картон, в зимний период — вата. Два раза в неделю производилась проверка репродуктивного состояния экспериментальных самок, после регистрации беременности проверка самок на наличие у них потомства проводилась каждый день. Определялись точная дата рождения и количество родившихся детенышей в каждом из выводков. Успешно выкормленными считались переложенные детеныши пеструшек, достигшие возраста 20 сут, и детеныши крыс, достигшие 30 сут.

Серые крысы и черные хори. Эксперименты с подкладыванием самцов капюшонных лабораторных крыс в выводки черного хоря (*Mustela putorius*) проводили в 2020–2022 годах. Приемными матерями были самки хоря, содержавшиеся без самцов. В помёт черного хоря подкладывали одного крысенка в возрасте 5–10 сут, при этом

возраст щенков хоря составлял 10–12 сут. Число щенков хоря в помёте на момент подкладывания детеныша крысы у разных самок колебалось от 2 до 12, потомство включало как самцов, так и самок, за исключением двух помётов, в которых были только самки (табл. 3).

Черные хори содержались в вольерах размером $1.8 \times 1.8 \times 2.1$ м, с земляным полом, либо в клетках, состоявших из сетчатого выгула размером $40 \times 95 \times 40$ см и прикрепленного к нему деревянного домика. В вольере находилось убежище в виде деревянного ящика с круглым входом и съёмной крышкой. В каждой клетке и каждом вольере была кювета с водой. В качестве подстилки и гнездового материала использовались опилки и сено. Рацион животных состоял из куриного фарша.

Репродуктивное состояние самок определялось по состоянию петли. Если через 2–3 дня после спаривания петля начинала уменьшаться, самка считалась покрытой. За 5–6 дней до предполагаемых родов проводился ежедневный осмотр гнезда. Определялась точная дата рождения, ко-

личество и пол родившихся детенышей в каждом выводке. После подкладывания осмотр проводили также ежедневно, контролируя получение крысятами молока. Самки, принявшие крысят, через 14–16 дней перемещались в вольеру площадью 36 м². В ней находились убежище, кювета с водой и различные коряги. Успешно выкормленные детеныши крыс находились в приемной семье до 3-месячного возраста, затем выводок рассаживали. В природных условиях выводки черного хоря начинают распадаться в начале сентября, а последние встречи одновременно нескольких зверьков относятся к концу октября (Данилов, Русаков, 1969; Данилов, Туманов, 1976).

Дизайн экспериментов

Процедура подкладывания потомства мышей к приемным родителям была следующей: пометы целиком удаляли из клеток, помещали на 20–40 мин в пластмассовые чашки диаметром 10 см (в ряде случаев специально подогреваемые, чтобы предотвратить охлаждение детенышей) с гнездовым материалом приемных родителей. После чего пометы или отдельных детенышей помещали в гнездо приемных родителей и наблюдали за их поведением по отношению к мышатам в течение 1–2 ч. Аналогичным способом проводили и внутривидовое перекладывание. Затем ежедневно в течение 5 дней клетки проверяли на наличие детенышей. Через 5 дней проверки осуществляли каждые 2 дня.

Перекладывание детенышей желтых пеструшек в приемные семьи своего вида и семьи серых крыс также проводили по стандартной методике: детенышей изымали у биологических родителей и помещали на 30–40 мин на подстилку, взятую из клетки приемных; одновременно с ними на подстилке находились детеныши из выводка приемных родителей; затем детенышей помещали в приемные семьи. Взрослый самец на момент перекладывания потомства обычно находился с самкой и детенышами. В двух экспериментах с капюшонными крысами самец был отсажен и возвращен в семью на следующий день после помещения в нее детенышей пеструшек. В экспериментах с двумя самками серых крыс использовали одного самца: сначала его подсаживали к одной из самок, а на момент рождения у нее детенышей этого самца пересаживали ко второй самке. Регистрировали реакцию самки на приемных детенышей сразу после их перекладывания. Позже периодически проводили наблюдения за взаимодействием родителей со своими и приемными детенышами. Фиксировали наличие или отсутствие агрессии родителей по отношению к потомству.

В экспериментах с помещением крысят к самкам черного хоря, предварительно перед процедурой перекладывания, самку изолировали от ее

выводка. После этого на детеныша крысы наносили запах подстилки из гнезда хорей и помещали к щенкам хоря. Через 30 мин возвращали самку и наблюдали за ее поведением по отношению к детенышам. Затем каждые 3 дня проводили часовые наблюдения за самкой и детенышами, пока щенки хоря не достигли 3-месячного возраста.

Условия содержания животных, а также экспериментальные процедуры не нарушали правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000–496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

Проведение экспериментов одобрено комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (номер протокола 39 от 27.07.2020).

Статистическая обработка данных

Для сравнения числа успешно выкормленных и погибших детенышей в приемных семьях при разных вариантах перекладывания использовали точный двусторонний тест Фишера (табл. 4), программа Statistica 13.

Для оценки возможного влияния различных факторов на успешность выживания детенышей мышей при перекладывании была составлена матрица, отражающая результат перекладки для каждого отдельного детеныша в виде двоичного исхода (выжил/погиб – зависимая переменная). В качестве группирующих факторов выступали варианты перекладывания (каждый из которых определялся уникальным сочетанием вида биологических и приемных родителей), пол приемного детеныша, его возраст, возраст детенышей у приемных родителей, отношение возраста перекладываемого детеныша и возраста мышат у приемных родителей (младше/одинаковый/старше), а также общее количество перекладываемых в конкретном варианте мышат. При этом использовали данные по 91 зверьку, переложеному между “чистыми” видами. Данные по перекладыванию между гибридами не включали. Для анализа данных использовали модуль обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ) для биномиального распределения в программе Statistica 10.0. Для окончательного анализа выбрали три фактора – вариант перекладывания, соотношение возрастов переложённых и родных мышат и пол детенышей, что определялось полнотой данных по этим показателям. Значимость эффектов оценивали на основе теста отношения правдоподобия (Likelihood ratio test, LR, табл. 5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1, 2 обобщены полученные нами результаты перекрестного межвидового и внутри-

Таблица 4. Сравнение числа выживших и погибших детенышей грызунов в приемных семьях при разных вариантах меж- и внутривидовых перекладываний (точный двусторонний тест Фишера)

Сравниваемые выборки	Общее число переложённых детенышей	Число выживших детенышей	Число погибших детенышей	Результаты статистического анализа (точное двустороннее p -значение)
1. Все варианты внутривидовых перекладываний (в т. ч. между семьями желтых пеструшек) и перекладываний внутри надвидового комплекса <i>Mus musculus</i> s. lato 2. Все варианты перекладываний между представителями разных семейств и отрядов	1. 125 2. 63	1. 98 2. 23	1. 27 2. 40	* ($p < 0.05$)
1. Все варианты межвидовых перекладываний детенышей мышей 2. <i>E. luteus</i> к <i>R. norvegicus</i>	1. 92 2. 33	1. 67 2. 19	1. 25 2. 14	NS ($p = 0.13$)
1. Межвидовые перекладывания детенышей мышей. 2. Внутривидовые перекладывания детенышей мышей	1. 92 2. 16	1. 67 2. 15	1. 25 2. 1	NS ($p = 0.11$)
1. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. spicilegus</i> 2. <i>M. spicilegus</i> к <i>M. m. wagneri</i>	1. 31 2. 40	1. 19 2. 35	1. 12 2. 5	* ($p = 0.013$)
1. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. spicilegus</i> 2. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. m. wagneri</i>	1. 31 2. 15	1. 19 2. 14	1. 12 2. 1	* ($p = 0.035$)
1. <i>M. spicilegus</i> к <i>M. m. wagneri</i> 2. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. m. wagneri</i>	1. 40 2. 15	1. 35 2. 14	1. 5 2. 1	NS ($p = 1$)
1. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши того же возраста, что собственные детеныши самки) 2. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши старше собственных детенышей самки).	1. 62 2. 30	1. 44 2. 28	1. 18 2. 2	* ($p = 0.015$)
1. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши того же возраста, что собственные детеныши самки). 2. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши младше собственных детенышей самки)	1. 62 2. 12	1. 44 2. 10	1. 18 2. 2	NS ($p = 0.49$)
1. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши старше собственных детенышей самки) 2. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши младше собственных детенышей самки)	1. 30 2. 12	1. 28 2. 10	1. 2 2. 2	NS ($p = 0.56$)

Примечания. * Различия достоверны, NS — недостоверно.

Таблица 5. Результаты моделирования влияния факторов (вариант перекладывания, соотношение возрастов переложённых/родных мышат, пол детенышей) и взаимодействия этих факторов на выживание детенышей мышей

Модель	Степени свободы	Логарифм правдоподобия	χ^2	<i>p</i>
Сводный член	1	–55.3321		
Комбинация видов (1)	5	–47.3251	16.01405	0.006804**
Соотношение возрастов приемного и родных детенышей (2)	2	–46.3676	1.91499	0.383854
Пол приемного детеныша (3)	1	–44.6084	3.51836	0.060692
Взаимодействие факторов	2	–36.0334	17.14993	0.000189***
1 * 2				
1 * 3	1	–34.4409	3.18515	0.074310
2 * 3	0	–34.4409	0.00000	
1 * 2 * 3	1	–34.4409	0.00000	0.999928

Примечания. Критерий отношения правдоподобия – тип 1. Распределение: биномиальное, функция связи: логит. Моделируемая вероятность – результат выживания.

видового перекладывания детенышей у близкородственных видов домашних мышей, лабораторных крыс, желтых пеструшек и черных хорей.

Домовые мыши. У домашних мышей (*M. musculus s. lato*) всего переложено 100 детенышей (63 самца, 18 самок и у 19 пол не был определен) в возрасте от 1 до 6 суток, из них 15 детенышей (4 самца, 4 самки и 7 особей не установленного пола) были подложены родителям того же вида, 76 детенышей (54 самца, 11 самок и 11 особей не установленного пола) – самкам других видов, а 9 детенышей (5 самцов, 3 самки, 1 особь не установленного пола) переложены между парами от скрещиваний двух видов (*M. spicilegus* и лабораторных мышей линии C57Bl) (табл. 1).

Из общего количества переложённых детенышей приемные матери выкормили 74, при этом 26 погибли в результате каннибализма со стороны приемных матерей или по другим причинам. Общая доля успешного выращивания – 74%. При внутривидовом перекладывании доля успешно выкормленных детенышей составила 93.3% (выжило 14 из 15 детенышей) – самый высокий показатель из всех вариантов перекладывания. Самая низкая доля выкормленных детенышей была при межвидовом перекладывании – 68.4% (52 из 76). При перекладывании детенышей гибридов успешность выживания была достаточно высокой, из 9 мышат успешно выжили 8, т.е. 88.9%. При межвидовом перекладывании самки разных видов с неодинаковым успехом выращивали приемные выводки. Самкам *M. spicilegus* за все время было переложено 39 детенышей, из которых были успешно выращены 23, что составляет 59%. Самкам *M. m. wagneri* было переложено в общей слож-

ности 27 детенышей от других видов и подвидов. Из этого количества успешно выращены 22, или 81.5%. Другими формами мышей, которым подкладывали потомство гетероспецификов, были *M. m. musculus* и белые лабораторные мыши. Для первых успешность воспитания приемных детенышей составила 100% (6 из 6 подложенных выжили), а для вторых этот показатель составил только 25% (выжил один из четырех мышат). В обоих рассматриваемых случаях объем выборки недостаточен для статистического сравнения. Успешность при разных вариантах перекладки гибридов различалась. В варианте, когда гибридов принимала самка C57Bl, успех составлял 66.7% (выжили 2 из трех переложённых детенышей). При перекладке гибридов к самке *M. spicilegus* успешно были выкормлены все 6 детенышей – 100%.

Выживаемость приемного потомства в значительной мере зависела от возраста в момент перекладывания. Наименьший успех выращивания был в случае, если возраст составлял до 1–2 сут: погибли 53.9% детенышей (7 из 13). Со 2–3-го дня доля гибели потомства сократилась и составила 25% (10 из 40), на 3–4 сутки – 0%, а на 5–6 сутки – 35% (7 из 20). Другой фактор, оказывающий влияние на успех выращивания, – возраст детенышей у самки-реципиента. Наиболее подходящим был возраст до 1–2 сут – доля погибших приемных детенышей составляла 17.9% (5 из 28). При этом самым критичным временем для самок-реципиентов оказался срок 2–3 сут – смертность приемных детенышей составила 66.7% (12 из 18).

В тех случаях когда самки не принимали подложенных детенышей, у них проявлялись ярко

выраженное беспокойство (бегали по всей клетке, подходили к гнезду и принюхивались издали) и закапывание детенышей. После чего самки могли либо не кормить их, либо загрызть и в большинстве случаев поедали убитых ими мышат.

Желтые пеструшки и крысы. Суммарное число желтых пеструшек, успешно выкормленных капюшонными крысами, составило 4 самки, 4 самца и 3 особи не установленного пола (не были отсажены от приемных родителей, погибли в возрасте 20–23 дней); число пеструшек, выкормленных серыми крысами (окрас “агути”), — 4 самца, 3 самки и 1 особь не установленного пола (погибла в результате агрессии приемных родителей в возрасте 21 дня). Соответственно, погибли 9 особей у капюшонных и 5 особей у серых крыс. Выживаемость детенышей желтых пеструшек в семьях капюшонных крыс составляла 55%, в семьях серых крыс — 62%. При этом среди пеструшек, переложённых крысам в возрасте 0–3 сут, число выживших составляло 10, погибших — 11. Среди пеструшек, переложённых в возрасте 4–5 сут, выкормленных было 4, погибших — 2. И наконец, среди особей, переложённых в возрасте 7–9 сут, выживших было 3, погибшая — одна.

Погибшие особи пеструшек, переложённых в возрасте 0–4 сут, на момент гибели, предположительно, достигли возраста 4–12 дней. Трупы чаще всего не были обнаружены (возможно, съедены приемными родителями уже после гибели), лишь два раза в пометах, выкармливаемых разными самками крыс, были найдены свежие трупы без следов повреждений (возраст — 5 и 6 сут). Из 2-х пеструшек, переложённых к одной из пар капюшонных крыс в возрасте 9 сут, один детеныш был съеден, предположительно в возрасте 13 дней, он был более слабым, возможно, приемная мать ранее перестала его кормить. У самца, успешно выкормленного этой самкой, отсутствует левая передняя лапа.

Все 8 детенышей пеструшек, помещённых в приемные семьи своего вида, были выкормлены и достигли 20-дневного возраста. В одной из семей перекрестно-воспитанная особь не установленного пола погибла в возрасте 28 дней, видимые повреждения у нее отсутствовали. По-видимому, агрессия со стороны других членов группы не была причиной смерти этой особи.

Ни один из детенышей крыс, переложённых желтым пеструшкам, не выжил. Самки либо переставали кормить крысят приблизительно на 4–5-й день эксперимента, либо продолжали молочное вскармливание, но крысята не набирали достаточный вес и погибали от истощения в возрасте 10–15 дней. В одном эксперименте три крысенка погибли в результате агрессии взрослых пеструшек сразу после перекладывания, обнаружены трупы со множественными укусами (табл. 2).

Серые крысы и черные хоры. В табл. 3 приведены конкретные данные по результатам подкладки крысят к самкам хорей. Всего проведено 16 перекладываний самцов крысы к 14 кормящим самкам черного хоря с выводками. 13 самкам подкладывали крысят по одному разу, одной — трижды. В 4 случаях самки приняли крысят, в 5 — загрызли сразу после возвращения самок в клетку, в 7 — детеныши не обнаружены на 3–12-е сут (табл. 2). Таким образом, выживаемость детенышей серой крысы в приемных семьях черных хорей составляла 25%.

В 2020 г. был подложен 1 крысенок, самка его приняла. В 2021 г. из 7 подложенных крысят были приняты 3. В 2022 г. из 8 детенышей самки не приняли ни одного. Из 14 самок, которым подкладывали крысят, 12 не имели до этого контактов с крысами, а две выросли вместе с крысенком, они были из выводка 2020 г. При этом одна из них в 2021 г. приняла и вырастила крысенка. Второй самке крысят подкладывали трижды. В 2021 г. первый подложенный детеныш прожил 8 дней, второй прожил 5 дней. В 2022 г. самка убила крысенка сразу после подкладывания (табл. 3). В тех случаях, когда детеныши крысы прожили в семье хорей от 3 до 12 дней, причину их исчезновения из выводков отследить не удалось, но ежедневный осмотр показывал, что они успешно сосали молоко. Агрессия со стороны щенков хоря отсутствовала.

Результаты статистической обработки. При сравнении числа погибших и выживших детенышей с использованием точного двустороннего теста Фишера (табл. 4) значимым фактором их выживаемости была таксономическая близость биологических и приемных родителей. При перекладывании детенышей в семьи представителей других семейств и отрядов выживаемость была ниже, чем при помещении потомства в семьи своего вида или семьи представителей надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato.

При этом при сравнении числа выживших и погибших детенышей между всеми вариантами межвидовых перекладываний у мышей и вариантами, в которых детенышей желтых пеструшек подкладывали крысам, не выявлено достоверных различий.

Различия между результатами межвидовых и внутривидовых перекладываний детенышей мышей также недостоверны. Число выживших детенышей достоверно больше в вариантах, когда детенышей *M. spicilegus* перекладывали к *M. m. wagneri*, по сравнению с вариантами, когда детенышей *M. m. wagneri* подкладывали к *M. spicilegus*. Больше детенышей *M. m. wagneri* выживало в случае, если их подкладывали к другим самкам *M. m. wagneri*, чем в случае, когда их перекладывали к самкам *M. spicilegus*. Различия между вариантами пере-

кладываний “*M. spicilegus* к *M. m. wagneri*” и “*M. m. wagneri* к *M. m. wagneri*” были недостоверны. Таким образом, самки *M. m. wagneri* выкармливают приемных детенышей с большей вероятностью, чем самки курганчиковых мышей.

Достоверно большее число приемных детенышей мышей выживало в тех вариантах, когда они были старше потомства приемной матери, по сравнению с вариантами, в которых собственные и приемные детеныши были одного возраста. Сравнение вариантов перекладываний детенышей мышей с иной разницей в возрасте между приемным и родным потомством самки-воспитателя (“детеныши одного возраста”—“приемные детеныши младше”, “приемные детеныши старше”—“приемные детеныши младше”) не выявило достоверных различий.

Анализ влияния на выживаемость детенышей варианта перекладывания между видами, соотношения возрастов подкладываемых и родных детенышей, а также пола потомков с использованием обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ) показал, что на выживаемость мышат достоверно влияет вариант перекладки (тест отношения правдоподобия: $\chi^2 = 16.01$, $p = 0.007$). Взаимодействие факторов “вариант перекладки” и “соотношение возрастов перекладываемых детенышей” также достоверно (тест отношения правдоподобия: $\chi^2 = 17.151$, $p = 0.0002$, табл. 5). Это согласуется с результатами статистической обработки, полученными при использовании точного двустороннего теста Фишера.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании собственных и полученных другими исследователями данных проанализируем факторы, определяющие выживаемость и смертность детенышей при внутри- и межвидовом перекладывании. По-видимому, поведение приемной самки у крыс, мышей и других видов мелких грызунов по отношению к чужим детенышам определяется теми же механизмами, что и поведение приемной самки по отношению к собственным, и если самка приняла и начала их выкармливать, то будет проявлять весь комплекс видоспецифического материнского поведения. Для лабораторных мышей показано, что уровень заботы о перекрестно-переложённых детенышах со стороны кормящих самок не отличался от такового в семьях, включавших мать и ее собственное потомство (Meek et al., 2001; Bartolomucci et al., 2004), даже после многократных внутривидовых перекладываний (Luchetti et al., 2015). Время, которое самка проводит в физическом контакте с детенышами, — устойчивая видоспецифическая характеристика. У упомянутых видов грызунов на ранних стадиях онтогенеза потомства отсутствует

индивидуальное распознавание детенышей. Это в значительной степени облегчает “усыновление”. Существенным фактором является стадия развития потомства: детеныши вызывают у самки определенные реакции в зависимости от их возраста (Крученкова, 2009). Подробный анализ разных аспектов родительского поведения грызунов можно найти в обзорах и монографиях (Крученкова, Гольцман, 1990; Крученкова, 2009; Громов, 2013).

Решающим фактором в выживании потомства служит материнское поведение самки-реципиента, на которое, в свою очередь, оказывает влияние целый ряд факторов. К таким факторам можно отнести, во-первых, индивидуальные особенности самки: выраженность материнского инстинкта, уровень стресса, наличие молока, предшествующий материнский опыт по выкармливанию чужих и своих детенышей. Во-вторых, это характеристики детенышей: их возраст, принадлежность к тому или иному виду, запах, температура тела. Ряд перечисленных особенностей может в дальнейшем определять и успех “усыновления” приемных детенышей.

Одни самки сразу принимают чужих детенышей своего или другого вида, другие могут наносить им укусы или проявлять каннибализм. По нашим наблюдениям за мышами, при межвидовом перекладывании самки могут, не нанося травм, игнорировать чужих детенышей, зарывать их в подстилку и в дальнейшем не кормить.

У крыс самки обычно не проявляют агрессии по отношению к приемным детенышам своего вида (Крученкова, Гольцман, 1990). Однако у самок, воспитывающих детенышей из другой лабораторной линии (особенно если линии различаются по восприимчивости к раздражителям), неоднократно регистрировали поведение, выражающееся в более редком взаимодействии с приемными детенышами (например, их вылизывании и кормлении) и более частом нахождении вне гнезда, поедании пищи и чистке собственного тела. О беспокойстве самок в присутствии переложённых детенышей также могут свидетельствовать частый их перенос в разные места клетки и краткие периоды отдыха (Malkesman et al., 2008). Такое поведение может привести к случайной гибели приемного потомства.

При межвидовом перекладывании это поведение выражено ярче. По нашим наблюдениям, гибель детенышей желтых пеструшек в семьях серых крыс можно объяснить именно беспокойством самок и сопутствующим случайным травмированием детенышей. Самки крыс обычно не проявляли преднамеренной агрессии по отношению к детенышам пеструшек. Только в одном эксперименте самка капюшонной крысы целенаправленно наносила им укусы, от которых они

погибли. При наличии подложенного потомства пеструшек самки часто перетаскивали приемных и собственных детенышей из гнезда в разные места клетки, при этом могли непреднамеренно их травмировать. Риск для детенышей может быть связан и с разницей в размерах и массе между желтыми пеструшками (масса тела новорожденных 3,5–4 г, взрослых особей – около 100 г (Шубин, 1978)) и серыми крысами (масса тела новорожденных – 6–8 г (Рыльников, 1990), взрослых особей – до 500 г (Милютин, 1990)). Беспокойство, частое перетаскивание детенышей и закапывание их в подстилку при подкладывании гетероспецифичных детенышей, по нашим наблюдениям, характерно и для самок домовых мышей. Травмированные детеныши часто становятся объектами инфантицида родителей (De Santis, Schmaltz, 1984; Крученкова, Гольцман, 1990).

В отличие от самок крыс, взрослые особи желтой пеструшки чаще проявляли прямую агрессию по отношению к приемным детенышам крыс. Так, в одном из экспериментов в первые сутки после перекладывания были обнаружены три погибших крысенка со множественными покусками. Два крысенка, переложённых в другие семьи, имели покусывания на морде, что затрудняло их питание. Самки пеструшек в итоге переставали их кормить. При этом агрессия взрослых пеструшек по отношению к приемным детенышам своего вида отсутствовала, все они были успешно выкормлены.

Фактором, оказывающим существенное влияние на успех приема детенышей при межвидовом перекладывании, может быть различие в видоспецифическом запахе собственных и приемных родителей. Согласно проведенному химическому анализу, даже у близкородственных форм домовых мышей состав мочи (основного источника феромонов) существенно различается (Котенкова, 2014). По этой причине мы подкладывали детенышей не в гнездо будущей приемной матери, а удаляли пометы из клеток и помещали на 20–40 мин в специальные чашки с гнездовым материалом приемных родителей. Самки, принадлежащие к одному таксону, чаще принимали и выкармливали потомство от самок-конспецификов по сравнению с гетероспецифичными детенышами. Ранее высказано предположение, что различия в запахе самок даже при внутривидовом перекладывании могут оказывать влияние на поведение и развитие потомства в раннем онтогенезе в период выкармливания (Luchetti et al., 2015).

Еще одним фактором, оказывающим влияние на успех выращивания приемного потомства, может быть возраст, поскольку он взаимосвязан с проявлением материнского поведения и устойчивостью детенышей к воздействиям разного характера. В наших исследованиях смертность детены-

шей мышей, переложённых в возрасте до 2 сут, была выше, чем у детенышей, переложённых в более старшем возрасте, хотя различия не были достоверны. Сходные результаты с более низким выживанием выводков раннего возраста отмечены и при внутривидовых перекладываниях потомства между самками разных линий лабораторных мышей (Hickman, Swan, 2011). Первые сутки после рождения детенышей являются критическим периодом в постнатальном онтогенезе, а сам по себе процесс перекладки – стрессирующим фактором, который может ощутимо влиять на смертность потомства (Oddi et al., 2017). Также необходимо учитывать возраст собственных детенышей самки-реципиента. По нашим данным, если переложённые детеныши были старше собственного потомства приемной матери, то они выживали достоверно лучше приемных детенышей, возраст которых соответствовал возрасту собственных детенышей матери-воспитателя.

Ранее для лабораторных мышей показано, что разница в возрасте между собственными и приемными детенышами при внутривидовом перекладывании не является существенным фактором. Самки могут успешно принимать и выкармливать потомство как более старшего, так и более младшего возраста, чем их собственное. Так, например, 2-дневные, 5–7-дневные и 10–12-дневные выводки при полной замене успешно выживали у приемных матерей в любых комбинациях перекладки (Hickman, Swan, 2011). При полной замене выводков лабораторных мышей процент выживших детенышей оказывается большим, чем при комбинировании в одном выводке переложённого и собственного потомства. Необходимо учитывать, что при частичной замене помета разница в возрасте уже может негативно сказаться на успешном выживании приемных детенышей. В этом случае рекомендуется подбирать выводки так, чтобы приемные мышата были старше, чем родные (Hickman, Swan, 2011), что соответствует полученным нами результатам.

Напротив, у крыс разница в возрасте между приемными и собственными детенышами самки-реципиента является ключевым фактором, влияющим на выживаемость приемного потомства при внутривидовом перекладывании. Так, эксперименты с подкладыванием новорожденных детенышей лабораторных крыс самкам той же линии, выкармливавшим собственное потомство в течение разных периодов времени (24–36 ч, 4–6 дней, 10–15 дней), показали, что выживаемость переложённых детенышей была тем выше, чем меньше по времени самки выкармливали собственных детенышей до подкладывания приемных (от 85 до 46% в зависимости от периода лактации). Большая продолжительность лактации самки до процедуры подкладывания также негативно влияла на прирост массы тела приемных

крысят. Причина может состоять в том, что количество молока на более поздней стадии лактации недостаточно для выкармливания новорожденных детенышей (Denenberg et al., 1963).

По-видимому, выживаемость приемных детенышей также в значительной мере определяется видоспецифическими различиями в родительском поведении собственных и приемных родителей. В литературе есть указания на более успешное выкармливание чужого потомства у видов грызунов с коммунальным размножением (McCarty, 2017). Например, для представителей синантропных домовых мышей в естественных условиях характерны полигиния либо промискуитет и групповое обитание, при котором несколько самок могут выкармливать выводки одновременно в одном гнезде. Для *M. m. domesticus* отмечено, что при совместном выращивании самками нескольких выводков снижается риск инфантицида со стороны членов группы (Manning et al., 1995). В отличие от синантропных, курганчиковые мыши, согласно целому ряду косвенных данных, полученных в лаборатории и условиях, близких к естественным (Соколов и др., 1990; Patris, Baudoin, 2000; Dobson, Baudoin, 2002; Gouat, Feron, 2005), относятся к факультативным моногамам. Это может обуславливать тесную парную связь партнеров и активное участие самцов в воспитании потомства (Baudoin et al., 2005; Громов, 2013), что, в свою очередь, приводит к увеличению продолжительности груминга мышат со стороны приемных родителей. Ряд исследований показывает особую важность этой формы поведения взрослых особей по отношению к потомству, в т. ч. и для проявления выросшими особями родительского поведения (Громов, 2013, 2020). Важность влияния особенностей родительского поведения на выживание потомства при межвидовой перекладке демонстрирует тот факт, что при экспериментальной гибридизации двух видов мышей (домовых и курганчиковых) успех размножения определяют два фактора: видовая принадлежность половых партнеров в паре (кон- или гетероспецифики) и условия воспитания самца и самки, т.е. выращены они были самкой своего или близкородственного вида. Оценка числа достигших 40-дневного возраста детенышей в разных вариантах скрещиваний показала существенное влияние условий воспитания родителей (кон- или гетероспецифичными самками) на выживание их потомства, что связано, вероятно, с нарушениями родительского поведения (Амбарян и др., 2022).

При межвидовом перекладывании на выживаемость детенышей может оказывать влияние наличие или отсутствие самца в группе. В нашем исследовании самцы мышей в большинстве случаев оставались в одной клетке с самкой и ее приемным выводком. Сказать точно, были ли самцы

виновны в гибели переложенных детенышей, мы не можем, однако по литературным данным для синантропных домовых мышей, инфантицид в группах могут проявлять не только самки, но и самцы (Manning et al., 1995). В случаях, когда при межвидовом перекладывании виды различаются по степени участия самца в заботе о детенышах, нужно учитывать, что меньшая интенсивность посещения гнезда самцом также может негативно сказаться на успешности выживания приемного помета (Hawkins, Cranford, 1992).

Разница в родительском поведении серых крыс и желтых пеструшек также могла быть одной из причин гибели детенышей при перекрестном перекладывании. В отличие от крыс, которые часто живут в сложных по половому и возрастному составу группировках с иерархическими взаимоотношениями (Котенкова и др., 1989; Соколов, Квашнин, 1990), для желтых пеструшек в природных условиях характерно формирование устойчивых парных связей на период размножения и образование семейных групп, включающих пару взрослых особей и молодняк. При этом самцы, предположительно, остаются в группах во время выкармливания детенышей (Шубин, 1978) и принимают участие в воспитании потомства. Однако основной причиной гибели детенышей крыс в приемных семьях, очевидно, является недостаточная длительность лактации и пищевая ценность молока. Набор достаточного веса в первые 10–15 дней жизни является критически важным для выживания крысят. Детеныши, дожившие до такого возраста в приемных семьях, были очень худыми. Лактация у крыс длится 27–28 дней (с 15-дневного возраста крысята постепенно переходят на твердый корм — Соколов, Квашнин, 1990а). Для сравнения, у желтых пеструшек лактация продолжается 20 дней (Шубин, 1978). Кроме того, молоко серых крыс содержит более 9.2% казеина и 1.5% других белков, 14.8% жиров, 2.8% лактозы (Западнюк и др., 1983). Жирность молока пеструшек, вероятно, ниже, поскольку в отличие от крыс, они поедают в основном сочные растительные корма.

Полученные нами данные свидетельствуют в пользу того, что молоко черных хорей по составу подходит для выкармливания крысят. Согласно литературным данным, молоко хорей характеризуется повышенным содержанием жира и низким содержанием лактозы. Сразу после родов жирность молока составляет 8–10%, через 3 недели — 15–20% (Schoknecht et al., 1985; Johnson-Delaney, 2017).

Известны случаи успешного выращивания самками черного хоря приемных детенышей своего (Shump, 1975; Lode, 2008) и других видов кунных (Терновский, Терновская, 1977, 1978). Проведенный нами на основании опубликованных

работ сравнительный анализ показал, что по основным формам материнское поведение самок черного хоря (Shump, 1975) и материнское поведение крыс (Grota, Ader, 1969; Rosenblatt, 1969; Cramer et al., 1990; Крученкова, Гольцман, 1990) совпадают, хотя, по-видимому, по характеру проявления эти формы могут различаться. Как уже отмечалось в разделе “Материал и методика”, в помет черного хоря подкладывали одного крысенка в возрасте 5–10 сут, при этом возраст щенков хоря составлял 10–12 сут. Самки лабораторных крыс на протяжении первой недели жизни детенышей проводят с ними в гнезде около 80% времени (Grota, Ader, 1969). Продолжительность нахождения самок хорей с детенышами в возрасте 5–10 сут составляет примерно те же 80%, причем этот показатель сохраняется до 28–31-го дня жизни щенков. Затем длительность нахождения самки хоря с выводком постепенно снижается и к 55-му дню жизни детенышей составляет менее 60% (Shump, 1975). Принципиальным фактором, определяющим выживаемость детенышей в первые недели жизни, является время, затрачиваемое самкой на их кормление молоком. Самка крысы тратит на кормление 1–12-дневных детенышей около 40–70% времени. Она же инициирует кормление в этот период (Rosenblatt, 1969). Время кормления крысят сокращается на 14–25 день, после чего лактация практически завершается (Cramer et al., 1990). Самки хорей затрачивают на кормление детенышей более 70% времени до достижения ими месячного возраста, после чего этот показатель резко снижается и на 40-й день составляет около 27% (Shump, 1975), в этот период крысята уже вполне самостоятельны и не нуждаются в материнском молоке. Все это обуславливает возможность успешного выкармливания крысят приемными матерями хорей в тех случаях, когда самки их принимают.

Как показало наше исследование, выживаемость крысят в приемных семьях хорей крайне низка. Установлено, что причиной гибели 5 крысят являлась прямая агрессия со стороны самки хоря. Подобная агрессия была отмечена и в эксперименте с подкладыванием самке хоря двух детенышей норки. Возможно, такое поведение было вызвано более резким запахом детенышей норки по сравнению с запахом щенков хоря (Shump, 1975). Вероятно, в нашем исследовании самки также агрессивно реагировали на запах крысят, отличающийся от такового у щенков хоря. Проследить четкую взаимосвязь между предшествующим опытом выращивания самками хоря детенышей крыс в одном выводке с собственным потомством и успехом приема ими крысят не удалось.

В литературе есть упоминание, что при внутривидовом подкладывании к щенкам хорей детенышей младшего возраста, первые проявляли

агрессию ко вторым (Shump, 1975). Это могло бы косвенно указывать на возможность гибели крысят в результате агрессивного поведения со стороны детенышей хоря, после того как их приняла и начала выкармливать самка. Однако в данном исследовании агрессия со стороны щенков хоря не являлась причиной гибели крысят в приемных семьях. Разница в возрасте между детенышами крыс и хорей не превышала 11 сут. 7 крысят, избежавших гибели сразу после подкладывания в выводок хорей, не были обнаружены на 3–12-е сут. Возраст щенков хоря к тому моменту не превышал 24 сут. В этом возрасте щенки еще незрелые (слепые, с несовершенной терморегуляцией). Охотничье поведение начинает проявляться у них на 51–60-й день, одновременно с окончанием лактации и сменой зубного аппарата (Терновский, Терновская, 1994; Аристов, Барышников, 2001). Возможно, крысята погибали по причине случайных травм, нанесенных приемной матерью во время груминга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши данные показывают, что как и при выкармливании собственных детенышей, основные формы материнского поведения (“комплекс материнского поведения”) изученных видов по отношению к приемным детенышам при межвидовом перекладывании включаются и проявляются комплексно, если приемная мать принимает детенышей.

При межвидовом перекладывании успешность выращивания потомства заметно (и ожидаемо) зависит от степени таксономической близости родительских видов — наиболее высокий успех перекрестного воспитания наблюдался у представителей разных таксонов надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato, тогда как наиболее низкий показатель — при перекладывании между представителями разных семейств и отрядов млекопитающих. Это может определяться более близким составом молока, сходством родительского поведения, похожими особенностями онтогенеза детенышей у близкородственных форм и существенным различием этих показателей у видов, далеких в таксономическом отношении. При этом, если далекие в таксономическом отношении виды оказываются сходными по основным формам материнского поведения и показателям пригодности молока для выкармливания детенышей, в ряде случаев возможно успешное выкармливание чужого потомства (например, черные хори—серые крысы). При межвидовом перекладывании существуют благоприятные и неблагоприятные периоды для подкладывания чужого потомства, что в ряде случаев определяется возрастом переложённых и своих детенышей, а также взаимодействием некоторых факторов (напри-

мер, таксономической близостью и возрастом детенышей). Для успешного перекладывания обязательна маскировка запаха чужого гнезда, исходящего от приемных детенышей. Все это необходимо учитывать при использовании в экспериментальной работе метода перекрестного перекладывания детенышей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность преподавателю Московского педагогического государственного университета Алпатову В.В. за обсуждение результатов исследований и помощь в статистической обработке данных.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 22-24-00303).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амбарян А.В., Некрасова М.В., Котенкова Е.В., 2022. Экспериментальная гибридизация и интенсивность размножения домовых (*Mus musculus wagneri*) и курганчиковых (*M. spicilegus*) мышей: влияние раннего опыта и материнской среды // Зоологический журнал. Т. 101. № 4. С. 471–480.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: Зоологический институт РАН. 560 с.
- Громов В.С., 2013. Забота о потомстве у грызунов: этологические, физиологические и эволюционные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК. 338 с.
- Громов В.С., 2020. Эпигенетическое программирование различий в поведении и эволюция социальности у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 140. № 1. С. 58–72.
- Данилов П.И., Русаков О.С., 1969. Особенности экологии черного хоря в северо-западных областях европейской части СССР // Зоологический журнал. Т. 68. Вып. 9. С. 1383–1394.
- Данилов П.И., Туманов И.Л., 1976. Куньи северо-запада СССР. Л.: Наука, Ленинградское отд. 256 с.
- Западнюк И.П., Западнюк В.И., Захария Е.А., Западнюк Б.В., 1983. Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте. Киев: Вища школа. Головное издательство. 383 с.
- Зорина З.А., Смирнова А.А., 2006. О чем рассказали “говорящие” обезьяны. М.: Языки славянских культур. 424 с.
- Котенкова Е.В., 2014. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 135. № 5. С. 488–518.
- Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., ШUTOва М.И., 1989. О крысах и мышах. М.: Наука. 176 с.
- Котенкова Е.В., Мальцев А.Н., Амбарян А.В., 2017. Влияние раннего обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих: эволюционные аспекты // Журнал общей биологии. Т. 78. № 4. С. 21–39.
- Котенкова Е.В., Амбарян А.В., Мальцев А.Н., 2018. Влияние перекрестного воспитания детенышей у двух видов мышей *Mus musculus* и *M. spicilegus*: изменение реакции на кон- и гетероспецифические запахи // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 200–208.
- Крученкова Е.П., 2009. Материнское поведение млекопитающих. М.: “Красанд”. 207 с.
- Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., 1990. Взаимоотношения между матерью и детенышами // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 247–275.
- Милютин А.И., 1990. Систематика // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 7–33.
- Рыльников В.А., 1990. Размножение, возрастной состав и смертность // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 181–229.
- Соколов В.Е., Вознесенская В.В., Вайсоки Ч.Д., 1996. Индуцированная чувствительность к одорантам: новый феномен // Доклады АН. Т. 343. С. 843–846.
- Соколов В.Е., Квашнин С.А., 1990. Социальная организация // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 275–289.
- Соколов В.Е., Квашнин С.А., 1990а. Онтогенез поведения // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 230–247.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., 1987. Реакция домовых мышей на запах особей своего вида: влияние раннего обонятельного опыта // Известия АН СССР. № 2. С. 165–171.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1990. Биология домовых и курганчиковых мышей. М.: Наука. 207 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., 1977. Биологический репродуктивный потенциал // Охота и охотничье хозяйство. № 2. С. 10–11.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., 1978. Потенциальная репродуктивная способность у куньиобразных // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук. Вып. 1. С. 88–91.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., 1994. Экология куньиобразных. Новосибирск: ВО “Наука”. Сибирская издательская фирма. 223 с.
- Шубин И.Г., 1978. Желтая пеструшка — *Lagurus (Eolagurus) luteus* Eversmann, 1840 // Млекопитающие Казахстана. Т. I. Ч. 3. Песчанки, полевки, алтайский цокор. Под ред. А.А. Слудского. Алма-Ата: “Наука” КазССР. С. 291–312.
- Alleva E., D’Udine B., 1987. Early learning capability in rodents: A review (*Rattus norvegicus* and *Mus musculus*) // International Journal of Comparative Psychology. V. 1. P. 107–125.

- Barbazanges A., Vallee M., Mayo W., Day J., Simon H., Le Moal M., Maccari S., 1996. Early and later adoptions have different long-term effects on male rat offspring // The Journal of Neuroscience. V. 16. P. 7783–7790.
- Bartolomucci A., Gioiosa L., Chirieleison A., Ceresini G., Parmigiani S., Palanza P., 2004. Cross-fostering in mice: Behavioral and physiological carry-over effects in adulthood // Genes, Brain and Behavior. V. 3. P. 115–122.
- Bateson P., Barker D., Clutton-Brock T., Deb D., D'Udine B., Foley R.A., et al., 2004. Developmental plasticity and human health // Nature. V. 430. № 6998. P. 419–421.
- Baudoin C., Busquet N., Dobson F.S., Gheusi G., Féron C., Durand J.-L., Heth G., Patris B., Todrank J., 2005. Male–female associations and female olfactory neurogenesis with pair bonding in mound-building mice // Biological Journal of the Linnean Society. V. 84. P. 323–334.
- Beauchamp G.K., Wellington J.L., 1981. Cross-species rearing influences urine preferences in wild guinea pigs // Physiology and Behavior. V. 26. P. 1121–1124.
- Benus R.F., Rondigs M., 1996. Patterns of maternal effort in mouse lines bidirectionally selected for aggression // Animal Behaviour. V. 51. P. 67–75.
- Benzaken A., 2006. Encounters with Wild Children: Temptation and Disillusionment in the Study of Human Nature. Montreal Kingston: McGill-Queen's University Press. 393 p.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A., 2001. Vasopressin and aggression in cross-fostered California mice (*Peromyscus californicus*) and white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // Hormones and Behavior. V. 40. P. 51–64.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A., 2003. Vasopressin and the transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered *Peromyscus* mice // Behavioral Neuroscience. V. 117. P. 455–463.
- Burton T., Metcalfe N.B., 2014. Can environmental conditions experienced in early life influence future generations? // Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences. V. 281. P. 1–8.
- Cramer C.P., Thiels E., Alberts J.L., 1990. Weaning in rats: I. Maternal behavior // Developmental Psychobiology. V. 23. P. 479–493.
- Crofton K.M., Kodavanti P.R.S., Derr-Yellin E.C., Casey A.C., Kehn L.S., 2000. PCBs, thyroid hormones, and ototoxicity in rats: Cross-fostering experiments demonstrate the impact of postnatal lactation exposure // Toxicological Sciences. V. 57. P. 131–140.
- Denenberg V.H., Grotta L.J., Zarrow M.X., 1963. Maternal behavior in the rat: Analysis of cross-fostering // Journal of Reproduction and Fertility. V. 5. P. 133–141.
- De Santis D., Schmaltz L.W., 1984. The mother-litter relationship in developmental rat studies: Cannibalism vs caring // Developmental Psychobiology. V. 17. P. 255–262.
- Dobson F.S., Baudoin C., 2002. Experimental tests of spatial association and kinship in monogamous mice (*Mus spicilegus*) and polygynous mice (*Mus musculus domesticus*) // Canadian Journal of Zoology. V. 80. P. 980–986.
- Francis D., Diorio J., Liu D., Meaney M.J., 1999. Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rats // Science. V. 286. P. 1155–1158.
- Gomez-Serrano M., Tonelli L., Listwak S., Sternberg E., Riley A.L., 2001. Effects of cross-fostering on open-field behavior, acoustic startle, lipopolysaccharide-induced corticosterone release, and body weight in Lewis and Fischer rats // Behavior Genetics. V. 31. P. 427–436.
- Gouat P., Feron C., 2005. Deficit in reproduction in polygynously mated females of the monogamous mound-building mouse *Mus spicilegus* // Reproduction, Fertility and Development. V. 17. P. 617–623.
- Grotta L.G., Ader R., 1969. Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus* // Animal Behaviour. V. 17. P. 722–729.
- Hager R., Cheverud J.M., Wolf J.B., 2009. Change in maternal environment induced by cross-fostering alters genetic and epigenetic effects on complex traits in mice // Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences. V. 276. P. 2949–2954.
- Hawkins L.K., Cranford J.A., 1992. Long-term effects of intraspecific and interspecific cross-fostering on two species of *Peromyscus* // Journal of Mammalogy. V. 73. P. 802–807.
- Hickman D.L., Swan M.P., 2011. Effects of age of pups and removal of existing litter on pup survival during cross-fostering between multiparous outbred mice // Journal of the American Association for Laboratory Animal Science. V. 50. P. 641–646.
- Howells F.M., Bindewald L., Russell V.A., 2009. Cross-fostering does not alter the neurochemistry or behavior of spontaneously hypertensive rats // Behavioral and Brain Functions. V. 5. P. 24.
- Huck U.W., Banks E.M., 1980. The effects of cross-fostering on the behavior of two species of North American lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*: I. Olfactory preferences // Animal Behaviour. V. 28. P. 1046–1052.
- Huck U.W., Banks E.M., 1980a. The effects of cross-fostering on the behavior of two species of North American lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*: II. Sexual behavior // Animal Behaviour. V. 28. P. 1053–1062.
- Huck U.W., Banks E.M., 1980b. The effects of cross-fostering on the behavior of two species of North American lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*: III Agonistic behavior // Animal Behaviour. V. 73. P. 261–276.
- Johnson-Delaney A., 2017. Ferret Medicine and Surgery // Taylor and Francis Group. LLC. 512 P.
- Kikusui T., Nakanishi K., Nakagawa R., Nagasawa M., Mogi K., et al., 2011. Cross fostering experiments suggest that mice songs are innate // PLoS ONE 6(3): e17721. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017721>
- Knudsen E.I., 2004. Sensitive periods in the development of brain and behavior // Journal of Cognitive Neuroscience. V. 16. P. 1412–1425.
- Kotenkova E.V., Romachenko A.V., Ambaryan A.V., Maltsev A.N., 2019. Effect of early experience on neuronal and behavioral responses to con- and heterospecific odors in closely related *Mus* taxa: Epigenetic contribution in formation of precopulatory isolation // BMC Evolutionary Biology. V. 19 (Suppl. 1): 51.

- Kruczek M., 2007. Recognition of kin in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // *Physiology and Behavior*. V. 90. P. 483–489.
- Lode T., 2008. Kin recognition versus familiarity in a solitary mustelid, the European polecat *Mustela putorius* // *Comptes Rendus Biologies*. V. 331. P. 248–254.
- Lohmiller J.L., Swing S.P., 2006. Reproduction and breeding // *The laboratory rat*, 2nd edition / Suckow M.A., Weisbroth S.H., Franklin C.L. (Eds). California: Elsevier Academic. P. 147–164.
- Lu L., Mamiya T., Lu P., Niwa M., Mouri A., Zou L.B. et al., 2009. The long-lasting effects of cross-fostering on the emotional behavior in ICR mice // *Behavioural Brain Research*. V. 198. P. 172–178.
- Luchetti A., Oddi D., Lampis V., Centofante E., Felsani A., Battaglia M., D'Amato F.R., 2015. Early handling and repeated cross-fostering have opposite effect on mouse emotionality // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 9:93.
- Malkesman O., Lavi-Avnon Y., Maayan R., Weizman A., 2008. A cross-fostering study in a genetic animal model of depression: Maternal behavior and depression-like symptoms // *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. V. 91. P. 1–8.
- Manning C.J., Dewsbury D.A., Wakeland E.K., Potts W.K., 1995. Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus* // *Animal Behaviour*. V. 50. P. 741–751.
- Mateo J.M., 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality // *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*. V. 269. P. 721–727.
- Mateo J.M., Johnston R.E., 2000. Kin recognition and the “armpit effect”: evidence of self-referent phenotype matching // *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*. V. 267. P. 695–700.
- Mateo J.M., Johnston R.E., 2003. Kin recognition by self-referent phenotype matching: weighing the evidence // *Animal Cognition*. V. 6. P. 73–76.
- Mateo J.M., Holmes W.G., 2004. Cross-fostering as a means to study kin recognition // *Animal Behaviour*. V. 68. P. 1451–1459.
- McCarty R., 2017. Cross-fostering: Elucidating the effects of gene × environment interactions on phenotypic development // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 73. P. 219–254.
- McCarty R., Southwick C.H., 1977. Cross-species fostering: effects on the olfactory preference of *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus* // *Behavioral Biology*. V. 19. P. 255–260.
- McCarty R., Southwick C.H., 1979. Parental environment: Effects on survival, growth and aggressive behaviors of 2 Rodent Species // *Developmental Psychobiology*. V. 12. P. 269–279.
- McDonald D.L., Forslund L.G., 1978. The development of social preferences in the voles *Microtus montanus* and *Microtus canicaudus*: effects of cross-fostering // *Behavioral Biology*. V. 22. P. 497–508.
- McGuire B., Novak M., 1987. The effects of cross-fostering on the development of social preferences in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // *Behavioral and Neural Biology*. V. 47. P. 167–172.
- Meek L.R., Dittel P.L., Sheehan M.C., Chan J.Y., Kjolhaug S.R., 2001. Effects of stress during pregnancy on maternal behavior in mice // *Physiology and Behavior*. V. 72. P. 473–479.
- 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. P. 323–340.
- Oddi D., Luchetti A., D'Amato F.R., 2017. Impact of Postnatal Manipulations on Offspring Development in Rodents // *Handbook of Neurobehavioral Genetics and Phenotyping. Handbook of Neurobehavioral Genetics and Phenotyping*. Ed. V. Tucci. 395–416.
- Patris B., Baudoin C., 2000. A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus* // *Behavioural Processes*. V. 51. P. 35–43.
- Porter R.H., Matochik J.A., Makin J.W., 1983. Evidence for phenotype matching in spiny mice (*Acomys cahirinus*) // *Animal Behaviour*. V. 31. P. 978–984.
- Priebe K., Brake W.G., Romeo R.D., Sisti H.M., Mueller A., McEwen B.S., Francis D.D., 2005. Maternal influences on adult stress and anxiety-like behavior in C57BL/6J and BALB/cJ mice: A cross-fostering study // *Developmental psychobiology*. V. 47. P. 398–407.
- Pryce C.R., Feldon J., 2003. Long-term neurobehavioural impact of the postnatal environment in rats: Manipulations, effects and mediating mechanisms // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 27. P. 57–71.
- Quadagno D.M., Banks E.M., 1970. The effect of reciprocal cross-fostering on the behavior of two species of rodents, *Mus musculus* and *Baiomys taylori* // *Animal Behaviour*. V. 18. P. 379–388.
- Reading A.J., 1966. Effect of maternal environment on the behavior of inbred mice // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. V. 62. P. 437–440.
- Rehling A., Trillmich F., 2008. Changing supply and demand by cross-fostering: Effects on the behaviour of pups and mothers in guinea pigs, *Cavia aperea f. porcellus*, and cavies, *Cavia aperea* // *Animal Behaviour*. V. 75. P. 1455–1463.
- Rosenblatt J.S., 1969. The development of maternal responsiveness in the rat // *American Journal of Orthopsychiatry*. V. 39. P. 36–56.
- Schoknecht P.A., Cranford J.A., Akers R.M., 1985. Variability in milk composition of the domestic ferret (*Mustela putorius*) // *Comparative Biochemistry and Physiology*. V. 81. P. 589–591.
- Shump A.U., 1975. Maternal Behavior of the Ferret (*Mustela putorius*). Thesis of PhD Dissertation. Doctoral degree in Zoology. Michigan State University. 101 p.
- Sloboda D.M., Hickey M., Roger H., 2011. Reproduction in females: The role of the early life environment // *Human Reproduction Update*. V. 17. № 2. P. 210–227.
- Surov A.V., Solovieva A.V., Minaev A.N., 2001. The olfactory sexual preferences of golden hamster (*Mesocricetus auratus*): the effect of early social and sexual experience // *Chemical Signals in Vertebrates 9* / Marchlewska-Koj A., Lepri J., Müller-Schwarze D. (Eds). N.Y.: Springer Science. Business Media. LLC. P. 255–262.
- Taggart D.A., Schultz D.J., Fletcher T.P., Friend J.A., Smith I.G., Breed W.G., Temple-Smith P.D., 2010. Cross-fostering

- and short-term pouch young isolation in macropodoid marsupials: implications for conservation and species management // *Macropods: The Biology of Kangaroos, Wallabies and Rat-kangaroos* / Coulson G., Eldridge M. (Eds). Collingwood: CSIRO PUBLISHING. P. 263–279.
- Taylor P.D., Poston L., 2007. Developmental programming of obesity in mammals // *Experimental Physiology*. V. 92. № 2. P. 287–298.
- Vasilieva N.Y., Lai S.-C., Petrova E.V., Johnston R.E., 2001. Development of species preferences in two hamsters, *Phodopus campbelli* and *Phodopus sungorus*: Effects of cross-fostering // *Ethology*. V. 107. P. 217–236.
- Voznessenskaya V.V., Parfyonova V.M., Wysoki C.J., 1995. Induced olfactory sensitivity in rodents: a general phenomenon // *Advances in Bioscience and Biotechnology*. V. 93. P. 399–406.
- Voznessenskaya V.V., Feoktistova N.Yu., Wysocki C.J., 1999. Is there a time during neonatal development for maximal imprinting of odor? // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates. Proceedings of the 8-th International Symposium on Chemical Signals in Vertebrates* / Johnston R.E., Muller-Schwarze D., Sorensen P. (Eds). N.Y.: Kluwer Academic. P. 617–622.
- Wigger A., Loerscher P., Weissenbacher P., Holsboer F., Landgraf R., 2001. Cross-fostering and cross-breeding of HAB and LAB rats: a genetic rat model of anxiety // *Behavior Genetics*. V. 31. P. 371–382.
- Wuensch K.L., 1992. Fostering house mice onto rats and deer mice: Effects on response to species odors // *Animal Learning and Behavior*. V. 20. P. 253–258.

REARING RODENT PUPS IN FOSTER FAMILIES OF THEIR OWN OR ANOTHER MAMMAL SPECIES: SURVIVAL AND THE CAUSES OF MORTALITY

V. V. Streltsov¹*, M. V. Nekrasova¹**, A. N. Maltsev¹, A. A. Petrin¹, E. V. Kotenkova¹***

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

*e-mail: v.streltsov.95@gmail.com

**e-mail: smnvsb@gmail.com

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

Conditions of rearing pups at an early age render a significant impact on subsequent development, reproduction and certain features of the behavior of mammals including rodents. Parents, mostly lactating females, are the main component of the social environment of pups at the early period of postnatal ontogenesis in most mammal species. Therefore, rearing pups in foster families of their own (in-fostering) or another, even taxonomically distant species (cross-fostering) is one of the main methods of assessing the impact of early experience and maternal environment on the development of animal behavior. Cross-fostering or in-fostering is also used for the conservation of valuable animal species. Therefore, more effective fostering methods that provide the maximum survival of the young are necessary to be developed. According to this, we investigated the survival and possible causes of the mortality of rodent pups representing several species in foster families of their own or another mammal species. We conducted a series of experiments on the cross-fostering and in-fostering of house (*Mus musculus*) and mound-building (*Mus spicilegus*) mice, yellow steppe lemmings (*Eo-lagurus luteus*) and brown rats (*Rattus norvegicus*), and on rearing rat pups in foster families of the European polecat (*Mustela putorius*). The proportion of successfully cross-fostered pups (0–68.4) was lower compared to the in-fostered (93.3–100) ones. This result is presumably explained by more significant differences in the maternal environment when reared by a heterospecific female. According to the literature data, the age of foster and recipient female pups, species-specific differences of odor, the presence or absence of a male and the level of paternal care, the level of stress of the mother and offspring, the expression of maternal instinct, the previous female experience in rearing its own and foster pups, the duration of lactation and the nutritional value of maternal milk are the factors that seem to affect the survival and mortality of foster pups.

Keywords: Mammalia, Rodentia, Mustelidae, reproduction, cross-fostering, in-fostering, maternal environment